



**Implication du système moteur dans le traitement
du langage d'action
Facteurs modulateurs de la réponse motrice**

Thèse

Melody Courson

Doctorat en sciences cliniques et biomédicales
Philosophiae doctor (Ph. D.)

Québec, Canada

© Melody Courson, 2018

**Implication du système moteur dans le traitement
du langage d'action
Facteurs modulateurs de la réponse motrice**

Thèse

Melody Courson

Sous la direction de :

Pascale Tremblay, directrice de recherche

Joël Macoir, codirecteur de recherche

Résumé

Depuis le début du 21^{ème} siècle, la nature de la réponse motrice lors de la compréhension de langage d'action fait l'objet d'un débat théorique animé. Le rôle que cette réponse motrice pourrait jouer dans le traitement sémantique du langage d'action divise la communauté neuroscientifique. Tandis que certains modèles théoriques soutiennent une incarnation forte du langage, traduite par une implication primordiale du système moteur dans les processus sémantiques, d'autres s'y opposent fermement et défendent une approche computationnelle d'un système sémantique abstrait et désincarné. D'autres modèles sont plus nuancés et certains reconnaissent l'importance de l'influence de différents contextes sur la réponse motrice lors du traitement du langage. En effet, certains facteurs linguistiques et moteurs modulent la réponse motrice lors de la compréhension de langage d'action. L'objectif principal de la présente thèse est de caractériser certains facteurs modulateurs de la réponse : la polarité sémantique, les habiletés individuelles en imagerie motrice et en exécution motrice, et la structure corticale. Le facteur modulateur linguistique le plus étudié à ce jour est la polarité sémantique (c.-à-d. la valence affirmative/négative). Or de nombreux aspects relatifs à l'influence de ce facteur sur la réponse motrice doivent encore être investigués. À l'aide de l'électromyographie (EMG), l'Étude 1 mesure l'influence sur la réponse motrice, de polarités en interaction au sein d'une même phrase d'action. Bien que les liens entre traitement du langage d'action et imagerie motrice d'une part, et exécution motrice d'autre part aient été abordés dans la littérature, l'influence des différences interindividuelles dans ces habiletés sur l'implication du système moteur reste méconnue. Cette question fait l'objet de l'Étude 2, qui mesure l'implication de l'aire motrice supplémentaire (SMA) et de l'aire motrice supplémentaire antérieure (pré-SMA) dans le traitement du langage d'action en fonction des habiletés en imagerie et exécution motrices via un protocole de stimulation magnétique transcrânienne (TMS). Enfin, des comportements peuvent être associés à des caractéristiques structurelles d'aires corticales telles que le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et la gyrification. L'Étude 3 porte sur le lien entre l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action (observée dans l'Étude 2) et ses caractéristiques structurelles au moyen d'analyses de morphométrie (« surface-based morphometry » ou SBM).

Abstract

Since the beginning of the 21st century, the nature of the motor response during comprehension of action language has been hotly debated in the neuroscientific community. The role that it might play in the semantic processing of action language is at the heart of the debate. While, some theoretical models defend the view of a strong embodiment of language, which translates in a critical implication of the motor system in semantic processes of action language, others are firmly opposed to this view and defend a computational approach of the semantic system, which is considered to be abstract and disembodied. Other models, which are more moderate in their theoretical views, are interested in characterizing the influence of context on the motor response during action language processing. Linguistic and motor factors have been shown to modulate this motor response. The main objective of this thesis is to characterize some of these modulatory factors: semantic polarity, individual abilities in motor imagery and motor execution, and cortical structure. The linguistic modulatory factor that has been studied the most is semantic polarity (i.e. the affirmative/negative valence), but many aspects of this factor have not been uncovered yet. Using electromyography (EMG), Study 1 measures the influence of interacting semantic polarities within an action sentence on the motor response. Although the relation between action language processing and motor imagery on the one hand, and motor execution on the other, have been studied in the past, the influence of interindividual differences in motor imagery and execution on the involvement of the motor system in action language processing remains unknown. This question is the focus of Study 2, which measures the involvement of the supplementary motor area (SMA) and the pre-supplementary motor area (pre-SMA) in action language processing as a function of motor imagery and motor execution abilities, via a transcranial magnetic stimulation (TMS) protocol. Finally, behaviors can be associated with structural characteristics of cortical areas such as cortical volume, cortical surface, cortical thickness and gyrification, Study 3 investigates the relation between the involvement of the SMA in action language processing (observed in Study 2) and its structural characteristics using surface-based morphometry (SBM).

Table des matières

Résumé.....	iii
Abstract.....	iv
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	ix
Abréviations.....	x
Remerciements	xi
Avant-propos	xiii
Chapitre 1: Introduction	1
1.1 La cognition incarnée.....	1
1.2 Le langage incarné	7
1.2.1 Le langage d'action.....	7
1.2.2 Enjeux théoriques.....	11
1.2.3 Modèles modérés du langage incarné	19
1.3 Facteurs modulateurs de la réponse motrice	24
1.3.1 Facteurs linguistiques et sémantiques	24
1.3.2 Imagerie motrice	26
1.3.3 Expertise motrice	27
1.3.4 Étude de l'anatomie du cerveau	28
1.4 Le système moteur	29
1.4.1 Cortex moteur primaire.....	30
1.4.2 Aires motrices supplémentaires	31
Chapitre 2: Objectifs et hypothèses.....	34
2.1 En résumé.....	34
2.2 Objectifs et hypothèses spécifiques	35
Chapitre 3: Méthodologies	37
3.1 Électromyographie (EMG)	37
3.2 Stimulation magnétique transcrânienne (TMS)	41
3.3 Morphométrie par IRM.....	46
Chapitre 4: A facilitating role for the primary motor cortex in actin sentence processing (Étude 1).....	51
4.1 Résumé.....	52
4.2 Abstract.....	53
4.3 Introduction.....	54

4.4 Study 1	55
4.4.1 Participants.....	55
4.4.2 Stimuli.....	56
4.4.3 Procedure	57
4.4.4 Data analysis	57
4.4.5 Results.....	57
4.4.6 Discussion	57
4.5 Study 2	58
4.5.1 Participants.....	58
4.5.2 Procedure	58
4.5.3 EMG data acquisition	59
4.5.4 Data analysis	59
4.5.5 Results.....	60
4.5.6 Discussion	61
4.6 Acknowledgements.....	63
4.7 Illustrations and tables	64
Chapitre 5: Role of medial premotor areas in action language processing in relation to motor skills (Étude 2)	70
5.1 Résumé.....	71
5.2 Abstract.....	72
5.3 Introduction.....	73
5.4 Study 1a: online questionnaires	77
5.5 Study 1b: behavioural validation of semantic analogy task (SAT)	78
5.6 Study 1c: validation of the implicit motor imagery task.....	80
5.7 Study 2: rTMS	82
5.7.1 Participants.....	82
5.7.2 Experimental Procedure.....	82
5.7.3 Experimental Design.....	83
5.7.4 rTMS	83
5.7.5 Data analysis	85
5.7.6 Results.....	86
5.8 Discussion	87
5.8.1 Involvement of SMA in Action Language Processing	87

5.8.2 Motor Imagery	90
5.8.3 Resilience of SMA.....	91
5.8.4 Limitations	92
5.9 Conclusion	93
5.10 Acknowledgements.....	94
5.11 Illustrations and tables	95
Chapitre 6: Corrélats structurels de la résilience du SMA (Étude 3).....	117
6.1 Résumé.....	117
6.2 Introduction.....	117
6.3 Méthode	119
6.3.1 Participants.....	119
6.3.2 Acquisition des images	119
6.3.3 Prétraitement des images	119
6.3.6 Analyses statistiques	120
6.4 Résultats.....	122
6.5 Discussion.....	122
6.6 Illustrations et tableaux	124
Chapitre 7: Discussion générale	126
7.1 Rappel des objectifs et synthèse des résultats principaux.....	127
7.2 Discussion des résultats	128
7.3 Forces et limites	136
7.3.1 Forces et limites méthodologiques.....	136
7.3.2 Forces et limites théoriques et conceptuelles.....	139
7.4 Perspectives de recherche	142
7.5 En conclusion.....	147
Références.....	148

Liste des tableaux

Chapitre 1

Tableau 1.1 Positionnement des modèles du langage présentés dans cette thèse sur un continuum de l'incarnation du langage	20
---	----

Chapitre 4

Tableau 4.1 Statistical results for the ANOVA	66
Tableau 4.2 Statistical results for the time effect	66
Tableau 4.3 Stimuli	67
Tableau 4.4 Statistical results for the time x main-clause polarity interaction for the affirmative main-clause sentences	69
Tableau 4.5 Statistical results for the time x main-clause polarity interaction for the negative main-clause sentences	69

Chapitre 5

Tableau 5.1 Detailed statistical results from the ANCOVA	97
Tableau 5.2 Detailed statistical results for correlation analyses decomposing the Area x Stimulation x Action effect	98
Tableau 5.3 Verb/noun pairs used in SAT	99
Tableau 5.4 Stimuli lists used in SAT	100
Tableau 5.5 Coordinates of SMA and pre-SMA in previous fMRI studies	113

Chapitre 6

Tableau 6.1 Résultats statistiques des analyses de régression	124
---	-----

Liste des figures

Chapitre 1

Figure 1.1 Nombre de publications sur la cognition incarnée entre 1995 et 2016	5
Figure 1.2 Homonculi sensoriel et moteur	9
Figure 1.3 Modèle de compréhension du langage des cinq niveaux d'intégration située (Zwaan, 2014)	23
Figure 1.4 Localisation de M1 supérieur, SMA et pré-SMA	31

Chapitre 3

Figure 3.1 Taux d'échantillonnage	39
Figure 3.2 Rectification du signal EMG	40
Figure 3.3 Modèles de TMS	42
Figure 3.4 Champs électriques induits par différentes bobines de TMS	43
Figure 3.5 Prétraitement des images structurales	47
Figure 3.6 Prétraitement des images structurales	48
Figure 3.7 Modèle de surface	50

Chapitre 4

Figure 4.1 Stimuli	64
Figure 4.2 Main effect of time	64
Figure 4.3 Main effect of main-clause polarity	65
Figure 4.4 Interaction between time and main-clause polarity	65
Figure 4.5 Hand position and electrode placement	68

Chapitre 5

Figure 5.1 rTMS targets	95
Figure 5.2 Involvement of SMA in action language processing	95
Figure 5.3 General impact of rTMS	96
Figure 5.4 Impact of rTMS for human and non-human actions	96
Figure 5.5 Performance scores (in percentage) in Studies 1 and 2	114

Chapitre 6

Figure 6.1 Localisation du SMA	124
Figure 6.2 Résultats de l'analyse de région d'intérêt (régressions)	125
Figure 6.3 Résultats de l'analyse de région d'intérêt (corrélations)	125

Abréviations

ACE : effet de compatibilité action-phrased

EEG : électro-encéphalographie

EMG : électromyographie

FDI : premier muscle interosseux dorsal de la main

FDR : false discovery rate

FoV : Field of view (champ de vue)

HG : hémisphère gauche

IRM : imagerie par résonance magnétique

IUSMQ : Institut universitaire en santé universitaire de Québec

IRMf : imagerie par résonance magnétique fonctionnelle

LCR : liquide céphalo-rachidien

M1 : cortex moteur primaire

MB : matière blanche

MG : matière grise

MS : milliseconde

PMd : cortex prémoteur dorsal

PMv : cortex prémoteur ventral

Pré-SMA : aire motrice supplémentaire antérieure

rTMS : stimulation magnétique transcrânienne répétitive

SBM : surface-based morphometry (analyse morphométrique de la surface)

SLA : sclérose latérale amyotrophique

SMA : aire motrice supplémentaire

T : tesla

TE : echo time (temps d'écho)

TMS : stimulation magnétique transcrânienne

TR : repetition time (temps de répétition)

VAC : ligne verticale de la commissure antérieure (« vertical anterior commissure lign »)

VBM : volume-based morphometry (analyse morphométrique du volume)

μV : microvolts

Remerciements

Réaliser un doctorat peut parfois ressembler à un parcours du combattant, une aventure périlleuse jonchée d’embûches théoriques, méthodologiques, émotionnelles et administratives... C’est vrai. Mais il s’agit également d’un événement majeur dans le développement professionnel et personnel d’un chercheur ou d’une chercheuse en devenir. Réaliser ce doctorat et rédiger cette thèse ont été pour moi une occasion unique de développer mes connaissances et mes savoir-faire, de repousser mes limites, ainsi que de grandir et d’apprendre à me connaître. Je suis reconnaissante d’avoir pu vivre ce doctorat aux côtés de toutes ces personnes qui m’ont accompagnée, de près ou de loin, dans cette belle aventure.

Je voudrais tout d’abord remercier ma directrice de doctorat Pascale Tremblay, qui m’a formée, encadrée et soutenue avec cette rigueur bienveillante qui la caractérise : une véritable main de fer dans un gant de velours. Mais rigueur n’est pas synonyme d’austérité : Pascale est la preuve vivante que la recherche, c’est l’fun ! Je suis reconnaissante d’avoir pu réaliser ce doctorat dans son laboratoire et d’avoir tant appris d’une chercheuse aussi passionnée et engagée qui restera pour moi un modèle de rigueur, d’éthique et d’excellence. Je remercie également mon co-directeur Joël Macoir, qui a su jouer son rôle « d’avocat du diable » à la perfection, me poussant encore et toujours à considérer d’autres points de vue, d’autres aspects méthodologiques et théoriques, et à remettre en question ce qui me semblait au premier abord si évident.

J’adresse aussi mes remerciements à mes collègues de laboratoires, qui m’ont aidée à survivre aux moments plus difficiles de ce doctorat. En particulier, je remercie Isabelle de m’avoir guidée et épaulée dans plusieurs projets et d’avoir partagé avec moi sa douce folie féline. Je suis reconnaissante pour les pauses midi imposées par Catherine et les discussions enrichissantes que nous avons eues, les œuvres d’art dessinées par Mylène, les heures de discussions passionnées avec Pascale B., les récits des aventures romanesques d’Anne-Marie, l’extraordinaire et inaltérable bonne humeur de Marie-Hélène et d’Ariane, les fous rires avec Avril, ainsi que pour tous les moments partagés avec chacune et chacun des étudiants aux côtés desquels j’ai travaillé.

Des remerciements particuliers s'adressent à mes parents, Catherine et Jean-Pierre, qui sont des parents exceptionnels, toujours à l'écoute, toujours présents, toujours de bon conseil et qui sont un soutien inconditionnel auquel j'ai pu me raccrocher lors des moments difficiles de ce doctorat. Prêts à tout pour leurs enfants, ils ont poussé le vice jusqu'à relire ma thèse en quête des coquilles perdues ! Je remercie également mes deux frères Vincent et Léo qui sont chers à mon cœur et qui le resteront quelle que soit la distance qui nous sépare. Je tiens également à remercier mes amis pour leur soutien moral, en particulier Mélanie pour la richesse des discussions existentialistes qui nous ont animées pendant de longues soirées, Maximiliano pour ses conseils toujours avisés, Aurélie pour son écoute et parce que je peux tout lui dire sans avoir peur d'être jugée, Amélie et Audrey pour avoir partagé avec moi de belles aventures artistiques et potagères. Enfin, des remerciements particuliers vont à Max, qui a vécu le doctorat au quotidien avec moi, qui a su me faire rire quand je ne pouvais que pleurer et qui a su m'apporter tout le soutien dont j'ai eu besoin pour réaliser ce projet qui me tenait tant à cœur.

Avant-propos

Cet ouvrage se présente sous la forme d’une thèse par articles organisée en sept chapitres. Une introduction générale (Chapitre 1), la présentation des objectifs et hypothèses de la thèse (Chapitre 2) ainsi qu’une présentation des méthodologies employées (Chapitre 3) précèdent les articles scientifiques (Chapitres 4, 5, et 6) et la discussion générale (Chapitre 7). Ces articles ont été réalisés dans le cadre du doctorat de Melody Courson, sous la direction de la Dre Pascale Tremblay et du Dr Joël Macoir. L’article 1 a été publié dans la revue *Behavioural Brain Research* et l’article 2 a été publié dans la revue *Cortex*. À l’exception de la mise en page, les articles 1 et 2 présentés dans cette thèse sont identiques aux articles publiés. L’article 3 n’a pas été soumis pour publication mais présente néanmoins une structure identique à celle des deux autres articles. Melody Courson est l’auteure principale de ces trois articles, pour avoir réalisé la majeure partie de la recension des écrits, de l’élaboration des devis de recherche, des expérimentations, de l’analyse des résultats et de la rédaction de ces trois études. Les coauteurs Dre Pascale Tremblay et Dr Joël Macoir ont participé à l’élaboration des protocoles et des analyses, de même qu’à la révision et à la correction des manuscrits. La passation des expérimentations a été rendue possible grâce au matériel expérimental du laboratoire de la Dre Pascale Tremblay.

Chapitre 1: Introduction

« Le sage est un homme d'action, quand le sot se contente d'espérer en tremblant. Le sage vit au présent : il ne désire que ce qui est ou que ce qu'il fait. C'est l'esprit du stoïcisme. C'est l'esprit du spinozisme. C'est l'esprit, quelles que soient les doctrines, de toute sagesse. Ce n'est pas l'espérance qui fait agir, c'est la volonté. Ce n'est pas l'espérance qui libère, c'est la vérité. Ce n'est pas l'espérance qui fait vivre, c'est l'amour » (Comte-Sponville, 2006).

1.1 La cognition incarnée

La question de la relation corps/esprit, qui taraude le penseur depuis les origines de la philosophie, oppose deux courants de pensée : le dualisme qui propose une coexistence du corps et de l'esprit, et le monisme qui soutient la théorie d'une unité de ces deux entités. Dès le IV^{ème} siècle av. J. C., Platon prônait la séparation du corps et de la pensée, défendant l'idée que le corps est un obstacle à la connaissance. Deux millénaires plus tard, René Descartes (1649) soutenait même que « l'âme et le corps agissent l'un contre l'autre ». Pour autant qu'ils fussent dualistes, ces philosophes ne purent nier les liens qui existent entre corps et esprit, l'un considérant que « l'âme est liée au corps lorsqu'elle se sert de [lui] pour considérer un objet par la [perception] » (Platon), l'autre attribuant l'expérience des émotions et des perceptions à l'« étroite union » entre corps et esprit (Descartes, 1644). Cette union est, en revanche, centrale dans la pensée moniste de Parménide (V^{ème} siècle av. J.C.), qui écrivait que « la pensée est la même chose que l'être [car] sans l'être sur lequel elle repose, vous ne trouverez pas la pensée ». Spinoza (1677) décrivait une relation tripartite dans laquelle un concept de l'esprit lié au corps humain est nécessairement lié à la fois au corps humain et au corps extérieur qui agit sur lui.

Cette pensée moniste résonne aujourd'hui dans les neurosciences cognitives, notamment dans le domaine de la cognition incarnée, qui définit les processus cognitifs comme le résultat d'interactions constantes entre cerveau, corps et environnement. En effet, la théorie de la cognition incarnée postule que le cerveau et l'environnement interagissent par le biais

du corps et que c'est de cette interaction tripartite qu'émergent les processus cognitifs (Varela, Thompson, & Rosch, 1991). Cette cognition incarnée *radicale*, ainsi nommée par Clark (1999), rejette la notion selon laquelle les fonctions cognitives reposeraient sur le traitement de représentations abstraites, ainsi que l'existence même de ces représentations. Ses défenseurs proposent des modèles de *systèmes dynamiques* selon lesquels le fonctionnement cognitif résulte de la co-évolution constante et simultanée de plusieurs systèmes qui s'influencent mutuellement (van Gelder, & Port, 1995; Varela et al., 1991).

Les théories radicales de la cognition incarnée s'opposent au mouvement computationnel qui considère le cerveau comme un ordinateur qui reçoit les informations envoyées par les organes sensoriels et calcule les spécifications de la réponse appropriée, qui est ensuite exécutée par le corps (van Gelder, & Port, 1995). Ce courant de pensée a connu un fort succès au moment du développement des ordinateurs qui ont permis de modéliser le cerveau et ses fonctions cognitives (Barsalou, 1999). Van Gelder et Port (1995, p.1) en donnent une description détaillée :

The computational approach makes [the following] assumptions. Representations are static structures of discrete symbols. Cognitive operations are transformations from one static symbol structure to the next. These transformations are discrete, effectively instantaneous, and sequential. The mental computer is broken down into a number of modules responsible for different symbol-processing tasks. A module takes symbolic representations as inputs and computes symbolic representations as outputs. At the periphery of the system are input and output transducers: systems which transform sensory stimulation into input representations, and output representations into physical movement. The whole system, and each of its modules, operates cyclically: input, internal manipulation, output.

Fodor (1983), un des fers de lance de l'approche computationnelle, propose un modèle de la cognition reposant sur des modules spécialisés qui sont les systèmes d'entrée de l'information (les systèmes sensoriels) : la vue, l'odorat, le toucher, l'ouïe, le goût et le langage. Ces six modules sont hautement spécialisés et indépendants les uns des autres. Or, l'intégration d'informations de plusieurs modules est souvent nécessaire pour réaliser nos actions. Fodor (1983) illustre ce point en expliquant que pour parler de ce que nous voyons, il nous faut confronter les informations visuelles et langagières. Il propose que ce

traitement supramodal abstrait soit réalisé par des systèmes centraux, qui procèdent à des calculs portant sur les informations émanant des différents modules et produisent l'information de sortie appropriée. Dans ce modèle de la production de la parole, les représentations sémantiques sont strictement abstraites.

Il existe des théories intermédiaires qui suggèrent une cognition incarnée représentationnelle. Le modèle esquissé par Clark (1999) vise à concilier les modèles de cognition incarnée radicale et les modèles de représentations abstraites. En somme, le système proposé maintient une coordination entre les mondes interne et externe par l'utilisation de stratégies cognitives qui interviennent *en parallèle* à l'interaction du corps avec l'environnement et non en amont. Clark (1999) émet l'hypothèse qu'il existe des fonctions cognitives incarnées de haut niveau sur lesquelles reposent la réalisation de certaines tâches cognitives complexes. La résolution de multiplications complexes qui nécessite l'utilisation d'un crayon et d'un papier est, pour Clark (1999), un exemple de l'interaction entre fonctions cognitives de haut niveau et environnement. Barsalou (1999), quant à lui, conçoit une cognition qui repose sur la simulation mentale et sur un système de représentations exclusivement incarnées. Dans le cadre de ce modèle de cognition qu'il nomme *cognition située*, les représentations d'éléments perceptuels et introspectifs sont extraites de nos expériences interactives avec l'environnement (p. ex. la sensation de douceur liée au toucher d'un tissu de soie). L'exposition à différentes variantes d'un de ces éléments mène à la création d'un simulateur capable de générer une infinité de simulations de cet élément perceptuel ou introspectif. Les simulateurs sous-tendent également les concepts abstraits par des simulations complexes mêlant des éléments perceptuels et introspectifs et constituent la base du système conceptuel sur lequel s'exercent les fonctions cognitives. La mémoire repose donc sur la simulation : le rappel d'un souvenir, d'un concept ou d'une connaissance est une simulation du contenu perceptuel et introspectif de l'information récupérée.

Loin d'être élucidée, la nature des interactions entre cerveau et cognition est l'objet de nombreuses études dans de nombreux domaines des sciences cognitives: les émotions, les habiletés numériques, l'imagerie motrice, les interactions sociales et le langage en sont quelques exemples. Ces recherches mettent en évidence des interactions bidirectionnelles

entre la cognition et le corps, qui supportent une vision incarnée de la cognition. À titre d'exemple, le traitement cognitif des nombres peut avoir un impact sur des actions de préhension d'objets : la saisie uni-manuelle d'un petit objet est facilitée par la perception d'un petit nombre (p. ex. « 2 ») et il en est de même pour un gros objet et un grand nombre (p. ex. « 10 ») (Lindemann, Abolafia, Girardi, & Bekkering, 2007). À l'inverse, le corps peut agir sur la cognition numérique, à travers par exemple les postures numériques des doigts (c.-à-d. les positionnements des doigts qui indiquent un nombre de un à cinq), qui facilitent la compréhension des nombres (Sixtus, Fischer, & Lindemann, 2017). L'étude des processus cognitifs émotionnels a mené à l'observation de phénomènes similaires. En effet, le traitement des émotions peut avoir un impact sur la posture, avec une diminution de la hauteur de la posture lors de la génération de mots liés au concept de déception en comparaison à la génération de mots liés à la fierté (Oosterwijk, Rotteveel, Fischer, & Hess, 2009). Le traitement des émotions peut également avoir un impact sur la contraction de muscles faciaux impliqués dans l'expression d'émotions spécifiques, comme la contraction des muscles zygomatiques, impliqués dans le sourire : la reconnaissance de la joie exprimée par l'émetteur entraîne une contraction spécifique de ces muscles du sourire chez le récepteur (Niedenthal, Winkielman, Mondillon, & Vermeulen, 2009). Réciproquement, la contraction des muscles impliqués dans l'expression d'une émotion participe au traitement cognitif de cette émotion chez celui qui sourit (Niedenthal et al., 2009). En effet, lorsque l'on empêche la contraction des muscles zygomatiques, la reconnaissance de la joie est altérée. Ces études comportementales soulignent l'interdépendance qui semble unir le corps et les processus cognitifs.

Le nombre de recherches sur la cognition incarnée a fortement augmenté (Figure 1.1) suite à la découverte des neurones miroirs chez le chimpanzé (Gallese, Fadiga, Fogassi, & Rizzolatti, 1996). Des électrodes implantées dans le cortex prémoteur ventral (F5) de singes ont permis d'enregistrer les potentiels d'action émis par les neurones. Les neurones miroirs ont été nommés ainsi car ils s'activent lors de l'exécution d'actions par le singe, mais également lors de l'observation de ces mêmes actions réalisées par un humain ou un autre singe. Cette découverte a eu un impact considérable sur la compréhension du fonctionnement du cerveau : au-delà de montrer que le système moteur peut jouer un rôle

dans d'autres fonctions que la motricité, cette étude a révélé que cette polyvalence du système moteur repose sur un mécanisme observable au niveau du neurone individuel.

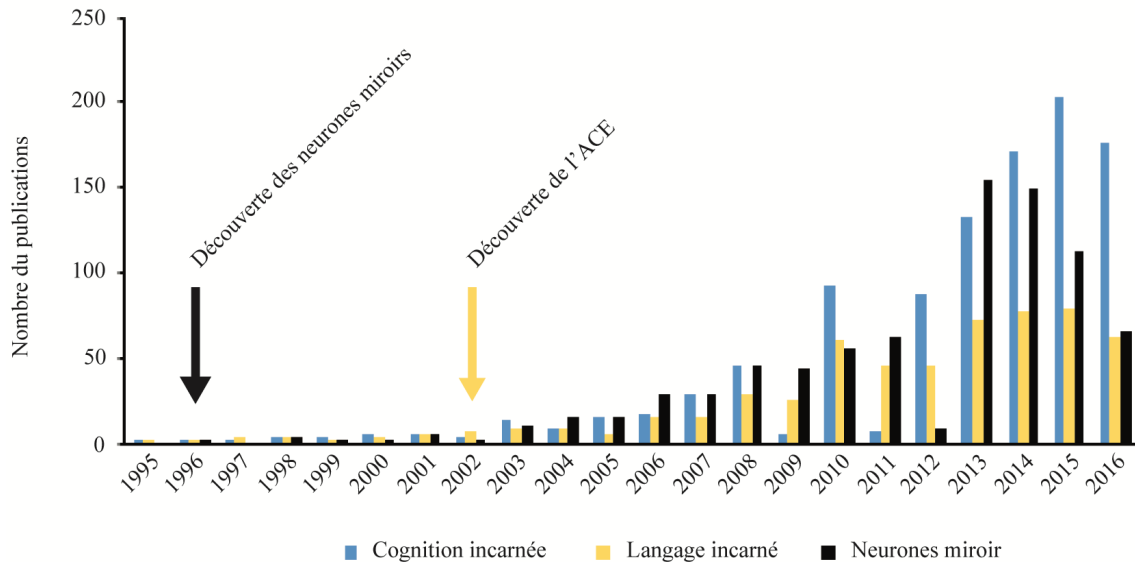


Figure 1.1 Nombre de publications sur la cognition incarnée entre 1995 et 2016. Données issues de Pubmed avec les mots clés « embodied cognition » pour la cognition incarnée (en bleu), « embodied language » pour le langage incarné (en jaune) et « mirror neurons » pour les neurones miroirs (en noir). En 1996, Gallese et al. découvrent les neurones miroirs, ce qui ouvre la voie de la recherche sur la cognition incarnée en neurosciences. En 2002, Glenberg et Kaschack montrent l'effet de compatibilité action-langage (ACE), alimentant ainsi l'intérêt scientifique pour le rôle du système moteur dans le traitement du langage.

Chez l'humain, on parle de système miroir car les preuves de l'existence de neurones miroirs sont moins directes que pour les singes. En effet, les électrodes intracrâniennes qui sont implantées chez l'humain sont moins précises car elles enregistrent l'activité de populations de neurones plutôt que de neurones individuels. De plus, l'implantation d'électrodes chez l'humain s'effectue uniquement chez des patients épileptiques avant une neurochirurgie. En raison de la nature invasive de cette technique, les électrodes ne peuvent être implantées chez des sujets sains, ce qui limite la généralisation des résultats à l'ensemble de la population. Par ailleurs, les électrodes ont pour but initial de localiser le foyer épileptique de ces patients et sont donc positionnées par les médecins et non par les chercheurs, qui formulent alors leurs hypothèses et élaborent leur protocole expérimental *a fortiori*, en fonction de la localisation des électrodes. Ces études sont donc peu

nombreuses dans la littérature. À ce jour, il n'existe qu'une étude ayant enregistré des neurones du système moteur chez l'humain lors de tâches d'exécution et d'observation d'actions ([Mukamel, Ekstrom, Kaplan, Iacoboni, & Fried, 2010](#)). Ces électrodes ont enregistré l'activité de neurones de l'aire motrice supplémentaire (SMA) lors de l'exécution d'actions ainsi que lors de l'observation de vidéos d'action, ce qui suggère la présence d'un système de neurones miroirs dans cette aire motrice chez l'humain. La découverte des neurones miroirs ([Gallese et al., 1996](#)) a entraîné une augmentation progressive du nombre de publications scientifiques en cognition incarnée (Figure 1.1).

Les techniques d'investigation en neurosciences, telles que l'imagerie par résonance magnétique (IRM), l'électroencéphalographie (EEG), la tomographie par émission de positons (TEP) et la stimulation magnétique transcrânienne (TMS), ont permis aux neurosciences cognitives d'apporter un éclairage neurobiologique à la question de la cognition incarnée. Des interactions bidirectionnelles similaires à celles observées en sciences cognitives entre le système moteur et la cognition ont été mises en évidence au niveau cérébral. Dans le domaine de la cognition sociale, par exemple, les aires cérébrales motrices s'activent chez un individu qui observe les actions d'un autre ([Aziz-Zadeh, Wilson, Rizzolatti, & Iacoboni, 2006](#); [Buccino et al., 2001](#); [Wheaton, Thompson, Syngieniotis, Abbott, & Puce, 2004](#)). Ces activations sont plus importantes lorsque l'observateur possède des représentations motrices des actions observées, par exemple lorsqu'un danseur professionnel observe une personne effectuant des pas de danse ([Calvo-Merino, Grèzes, Glaser, Passingham, & Haggard, 2006](#)). Ainsi, les actions observées dans l'environnement entraînent des activations cérébrales motrices chez l'observateur, menant à une compréhension et à une anticipation de ses intentions ([Blakemore & Decety, 2001](#)), et l'expertise motrice de l'observateur facilite ce traitement cognitif. Les neurosciences cognitives ont montré que le système moteur participe à d'autres processus cognitifs liés à la motricité incluant l'imagerie motrice, qui est le fait de s'imaginer réaliser une action en l'absence d'exécution motrice ([Solodkin, Hlustik, Chen, & Small, 2004](#)), la perception auditive de sons d'actions, comme le bruit d'une scie ([Aziz-Zadeh, Iacoboni, Zaidel, Wilson, & Mazziotto, 2004](#)), la perception de la parole, qui est l'acte moteur de produire

du langage (Berent et al., 2015; Fadiga, Craighero, Buccino, & Rizzolatti, 2002) et le traitement du langage d'action.

1.2 Le langage incarné

Le langage incarné est la branche des neurosciences qui étudie les interactions entre les aires sensorielles et motrices, et le traitement du langage. L'hypothèse selon laquelle le langage pourrait être incarné a été émise très rapidement après la découverte des neurones miroirs (Rizzolatti & Arbib, 1998). L'argument clé, bien que non démontré, était que l'aire F5 du chimpanzé correspond à l'aire de Broca de l'humain, qui joue un rôle central dans le traitement du langage, et qui contiendrait donc des neurones miroirs. Cependant, l'incarnation du langage ne se limite pas à l'implication d'une seule aire cérébrale. Des aires cérébrales impliquées dans le traitement auditif (c.-à-d. les gyri temporaux moyen et supérieur postérieurs) et dans le traitement olfactif (p. ex. cortex piriforme) sont actives lors de la lecture de mots associés à des sons (p. ex. « téléphone ») (Kiefer, Sim, Herrnberger, Grothe, & Hoenig, 2008) ou à des odeurs (p. ex. « jasmin ») (González et al., 2006), ce qui suggère que ces aires sensorielles participent au traitement sémantique du langage sensoriel. Par ailleurs, un phénomène similaire à celui décrit par Lindemann et al. (2007) dans le contexte de la cognition numérique a été rapporté concernant l'effet facilitateur du langage sur l'exécution motrice : l'écartement des doigts lors de la préhension d'un objet cubique est modulé par la taille de l'objet dont le nom est présenté juste avant l'action de préhension (Glover, Rosenbaum, Graham, & Dixon, 2004). L'écartement des doigts est plus grand lorsque le mot représente un plus gros objet (p. ex. « pomme ») et plus petit lorsque le mot représente un objet plus petit (p. ex. « raisin »), ce qui suggère que le traitement du langage d'action peut avoir un rôle à jouer dans l'exécution motrice. Ainsi, le langage entretient des liens étroits avec les systèmes sensoriels et moteur.

1.2.1 Le langage d'action

La majorité des études qui s'intéressent au langage incarné portent sur le langage d'action, qui comprend les noms d'outils (ex. « marteau », « crayon »), les verbes d'action (p. ex. « clouer », « écrire »), ainsi que les phrases et expressions qui contiennent ces mots d'action. L'étude de Glenberg et Kaschack (2002) a été le coup d'envoi de la recherche sur

le langage incarné (Figure 1.1). Cette étude pionnière a mis en évidence l'effet de compatibilité action-phrased (ACE). Dans cette étude, les participants lisaient des phrases dont la moitié était sémantiquement correctes, et devaient déterminer si des phrases d'action impliquant un mouvement vers le corps (p. ex. « Lise te donne le livre ») ou s'éloignant du corps (p. ex. « Tu donnes le livre à Lise ») avaient du sens en appuyant sur le bouton de réponse approprié, l'un étant proche et l'autre éloigné du corps. L'ACE est la perturbation de la réponse dans le cas d'une incompatibilité entre la direction de l'action de la phrase et de celle de la réponse (p. ex. lorsque les participants devaient déplacer leur main vers le bouton proche pour juger la phrase « Tu donnes le livre à Lise »). Cette perturbation était mesurée par un allongement du temps de lecture de la phrase qui traduisait une interférence entre la préparation motrice du mouvement de réponse et le traitement sémantique de la phrase, supposés simultanés dans cette tâche. Cette interférence a été reproduite avec des phrases à la troisième personne du singulier (Bergen & Wheeler, 2005), ainsi qu'avec des positions de mains différentes plutôt qu'avec des directions de mouvement différentes (Aravena et al., 2010). L'ensemble de ces résultats montre que la préparation motrice peut perturber le traitement sémantique de l'action lorsque ces deux processus sont compatibles et simultanés. À l'inverse, le traitement du langage d'action serait perturbé dans le cas d'un traitement moteur simultané (Sato, Mengarelli, Riggio, Gallese, & Buccino, 2008). Cette interférence entre le traitement langagier et l'exécution motrice témoigne d'une interaction entre ces deux fonctions, qui reposent, au moins en partie, sur les mêmes mécanismes cognitifs. Par ailleurs, le traitement du langage d'action compatible avec l'action (sous la forme de lecture de verbes d'action) induit un effet de perturbation de l'action si les processus langagiers et moteurs sont simultanés (c.-à-d. si le stimulus langagier est présenté en même temps que le signal go, qui donne le feu vert au participant pour réaliser l'action), tandis qu'il entraîne un effet de facilitation de l'action si le traitement du langage d'action précède l'action (Boulenger et al., 2006; de Vega, Moreno, & Castillo, 2013). L'ensemble de ces données montre la coexistence de liens inhibiteurs et facilitateurs entre le traitement du langage d'action et le système moteur. Ces effets de facilitation et de perturbation ne sont pas contradictoires, mais complémentaires : ils résultent tous deux d'une interaction entre l'action et le

traitement du langage d'action. L'ensemble de ces effets d'interférence et de facilitation constitue un argument fort pour les défenseurs du langage incarné.

L'étude de pathologies neurodégénératives a également contribué à l'engouement neuroscientifique pour la théorie du langage incarné en apportant au débat l'argument suivant : si le traitement du langage d'action est spécifiquement déficitaire dans des pathologies d'origine motrice, c'est que le système moteur est nécessaire au traitement du langage d'action. La littérature rapporte en effet un déficit spécifique de la compréhension de verbes par rapport aux noms chez des patients atteints de pathologies neurodégénératives d'origine motrice incluant la maladie de Parkinson (Boulenger et al., 2008; Fernandino et al., 2013a, 2013b) et la sclérose latérale amyotrophique (SLA) (Bak & Hodges, 2004; York et al., 2014). Le même déficit a été observé chez les patients atteints de la maladie de Parkinson pour la production de verbes d'actions (Péran et al., 2003).

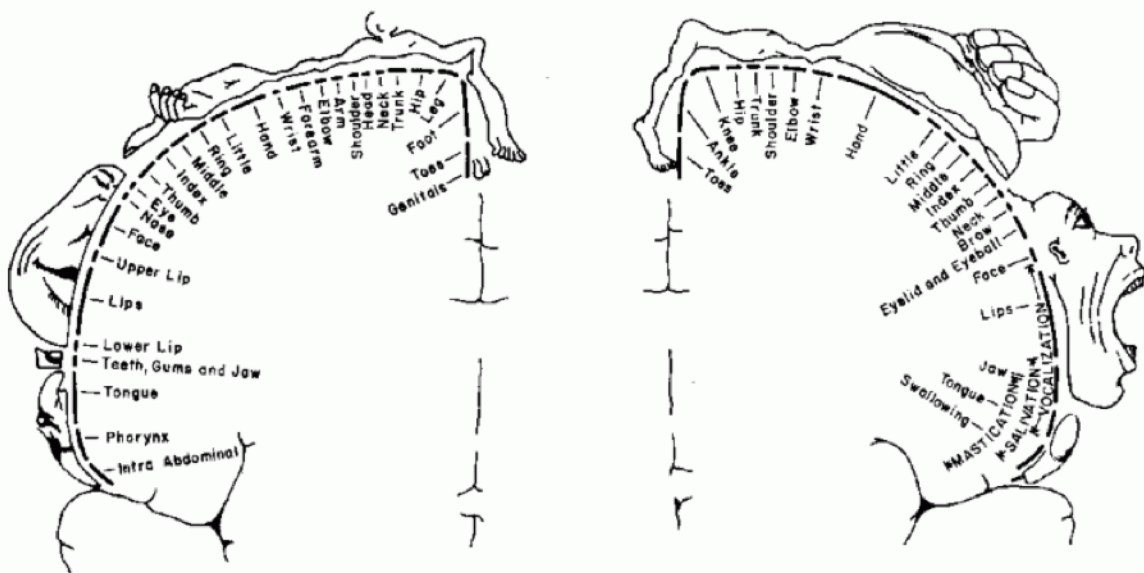


Figure 1.2 Homonculi sensoriel et moteur. À gauche, l'homonculus sensoriel illustre la somatotopie des représentations sensorielles dans le gyrus post-central, aussi appelé cortex somatosensoriel ou S1. À droite, l'homonculus moteur illustre la somatotopie des représentations motrices dans le gyrus précentral, appelé cortex moteur primaire ou M1. (Source : Penfield, & Rasmussen, 1950).

L'observation d'une réponse motrice¹ lors du traitement du langage d'action, mesurée par les techniques de neuroimagerie et de neurostimulation, est un élément clé de la recherche sur le langage incarné. Dans une population adulte en santé, les mots d'action présentés seuls, visuellement ou auditivement, induisent une réponse motrice qu'il s'agisse de noms d'outils (Carota, Moseley, & Pulvermüller, 2012; Gough et al., 2012) ou de verbes d'action (Frak, Nazir, Goyette, Cohen, & Jeannerod, 2010; Innocenti, De Stefani, Sestito, & Gentilucci, 2014; Kemmerer, Castillo, Talavage, Patterson, & Wiley, 2008; Kuipers, van Koningsbruggen, & Thierry, 2013; Labruna, Fernández-del-Olmo, Landau, Duqué, & Ivry, 2011; Pulvermüller, Härle, & Hummel, 2001; Pulvermüller, Shtyrov, & Ilmoniemi, 2005; Repetto, Colombo, Cipresso, & Riva, 2013; van Dam, van Dijk, Bekkering, & Rueschemeyer, 2012; Willems & Casasanto, 2011; Yang & Shu, 2012). Les mots d'actions isolés, particulièrement les verbes d'action sont les stimuli les plus utilisés dans la littérature sur le langage incarné. Quelques études ont cependant montré une réponse motrice lorsque les noms d'outils et les verbes d'actions étaient intégrés dans des phrases (Aravena et al., 2012; Liuzza, Candidi, & Aglioti, 2011; Moreno, De Vega, & León, 2013; Tettamanti et al., 2005; Tremblay, Sato, & Small, 2012; Tremblay & Small, 2011a), sans toutefois distinguer l'influence de chacune de ces catégories de mots sur la réponse motrice. Un dernier aspect important de la littérature sur le langage incarné concerne la somatotopie de l'implication motrice. La somatotopie est l'organisation des cortex sensorimoteurs en fonction des différentes parties du corps (Figure 1.2). Plusieurs études ont montré une certaine somatotopie dans les réponses de M1, avec une réponse de l'aire de la main lors du traitement de langage d'action manuelle (p. ex. « attraper ») et une réponse de l'aire du pied lors du traitement de langage d'action du pied (p. ex. « botter ») (Aziz-Zadeh et al., 2006; Hauk, Johnsrude, & Pulvermüller, 2004; Pulvermüller, Hauk, Nikulin, & Ilmoniemi, 2005; Pulvermüller, Shtyrov, et al., 2005; Tettamanti et al., 2005). La somatotopie des activations de M1 est toutefois approximative, et n'a pu être reproduite de manière systématique (Moody-Triantis, Humphreys, & Gennari, 2014). Elle constitue malgré tout un argument majeur pour les défenseurs des théories du langage incarné, qui

¹ Dans le cadre de cette thèse, les expressions « réponse motrice », « activation motrice », « implication motrice » font référence à la réponse, à l'activation, à l'implication du système moteur, incluant les aires motrice et pré-motrices.

considèrent que si l'activation du système moteur ne reflétait pas son implication dans le traitement sémantique du langage d'action, elle ne serait pas somatotopique.

1.2.2 Enjeux théoriques

Au début des années 2000, les premières études montrant un lien comportemental et neurobiologique entre le système moteur et le traitement du langage d'action (Glenberg & Kaschak, 2002; Hauk et al., 2004; Péran et al., 2003) ont ouvert une nouvelle voie dans la recherche neuroscientifique et déclenché un fort engouement pour la théorie du langage incarné. Cet engouement a été accompagné d'une tendance à la surinterprétation des résultats montrant un lien entre les systèmes moteur et langagier (Glenberg & Kaschak, 2002; Hauk et al., 2004; Pulvermüller, 2005). Une partie de la communauté scientifique s'est cependant montrée critique vis-à-vis de ces découvertes (Mahon & Caramazza, 2005, 2008; Negri et al., 2007) et une bipolarisation du débat théorique s'est instaurée entre les défenseurs et les détracteurs de la théorie du langage incarné.

La question sous-jacente au débat qui entoure le langage incarné est celle de la représentation de la connaissance dans le cerveau humain. Comment le cerveau représente-t-il les concepts, notamment les concepts d'action ? Où ces représentations sémantiques sont-elles stockées ? Comment accède-t-on au sens des mots, aux concepts qu'ils représentent ? En d'autres termes, la question fondamentale qui est au cœur de ce débat dichotomique est celle de la représentation des concepts dans notre cerveau. Notre système sémantique est-il modal, ancré dans les systèmes sensoriels et moteur, est-il amodal, c'est-à-dire qu'il repose sur des concepts abstraits indépendants des systèmes sensoriels et moteur, ou repose-t-il sur l'utilisation parallèle ou en interaction de représentations modales et amodales ? De nombreuses théories du système sémantique sous-tendant le langage d'action se mesurent les unes aux autres. Les plus débattues dans la littérature sont aussi les plus extrêmes et les plus extrêmement opposées. Ces positions théoriques sont celles du *langage incarné* et du *langage désincarné*.

La position incarnée la plus radicale réfute l'existence d'un système sémantique abstrait (Fodor, 1983), constitué d'un stock de représentations abstraites tels que les mots. Le traitement du langage repose, selon cette théorie, sur la simulation : « [...] compréhension

is a simulation process. That is, when understanding, we simulate the content of the language using bodily and neural systems of action, perception and emotion » (Glenberg, 2015, p. 167). Selon Gallese et Lakoff (2005), la compréhension du langage est incarnée et repose sur le principe de l'exploitation neurale, décrite ainsi : « a key aspect of human cognition is *neural exploitation* - the adaptation of sensory-motor brain mechanisms to serve new roles in reason and language, while retaining their original functions as well » (Gallese & Lakoff, 2005, p. 456). En somme, ce que les auteurs proposent, c'est un modèle multimodal du système sémantique. En opposition aux modèles supramodaux dans lesquels des aires dites associatives intègrent les informations issues des aires modales, dans ce modèle multimodal, les aires motrices et pariétales intègrent les modalités d'action et de perception d'action. Ces aires sont intégrées au sein d'un réseau qui a pour rôle de contrôler l'action, mais également de construire une représentation sémantique d'action qui contient les actions elles-mêmes, les objets sur lesquels s'exercent ces actions et les composantes spatiales de ces actions. Des études en sciences et neurosciences cognitives montrent en effet une implication de ces aires dans le traitement visuel (p. ex. Buccino et al., 2001), auditif (p. ex. Aziz-Zadeh et al., 2004), somatosensoriel (p. ex. Avanzini et al., 2016) et spatial (p. ex. Di Dio et al., 2013) des actions.

Une seconde théorie, un peu moins radicale, défend l'incarnation du langage : « Action-Perception Theory » (Garagnani & Pulvermüller, 2016; Pulvermüller & Garagnani, 2014). Pour Pulvermüller (Pulvermüller & Fadiga, 2010), le langage est incarné car les aires motrices sont impliquées rapidement après la présentation du langage d'action (Pulvermüller et al., 2001; Pulvermüller, Lutzenberger, & Preissl, 1999; Pulvermüller, Hauk, Nikulin, & Ilmoniemi, 2005) et de manière somatotopique (Hauk et al., 2004; Pulvermüller et al., 2001; Pulvermüller, Hauk, et al., 2005; Pulvermüller, Shtyrov, et al., 2005), c'est-à-dire que des verbes d'actions manuelles induisent une réponse dans l'aire motrice de la main, tandis que les verbes d'actions du pied entraînent une activation de l'aire motrice du pied, etc. Selon ce même chercheur (Pulvermüller, 2013b; Pulvermüller & Fadiga, 2010), les études cliniques montrant un déficit spécifique du langage d'action chez des patients atteints de pathologies neurodégénératives motrices (Bak & Hodges, 2004; Boulenger et al., 2008) démontrent la nécessité du système moteur pour comprendre

le langage d'action. Cette théorie repose sur le principe de l'apprentissage hebbien (Pulvermüller, 1999, 2005, 2013a; Pulvermüller & Fadiga, 2010) qui peut être résumé par le fameux adage « what fires together wires together ». En d'autres termes, lorsque, enfants, nous apprenons les mots d'action, c'est en étant confronté simultanément à l'exécution de l'action et à la perception du mot d'action prononcé par l'adulte. Des connexions se créent alors entre les aires motrices et sensorielles. Le système sémantique est composé de ces réseaux distribués, inter-reliant les aires sensorielles, motrices et limbiques (impliquées dans le traitement des émotions), mais aussi de « hubs » sémantiques (*c.-à-d.* centres sémantiques) (Garagnani & Pulvermüller, 2016; Pulvermüller, 1999, 2005, 2013a, 2013b). Ces hubs sont adjacents aux aires sensorielles et motrices primaires et localisés dans le cortex préfrontal, le lobe temporal antérieur et le lobe pariétal inférieur (Pulvermüller, 2013a). Ils sont à la fois multimodaux (Pulvermüller, 2013a), c'est-à-dire qu'ils intègrent les informations provenant de diverses régions motrices et sensorielles primaires, et amodaux (Pulvermüller, 2013b), c'est-à-dire abstraits. Pour Pulvermüller (2013b), de nombreux réseaux distribués sont à la fois incarnés et symboliques. Ce modèle proposé par Pulvermüller est incarné puisqu'il défend la théorie selon laquelle les activations motrices observées lors du traitement de langage d'action sont d'origine sémantique. Cependant, à l'inverse de Glenberg (2015), Pulvermüller (1999) admet que certains mots, tels que les mots grammaticaux, puissent ne pas être incarnés. Il reconnaît également qu'il reste à démontrer une implication motrice lors du traitement de mots abstraits (Pulvermüller, 2005) pour considérer une incarnation absolue du langage.

Ces théories du langage incarné, qui sont les plus radicales, soulèvent le problème de la représentation des concepts abstraits, comme les concepts de *justice* ou de *patience* (Mahon & Caramazza, 2008). Comment de tels concepts peuvent-ils être représentés dans un système sémantique exclusivement façonné par les expériences sensorielles, motrices et émotionnelles ? Un article au titre provocateur « Processing abstract language modulates motor system activity » (Glenberg et al., 2008a) semble annoncer que le problème est résolu. Or les phrases « abstraites » utilisées dans cette étude reposent sur des verbes impliquant une notion abstraite d'action (p. ex. « Anna te délègue les responsabilités ») laquelle pourrait être associée à des programmes moteurs nécessaires à l'action de donner

un objet. De plus, le traitement de phrases véritablement abstraites n'induit pas d'activations motrices et c'est pour cette raison qu'elles sont utilisées dans les conditions contrôles de nombreuses études du langage incarné (p. ex. [Desai, Binder, Conant, & Seidenberg, 2010](#); [Gianelli & Volta, 2015](#); [Scorolli et al., 2011](#)). Certaines théories tentent d'intégrer les concepts abstraits à un système sémantique incarné en proposant par exemple que les mots abstraits induisent une simulation située reposant sur des éléments introspectifs liés à l'expérience ([Barsalou, 1999](#)). Pour tenter de résoudre le problème de l'incarnation des concepts abstraits, Pulvermüller ([2013b](#)) propose que « Although all semantic processes are grounded in action and perception, only a subset remain "embodied" in action and perception processes, with memory, symbol combination and variability of usage driving "disembodiment" ». Ainsi certains concepts abstraits tels que « liberté » peuvent être indirectement liés à des actions telles que celles de retirer des menottes ou d'ouvrir une porte. Il manque cependant à ce jour des données expérimentales pour confirmer ces hypothèses. Sans la résolution du problème de la représentation du langage abstrait, la théorie radicale du langage incarné ne peut être confirmée ([Mahon, 2015b](#); [Mahon & Caramazza, 2008](#)).

À l'opposé sur le continuum de l'incarnation du langage se situent les théories dites désincarnées. Une position strictement désincarnée, c'est-à-dire qui défend la nature abstraite du langage et ne reconnaît aucune implication motrice dans le système sémantique, est mentionnée (sans références) dans les articles scientifiques défendant un système sémantique incarné (p. ex. [Pulvermüller, 2013b](#)). Les défenseurs d'un système sémantique abstrait soutiennent qu'une telle position (strictement désincarnée) n'existe pas ([Mahon & Caramazza, 2008](#)). L'abondance des données de la littérature qui montrent un lien entre langage d'action et système moteur rendent en effet difficile la justification d'une telle position théorique. La théorie la plus radicalement désincarnée est celle du « grounding by interaction » (l'enracinement par l'interaction) ([Mahon & Caramazza, 2008](#)). D'après cette théorie, le système sémantique est composé d'aires préfrontales, pariétales et temporales qui constituent un réseau sémantique de représentations abstraites ([Bedny & Caramazza, 2011](#)). Les auteurs de cette théorie reconnaissent l'existence d'activations motrices, mais leur dénie un rôle dans le traitement sémantique du langage

d'action et suggèrent que les activations et réponses motrices observées résultent d'une propagation de l'activation issue des aires procédant au traitement sémantique. Cette activation motrice est secondaire et ne participe pas au traitement du langage. Selon ce modèle, l'activation motrice enrichit, donne de la « couleur » à la représentation abstraite, sans être indispensable à la compréhension du langage d'action. La proposition du réseau sémantique fronto-pariéto-temporal s'appuie sur une littérature fournie, tandis que l'implication minime conférée au système moteur repose sur la négation des modèles de langage incarné et s'appuie principalement sur des contre-arguments (Mahon, 2015a, 2015b; Mahon & Caramazza, 2008), plutôt que sur des données expérimentales. L'argument des auteurs qui s'opposent aux théories radicales du langage incarné consiste à affirmer que toutes les « preuves » expérimentales avancées par les défenseurs du langage incarné peuvent également être interprétées dans le cadre d'une vision désincarnée du langage.

Ces visions incarnée et désincarnée du système sémantique s'opposent sur de nombreux points et sur de nombreuses interprétations de données expérimentales. La première de ces divergences interprétatives est liée aux résultats d'études cliniques. Plusieurs études ont montré des déficits spécifiques du langage d'action dans certaines pathologies neurologiques motrices telles que la maladie de Parkinson (Boulenger et al., 2008; Fernandino et al., 2013a, 2013b) ou la SLA (Bak & Hodges, 2004; York et al., 2014). Une interprétation incarnée de ces données consiste à conclure que l'intégrité du système moteur est nécessaire à la compréhension et au traitement du langage d'action (Pulvermüller, 2013b; Pulvermüller & Fadiga, 2010). Cependant, certains auteurs soulignent à juste titre que ces déficits sont minimes, et concluent qu'ils ne justifient pas (Binder & Desai, 2011; Mahon & Caramazza, 2008), voire qu'ils invalident (Mahon, 2015a) une théorie incarnée radicale.

Un second point de désaccord concerne la somatotopie des activations et réponses motrices observées lors du traitement du langage d'action. Cette somatotopie est interprétée par les auteurs comme une preuve que le système moteur participe au traitement sémantique du langage d'action (Hauk et al., 2004; Pulvermüller et al., 2001; Pulvermüller, Hauk, et al., 2005; Pulvermüller, Shtyrov, et al., 2005). Cependant, selon Mahon (2015b), cette

somatotopie ne suffit pas à démontrer un tel rôle du système moteur car on ne peut s'attendre à des activations autres que somatotopiques; une activation de l'aire du pied lors de la compréhension d'un verbe d'action manuelle n'aurait effectivement aucun sens. Ainsi, même dans le cas d'une diffusion des centres de traitement sémantiques vers les aires motrices, une activation somatotopique doit être attendue.

Le dérours temporel de la réponse motrice est un troisième point sur lequel de nombreuses études se sont penchées (p. ex. [Aravena et al., 2012, 2014](#); [Hauk, Shtyrov, & Pulvermüller, 2008](#); [Pulvermüller et al., 2001, 1999](#)) pour tenter de déterminer si la réponse motrice intervient pendant ou après le traitement sémantique du langage. Une activation motrice intervenant rapidement après la présentation d'un verbe d'action (de 200 ms à 300 ms) a été interprétée comme confirmant le rôle du système moteur dans le traitement du langage d'action ([Friederici, 2002](#)), bien qu'une activation motrice ait également été observée plus tardivement ([Oliveri et al., 2004](#); [Papeo, Vallesi, Isaja, & Rumiati, 2009](#)). Cette réponse motrice précoce a été interprétée comme une manifestation de l'automatisme de cette réponse ([Pulvermüller, 2005](#)) et cette automatisme comme une preuve du rôle du système moteur dans le traitement du langage d'action ([Pulvermüller, 2005](#)). Au contraire, Mahon et Caramazza ([2008](#)) ont argumenté qu'elle peut aussi être interprétée comme une diffusion des concepts désincarnés vers le système moteur. Depuis, il a été montré de manière répétée et avec des paradigmes expérimentaux variés que la réponse motrice varie en fonction du contexte (cf section 1.3.1) : elle ne peut donc plus être considérée comme automatique. Par ailleurs, l'idée même de déterminer le rôle de cette activation motrice en fonction de son dérours temporel a été remise en question ([Mahon & Caramazza, 2008](#)) car sans la connaissance des processus sous-jacents à ces activations, notamment si on ignore si ces activations sont consécutives ou non à l'extraction du concept abstrait, il n'est pas possible de déterminer leur rôle dans le traitement du langage d'action. Faisant suite à ce constat, ce même groupe ([Papeo et al., 2014](#)) a étudié la direction de l'interaction existant entre le cortex moteur primaire et le gyrus temporal moyen postérieur gauche, une aire impliquée dans le traitement sémantique. Dans un premier temps, la stimulation magnétique transcrânienne répétitive (rTMS) (cf section 3.2) inhibitrice était appliquée au-dessus de la cible temporelle (considéré comme une composante essentielle du système sémantique) ou

non (Mahon & Caramazza, 2008; Patterson, Nestor, & Rogers, 2007). Dans un second temps, la TMS était appliquée au-dessus du cortex moteur primaire (M1) pendant une tâche de compréhension de langage d'action. Il y avait donc deux conditions de stimulations : « temporal/M1 » et « M1 ». Dans la condition « M1 », l'application de TMS au-dessus de M1 a induit une augmentation des MEP lors de la compréhension de verbes d'action (c.-à-d. une augmentation de la réponse électrique mesurée à la surface du premier muscle interosseux dorsal de la main (FDI), qui indique une augmentation de l'excitabilité de M1) lors du traitement de verbes d'action en comparaison à des verbes abstraits. En revanche, dans la condition « temporal/M1 », l'application de TMS au-dessus de M1 n'a pas eu d'impact sur les MEP (Papeo et al., 2014). Les auteurs en ont conclu que l'activation motrice de M1 est consécutive au traitement sémantique ayant lieu dans le lobe temporal et que M1 ne participe pas au traitement sémantique du langage d'action. Une étude d'IRMf reposant sur une analyse de causalité de Granger (Yang & Shu, 2012) a également montré une influence causale du gyrus temporal moyen supérieur sur M1, ainsi que des relations causales *bidirectionnelles* entre le gyrus temporal moyen supérieur et le cortex prémoteur. Bien que l'analyse de la direction causale des relations entre le système sémantique temporal et les différentes aires du système moteur apporte des réponses quant au décours temporel relatif des activations des aires les unes par rapport aux autres, ce type de données est encore rare et la question du décours temporel reste au cœur du débat.

Cette bipolarisation du débat présente certains avantages. Premièrement, comme décrit précédemment, il existe des lacunes dans chacune de ces théories, qui justifient à elles seules que l'une et l'autre soient critiquées et remises en question, dans le but d'affiner les modèles du traitement du langage. De plus, la confrontation de théories divergentes a toujours fait partie intégrante de la recherche, dans tous les domaines de la connaissance. Elle permet d'éviter qu'une seule théorie s'impose comme modèle absolu. C'est souvent de l'argumentation de points de vue opposés que peuvent émerger de nouveaux concepts et de nouvelles avenues de recherche. L'existence de cette forte bipolarisation théorique présente toutefois des désavantages notables. Tout d'abord, de part et d'autre de cette frontière théorique, les auteurs définissent parfois la théorie adverse caricaturalement, sans systématiquement s'appuyer sur des références pour justifier ces définitions (p. ex. Mahon,

2015b; Pulvermüller, 2013b). Ces exagérations sont une stratégie argumentative qui nuit à la qualité scientifique du débat. De plus, le recours à des analogies peu constructives² dans l'argumentation alourdit considérablement le débat. Enfin, ces positions théoriques radicales attirent l'attention bien davantage que toutes les autres positions, plus modérées, qui s'échelonnent le long d'un continuum de l'incarnation du langage. Ces positions modérées (p. ex. Binder & Desai, 2011; Patterson et al., 2007; Zwaan, 2014) sont dénigrées par l'un (Mahon, 2015a, 2015b) et ignorées par l'autre (Glenberg, 2015) des extrêmes qui accaparent le débat et le réduisent à leur duel théorique.

Selon Zwaan (2014), les chercheurs qui s'opposent dans ce débat ne pourront trouver de consensus car leurs interprétations des mêmes données sont diamétralement opposées et guidées par des *a priori* théoriques. Or si le débat théorique se réduit à déterminer si le langage est incarné ou désincarné, il ne s'agit plus que de prouver qui, des défenseurs ou des détracteurs de la théorie du langage incarné, a raison et la compréhension du système sémantique est relayée au second plan. Il existe cependant d'autres modèles du système sémantique qui élargissent le champ d'investigation au-delà de ce débat bipartite. En effet, plusieurs études (Aravena et al., 2012, 2014; Boulenger, Hauk, & Pulvermüller, 2009; de Vega et al., 2014; Desai, Conant, Binder, Park, & Seidenberg, 2013; Liuzza et al., 2011; Moody & Gennari, 2010; Raposo, Moss, Stamatakis, & Tyler, 2009; Romero Lauro, Mattavelli, Papagno, & Tettamanti, 2013; Taylor & Zwaan, 2008; Tomasino, Weiss, & Fink, 2010) montrent que la réponse motrice lors du traitement du langage d'action est modulée par divers facteurs linguistiques et tendent donc à démontrer que la question de l'incarnation du langage est plus complexe et ne se résume pas à déterminer si le langage est incarné ou non. La caractérisation des paramètres de la réponse motrice est déterminante pour faire progresser notre compréhension du système sémantique. Les théories décrites ici ont été choisies car elles permettent de représenter l'ensemble du spectre de l'incarnation du langage. Le tableau 1.1 récapitule le positionnement théorique

² P. ex. Mahon (2015a) compare le chercheur défenseur de l'incarnation du langage qui étudie le fonctionnement du cerveau à un observateur *naïf* qui étudie le fonctionnement d'une voiture; Glenberg (2015) compare la défense de la désincarnation du langage au refus de reconnaître que la terre est ronde.

des modèles présentés ici et plus haut, sur le continuum de l'incarnation du langage (voir Meteyard, Cuadrado, Bahrami, & Vigliocco (2012) pour une revue complémentaire).

1.2.3 Modèles modérés du langage incarné

Le modèle du « distributed system plus semantic hub » (système distribué avec centre sémantique) (Patterson et al., 2007) est un modèle modéré du langage désincarné qui s'oppose aux modèles distribués tels que celui proposé par Pulvermüller (2013a, 2013b). Les auteurs de ce modèle reconnaissent qu'il existe des connexions multimodales, mais ne peuvent concevoir un système sémantique sans centre sémantique abstrait, notamment en raison d'une des fonctions principales de la sémantique qui est d'établir des généralisations parmi les connaissances que nous emmagasinons sur le monde. L'hypothèse d'un centre sémantique situé dans le lobe temporal antérieur repose notamment sur l'observation clinique de troubles sémantiques touchant toutes les modalités (visuelle, motrice, gustative, etc.) chez des patients atteints de démence sémantique (ou variante sémantique de l'aphasie primaire progressive) et d'encéphalite herpétique, deux pathologies caractérisées par une atteinte du lobe temporal antérieur. D'après ce modèle, le lobe temporal antérieur encode les représentations sémantiques amodales extraites des aires modales motrices et sensorielles. Les aires motrices ne jouent donc qu'un rôle transitoire dans la formation de représentations sémantiques amodales. Cependant, le modèle n'inclut aucune hypothèse concernant les activations motrices observées lors de tâches langagières, laissant ainsi ouverte la question de la bidirectionnalité des interactions abstrait/moteur.

Une autre théorie modérée du langage incarné est celle de l'abstraction du langage d'action (« embodied abstraction ») (Binder & Desai, 2011). Cette théorie est appuyée par des études d'IRMf montrant que l'activation des aires motrices varie en fonction du niveau d'abstraction des phrases contenant un verbe d'action. Des études ont examiné les corrélats neurobiologiques de la compréhension de phrases d'action de divers niveaux d'abstraction (Boulenger et al., 2009; Desai et al., 2013; Fernandino et al., 2016; Raposo et al., 2009; Romero Lauro et al., 2013; Sakreida et al., 2013; Schuil, Smits, & Zwaan, 2013; Scorolli et al., 2011).

Système sémantique		Architecture neurale	Relation entre systèmes sensorimoteur et sémantique		Interprétation des interactions	Direction des interactions	Rôle du contexte
désincarné							
Mahon, Caramazza 2008-2015	Amodal	Réseau sémantique abstrait excluant le système sensorimoteur	Dépendance partielle	Propagation automatique postérieure au traitement sémantique	Unidirectionnel, du système sémantique vers le système sensorimoteur	Non-pertinent	
Patterson et al., 2007	Amodal	Réseau distribué d'aires modales avec un centre sémantique dans le lobe temporal antérieur	Dépendance partielle	Abstraction des représentations sensorimotrices dans le lobe temporal antérieur	Unidirectionnel, du système sensorimoteur vers le centre sémantique	-	
Binder, Desai, 2011-2013	Modal et amodal	Réseau distribué incluant des aires traitant différents niveaux d'abstraction	Dépendance partielle	Abstraction progressive des représentations sensorimotrices dans le lobe inférieur temporal	-	Important	
Zwaan 2004-2016	Modal et amodal	-	Dépendance partielle	Activation parallèle et complémentaire	Bidirectionnel	Essentiel	
Pulvermüller 1999-2016	Intégration cross-modale, supramodal	Réseau distribué d'aires proches des aires sensorimotrices primaires qui codent l'information modale intégrée	Dépendance partielle	Médiation des aires primaires par des aires proximales de traitement sémantique	Bidirectionnel	Présent	
Glenberg 2002-2015	Multimodal	Réseau distribué d'aires sensorimotrices primaires	Dépendance absolue	Modulation des aires sensorimotrices par le traitement sémantique	N/A	Essentiel	
incarné							

Tableau 1.1 : Positionnement des modèles du langage présentés dans cette thèse sur un continuum de l'incarnation du langage.

Sur un continuum concret/abstrait, quatre types de phrases ont été considérées dans l'ensemble de ces études : les phrases d'action concrètes (p. ex. « Claudie attrape la balle »), les phrases d'action métaphoriques (p. ex. « Jean attrape un rhume ») que l'on peut comprendre même sans les avoir jamais entendues auparavant, les phrases d'action idiomatiques (p. ex. « On n'attrape pas les mouches avec du vinaigre ») qui sont des expressions consacrées qu'il faut connaître pour en comprendre le sens idiomatique, et les phrases abstraites (p. ex. « Cette dépense a causé un déficit dans le budget »). L'objectif de ces études était de déterminer si l'activation des aires du système moteur induite par le traitement de phrases métaphoriques et iconiques est similaire à la réponse liée au traitement de phrases d'action concrètes ou à l'absence de réponse motrice liée au traitement de phrases abstraites. Ces études d'IRMf montrent des activations motrices lors du traitement des phrases d'action métaphoriques similaires (Boulenger et al., 2009; Desai et al., 2013; Romero Lauro et al., 2013) ou moins fortes (Schuil et al., 2013) que les activations engendrées par le traitement de phrases d'action concrètes, et une absence de réponse motrice pour les expressions idiomatiques, comme pour les phrases abstraites (Desai et al., 2013; Raposo et al., 2009; Romero Lauro et al., 2013). Ainsi, moins la phrase d'action est concrète, moins les aires motrices et pré-motrices sont impliquées dans son traitement linguistique (voir Yang & Shu, 2016 pour une méta-analyse). Selon ce modèle, ce phénomène est sous-tendu par des connexions multimodales qui convergent, par paliers d'abstraction, vers des aires supramodales situées dans le gyrus temporal et le pôle pariétal inférieur (Binder & Desai, 2011). L'activation d'un palier plutôt qu'un autre dépend du contexte dans lequel est situé le verbe d'action.

Une troisième théorie modérée du langage incarné est celle de Zwaan (2014, 2016) qui postule que le système sémantique repose à la fois sur des représentations modales et amodales. Dans ce modèle, ces représentations peuvent être activées indépendamment ou simultanément, et les représentations abstraites intègrent les informations multimodales pour en faire des simulations sensorielles et motrices (Zwaan, 2016). À l'instar de Pulvermüller (2013b), Zwaan propose que les représentations sensorielles et motrices sont focales et que les représentations abstraites sont plus diffuses. Le cœur de ce modèle est l'utilisation de ces deux types de représentations. « Accepting that we need both abstract

and grounded symbols leads to a new set of questions. When do we need each and how do they interact? » (Zwaan, 2014, p. 230). Répondre à ces questions exige de prendre en considération le contexte dans lequel se situe le langage d'action. Bien que ce modèle s'intéresse au langage écrit, sous forme d'énoncés (et non de mots isolés ou de phrases, comme c'est le cas pour tous les autres modèles décrits plus haut), il est possible d'appliquer ses principes au traitement de phrases d'action. L'utilisation des représentations modales et amodales fluctuent lors de la compréhension du langage en fonction du contexte sémantique. Zwaan (2014) décrit un modèle à cinq niveaux de traitement sémantique qui reposent sur la situation de compréhension (Figure 1.3). Ainsi, si le texte lu contient des informations très vagues, ce sont uniquement des représentations abstraites qui sont activées, tandis que si le texte contient des informations sensorielles ou motrices précises, des représentations concrètes sensorielles et motrices seront activées. Chacun de ces systèmes de représentations est donc contraint par l'environnement. Ce modèle présente toutefois la lacune de ne pas émettre d'hypothèses concernant les fondements neurobiologiques du système.

Ces différentes théories modérées du langage incarné sont réfutées par Mahon (2015b) : « I argue that 'weak' embodiment is not embodiment at all – it is the (old) view that concepts are amodal, adjoined to the (new) hypothesis that *conceptual processing* leads to sensory/motor activation [...]. There is nothing substantively different between so-called 'weak embodied theories' and so-called 'disembodied' theories » (Mahon, 2015b, p. 423). Pour Mahon, la question de l'incarnation du langage se réduit donc à déterminer si les concepts sont représentés sous un format modal ou amodal. Selon son interprétation, les théories modérées de l'incarnation du langage reposent sur un système sémantique exclusivement amodal. Il conclut donc que la question de l'incarnation du langage est résolue : le langage n'est pas incarné. D'une part, cet argument est invalidé par le fait que certains modèles modérés de l'incarnation du langage d'action (Binder & Desai, 2011; Zwaan, 2014) reconnaissent la coexistence de représentations modales et amodales. D'autre part, cet argument masque toutes les subtilités des théories modérées.

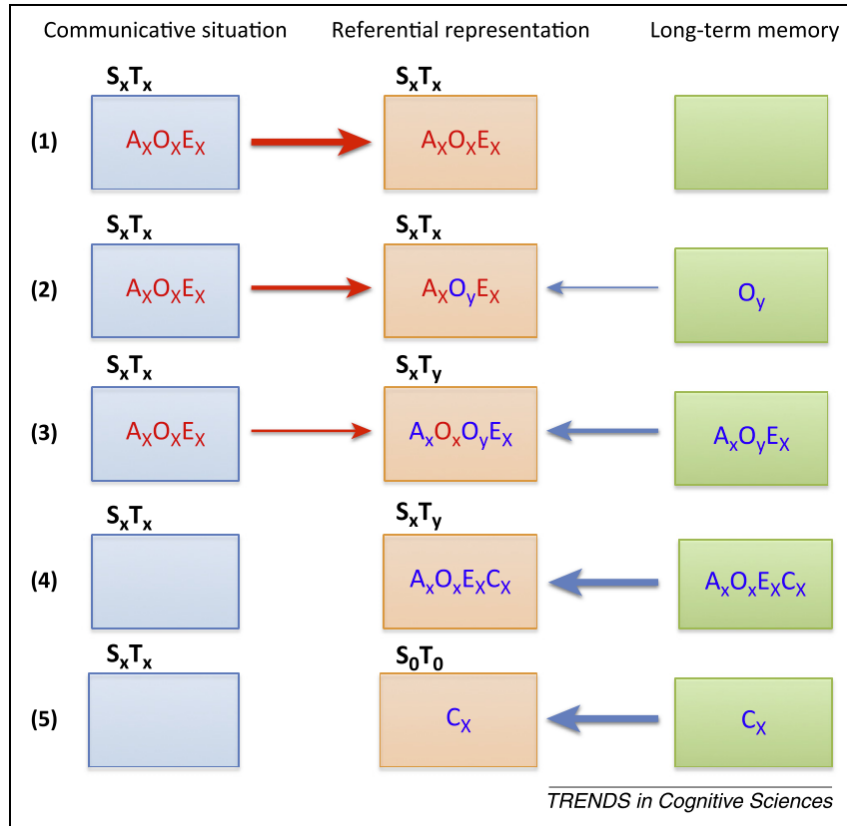


Figure 1.3 : modèle de compréhension du langage des cinq niveaux d'intégration située (Zwaan, 2014). Ce modèle présente cinq niveaux d'intégration dans le traitement du langage. La colonne (1) représente la situation de communication, la colonne (2) la situation de référence (qui constitue le contenu de la communication), et la colonne (3) la mémoire à long terme du récepteur. L'épaisseur des flèches indique l'importance de la situation de communication et de la mémoire à long terme dans l'élaboration de la situation de référence. S et T indiquent un cadre spatio-temporel. A, O et E sont les éléments situationnels Agents, Objets et Événements. C représente les Concepts abstraits (p. ex. la démocratie). Au niveau 1, toute l'information pertinente est issue de la situation de communication. Au niveau 2, un élément de communication est extrait de la mémoire à long terme. Au niveau 3, la situation de référence occupe le même espace que la situation de communication, mais elle est située à un autre moment, ce qui implique des différences dans les éléments situationnels (p. ex. différents objets). Au niveau 4, il y a un décalage spatio-temporel entre les situations de communication et de référence, et toutes les informations sont issues de la mémoire à long terme. Au niveau 5, il n'y a pas de cadre spatio-temporel car la situation de référence consiste en un concept abstrait. Au cours de la lecture d'un texte, la situation de référence peut passer d'un niveau à un autre, en fonction du contenu sémantique du texte. (Source [Zwaan, 2016](#)).

En effet, certaines d'entre elles (Binder & Desai, 2011; Zwaan, 2014) prennent en compte l'influence des contextes linguistiques sur la réponse motrice lors du traitement du langage d'action. Or l'étude de ces différents contextes, l'un des principaux enjeux de cette thèse, permettra de déterminer avec finesse le ou les rôles du système moteur dans le traitement du langage d'action. Les acteurs principaux du débat reconnaissent eux-mêmes que la recherche en neurosciences du langage incarné devrait se détourner de la question de la nature des représentations conceptuelles et se concentrer davantage sur les mécanismes sous-jacents à « l'incarnation » du langage (Leshinskaya & Caramazza, 2016; Pulvermüller, 2013b).

1.3 Facteurs modulateurs de la réponse motrice

Au-delà de la question de la nature des représentations du langage, l'étude des facteurs modulateurs de cette réponse motrice permet de caractériser cette réponse, dans le but de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans le traitement du langage d'action. Dans les sections suivantes, nous détaillerons l'impact de facteurs linguistiques et sémantiques sur la réponse motrice, ainsi que la relation entre le traitement du langage d'action et des habiletés liées au système moteur : l'imagerie motrice et l'exécution motrice.

1.3.1 Facteurs linguistiques et sémantiques

Les études portant sur le contexte linguistique et sémantique des verbes d'actions montrent qu'ils ne sont pas traités de manière isolée, mais bien en fonction du contexte dans lequel ils s'inscrivent. En effet, plusieurs composantes de la phrase peuvent avoir un impact sur la réponse motrice liée au traitement cognitif du verbe d'action. Parmi ces composantes, l'adverbe attaché au verbe d'action influence la réponse motrice. Dans une tâche comportementale, Taylor et Zwaan (2008) ont montré qu'un adverbe qui suit un verbe d'action et qui porte sur l'action (p. ex. « rapidement »), en comparaison à un adverbe qui porte sur l'agent (p. ex. « nerveusement ») entraîne un effet de compatibilité (ACE), c'est-à-dire une réduction du temps de lecture de l'adverbe portant sur l'action lorsque le verbe et l'action sont compatibles (c.-à-d. quand l'adverbe porte sur l'action). L'objet du verbe influe également sur la réponse motrice. Une étude d'IRMf (Moody & Gennari, 2010) a en effet montré que l'ampleur de l'activation du gyrus frontal moyen et du lobe pariétal

inférieur, tous deux impliqués dans l'exécution motrice manuelle, varie en fonction de la force sous-entendue par l'objet du verbe perçu. Par exemple, l'activation était plus forte lors du traitement de la phrase « je pousse le piano » que lors du traitement de la phrase « je pousse la chaise ». Le traitement sémantique des noms et adverbes associés au verbe d'action dans une phrase modulent donc la réponse motrice liée au verbe d'action.

La structure syntaxico-sémantique de la phrase joue également un rôle modulateur. Plusieurs études (Aravena et al., 2012; de Vega et al., 2014; Liuzza et al., 2011; Tomasino et al., 2010) ont révélé une modulation de la réponse motrice en fonction de la polarité sémantique (*c.-à-d.* la valence affirmative/négative) de la phrase d'action (Aravena et al., 2012; Liuzza et al., 2011; Tomasino et al., 2010). À l'aide d'une cellule de force mesurant indirectement l'activité du cortex moteur primaire (M1) par la pression exercée entre le pouce et l'index pendant l'écoute de phrases d'action, Aravena et al. (2012) ont montré que la réponse de M1 était moins importante lors du traitement des phrases d'action négatives (p. ex. « Fiona ne soulève pas ses bagages ») que des phrases affirmatives (p. ex. « Fiona soulève ses bagages »). Ces résultats font écho à des données en IRMf montrant une activation de M1 et des aires prémotrices moins étendue pour les phrases d'action négatives que pour les phrases affirmatives (Tomasino et al., 2010). De plus, dans une étude de TMS appliquée au-dessus de M1 (Liuzza et al., 2011), la TMS a entraîné une perturbation des MEP dans la main droite des participants, uniquement lors du traitement des phrases d'action affirmatives. L'ensemble de ces données suggère que M1 est impliqué dans le traitement d'un verbe d'action lorsqu'il est intégré dans une phrase affirmative en comparaison à une phrase négative. Pour finir, dans des phrases de volition d'action (p. ex. « Fiona *veut* soulever ses bagages »), la réponse motrice est moins importante que dans des phrases d'affirmation d'action (p. ex. « Fiona *soulève* ses bagages ») (Aravena et al., 2014). La somme de ces données suggère donc que le système moteur ne répond pas uniquement au verbe d'action, mais reflète le traitement sémantique de la phrase entière, ce qui suggère que la réponse motrice n'est pas automatique, mais flexible et dépendante du contexte linguistique. Il n'a cependant pas été déterminé si la réponse motrice reflète le traitement de la phrase entière lorsque celle-ci contient plusieurs mots d'action, et plusieurs polarités en interaction. Ce sera l'objet de l'Étude 1 de cette thèse.

1.3.2 Imagerie motrice

La théorie la plus radicale du langage incarné propose que la compréhension du langage n'est autre que de la simulation, reposant sur le même principe de réactivation de représentations d'actions exécutées par le passé (Glenberg, 2015). Or l'imagerie motrice, qui est l'acte de s'imaginer réaliser une action sans l'exécuter, peut être considérée comme une simulation mentale d'action, c'est-à-dire qu'elle repose sur l'activation de représentations motrices identiques ou similaires à celles de l'exécution de l'action en question (Jeannerod, 2001). Ainsi, la démonstration d'un lien ou de l'absence d'un lien entre imagerie motrice et compréhension du langage d'action apporterait des réponses quant au rôle du système moteur dans le traitement du langage. Quelques études se sont penchées sur la question, sans qu'un consensus n'ait pu être atteint (Papeo, Rumiati, Cecchetto, & Tomasino, 2012; Tomasino, Fink, Sparing, Dafotakis, & Weiss, 2008; Tomasino, Werner, Weiss, & Fink, 2007; Willems, Toni, Hagoort, & Casasanto, 2009; Yang & Shu, 2014). Trois de ces études ont rapporté un lien entre traitement du langage et imagerie motrice (Papeo et al., 2012; Tomasino et al., 2007; Yang & Shu, 2014), tandis que deux (Tomasino et al., 2008; Willems et al., 2009) ont montré une absence de relation entre ces deux processus cognitifs. Toutefois, les protocoles expérimentaux de ces études ne permettent pas de statuer sur ce lien pour des raisons méthodologiques. En effet, dans quatre de ces études (Tomasino et al., 2008, 2007; Willems et al., 2009; Yang & Shu, 2014), les conclusions des auteurs sont limitées par le fait que les tâches d'imagerie motrice et de langage n'étaient pas dissociables. Dans l'étude de Papeo et al. (2012), les deux tâches étaient bien distinctes, mais la tâche d'imagerie motrice précédait toujours celle de langage d'action, induisant potentiellement un effet d'amorçage d'imagerie motrice pendant la tâche langagière. Ainsi, le rôle de l'imagerie motrice dans le traitement du langage d'action reste à clarifier. Il est intéressant de noter que ces études portaient toutes sur l'imagerie motrice *explicite*, qui est l'acte volontaire et conscient de s'imaginer réaliser une action. Or il est plus probable que si l'imagerie motrice joue un rôle dans le traitement du langage, il s'agisse plutôt de l'imagerie motrice *implicite*, qui est un processus de simulation de l'action inconscient et involontaire (Jeannerod & Frak, 1999), car dans le traitement du langage d'action de tous les jours, il est rare que l'on s' imagine consciemment réaliser

l'action en question pour comprendre la phrase (Willems et al., 2009). Par ailleurs, ces deux types d'imagerie motrice reposeraient sur des réseaux cérébraux partiellement différents (Lebon, Lotze, Stinear, & Byblow, 2012; Hétu et al., 2013; Osuagwu & Vuckovic, 2014). Aucune étude, à ce jour, n'a toutefois mis l'imagerie motrice implicite (qui peut être étudiée par le biais d'une tâche de rotation mentale de main (p. ex. Ferri, Frassinetti, Ardizzi, Costantini, & Gallese, 2012)) en lien avec le langage incarné. Ce sera un des objectifs de l'Étude 2 de cette thèse.

1.3.3 Expertise motrice

Une autre voie qui a été explorée pour expliquer l'implication motrice dans le traitement du langage d'action est celle de l'expertise motrice. Il s'agit de déterminer si l'implication du système moteur dans le traitement du langage d'action varie en fonction de l'expertise motrice. Il est en effet possible que si ces deux fonctions reposent en partie sur des mécanismes communs, les performances dans l'une et l'autre fonction soient associées. La question a été étudiée chez des populations expertes en motricité, telles que des sportifs professionnels. Des différences significatives de temps de réponse ont été observées entre des joueurs de hockey experts et novices lors d'une tâche de compréhension de langage d'action (Holt & Beilock, 2006) dans laquelle il s'agissait de déterminer si un mot (incluant des verbes d'action liés au hockey ou à des activités de la vie quotidienne) avait été employé dans un court texte précédemment lu. Les joueurs experts répondaient plus rapidement que les novices pour les actions liées au hockey, ce qui a été interprété comme le résultat d'un lien étroit entre langage et motricité qui se développe avec l'expertise motrice. Bien que cet effet comportemental puisse être également interprété comme un effet de familiarité, la corrélation de ces meilleures performances à une plus forte activation cérébrale dans le cortex prémoteur dorsal (PMd) (Beilock, Lyons, Mattarella-Micke, Nusbaum, & Small, 2008; Lyons et al., 2010; Tomasino, Maieron, Guatto, Fabbro, & Rumiati, 2013) et dans M1 (Tomasino et al., 2013) chez les joueurs experts suggère que l'expertise motrice module l'implication du système moteur dans le traitement du langage d'action. Dans la population générale, le lien entre traitement du langage d'action et exécution motrice a été exploré dans un petit nombre d'études. Dans certaines études d'IRMf, une tâche d'exécution motrice a été utilisée pour localiser les représentations

motrices de parties du corps (main/bras, pied/jambe et bouche/langue), dans le but de déterminer si les activations motrices observées lors de l'écoute de langage d'action sont somatotopiques ou non (Hauk et al., 2004; Postle, McMahon, Ashton, Meredith, & de Zubicaray, 2008; Schuil, Smits, & Zwaan, 2013). Il ne s'agit donc pas dans ces études d'une réelle comparaison entre les deux processus cognitifs. En revanche, dans deux autres études d'IRMf (Moody-Triantis et al., 2014; Peck, Bradbury, Psaty, Brennan, & Holodny, 2009), des tâches bien distinctes ont été utilisées pour comparer les deux processus : une tâche d'exécution motrice et une tâche de lecture passive de phrases d'action dans l'une (Moody-Triantis et al., 2014), et une tâche de mouvements séquentiels de doigts (« sequential finger tapping ») et une tâche de production de verbes d'action dans l'autre (Peck et al., 2009). Les analyses ont montré une activation de l'aire motrice supplémentaire (SMA) pendant l'exécution motrice (Moody-Triantis et al., 2014; Peck et al., 2009) et une activation du SMA (Moody-Triantis et al., 2014) et de l'aire motrice supplémentaire antérieure (pré-SMA) (Peck et al., 2009) lors des tâches de langage d'action. Il est à noter que les tâches langagières étaient très différentes dans les deux études, ce qui pourrait expliquer les différences d'activations observées (SMA vs. pré-SMA). Il est également nécessaire que d'autres études soient conduites sur le sujet afin de reproduire et d'affiner ces résultats. L'impact potentiel des différences inter-individuelles d'habiletés motrices chez des personnes issues de la population générale reste également encore à éclaircir. Il est possible que l'implication de différentes structures motrices lors du traitement du langage d'action varie d'un individu à l'autre, en fonction des habiletés d'exécution motrice, ou d'imagerie motrice; cela expliquerait, au moins en partie, pourquoi certaines études d'IRMf rapportent une absence de réponse de certaines aires motrices et prémotrices, notamment le SMA et le pré-SMA, lors du traitement du langage d'action. Le rôle potentiellement modulateur des habiletés individuelles en imagerie motrice et en exécution motrice sur la réponse motrice du SMA et du pré-SMA lors du traitement du langage d'action fera l'objet de l'Étude 2 de cette thèse.

1.3.4 Étude de l'anatomie du cerveau

La morphométrie par IRM est une technique d'analyse permettant d'étudier la structure cérébrale en lien avec des comportements. La littérature rapporte des modifications

structurelles dans des aires du système moteur, incluant le SMA, en lien avec un entraînement moteur (p. ex. Driemeyer, Boyke, Gaser, Büchel, & May, 2004). Un lien entre le volume cortical de structures motrices avec l'expertise motrice de musiciens (p. ex. Groussard et al., 2014) et d'athlètes a également été montré (p. ex. Hänggi et al., 2015). Ces études rapportent une augmentation du volume cortical de certaines aires en lien avec l'expertise motrice. La structure du système moteur est également étudiée dans le cadre du vieillissement normal (p. ex. Lin, Wu, Wu, & Ko, 2016) et du développement de pathologies d'origine motrice (p. ex. Rajagopalan & Pioro, 2014), qui sont accompagnés d'une réduction de volume de certaines structures du système moteur. Il s'agit dans la majorité des cas de volume cortical, qui est la mesure structurelle la plus étudiée. Déterminer si l'anatomie des aires du système moteur est liée à leur implication dans le traitement du langage d'action apporterait un élément nouveau au domaine du langage incarné.

1.4 Le système moteur

Le traitement du langage d'action peut entraîner une réponse dans différentes aires corticales : le M1 (p. ex. Kana et al., 2015; Kana, Blum, Ladden, & Ver Hoef, 2012; Pulvermüller, Hauk, et al., 2005), le cortex prémoteur ventral (PMv) (p. ex. de Vega et al., 2014; Rueschemeyer, Ekman, van Acheren, & Kilner, 2014; Tremblay & Small, 2011a), le PMd (p. ex. de Vega et al., 2014; de Zubicaray, Arciuli, & McMahon, 2013; Kana et al., 2015, 2012), le SMA (p. ex. Desai, Binder, Conant, Mano, & Seidenberg, 2011; Kana et al., 2015, 2012), le pré-SMA (p. ex. Rueschemeyer et al., 2009; Urrutia, Gennari, & de Vega, 2012; Yang & Shu, 2014) et le lobe pariétal inférieur (p. ex. Davey et al., 2015; Gough et al., 2012; van Dam, Rueschemeyer, & Bekkering, 2010). Il est probable que ces aires ne répondent pas de manière identique au langage d'action. Les aires corticales qui font partie du système moteur ont en effet des structures cellulaires, des connexions et des fonctions motrices différentes. Ainsi, le M1, le SMA et le pré-SMA (Figure 1.4), qui sont les aires motrices et prémotrices étudiées dans le cadre de ce travail doctoral, sont des aires corticales distinctes, dont les rôles précis dans le traitement du langage d'action restent à élucider.

1.4.1 Cortex moteur primaire

Le M1 est situé sur le gyrus précentral et le sulcus central du lobe frontal. M1 est composé de cinq couches de cellules. M1 est une aire motrice dite agranulaire car elle ne possède pas de couche IV, laquelle contient habituellement des cellules granulaires (Geyer et al., 1998; Matelli, Luppino, & Rizzolatti, 1991). Les particularités de M1 sont notamment la présence de cellules pyramidales géantes dans la couche V, la finesse de la couche I, et l'augmentation de la densité de cellules dans les couches III et V (Geyer et al., 1998; Matelli et al., 1991). Chez le macaque, la représentation du bras dans M1 est principalement connectée au cortex prémoteur ventral, mais également à l'aire motrice cingulaire caudale ventrale et au SMA, et enfin, dans une moindre mesure au cortex prémoteur dorsal, à l'aire motrice cingulaire caudale dorsale et à l'aire motrice cingulaire dorsale (Lu, Preston, & Strick, 1994). M1 projette dans les voies descendantes corticospinale et corticobulbaire. M1 et le cortex somatosensoriel, qui sont adjacents, sont tous deux somatotopiques et sont fortement connectés par des fibres courtes « U shaped » (Catani et al., 2012), ce qui permet l'intégration des informations sensorielles et motrices.

M1 est l'aire motrice qui a été la plus étudiée dans le cadre du langage incarné car elle a le plus grand contrôle direct sur la motricité volontaire. Elle est en effet l'aire motrice la plus impliquée dans l'exécution motrice car elle contient le plus grand nombre de cellules corticospinales (environ 50 % de la totalité des cellules corticospinales) (Dum & Strick, 2002). Pour les défenseurs de théories radicales de l'incarnation du langage, l'implication de M1 dans le langage d'action revêt donc une importance capitale pour démontrer que le système moteur participe pleinement à la représentation et au traitement du langage. Il reste encore à déterminer les facteurs linguistiques ou moteurs qui modulent la réponse de M1. Tel que discuté dans les paragraphes suivants, d'autres aires (p. e.x. SMA, pré-SMA) peuvent également exercer un contrôle volontaire sur les muscles, lequel, bien que plus indirect, est néanmoins significatif. Ces aires dites « pré-motrices » exercent également un contrôle sur M1 directement (SMA) ou indirectement (pré-SMA). Le rôle potentiel de ces aires dans le traitement du langage d'action est donc important.

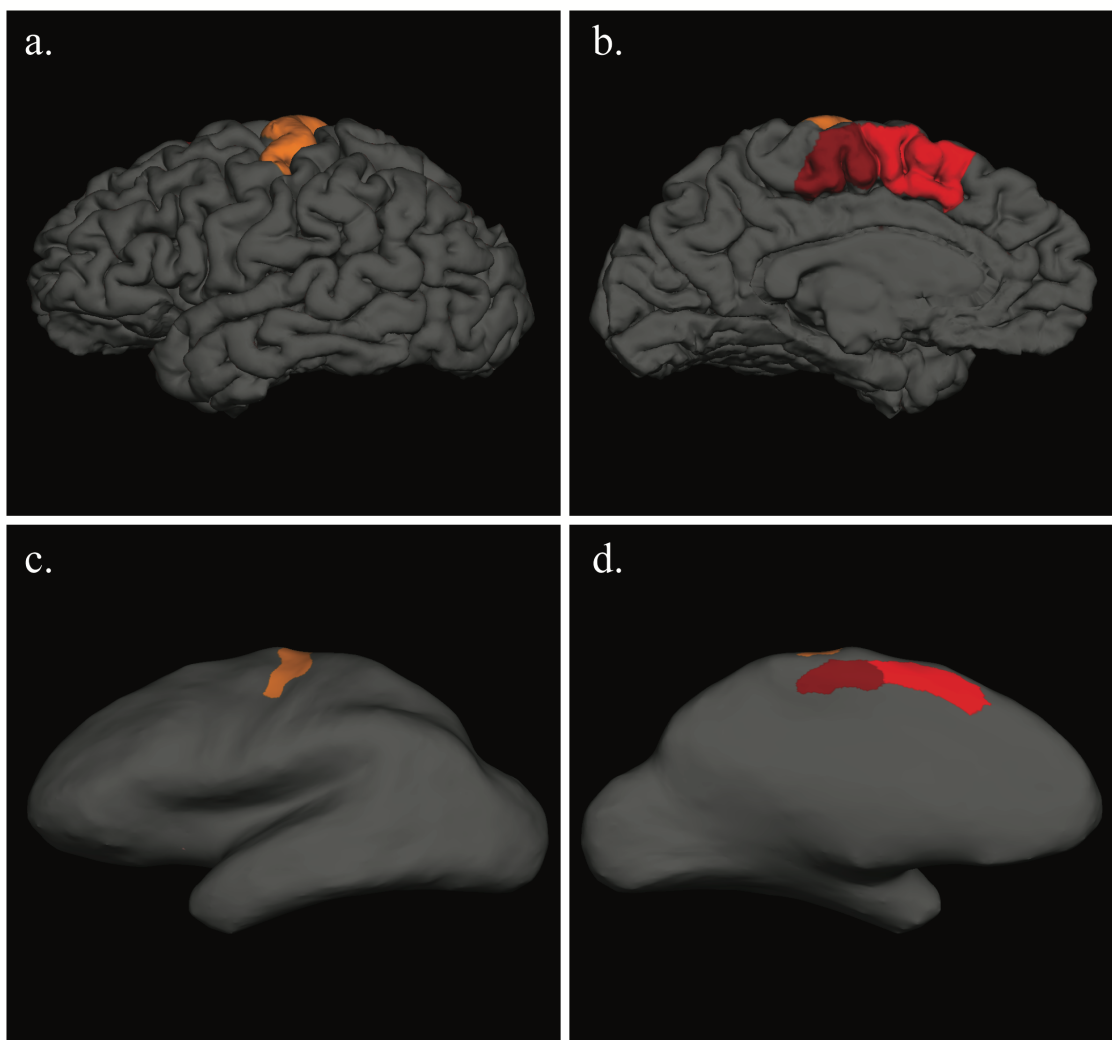


Figure 1.4 Localisation de M1 supérieur, SMA et pré-SMA. Localisation des aires motrice et prémotrices d'intérêt dans le cadre de cette thèse sur les images anatomiques d'un participant des Études 2 et 3. Le M1 supérieur (qui contient la représentation de la main) est représenté en orange sur le cerveau non-gonflé (a) et gonflé (c). Le SMA est représenté en rouge foncé et le pré-SMA en rouge clair sur le cerveau non-gonflé (b) et gonflé (d).

1.4.2 Aires motrices supplémentaires

Bien qu'adjacents et longtemps considérés comme une seule aire, le SMA et le pré-SMA sont maintenant reconnus comme deux aires distinctes sur les plans anatomique et fonctionnel. Situés dans la partie médiale du gyrus frontal supérieur, le SMA et le pré-SMA sont séparés par une ligne imaginaire verticale partant de la commissure antérieure (« VAC »). La frontière caudale du SMA est délimitée par la partie médiale de M1, tandis

que la frontière rostrale du pré-SMA se situe approximativement à la hauteur du genou du corps calleux (Picard & Strick, 2001). Ces marqueurs macro-anatomiques sont congruents avec les caractéristiques cytoarchitecturales de chacune de ces deux aires. En effet, le SMA et le pré-SMA, s'ils contiennent tous deux cinq couches histologiques à l'instar de M1, se distinguent par la composition de ces couches de cellules (Geyer et al., 1998; Matelli et al., 1991). Le SMA présente une organisation en colonne similaire à celle de M1 (bien que les colonnes du SMA soient plus courtes), qu'on ne retrouve pas dans le pré-SMA. La couche I diffère également d'une aire à l'autre : elle est moins épaisse dans le SMA que dans le pré-SMA. De plus, la densité cellulaire, en particulier dans les couches les plus superficielles, est plus importante dans le SMA que dans le pré-SMA. Enfin, contrairement à M1 et au SMA, la couche V du pré-SMA ne peut pas être divisée en deux sous-parties.

Les études de dissection (Bozkurt et al., 2016; Catani et al., 2012; Vergani et al., 2014) et d'imagerie par diffusion (Bozkurt et al., 2016; Catani et al., 2012; Lehericy et al., 2004; Vergani et al., 2014) du cerveau humain ont mis en lumière les similitudes et les différences de connectivité entre le SMA et le pré-SMA. Ces deux aires sont connectées entre elles via des fibres associatives courtes (Bozkurt et al., 2016) et possèdent des connexions corticales et sous-corticales communes : elles sont toutes deux connectées au lobe pariétal supérieur par le fascicule longitudinal supérieur I, ainsi qu'au claustrum par les fibres claustrо-corticales (Bozkurt et al., 2016). Le pré-SMA et la partie rostrale du SMA sont également connectés à la partie operculaire du gyrus inférieur frontal via le faisceau frontal oblique (« frontal aslant tract ») (Bozkurt et al., 2016; Catani et al., 2012; Vergani et al., 2014). Cependant, les connectivités du SMA et du pré-SMA présentent des différences majeures. En effet, tandis que le SMA est connecté à M1 par des fibres associatives courtes (Bozkurt et al., 2016; Vergani et al., 2014), le pré-SMA est connecté au cortex préfrontal (Bozkurt et al., 2016). De plus, le SMA est connecté à la partie caudale du striatum, alors que le pré-SMA est connecté à sa partie rostrale (Lehericy et al., 2004). Enfin, le SMA contient 10 % de fibres cortico-spinales, tandis que le pré-SMA n'en contient que très peu (Bozkurt et al., 2016).

De ces différences de connexion découlent des différences fonctionnelles entre le SMA et le pré-SMA. Le SMA est en effet impliqué dans l'exécution motrice (Macuga & Frey,

2012; Peck et al., 2009) ainsi que dans les étapes finales de la préparation motrice telles que la sélection du bras ou de la main (Amador & Fried, 2004; Hoshi & Tanji, 2004), ou la programmation de la vitesse et de la direction du mouvement (Tankus, Yeshurun, Flash, & Fried, 2009), tandis que le pré-SMA joue un rôle dans le séquençage (Forstmann et al., 2008) et la sélection de programmes moteurs (Rae, Hughes, Weaver, Anderson, & Rowe, 2014), ainsi que dans des processus moteurs de haut niveau incluant l'inhibition motrice (Obeso, Robles, Marrón, & Redolar-Ripoll, 2013), l'intention d'action (Lau, Rogers, Ramnani, & Passingham, 2004) et l'imagerie motrice implicite, notamment dans la tâche de rotation mentale de mains (Ferri et al., 2012; Zapparoli, 2014).

Le traitement de phrases d'action a été associé à une activation du SMA (Boulenger et al., 2009 ; de Vega et al., 2014 ; Desai et al., 2011 ; Kana et al., 2015; Moody-Triantis et al., 2014) et du pré-SMA (Boulenger et al., 2009 ; de Vega et al., 2014 ; Desai et al., 2011 ; Kana et al., 2015, 2012 ; Schuil et al., 2013 ; Tomasino, Fabbro, & Brambilla, 2014 ; Tremblay & Small, 2011a, 2011b). Il existe cependant des études n'ayant relevé l'activation ni du SMA ni du pré-SMA lors de tâches d'écoute ou de lecture de phrases d'action (Desai et al., 2013; Ghio & Tettamanti, 2010 ; Ghio, Vaghi, Perani, & Tettamanti, 2016; Moody & Gennari, 2010; Tettamanti et al., 2005, 2008). Le rôle précis que ces deux aires motrices peuvent jouer dans le traitement du langage d'action reste ainsi encore largement méconnu. Au vu de leurs diverses fonctions motrices, il est envisageable qu'elles jouent des rôles distincts dans le traitement du langage.

Chapitre 2: Objectifs et hypothèses

2.1 En résumé...

La question de l'incarnation du langage est à l'origine d'un débat animé au sein de la communauté neuroscientifique, au cœur duquel se trouve le rôle du système moteur dans le traitement du langage d'action. Certains modèles théoriques soutiennent une incarnation forte du langage, traduite par une implication primordiale du système moteur dans les processus sémantiques (Glenberg, 2015; Pulvermüller, 2013b). D'autres s'y opposent fermement et défendent une approche computationnelle incluant un système sémantique abstrait et désincarné (Bedny, Caramazza, Grossman, Pascual-Leone, & Saxe, 2008; Mahon & Caramazza, 2008). Ces deux positions théoriques extrêmes occupent le devant de la scène et bipolarisent le débat scientifique. Il existe cependant d'autres modèles au positionnement théorique plus modéré (Binder & Desai, 2011; Patterson et al., 2007; Zwaan, 2014), qui proposent différents degrés d'implication du système moteur dans le traitement du langage d'action. Un des points clés de certains de ces modèles (Binder & Desai, 2011; Zwaan, 2014) consiste à considérer l'influence de différents contextes sur l'implication du système moteur dans le traitement du langage. Si certains facteurs linguistiques, tels que la polarité sémantique (c.-à-d. la valence affirmative/négative) ont démontré un effet modulateur sur la réponse motrice de M1 lors de la compréhension de certaines phrases d'action (Aravena et al., 2012; de Vega et al., 2014; Liuzza et al., 2011; Tomasino et al., 2010), l'étendue de cette influence n'a pas été étudiée, notamment lorsque plusieurs polarités sont en interaction au sein d'une même phrase. D'autre part, l'implication du SMA et du pré-SMA sur la réponse motrice lors du traitement du langage d'action en fonction de facteurs moteurs, tels que les habiletés en imagerie motrice ou en exécution motrice, reste méconnue. Il en va de même pour les caractéristiques morphométriques de ces aires prémotrices. Ainsi, dans cette thèse, nous proposons de préciser le rôle de la polarité sémantique sur la réponse motrice de M1, ainsi que de déterminer si l'implication du SMA et du pré-SMA dans le traitement du langage d'action est associée à certaines de leurs caractéristiques fonctionnelles et structurelles, en lien avec les habiletés en imagerie motrice et en exécution motrice.

2.2 Objectifs et hypothèses spécifiques

Dans un premier temps, nous nous proposons de préciser le rôle modulateur de la polarité sémantique (c.-à-d. la valence affirmative/négative) sur la réponse de M1 lors du traitement de phrases d'action. Dans ce but, l'électromyographie (EMG) sera utilisée pour la première fois pour mesurer la réponse de M1 via l'enregistrement en ligne de l'activité électrique à la surface d'un muscle de la main lors de l'écoute de phrases d'actions manuelles. Ces phrases, composées d'un syntagme principal et d'un syntagme prépositionnel (p. ex. « Avec ses ciseaux, Sarah découpe le journal »), contiendront deux polarités sémantiques en interaction, l'une affirmative (p. ex. « Avec ses ciseaux » pour le syntagme prépositionnel, « Sarah découpe le journal » pour le syntagme principal), l'autre négative (p. ex. « Sans ses ciseaux » pour le syntagme prépositionnel, « Sarah ne découpe pas le journal » pour le syntagme principal). L'hypothèse est que si M1 répond automatiquement à la polarité sémantique du langage d'action, chacune des deux polarités modulera la réponse motrice. Si, au contraire, la réponse de M1 reflète le sens principal de la phrase, elle sera modulée par la polarité du syntagme principal uniquement (Étude 1).

Dans un second temps, nous nous proposons de distinguer les rôles du SMA et du pré-SMA dans le traitement de phrases d'action. La littérature rapporte que le pré-SMA serait impliqué dans l'imagerie motrice implicite, tandis que le SMA serait impliqué dans l'exécution motrice et la planification tardive de l'action (c.-à-d. les dernières étapes de la planification motrice). L'impact de la rTMS administrée au-dessus du SMA et du pré-SMA lors d'une tâche de compréhension de langage d'action sera étudié en fonction des habiletés motrices et d'imagerie motrice implicite des participants afin de déterminer si l'implication de ces aires dans le traitement du langage d'action varie en fonction de ces habiletés individuelles. La première hypothèse est que si la participation du SMA au traitement du langage d'action repose, au moins en partie, sur les mécanismes qui soutiennent l'exécution motrice et la planification de l'action, la rTMS administrée au-dessus du SMA devrait perturber la compréhension du langage d'action en fonction des habiletés motrices. L'hypothèse spécifique est que l'impact de la rTMS au-dessus du SMA sera plus important chez les individus possédant de moins bonnes habiletés motrices. La seconde hypothèse est que si la participation du pré-SMA au traitement du langage d'action repose, au moins

en partie, sur les mécanismes qui soutiennent l'imagerie motrice implicite, la rTMS administrée au-dessus du pré-SMA devrait perturber la compréhension du langage d'action en fonction des habiletés en imagerie motrice implicite. L'hypothèse spécifique est que l'impact de la rTMS au-dessus du pré-SMA sera plus important chez les individus possédant de moins bonnes habiletés en imagerie motrice. (Étude 2).

Dans un troisième temps, nous nous proposons de déterminer si l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action est liée à ses caractéristiques structurelles. Dans ce but, une analyse de morphométrie de surface (« surface-based morphometry » ou SBM) sera réalisée sur des données montrant l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action, issues de l'Étude 2. La littérature rapporte que des comportements peuvent être associés aux caractéristiques structurelles (c.-à-d. le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et la gyrification) d'aires corticales impliquées dans ces comportements. L'hypothèse est que si le rôle du SMA dans le traitement du langage d'action a des fondements structurels, l'impact de la rTMS au-dessus du SMA sur la compréhension du langage d'action sera corrélé à au moins une des métriques structurelles suivantes : le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et la gyrification du SMA (Étude 3).

Chapitre 3: Méthodologies

Afin de répondre à ces objectifs, trois méthodologies ont été employées dans le cadre de cette thèse. L'électromyographie de surface a permis de mesurer l'activité d'un muscle de la main lors de l'écoute de phrases d'actions manuelles dans l'Étude 1. Dans l'Étude 2, la stimulation magnétique transcrânienne a été utilisée dans le but de clarifier l'implication du SMA et du pré-SMA dans le traitement du langage d'action. Enfin, dans l'Étude 3, la morphométrie par IRM a été utilisée pour examiner le lien potentiel entre les caractéristiques structurelles et l'implication du SMA. Dans ce chapitre, une description de chacune de ces méthodes sera présentée.

3.1 Électromyographie (EMG)

L'EMG est un outil clinique et expérimental qui permet de mesurer l'activité électrique des muscles. L'EMG peut être utilisée en profondeur ou en surface. L'EMG en profondeur requiert l'utilisation d'électrodes implantées qui mesurent l'activité directement dans le muscle, tandis que l'EMG en surface utilise des électrodes posées sur la peau, au-dessus du muscle. La présente section décrit l'EMG de surface car il s'agit de la forme d'EMG utilisée dans l'Étude 1 de cette thèse.

L'EMG de surface mesure les potentiels d'action qui parcourent un muscle lorsqu'il se contracte. La membrane musculaire a un potentiel de repos négatif de -80 à -90 millivolts (mV). Lorsque le muscle se contracte, les caractéristiques de diffusion de la membrane musculaire sont temporairement modifiées (Konrad, 2005): il se produit alors une dépolarisation, immédiatement suivie d'une repolarisation. Lors de la dépolarisation, des ions calcium (Na^+), qui possèdent une charge positive pénètrent dans la membrane. La repolarisation rétablit l'équilibre en expulsant des ions Na^+ . Si la dépolarisation atteint un certain seuil, elle provoque un *potentiel d'action*, c'est-à-dire un brusque changement dans le potentiel électrique de la membrane, faisant passer le potentiel de -80 mV à +30 mV. Ce phénomène est suivi d'une repolarisation puis d'une hyperpolarisation, ou période réfractaire, pendant laquelle on ne peut induire d'autres potentiels d'action. Ce sont ces modifications de potentiel membranaire qu'enregistre l'EMG.

Lors de l'acquisition d'un signal EMG, une attention particulière doit être portée à l'optimisation de l'environnement afin de réduire le bruit capté par les électrodes. Ainsi, tous les appareils électroniques présents dans la pièce et qui ne sont pas utiles lors de l'expérimentation doivent être éteints et débranchés. Certains appareils, lorsque branchés, même éteints, émettent en effet un champ électromagnétique et sont une source de bruit pour l'EMG. Réaliser l'enregistrement dans une salle de Faraday offre une réduction du bruit électromagnétique considérable.

Du bruit peut également provenir des électrodes, si celles-ci sont mal placées. La pose des électrodes est donc cruciale pour une bonne acquisition du signal ([Hermens, Freriks, Disselhorst-Klug, & Rau, 2000](#); [Konrad, 2005](#)). La première étape consiste à nettoyer la peau afin d'en retirer les peaux mortes, les traces de sudation, de crème, de maquillage, de saleté, etc. Les électrodes utilisées dans les Études 1 et 2 sont des électrodes bipolaires Ag-AgCl de 4 mm, auxquelles il faut ajouter du gel conducteur liquide afin d'augmenter la force du signal enregistré. Lors de la pose des électrodes sur la peau, celles-ci doivent se situer sur le même muscle, sans se toucher. Si le gel conducteur des deux électrodes est en contact, le matériel d'acquisition reconnaîtra les deux électrodes comme une seule car il n'y aura qu'un seul point d'enregistrement. Or il est important que les deux électrodes soient bien différenciées lors de l'enregistrement car l'utilisation de deux électrodes est un moyen supplémentaire d'éliminer le bruit du signal. En effet, lors de l'enregistrement, le système d'acquisition procède à une soustraction du signal des deux électrodes. Comme les deux électrodes sont situées à deux endroits distincts au-dessus du muscle, elles enregistrent le potentiel d'action avec un léger décalage dû à son déplacement le long du muscle. Ainsi, si une partie du signal est identique sur les enregistrements des deux électrodes, c'est qu'il s'agit de bruit et la soustraction des deux enregistrements permet de l'éliminer. Une électrode de référence doit aussi être placée au-dessus d'une articulation afin de fournir une référence d'absence de signal électrique.

Trois paramètres d'acquisition doivent être configurés : l'amplification du signal, le taux d'échantillonnage et l'application de filtres. L'amplification permet d'augmenter la force du signal dès l'enregistrement. Il est conseillé d'utiliser une amplification de x500 à x1000 ([Konrad, 2005](#)). Le taux d'échantillonnage détermine le nombre d'échantillons enregistrés

par seconde. Un taux de 1000 Hertz (Hz) est associé à l'enregistrement de 1000 échantillons par seconde. Plus le taux d'échantillonnage est élevé, plus l'enregistrement du signal est précis (Figure 3.1).

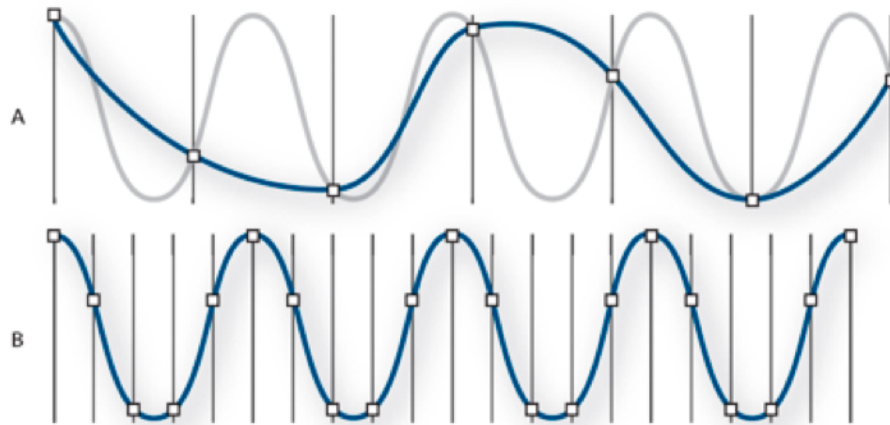


Figure 3.1 Taux d'échantillonnage. Le tracé gris représente le signal analogique qui doit être enregistré (par EMG ou tout autre appareillage d'acquisition de signal). Le tracé bleu représente le signal recomposé en fonction du taux d'échantillonnage. Le taux d'échantillonnage est représenté par les traits verticaux et les points blancs sont les valeurs enregistrées, à partir desquelles le signal est reconstruit. Le taux d'échantillonnage doit être suffisamment grand pour que le signal enregistré soit représentatif du signal analogique (exemple B). Dans l'exemple A, le taux d'échantillonnage est trop faible, et le signal enregistré n'est pas représentatif du signal analogique. (Source : <https://helpx.adobe.com/fr/audition/using/digitizing-audio.html>).

Des filtres doivent également être appliqués afin de n'enregistrer que les fréquences d'intérêt. Ces filtres peuvent varier en fonction du type de signal enregistré. Un filtre anti-aliasing, ou passe-bas, permet de réduire les artefacts dus à la transformation d'un signal analogique (signal électrique du muscle) à un signal numérique (signal reconstruit à partir du signal analogique par le système d'acquisition). Pour l'EMG, il est habituellement fixé à 500 Hz, c'est-à-dire que les fréquences supérieures à 500 Hz ne sont pas enregistrées. Un second filtre est appliqué lors de l'acquisition : un filtre passe-haut à 10 Hz, qui exclut les fréquences inférieures à 10 Hz de l'enregistrement (Konrad, 2005).

Une fois le signal acquis, et avant d'en extraire des données, il faut réaliser son prétraitement. Un filtre coupe-bande peut être appliqué si un bruit électrique a été capté par les électrodes. En Amérique du nord, le courant possède une fréquence de 60 Hz. Un filtre

coupe-bande de 55-65 Hz permet d'éliminer ce bruit, et élimine également la partie du signal provenant du muscle qui se situe entre ces fréquences. Il est donc préférable de ne pas avoir recours à ce filtre mais plutôt d'essayer d'éliminer les sources de bruit lors de l'acquisition.

Lors de l'acquisition, des artefacts peuvent brouiller le signal. Ces artefacts peuvent être dus à des mouvements des câbles de l'EMG ou des muscles enregistrés. Les sections du signal comportant un artefact doivent être rejetées. La rectification du signal permet d'obtenir un signal constitué de valeurs positives uniquement (Figure 3.2). Cette étape est essentielle car le signal moyen de l'EMG avant rectification est proche de zéro : les valeurs positives et négatives s'annulent. Le signal rectifié ne contient que des valeurs positives, ce qui permet d'analyser les variations du signal dans le temps. Pour finir, un lissage permet d'effacer les détails non pertinents du signal et d'en obtenir le contour principal.

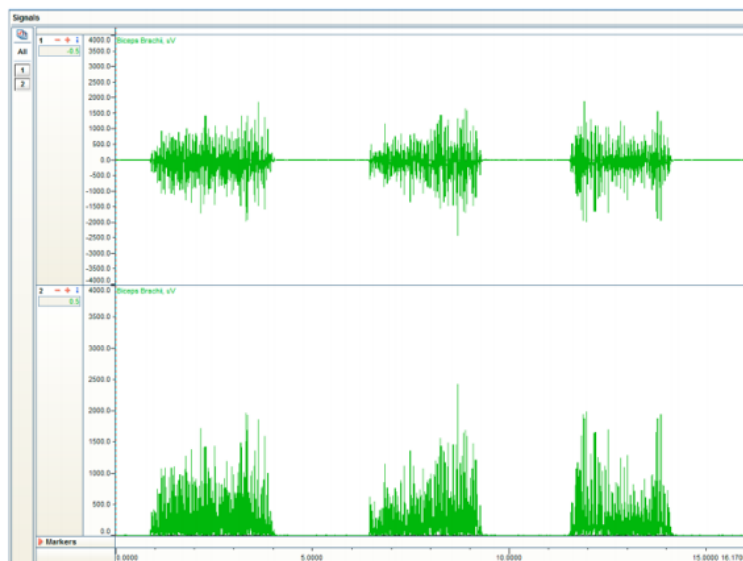


Figure 3.2 Rectification du signal EMG. La rectification permet de transformer les valeurs négatives du signal en valeurs positives, ce qui facilite l'analyse du signal (Source : [Konrad, 2005](#)).

En kinésiologie, l'EMG est principalement utilisée pour étudier le mouvement. Le signal est mesuré en ligne et son analyse révèle la qualité de la contraction des muscles ([p. ex. Graham, Wachowiak, & Gurd, 2015; Špulák et al., 2014](#)). En neurosciences cognitives, elle est principalement utilisée dans des études de MEP dans le but de mesurer l'excitabilité de M1 suite à la stimulation par TMS ([p. ex. Buccino et al., 2005; Gianelli & Volta, 2015;](#)

Gough et al., 2012). L'utilisation de l'EMG dans l'Étude 1 de cette thèse est innovante car l'excitabilité de M1 y a été mesurée en ligne, tout au long d'une tâche de langage, sans application de TMS. Cette mesure indirecte de l'activité de M1 lors de la compréhension de phrases d'actions manuelles a été utilisée pour étudier la réponse de M1 lors du traitement du langage d'action.

3.2 Stimulation magnétique transcrânienne (TMS)

La TMS est une technique de stimulation cérébrale non-invasive dont l'utilisation a été rapportée pour la première fois en 1984, dans un article du Lancet qui la présente comme une alternative sans douleur à la stimulation électrique utilisée en psychiatrie (Barker, Jalinous, & Freeston, 1984). La TMS est composée d'un stimulateur qui permet d'ajuster l'intensité de stimulation et d'une bobine qui se place sur le cuir chevelu du participant. Le principe sous-jacent est la loi d'induction électromagnétique de Faraday (Horvath, Perez, Forrow, Fregni, & Pascual-leone, 2011), qui stipule que la variation rapide du flux électromagnétique de la bobine induit un champ électrique dans un circuit électrique situé dans son champ magnétique. Les populations de neurones ainsi stimulées subissent une modification de leur activité électrique. La première bobine (Figure 3.3) avait une forme circulaire. Actuellement, les bobines les plus utilisées ont une forme de 8 car le champ électrique induit est plus focal, de l'ordre de 1 à 2 cm (Bohning, He, George, & Epstein, 2001), ce qui permet de stimuler le cortex avec une plus grande précision (Figure 3.4). Sous le point central d'une bobine en 8, le champ magnétique peut atteindre 1 cm (Wagner et al., 2004) à 1.5 cm (Roth, Amir, Levkovitz, & Zangen, 2007) de profondeur en dessous du cuir chevelu. La TMS permet de procéder à une stimulation essentiellement de surface, qui exclut toute stimulation directe des structures sous-corticales. Afin d'optimiser la stimulation, il est recommandé de positionner la bobine en 8 de sorte que le manche soit orienté selon l'axe antéropostérieur, du côté postérieur (Bijsterbosch, Barker, Lee, & Woodruff, 2012). Il existe aussi des bobines H de stimulation profonde, dont le champ magnétique peut atteindre jusqu'à 6 cm de profondeur, mais avec une stimulation beaucoup moins précise en raison de la distribution du champ électrique qui est beaucoup plus vaste (Roth et al., 2007).

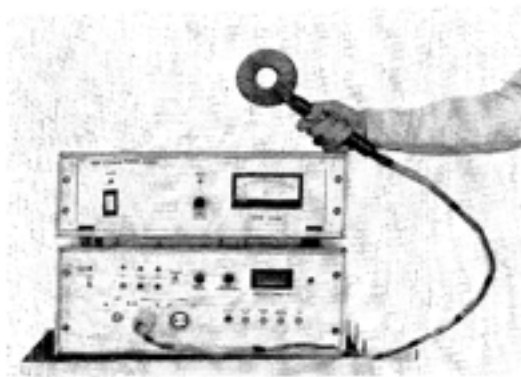


Fig 1—Magnetic stimulator and coil.



Figure 3.3 Modèles de TMS. La TMS est composée d'un stimulateur et d'une bobine. Les premières bobines utilisées étaient de forme circulaire (**gauche**, source : [Barker et al., 1984](#)). Actuellement, les bobines en forme de 8 sont davantage utilisées en raison de leur plus grande précision spatiale de stimulation (**droite**, source : <https://www.magstim.com/>).

L'établissement du seuil moteur est une mesure qui permet d'ajuster l'intensité de la stimulation à chaque participant. Le seuil moteur est défini comme l'intensité de stimulation la plus basse qui induit une réponse dans le premier muscle interosseux dorsal (FDI) de la main droite d'au moins 50 microvolts (μV), lors de 5 essais sur 10. Bien qu'arbitraire, cette définition du seuil moteur est la plus répandue et elle permet de produire des résultats reproductibles. Ce seuil peut être déterminé au repos (seuil moteur passif) durant une contraction musculaire (seuil moteur actif). Au repos, la main du participant est totalement décontractée, tandis que pour un seuil moteur actif, elle doit être contractée, à un certain pourcentage de la contraction maximale. L'intensité nécessaire pour atteindre le seuil moteur actif est plus faible que pour trouver le seuil moteur passif. Une fois le seuil moteur trouvé, l'intensité de la stimulation est ajustée à chaque participant : on détermine l'intensité de la stimulation en pourcentage du seuil moteur. Pour le seuil moteur passif, elle se situe en général entre 90 % et 120 % du seuil moteur.

La stimulation de l'aire cible est possible grâce à un système de neuronavigation et de caméra à infrarouges. Le logiciel de neuronavigation permet de visualiser l'image d'IRM structurelle du participant. La caméra à infrarouges localise les marqueurs infrarouges situés sur le participant et sur la bobine de TMS et envoie ces informations au logiciel de neuronavigation, sur lequel il est alors possible de visualiser l'emplacement de la bobine par rapport à l'aire corticale cible en temps réel. La neuronavigation permet ainsi de

localiser les cibles et de guider le positionnement de la bobine au-dessus de ces aires. De plus, elle permet de monitorer la stabilité de la position de la bobine par rapport à la cible au cours de l'expérience lorsque celle-ci est maintenue manuellement (Cincotta et al., 2010).

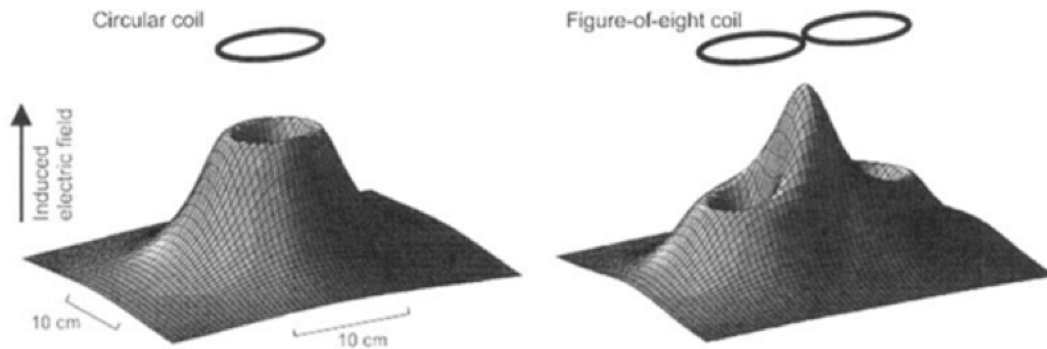


Figure 3.4 Champs électriques induits par différentes bobines de TMS. Un champ électrique induit par une bobine circulaire (**gauche**) est moins focal qu'un champ électrique induit par une bobine en 8 (**droite**). Le champ électrique est concentré sous la jonction des deux cercles de la bobine en 8. C'est la raison pour laquelle ce type de bobine induit une modulation de l'activité électrique de la population de neurones cible plus focale et plus puissante qu'une bobine circulaire (Source : Ilmoniemi, Ruohonen, & Karhu, 1999).

Il existe différents protocoles de TMS : la TMS peut ainsi être appliquée en ligne ou hors ligne, c'est-à-dire pendant ou avant une tâche expérimentale. Lorsque la TMS est appliquée en ligne, elle doit être synchronisée avec les essais de la tâche via un logiciel tel que Presentation qui peut contrôler le chronométrage des impulsions en fonction de la présentation des stimuli. Un second paramètre qui varie d'un protocole à un autre est le nombre d'impulsions : la TMS peut être administrée à impulsions uniques ou à impulsions répétées. La TMS à impulsions uniques consiste en l'administration en ligne d'impulsions isolées. Ce paradigme de TMS présente l'avantage de pouvoir envoyer l'impulsion à un moment précis (avec une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde (ms)) du traitement cognitif étudié. Cette haute résolution temporelle est un atout majeur pour détailler le déroulement temporel des mécanismes neurocognitifs étudiés. La TMS à impulsions répétées est appelée la rTMS (« repetitive transcranial magnetic stimulation »). Dans le cas de la rTMS, on parle de trains de stimulation. On pourra choisir de stimuler avec des trains de 10 impulsions à 1, 5, 10 Hz, ou 15 Hz par exemple. Une stimulation à 10 Hz correspond à l'administration de groupes de 10 impulsions, chacune séparée de la suivante par 100 ms.

Lorsque la fréquence est élevée, il est recommandé, par mesure de sécurité, d'inclure des délais entre les trains de stimulation (Rossi, Hallett, Rossini, & Pascual-Leone, 2009). Bien que les mesures qui ont été prises lors de l'Étude 2 de la présente thèse sont comportementales (c.-à-d. des temps de réaction et des taux de bonnes réponses), certaines études prennent des mesures EMG (p. ex. Buccino et al., 2005) ou EEG (p. ex. Rogasch, Daskalakis, & Fitzgerald, 2013). La rTMS peut avoir un effet facilitateur ou inhibiteur, dépendamment de l'aire cible et du protocole de stimulation. Par exemple, l'application de rTMS au-dessus de M1 à fréquence lente (de 1 à 5 Hz) induit une inhibition de M1 associée à une réduction de l'excitabilité des populations de neurones stimulées, tandis qu'à fréquence élevée (de 12 à 100 Hz), la TMS induit une facilitation de M1 associée à une augmentation de l'excitabilité des populations de neurones stimulées (Thickbroom, 2007).

L'utilisation de la TMS à impulsions uniques est sans risques connus (Wassermann, 1998). En revanche, la rTMS est associée au risque de déclenchement d'une crise de convulsions (Wassermann, 1998). Les paramètres de la rTMS doivent donc être déterminés pour chaque étude dans le cadre des lignes directrices de sécurité proposées par plusieurs revues de la littérature (Rossi et al., 2009; Wassermann, 1998). Ces revues proposent des seuils sécuritaires d'intensité, de fréquence, du nombre d'impulsions par train, du nombre de trains et de chronométrie entre les trains de stimulation. Elles rapportent également des facteurs de risque tels que la prise de certains médicaments, la présence de certaines pathologies psychiatriques ou des antécédents épileptiques. Sept épisodes de convulsions accidentellement provoqués par la rTMS ont été rapportés avant 1996 (Wassermann, 1998) et huit entre 1998 et 2009 (Rossi et al., 2009). Parmi ces huit derniers incidents, quatre sont survenus lors d'études respectant les règles de sécurité émises par Wassermann (1998), tandis que quatre sont survenus lors d'études ne respectant pas ces règles de sécurité. Le respect de ces règles de sécurité est donc pertinent et il est primordial de les appliquer pour maximiser la sécurité des participants des études de rTMS. En lien avec des considérations d'éthique de la recherche, il est primordial d'informer les participants des risques potentiels liés à la TMS (Horvath et al., 2011) pour leur permettre de prendre une décision éclairée quant à leur participation.

L'impact de la TMS sur les neurones est encore à l'étude, mais certains effets sont déjà connus. Dans une étude sur la mesure intracrânienne de neurones du cortex visuel primaire chez l'animal en lien avec la stimulation TMS à impulsions uniques, une facilitation a été observée pendant les premières 500 ms, puis une inhibition pouvant durer plusieurs secondes. Avec une intensité plus forte, la facilitation pouvait être précédée par une inhibition précoce intervenant à 100-200 ms après l'impulsion de TMS (Moliadze, Zhao, Eysel, & Funke, 2003). Une étude de modélisation numérique a montré que la TMS induit des potentiels d'action dans le segment initial de l'axone (c.-à-d. le segment le plus proche du corps cellulaire) et que l'intensité de la stimulation nécessaire à l'induction d'un potentiel d'action est inversement proportionnelle au diamètre de l'axone (Pashut et al., 2011). L'effet de la TMS peut cependant varier en fonction de l'état initial de la population de neurones stimulée; la TMS peut avoir un effet facilitateur ou inhibiteur dépendamment de l'état d'excitabilité des neurones au moment de la stimulation (Silvanto & Pascual-Leone, 2008). L'impact de la TMS peut cependant varier en fonction de l'aire cible, ainsi qu'en fonction de variables interindividuelles. La variabilité interindividuelle de l'effet de la TMS peut être due à l'excitabilité du système avant la stimulation (Silvanto, Cattaneo, Battelli, & Pascual-Leone, 2008) ou à des caractéristiques physiologiques cérébrales individuelles mesurées par EEG (Kundu, Johnson, & Postle, 2014).

La principale limite de la TMS est la propagation de la stimulation au-delà de l'aire cible (Arai, Lu, Ugawa, & Ziemann, 2012; Matsunaga et al., 2005; Oliveri et al., 2003; Shirota et al., 2012). Le courant électrique se propage en effet le long des axones d'un neurone à l'autre, et d'une région à l'autre, en s'estompant (Wagner et al., 2004). Il est toutefois possible de contrôler l'absence d'effet indésirable de cette propagation sur le comportement en incluant la stimulation d'une aire contrôle au paradigme. Si la TMS n'a d'effet sur le comportement que lorsqu'elle est appliquée sur une des deux aires, c'est que cet effet ne peut être dû à une propagation générale du signal, mais bien à une stimulation spécifique de l'aire cible en question. Le courant électrique se propage le long des projections de l'aire cible; il est donc possible que l'effet comportemental observé ne soit pas dû à la stimulation de l'aire cible, mais à la stimulation indirecte d'une aire connectée à l'aire cible (Siebner, Hartwigsen, Kassuba, & Rothwell, 2009), ce qui est difficile à

contrôler. Une seconde limite est la conductivité élevée du liquide céphalo-rachidien (LCR). La conductivité du LCR est supérieure à celle de la matière grise du cortex. Or le courant électrique prend toujours le chemin de la moindre résistance. Lorsque la quantité de LCR entre la bobine de TMS et sa cible est importante, le courant électrique se propage donc davantage dans le LCR que dans la matière grise et la stimulation qui en résulte est moins efficace (Bijsterbosch et al., 2012). Lors de la localisation de la cible, il est primordial de choisir un point du cortex qui soit le plus proche possible du cuir chevelu pour réduire la quantité de LCR entre la TMS et la cible corticale. Les limites de la TMS sont bien connues et discutées dans de plusieurs articles, sur lesquels il est important de s'appuyer lors de l'élaboration d'un protocole expérimental reposant sur l'utilisation de la TMS (Robertson, Théoret, & Pascual-Leone, 2003; Sandrini, Umiltà, & Rusconi, 2011).

La TMS présente l'avantage de fournir des informations de nature causale quant à l'implication d'aires corticales dans les processus cognitifs évalués. D'autres techniques de neuroimagerie (au sens large) telles que l'IRMf et l'EEG permettent d'observer des différences fonctionnelles en lien avec différentes tâches ou conditions, mais la TMS est la seule technique permettant de mettre en évidence un lien *causal* entre une aire corticale et un comportement. On parle de lien causal car les modifications observées dans le comportement sont le résultat direct de la stimulation de l'aire cible. De plus, la TMS à impulsions uniques possède une excellente résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde.

3.3 Morphométrie par IRM

La morphométrie par IRM, aussi appelée morphométrie cérébrale, permet d'étudier les caractéristiques structurelles du cortex en lien avec des comportements, tels que des performances langagières (Grogan, Green, Ali, Crinion, & Price, 2009; Roehrich-Gascon, Small, & Tremblay, 2015; Zhang et al., 2013) ou des différences intergroupes telles que des différences entre plusieurs groupes d'âge (Antonenko et al., 2013; Tyler et al., 2010). La morphométrie par IRM a été utilisée dans l'Étude 3 de cette thèse dans le but de déterminer si l'implication du SMA pendant le traitement du langage d'action était associée à ses caractéristiques structurelles.

Pour réaliser une analyse morphométrique, des images structurales doivent être acquises dans un IRM. Le participant est allongé, immobile, la tête placée au centre de l'aimant de l'IRM. Dans un appareil 3 teslas (T), quelques minutes (± 5 minutes) suffisent pour l'acquisition d'images exploitables en morphométrie. Lors de l'acquisition de ces images, plusieurs paramètres doivent être spécifiés tels que le nombre de coupes, leur épaisseur et la taille de la matrice. Ces paramètres servent à définir la taille d'un voxel, qui est l'unité de volume des images structurales en trois dimensions. Un voxel est un cube formé par un pixel et l'épaisseur de la coupe. Ainsi, plus la coupe est fine, plus le voxel est petit, et meilleure est la résolution spatiale de l'image. Plus la matrice est grande (c.-à-d. plus elle contient de pixels), plus le pixel est petit, et meilleure est la résolution spatiale.

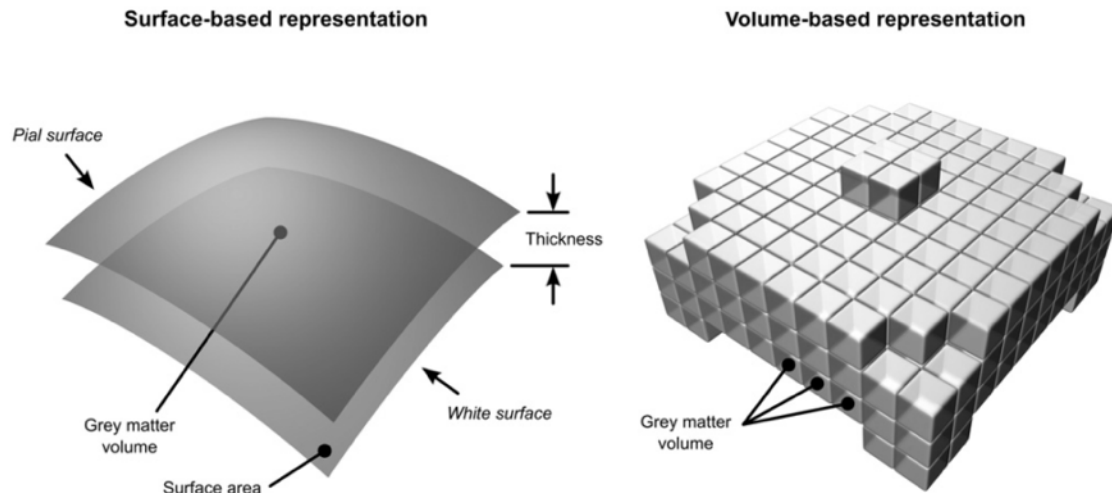


Figure 3.5 Représentation des modèles utilisés en SBM et VBM. Le modèle de volume utilisé en VBM (**droite**) repose sur les voxels, qui sont des unités de volume. Il ne permet l'extraction que d'une métrique : le volume cortical. Le modèle de surface utilisé en SBM (**gauche**) repose sur les vertex, qui sont des sous-unités du voxel, et qui permettent d'extraire les métriques de volume cortical, de surface corticale, d'épaisseur corticale et de gyrification. (Source : [Winkler et al., 2010](#)).

Il est ensuite possible d'effectuer une analyse de volume (« volume-based morphometry » ou VBM) ou une analyse de surface (« surface-based morphometry » ou SBM). De nombreuses études de morphométrie utilisent la VBM ([Greve et al., 2013](#); [Libero, DeRamus, Deshpande, & Kana, 2014](#); [Winkler et al., 2010](#)), qui présente pourtant l'inconvénient de n'extraire qu'une seule métrique : le volume cortical, défini comme la quantité de matière grise (MG) située entre l'interface MG/MB (matière grise/matière

blanche) et la pie mère (Figure 3.5) (Winkler et al., 2010). La SBM, quant à elle, permet d'extraire les métriques de volume cortical, de surface corticale, d'épaisseur corticale et de gyrification. La surface corticale est définie comme l'aire de l'interface entre MG et MB (Figure 3.6). L'épaisseur corticale est la mesure de la distance entre l'interface MG/MB et la pie-mère (Figure 3.6). L'indice de gyrification indique le degré de courbure du cortex. Le volume cortical est la combinaison de la surface et de l'épaisseur corticales (Winkler et al., 2010). La VBM ne permet pas de déterminer si les résultats obtenus pour le volume cortical sont sous-tendus par des différences de gyrification, d'épaisseur corticale ou de surface corticale (Greve et al., 2013). Or, la surface et l'épaisseur corticales dépendent de composantes neurobiologiques différentes du cortex : la surface corticale serait influencée par le nombre de colonnes de neurones tandis que l'épaisseur corticale serait influencée par le nombre de neurones présents dans une colonne (Rakic, 1988). De plus, la surface et l'épaisseur corticales sont indépendantes l'une de l'autre d'un point de vue génétique (Panizzon et al., 2009; Winkler et al., 2010). La surface et l'épaisseur corticales sont donc des éléments neuro-anatomiques qui doivent être mesurés séparément (Greve et al., 2013; Libero et al., 2014; Winkler et al., 2010). C'est pourquoi la SBM a été employée dans l'Étude 3 de la présente thèse.

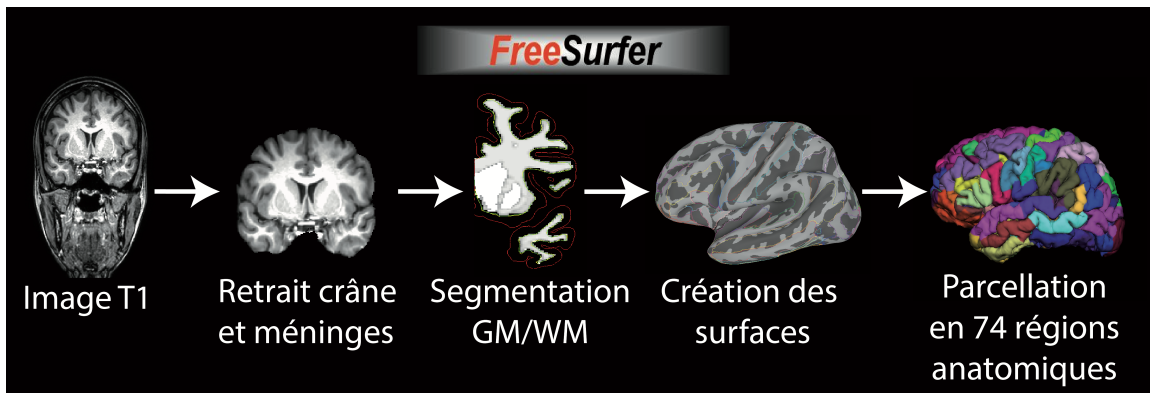


Figure 3.6 Prétraitement des images structurales. Le crâne et les méninges sont exclus des images. Puis, les matières grise et blanche sont segmentées. Les surfaces du cortex sont ensuite créées. Enfin, la parcellation du cortex en aires permet de réaliser une analyse par régions d'intérêt.

Le prétraitement des images structurales dans le cadre d'une SBM comporte plusieurs étapes (Figure 3.6) qui visent à extraire les quatre métriques décrites plus haut. Des pipelines d'analyse d'images du logiciel FreeSurfer sont documentées et accessibles en

ligne (<http://surfer.nmr.mgh.harvard.edu/>) (Dale, Fischl, & Sereno, 1999; Fischl et al., 2004; Fischl, Sereno, & Dale, 1999). Ce logiciel présente l'avantage d'être facile d'utilisation et d'être très fiable (Han et al., 2006; Wonderlick et al., 2008). Une étape importante consiste à exclure le crâne et les méninges des images. Cette étape est effectuée au moyen d'algorithmes, mais une inspection visuelle est nécessaire et s'accompagne parfois de corrections manuelles. La segmentation de la MB et de la MG est une étape critique qui repose sur la catégorisation des voxels en MG ou MB en fonction de leur niveau d'intensité sur les images T1. La MB possède une plus grande intensité que la MG (Dale et al., 1999). La distinction minutieuse de ces deux types de tissus permet une extraction des données plus rigoureuse. En effet, une mauvaise segmentation de la matière grise et de la matière blanche entraîne des erreurs dans le calcul des métriques telles que le volume ou l'épaisseur de la matière grise. Une inspection et une correction manuelles sont indispensables à cette étape du prétraitement. Plusieurs lissages des images sont appliqués au cours du prétraitement afin de réduire l'impact du bruit sur l'analyse du signal.

Un modèle de surface doit ensuite être créé pour chaque hémisphère : c'est l'étape de la tessellation. Un modèle de surface consiste en un ensemble de triangles, un peu à la façon d'un filet (Figure 3.7). Ces triangles sont créés à partir des voxels : la surface carrée de chaque voxel de MG qui jouxte un voxel représentant un autre type de tissu (p. ex. la MB) est coupée en deux pour former deux triangles (Dale et al., 1999). Il existe donc deux surfaces composées de triangles. La surface de MB est située à l'interface de la MG et de la MB. La surface piale est située à l'interface de la MG et de la pie-mère (Figure 3.7). L'unité de mesure sur laquelle s'appuie la SBM est le vertex, qui est une sous-unité du voxel. Un vertex est un point du modèle de surface où des pointes de plusieurs triangles adjacents se rencontrent. Dans FreeSurfer, l'épaisseur corticale d'un vertex est définie comme la distance entre la surface de MB et la pie-mère à ce vertex. La surface d'un vertex est l'aire moyenne des triangles qui le constituent. Le volume d'un vertex est le résultat de la multiplication de son épaisseur par sa surface (Greve et al., 2013).

Plusieurs analyses peuvent être réalisées sur les images suivant le prétraitement. L'analyse du cerveau entier (« whole brain analysis ») consiste à déterminer si l'épaisseur corticale est prédictive du comportement étudié. En raison du nombre important de vertex, ce type

d'analyse inclut un nombre très important de tests statistiques et doit donc subir une correction statistique. L'avantage de l'analyse du cerveau entier est que les résultats ne sont pas contraints par un regroupement de vertex en aires corticales : cette analyse peut donc faire ressortir des résultats pour un sous-ensemble d'une aire qui ne pourraient émerger dans une analyse de régions d'intérêt.

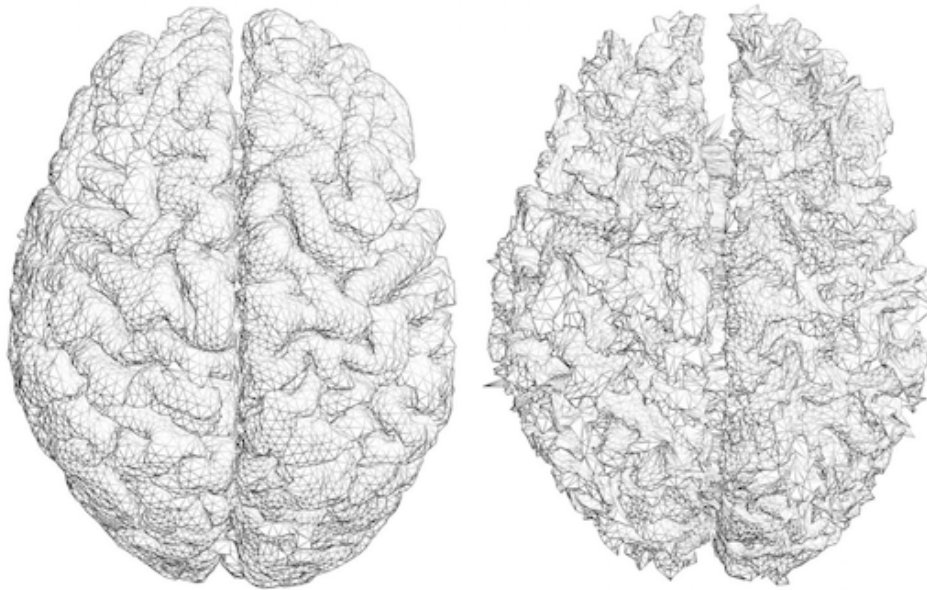


Figure 3.7 Modèle de surface. Un modèle de surface repose sur un réseau de triangles composant : **à gauche** la surface piaie (interface entre MG et pie-mère) et, **à droite** la surface de MB (interface entre MG et MB) dont peuvent être extraites les métriques de volume cortical, de surface corticale, d'épaisseur corticale et de gyrification.
(Source : <http://www.stat.wisc.edu/~mchung/software/weighted-SPHARM/weighted-SPHARM.html>).

Une analyse de régions d'intérêt porte sur des aires précises, par exemple le SMA, déterminées en amont. Pour cette analyse, le prétraitement comporte une étape supplémentaire : la parcellation (Fischl et al., 2004). La parcellation définit des aires corticales et sous-corticales sur le cerveau 3D, d'après un atlas du cerveau (p. ex. Destrieux, Fischl, Dale, & Halgren, 2010). Si certaines aires d'intérêt n'apparaissent pas dans la parcellation utilisée, il est possible de compléter la parcellation manuellement. Ce type d'analyse présente l'avantage de pouvoir extraire plusieurs métriques pour chaque aire, notamment le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et l'indice de gyrification. Elle permet ainsi d'évaluer la relation entre la structure d'une ou de plusieurs aires cibles et un comportement ou un processus cognitif.

Chapitre 4: A facilitating role for the primary motor cortex in actin sentence processing (Étude 1)

Melody Courson^{1,2}, Joël Macoir^{1,2}, Pascale Tremblay^{1,2}

¹ Faculté de médecine, Département de réadaptation, Université Laval, Québec, Canada

² Centre de recherche CERVO, CIUSSS, Québec, Canada

Article publié dans la revue Behavioural Brain Research.

4.1 Résumé

L'implication du système moteur dans la compréhension du langage d'action est un sujet vivement débattu dans les domaines des neurosciences cognitives et de la psychologie. De récents travaux suggèrent que la réponse du cortex moteur primaire (M1) au langage d'action est sensible au contexte davantage qu'elle n'est automatique et nécessaire. Il semble notamment que la polarité sémantique (c.-à-d. la valence affirmatif/négatif) module l'intensité de cette réponse, qui est plus forte dans le cas de phrases d'action affirmatives. L'objectif de cette étude est d'examiner la sensibilité au contexte de la réponse de M1. Plus spécifiquement, notre objectif est de déterminer si la réponse de M1 suit la polarité sémantique ou le cœur sémantique de la phrase d'action, en étudiant des phrases composées de deux parties et contenant deux polarités sémantiques en interaction. Les modulations de l'activité de M1 ont été étudiées via l'activité électromyographique du premier muscle interosseux dorsal de la main droite de 22 participants en bonne santé. Les résultats montrent que la réponse de M1 est modulée par la polarité sémantique de la partie de la phrase d'action qui contient le cœur sémantique de la phrase, ce qui suggère que c'est le cœur sémantique de la phrase qui guide la réponse de M1 lors du traitement de phrases d'action. Ces résultats soutiennent la notion de sensibilité au contexte de cette réponse contribuent donc à clarifier la nature de la réponse motrice lors du traitement du langage d'action, ce qui est crucial pour développer des modèles du langage qui soient complets et viables d'un point de vue neurobiologique.

Mots clés : langage incarné, sensibilité au contexte, polarité sémantique, électromyographie

4.2 Abstract

The involvement of the motor system in action language comprehension is a hotly debated topic in cognitive neuroscience and psychology. Recent studies suggest that primary motor cortex (M1) response to action language is context-sensitive rather than automatic and necessary. Specifically, semantic polarity (*i.e.* affirmative/negative valence) appears to modulate the intensity of this response, which is stronger for affirmative action sentences. The aim of our study was to examine further the context-sensitivity of M1 response. More specifically, we aimed to determine whether M1 response follows semantic polarity or the core meaning of the sentence using two-part action sentences containing interacting polarities. Modulations of M1 activity were recorded using surface electromyography of the first dorsal interosseous muscle of the right hand in 22 healthy participants. Our results show that M1 response was modulated by the polarity of the sentence part that carried crucial information regarding the action, suggesting that it is the core meaning of the sentence that drives M1 response during action language processing and supporting the notion of a context-sensitive contribution. Our results thus contribute to clarifying the nature of the motor response to action language, which is key to develop more comprehensive and neurobiological plausible models of language processing.

Keywords: language embodiment, context sensitivity, semantic polarity, electromyography

4.3 Introduction

In the last two decades, the existence of a response of the motor system during action language processing has repeatedly been shown by a large number of groups using various cognitive neuroscience methods (e.g. Aravena et al., 2012, 2014; Glenberg & Kaschak, 2002; Hauk et al., 2004; Papeo et al., 2014; Tremblay & Small, 2011a; van Elk, van Schie, Zwaan, & Bekkering, 2010). However, the precise role of the motor system in action language processing remains a hotly debated topic (e.g. Glenberg, 2015; Mahon, 2015a; Zwaan, 2014). The theoretical issue is to determine whether action language processing is embodied, that is, if the motor system takes part in this semantic process or not. For the upholders of a strictly embodied cognition, “specific action representations are activated during action word understanding” (Pulvermüller, 2005), a mechanism that is viewed as automatic and necessary to action language comprehension (Bak & Hodges, 2004; Boulenger et al., 2008). A different view proposes that the motor system does not contain conceptual knowledge of action (Mahon, 2015b), and that motor activation is due to a spreading from semantic processing areas (Papeo et al., 2014).

Zwaan (2014) has proposed that this question will be solved by investigating the conditions under which the motor system is involved in language comprehension. Attentional, lexical, emotional and linguistic contexts have been shown to have an influence on motor response (Aravena et al., 2012; Moody & Gennari, 2010; Samur et al., 2015; van Dam, Brazil, Bekkering, & Rueschemeyer, 2014). Specifically, semantic polarity (*i.e.*, affirmative/negative valence) is a linguistic factor that modulates the amplitude of the motor response during action language processing. For instance, paired-pulse transcranial magnetic stimulation (TMS) applied over M1 during passive reading of action and control sentences induced a modulation of motor evoked potentials for affirmative action sentences only (Liuzza et al., 2011). Furthermore, by measuring variations in finger pressure, Aravena and colleagues showed that listening to action verbs induces a motor response when they are embedded in affirmative sentences (e.g. “Fiona lifts her luggage”), but not in negative sentences (e.g. “Fiona *does not* lift her luggage”) (Aravena et al., 2012), thereby confirming that semantic polarity can modulate motor responses during action verb processing. Further characterization of the flexibility of the motor response to action

language as a function of polarity will lead to a better understanding of the role of the motor system in action language processing.

The aim of this study was to investigate the time-course of M1 response during the processing of two-part action sentences containing interacting polarities in two different experiments. In Study 1, we developed and validated the experimental material that was used in Study 2. In Study 2, using time-locked electromyography (EMG), we recorded hand motor activity, a proxy for M1 activity, during passive listening of two-part action sentences, composed of a prepositional phrase and a main clause, each containing an action word. Polarity was modulated in the prepositional phrase (Positive, Neutral and Negative) and in the main clause (Affirmative, Negative). This experimental design allowed us to investigate whether M1 response strictly mirrors polarity throughout the sentence processing, or whether it follows the main polarity of the sentence, conveyed by the main clause. If the polarity of each sentence part modulates the motor cortex response, it would suggest that M1 responds automatically to the polarity context of action language, regardless of the core meaning of the sentence. If, however, the motor response is solely modulated by the main-clause polarity, it would be evidence that this response follows the core meaning of action sentences.

4.4 Study 1

This preliminary study aimed to validate the sentences used in the main experiment (Study 2), by determining whether they were semantically understandable and plausible.

4.4.1 Participants

Healthy native speakers of Canadian French were recruited through emails sent to Université Laval students and employees, employees of CERVO, as well as posters distributed in the community. All participants were right-handed ([Oldfield, 1971](#)), had normal or corrected-to-normal vision and no self-reported history of speech, voice, language or neurological disorder. Participants were screened for cognitive functioning (score $\geq 26/30$) using the Montreal Cognitive Assessment (MoCA) (Nasreddine et al., 2005). Normal hearing (< 25 dB of hearing loss) was assessed via pure-tone audiometry

(PTA) at 0.5, 1 and 2 kHz using an AC40 Interacoustics clinical audiometer in a soundproof room. Informed written consent was obtained for each participant. The study was approved by the Committee on Research Ethics of CERVO (project #2013-349). Two participants were excluded from the semantic judgement task analyses because their performance differed from the group performance by over ± 3 SD of the group mean. The final group consisted of eighteen (18) participants (mean age 26.82 years $\pm$ 6.93; range 20-40 years; 11 women).

4.4.2 Stimuli

All stimuli were produced by a 24-year-old female Canadian French speaker in a double-walled soundproof room. Stimuli were 240 auditory two-part manual action sentences containing a noun in the prepositional phrase and a manual action verb in the main clause (e.g. “Avec ses ciseaux, Sarah découpe le journal” / “With her scissors, Sarah cuts the newspaper”). Ten different action word pairs were created that consisted of matching tool nouns and manual action verbs (e.g. “scissors” and “cuts”) that were conjointly used in 160 sentences. Ten action-neutral nouns (e.g. “kitchen”) were used in the remaining 80 sentences and were randomly matched to the main clause manual action verb. All nouns were two-syllable long. Half of the manual action verbs were one-syllable words while the other half were two-syllable long. The spoken frequency of occurrence of nouns and verbs was controlled using the French database Lexique (New, Pallier, Ferrand, & Matos, 2001). The frequency of occurrence of tool nouns and manual action verbs did not significantly differ ($t_{(9)} = -3.48, p = .74, d = .18$), neither did the tool and neutral-action nouns ($t_{(9)} = -2.029, p = .07, d = .91$), or the neutral-action nouns and manual action verbs ($t_{(9)} = -2.053, p = .07, d = .93$). Semantic polarity was manipulated (Figure 4.1a). Specifically, prepositional phrases were either positive (e.g. “Avec ses ciseaux” / “With her scissors”), neutral (e.g. “Dans la cuisine” / “In the kitchen”) or negative (e.g. “Sans ses ciseaux” / “Without her scissors”), while main clauses were either affirmative (e.g., “... , Sarah découpe le journal” / “... , Sarah cuts the newspaper”) or negative (e.g., “... , Sarah *ne* découpe pas le journal” / “... , Sarah does not cut the newspaper”). In this validation study, each participant was presented with 180 of the 240 sentences. The stimuli were pseudo-randomized across participants.

4.4.3 Procedure

Participants were comfortably seated in a Faraday, double-walled soundproof room, facing a computer screen. They were instructed to answer as rapidly as possible by pressing one of two buttons on a Cedrus response pad RB-830 (Cedrus Corporation, San Pedro, USA) with their index and middle fingers of the right hand. Participants were asked to make two judgments on the sentences in separate runs: a semantic judgement and a plausibility judgement. In the semantic judgement task, participants were asked to determine whether an action was carried out or not in each sentence. In the plausibility task, they were asked to indicate whether they were surprised by the outcome of the sentence. Stimuli were presented auditorily through a high-quality headset (Beyerdynamic, DT 770 Pro, Heilbronn, Germany) at an individually-adjusted intensity.

4.4.4 Data analysis

For each task, a 2-way repeated-measure analysis of variance (3x2 ANOVA) with prepositional-phrase polarity (positive, neutral, negative) and main-clause polarity (affirmative, negative) as within-subject factors was performed on the percentage of correct responses using SPSS (IBM) for Macintosh (version 23).

4.4.5 Results

In the semantic judgement task, the percentage of correct responses (mean 98.36 %; SD 3.37) showed no significant effect of prepositional-phrase polarity ($F_{(2,30)} = .23, p = .80, \eta_p^2 = .02$), or main-clause polarity ($F_{(1,15)} = .38, p = .55, \eta_p^2 = .03$), nor any significant interaction effect ($F_{(2,30)} = 1.21, p = .31, \eta_p^2 = .08$). In the plausibility task, percentage of correct responses (mean 58.01 %; SD 31.48) showed no significant effect of prepositional-phrase polarity ($F_{(2,34)} = .86, p = .43, \eta_p^2 = .05$), or main-clause polarity ($F_{(1,17)} = .18, p = .68, \eta_p^2 = .01$), nor any significant interaction effect ($F_{(2,34)} = 1.19, p = .32, \eta_p^2 = .07$).

4.4.6 Discussion

Study 1 demonstrated that the sentences are well understood. Although results from the plausibility task showed that sentences were moderately surprising, the semantic

judgement task revealed that sentences were very well understood. Importantly, semantic and plausibility judgements did not vary across conditions, revealing that clause polarity does not influence the comprehension of the sentences. Thus, these analyses validate the use of these sentences in the main experiment (Study 2).

4.5 Study 2

4.5.1 Participants

Participants were 26 native speakers of Canadian French, recruited through emails sent to Université Laval employees and students, employees of the Institut universitaire en santé mentale de Québec, and flyers distributed in the community. Inclusion and exclusion criteria, as well as the preliminary auditory and cognitive assessments were identical to those of the Study 1. Two participants were excluded due to technical difficulties, one for a lack of task compliance and one during statistical analyses (see statistical analyses section). The final group consisted of 22 participants (mean age 35.27, SD = 9.19; range 21-50 years of age; 11 women). Informed written consent was obtained. The study was approved by the Committee on Research Ethics of CERVO (project #2013-349).

4.5.2 Procedure

Participants were seated in a Faraday, double-walled soundproof room, facing a computer screen. The task consisted in passive listening of 240 sentences (Supplementary material S1) described in section 2.2. Stimuli were pseudo-randomized for each participant and presented auditorily through a high-quality headset (Beyerdynamic, DT 770 Pro, Heilbronn, Germany) at an individually-adjusted intensity. A visual distractor task was presented to drive participants' focus away from the auditory sentences. It consisted in a blue triangle shown on a black screen that flashed in ~17 % of trials. Participants were instructed to move the left foot at each triangle flash in a rapid heel-lifting movement. The task lasted for approximately 20 minutes.

4.5.3 EMG data acquisition

Throughout the task, physiological data were acquired using a multi-channel surface EMG system (MP150, Biopac Systems Inc, Goleta, CA, USA), measuring the electrical potential reaching muscles in the right hand and left leg. Small bipolar surface electrodes (4 mm Ag-AgCl isolated electrodes) were taped on participants' skin. Pairs of electrodes were placed (1) approximately 1 cm apart on the first dorsal interosseous (FDI) muscle of the right hand to monitor hand motor responses, and (2) on the medial head of the gastrocnemius muscle of the left leg to monitor participants' focus on the distractor task. The ground electrode was placed on the right elbow. Trials containing leg movements were excluded from statistical analyses. EMG signal was amplified online ($\times 5000$) and acquired with a sampling rate of 1000 Hz with a 500 Hz low-pass anti-aliasing filter. Participants held a small 100 mg weight between the first thumb phalanx and second index phalanx in a relaxed arm position (Supplementary material S2), thus generating a light and constant contraction of the right FDI.

4.5.4 Data analysis

4.5.4.1 EMG signal pre-processing

EMG signal was exported from Acqknowledge, version 4.3 (Biopac Systems Inc, Goleta, CA, USA) and pre-processed using Matlab, version 2014b (Mathworks Inc, Natick, MA, USA) on an iMac computer running OS 10.9. The signal was filtered using a 10 Hz high-pass filter. A 55-65 Hz notch filter was used to remove electrical noise and a 9-point moving average to smooth the signal. An artifact rejection process led to the discarding of 1.74 % of all trials (ranging from 0 % to 8.33 % per participant). Trials were discarded if (1) EMG signal presented an absence of signal for a duration of 5 ms or more, (2) slow waves were detected, (3) a leg movement occurred, and (4) a hand contraction was detected, which was defined as a 50 ms burst of an amplitude at least twice larger than the preceding 50 ms. Next, the signal was rectified using a root mean square function and baseline corrected by converting EMG signal in the epochs of interest into a percentage of change ($((a - b) / b) * 100$), where a is the EMG sample value in mV, and b the mean

baseline value in mV. Mean baseline values were extracted from the period of 150 ms preceding the stimuli.

4.5.4.2 Statistical analyses

The normality of data in each experimental condition was graphically assessed for each participant and at the group level. At the subject-level, trials with signal amplitude of ± 2 SD from the mean of the condition were discarded; 0.20 % of trials was excluded. At the group level, one outlier (*i.e.*, participant with mean amplitude of ± 3 SD from the group mean in at least one condition) was discarded.

The EMG signal recorded during each sentence was split into fifteen (15) 150 ms time-windows (Figure 4.1b), with N1 starting at the onset of the noun, and V1 at the onset of the action verb. To test for a habituation effect, the first and third parts of the experiment were separated. A 4-way ($2 \times 15 \times 2 \times 3$) repeated-measure ANOVA with Part (Part1, Part3), Time (N-2, N-1, N1, N2, N3, N4, V-4, V-3, V-2, V-1, V1, V2, V3, V4, V5), Prepositional-phrase Polarity (Positive, Neutral, Negative) and Main-clause Polarity (Affirmative, Negative) as within-subject factors, was performed on the percent EMG signal change using SPSS 23 (IBM) for Macintosh. Post-hoc tests were conducted to decompose significant interactions. Measures of effect sizes are provided in the form of partial eta squared (η_p^2) for F-tests, and Cohen d statistics when comparing two means.

4.5.5 Results

A significant main effect of Time was found ($F_{(14,308)} = 4.71, p = .00, \eta_p^2 = .18$), indicating an increase of the EMG response during the V1 time-window (Figure 4.2). A significant main effect of Main-clause Polarity was also found ($F_{(1,22)} = 5.00, p = .04, \eta_p^2 = .19$), indicating that the EMG response was higher for affirmative than for negative main-clause sentences (Figure 4.3). Finally, results revealed a significant interaction between Time and Main-clause Polarity ($F_{(14,308)} = 1.89, p = .03, \eta_p^2 = .08$), which showed a difference in the time-course of the EMG response for affirmative and negative main-clause sentences, starting during V3 (Figure 4.4). There was no effect of Part ($F_{(1,22)} = .99, p = .33, \eta_p^2 = .04$), indicating that either there was no habituation effect or that it occurred too rapidly after the

beginning of the task to have an impact on the EMG signal. Complete ANOVA results are reported in Table 1. Post-hoc results are provided in Table 2 for the Time effect and in Supplementary material S3 for the Time x Main-clause Polarity interaction.

4.5.6 Discussion

The main objective of our study was to characterize the time-course of M1 response to passive presentation of two-part action sentences with interacting polarities. Specifically, we asked whether M1 response varied online as a function of the polarity of each sentence part (*i.e.* prepositional phrase and main clause), or whether it followed the main polarity of the sentence, conveyed by the main clause. Our main findings are that (1) the EMG recorded an automatic response of M1 during the prepositional phrase regardless of its semantic content and (2) this EMG response was modulated by the polarity of the main clause regardless of the prepositional phrase polarity. Specifically, the EMG response was weaker for negative than for affirmative main clauses. These findings will be discussed in light of theories of embodied and disembodied cognition.

As above-mentioned, a response occurred during the prepositional phrase, regardless of its semantic polarity. This effect occurred early and was present in all the sentences. Anticipation is a well-known effect in linguistics (for a review, see [DeLong, Troyer, & Kutas, 2014](#)). It consists in the prediction of lexical-semantic and syntactic elements of a sentence based on previously processed linguistic information. Given that all our sentences contained an action verb in the main clause, it is likely that this initial automatic motor response resulted from an anticipation of action, even in neutral prepositional phrases, which did not explicitly exclude the possibility of action. Since there was no habituation effect (*i.e.* no difference in performance between the first and third parts of the task), this action anticipation must have occurred very rapidly after the beginning of the task. Anticipation, also called prediction ([Glenberg, 2015](#); [Glenberg & Gallese, 2012](#)), has been proposed to constitute a core aspect of embodiment ([Glenberg, 2015](#)) and to participate in action language comprehension ([Glenberg & Gallese, 2012](#)). Thus, within this specific language task, M1 automatically responded to auditory stimuli in prediction of upcoming action language, potentially to facilitate its processing.

This automatic M1 response was modulated by main clause polarity regardless of prepositional phrase polarity. For affirmative sentences, the strong M1 response was maintained, while an EMG signal drop occurred in negative main clause sentences during V3. This is the time-window that contains the French negation marker “pas”, which confirms the absence of an action. This suggests that M1 response decreased in relation to the processing of negation of action. This weaker motor response in relation to negative semantic context is consistent with previous findings (Aravena et al., 2012; Liuzza et al., 2011) and adds to the growing evidence that semantic context can modulate the motor response to action language processing (e.g. Aravena et al., 2012, 2014; Davey et al., 2015; Desai et al., 2013; Moody & Gennari, 2010; Raposo et al., 2009; Taylor & Zwaan, 2008; van Dam et al., 2012). Specifically, we show that M1 response was modulated by the core meaning of action sentences.

A possible interpretation of this modulatory effect is that the syntactic-semantic processing of action verbs embedded in sentences occurred within M1. This explanation would imply that M1 contains the representations necessary for action language processing (Glenberg, 2015) and that it takes part in the syntactic processing of action language (de Zubicaray et al., 2013). However, there is no evidence that M1 plays a role in the complex syntactic-semantic processing of whole sentences. An alternative interpretation is that the syntactic-semantic processing of action sentences occurred in an amodal semantic hub, such as the anterior temporal lobe (Papeo et al., 2014; Patterson et al., 2007). This interpretation could be viewed as disembodied (Mahon & Caramazza, 2008), since M1 response is considered subsequent to amodal semantic processing. But it can also be viewed as moderately embodied, within the framework of Zwaan's (2014) embodied cognition, defined as the result of interactions between amodal and modal systems of representations. In our view, the outcome of the syntactic-semantic processing of action language is communicated by a semantic hub to M1, which provides the listener with online motor feedback by activating or inhibiting adequate motor representations. The modulation of M1 response can thus be considered a context-sensitive modal step in the semantic processing of action concepts. In other words, here we argue that the context-sensitive nature of M1 response during passive

listening of action sentences is not evidence of the disembodiment of language, but, instead, evidence of a flexible embodied (context-sensitive) semantic system.

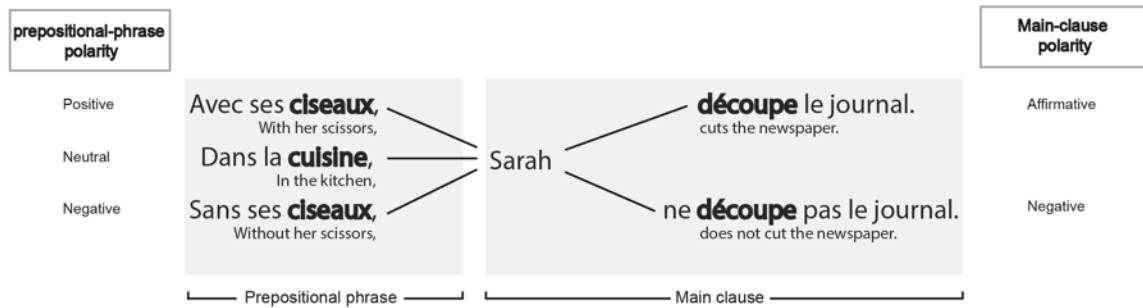
Overall, our results support the notion that M1 response to action language is both automatic and context-sensitive, and specify that this sensitivity is bound by the processing of the core meaning of the sentence. In line with previous studies (e.g. Aravena et al., 2012, 2014; Desai et al., 2013; Taylor & Zwaan, 2008; van Dam et al., 2012), our results show the relevance of considering context in the study of language embodiment. Context, which according to Zwaan (2014), “has been a sleeping giant in the discussion on embodiment”, could be a methodological and theoretical key to understanding the mechanisms underlying motor involvement in language processing, and more generally, to build more comprehensive and neurobiological plausible models of language comprehension. Future research should focus on determining which other linguistic and cognitive factors modulate activity in the motor system and whether different components of this system are distinctly sensitive to these manipulations.

4.6 Acknowledgements

The authors thank all the participants. This study was supported by a Discovery grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to P.T., from a Leader Opportunity Fund (LOF), from the Canadian Foundation for Innovation (FCI) to P.T. and from an Insight grant from the Social Sciences and Humanities Research Council of Canada (SSHRC) to J.M. P.T. holds a Career Award from the “Fonds de Recherche du Québec – Santé” (FRQS). M.C. is supported by scholarships from the Réseau de Bio-imagerie du Québec (RBIQ) and from the Centre Thématique de Recherche en Neurosciences de l’Université Laval (CTRN). Technical support for data analysis was provided by the “Consortium d’imagerie en neuroscience et santé mentale de Québec” (CINQ) via a platform support grant from the Brain Canada Foundation.

4.7 Illustrations and tables

a.



b.

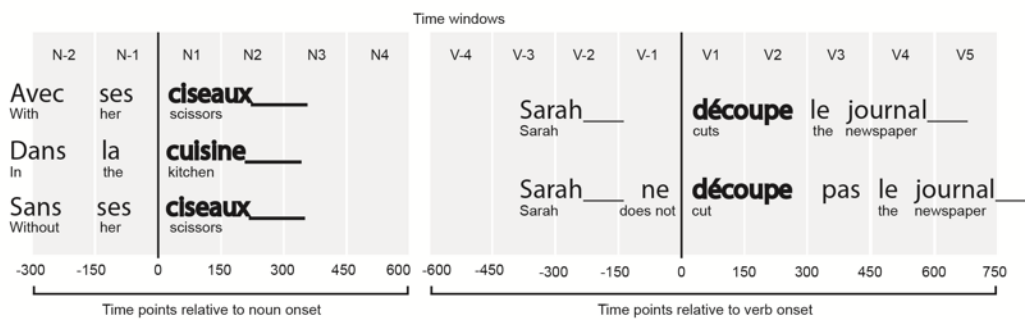


Figure 4.1 Stimuli. a. Sentence structure. Each clause contained a target word (in bold) and varied in terms of polarity: from positive, to neutral, to negative in the subordinate clause, and from affirmative to negative in the main clause. **b. Time-windows.** The EMG signal was analyzed in time-windows of 150 ms, created from the onset of the noun in the subordinate clause and of the action verb in the main clause. Because two time points were used to create the time-windows, a small time-window (less than 100 ms) between N4 and V-4 could not be included in the analysis.

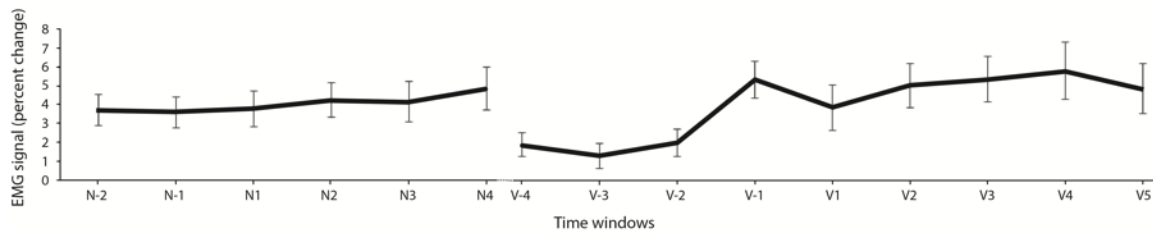


Figure 4.2 Main effect of time. Group-level time-course of the EMG signal (in percentage of change from baseline).

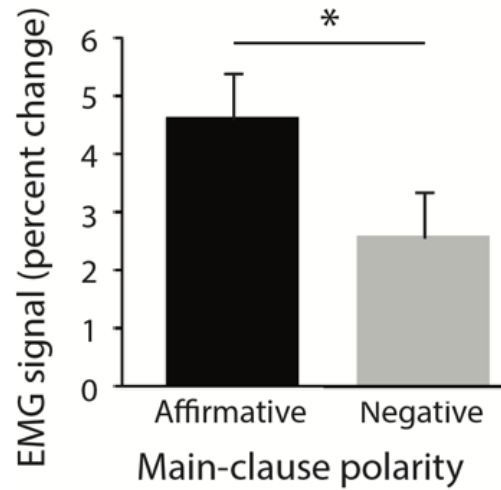


Figure 4.3 Main effect of main-clause polarity. Group-level EMG signal as a function of main-clause polarity. Error bars represent the standard error of the mean percent change in EMG signal (SE). Asterisks indicate significance at $p \leq .05$.

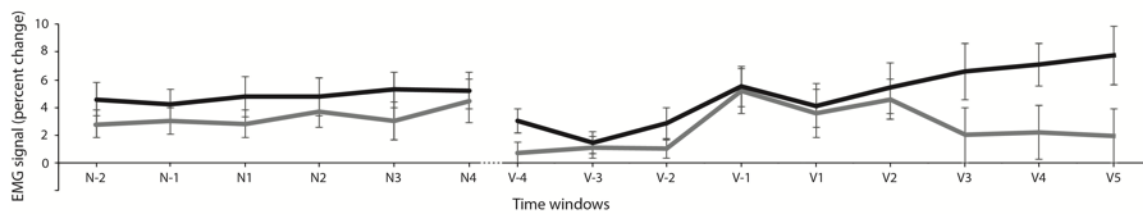


Figure 4.4 Interaction between time and main-clause polarity. Modulation of the time-course of the EMG signal for affirmative (black line) and negative (grey line) main-clause sentences.

Tested effect/interaction	ddl	ddl (error)	F
Part	1	22	.997
Time	14	308	4.714
Adverbial phrase polarity	2	44	.084
Main-clause polarity	1	22	5.002
Part x Time	14	308	.342
Part x Adverbial-phrase polarity	2	44	.415
Time x Adverbial-phrase polarity	28	616	.973
Part x Time x Adverbial-phrase polarity	28	616	1.059
Part x Main-clause polarity	1	22	.152
Time x Main-clause polarity	14	308	1.888
Part x Time x Main-clause polarity	14	308	.988
Adverbial-phrase polarity x Main-clause polarity	2	44	.535
Part x Adverbial-phrase polarity x Main-clause polarity	2	44	.301
Time x Adverbial-phrase polarity x Main-clause polarity	28	616	.699
Part x Time x Adverbial-phrase polarity x Main-clause polarity	28	616	.488

Table 4.1 Statistical results for the ANOVA. Inferential statistics for all tested effects and interactions revealed by the 3x2 ANOVA.

	N-2	N-1	N1	N2	N3	N4	V-4	V-3	V-2	V-1	V1	V2	V3	V4	V5
N-2		.89	.90	.46	.58	.18	.07	.02	.01	.14	.90	.28	.25	.19	.46
N-1			.74	.40	.50	.16	.01	.01	.06	.07	.82	.15	.14	.13	.43
N1				.41	.60	.18	.04	.01	.03	.17	.95	.25	.21	.17	.51
N2					.90	.55	.02	.00*	.00*	.35	.75	.48	.38	.27	.68
N3						.31	.05	.01	.02	.33	.79	.45	.36	.30	.68
N4							.01	.00*	.00*	.68	.39	.88	.70	.55	.99
V-4								.43	.93	.00*	.09	.00*	.00	.01	.08
V-3									.40	.00*	.09	.00*	.00	.01	.03
V-2										.00*	.13	.01	.02	.02	.07
V-1											.06	.67	.99	.71	.72
V1												.16	.10	.13	.50
V2													.66	.53	.91
V3														.59	.76
V4															.62
V5															

Table 4.2 Statistical results for the time effect. Rounded-up p-values of Student t-tests for the contrast of all pairs of time-window. Bold characters indicate p-values that were significant before false discovery rate (FDR) correction and the asterisk indicates p-values that remained significant after FDR correction.

Supplementary materiel S1

Table 4.3 Stimuli.

Supplementary materials S1: Stimuli. Exhaustive list of all stimuli used in the passive listening task.

Main-clause Polarity	Prepositional-phrase Polarity	
	Neutral	Negative
Affirmative	Avec sa cuillère, Antoine mélange le potage	Sans sa cuillère, Claudie mélange le potage
	Avec sa cuillère, Chantal mélange le potage	Sans sa cuillère, Lucie mélange le potage
	Avec sa guenille, Bruno frotte le plancher	Sans sa guenille, François frotte le plancher
	Avec sa guenille, Denise frotte le plancher	Sans sa guenille, Laura frotte le plancher
	Avec sa raquette, Denis frappe la balle	Sans sa raquette, Camille frappe la balle
	Avec sa raquette, Daphné frappe la balle	Sans sa raquette, Julie frappe la balle
	Avec ses ciseaux, Christine découpe le journal	Sans ses ciseaux, Chantal découpe le journal
	Avec ses ciseaux, Camille découpe le journal	Sans ses ciseaux, François découpe le journal
	Avec son couteau, Audrey épluche la pomme	Sans son couteau, Denise épluche la pomme
	Avec son couteau, Claudie épluche la pomme	Sans son couteau, Jérôme épluche la pomme
	Avec son crayon, Carine dessine le château	Sans son crayon, Daphné dessine le château
	Avec son crayon, Cédric dessine le château	Sans son crayon, Hélène dessine le château
	Avec son marteau, Alex cloue l'affiche	Sans son marteau, Jérôme cloue l'affiche
	Avec son marteau, Alice cloue l'affiche	Sans son marteau, Richard cloue l'affiche
	Avec son mouchoir, Bernard essuie ses lunettes	Sans son mouchoir, Alex essuie ses lunettes
	Avec son mouchoir, Danny essuie ses lunettes	Sans son mouchoir, Joane essuie ses lunettes
	Avec son pinceau, Alain peint le portrait	Sans son pinceau, Guillaume peint le portrait
	Avec son pinceau, Éric peint le portrait	Sans son pinceau, Kevin peint le portrait
	Avec son stylo, Denis signe le contrat	Sans son stylo, Bernard signe le contrat
	Avec son stylo, Fanny signe le contrat	Sans son stylo, Kevin signe le contrat
Negative	Avec sa cuillère, Fanny ne mélange le potage	Sans sa cuillère, Bruno ne mélange pas le potage
	Avec sa cuillère, Kevin ne mélange le potage	Sans sa cuillère, Stéphane ne mélange pas le potage
	Avec sa guenille, Richard ne frotte le plancher	Sans sa guenille, Hélène ne frotte pas le plancher
	Avec sa guenille, Roxane ne frotte le plancher	Sans sa guenille, Sophie ne frotte pas le plancher
	Avec sa raquette, Alain ne frappe la balle	Sans sa raquette, Éric ne frappe pas la balle
	Avec sa raquette, Sonia ne frappe la balle	Sans sa raquette, Rémi ne frappe pas la balle
	Avec ses ciseaux, Jérôme ne découpe le journal	Sans ses ciseaux, Denis ne découpe pas le journal
	Avec ses ciseaux, Martin ne découpe le journal	Sans ses ciseaux, Rémi ne découpe pas le journal
	Avec son couteau, François n'épluche la pomme	Sans son couteau, Denis n'épluche pas la pomme
	Avec son couteau, Laura n'épluche la pomme	Sans son couteau, Mathieu n'épluche pas la pomme
	Avec son crayon, Antoine ne dessine le château	Sans son crayon, Christine ne dessine pas le château
	Avec son crayon, Carine ne dessine le château	Sans son crayon, Denise ne dessine pas le château
	Avec son marteau, Alex ne cloue l'affiche	Sans son marteau, Danny ne cloue pas l'affiche
	Avec son marteau, Denise ne cloue l'affiche	Sans son marteau, Richard ne cloue pas l'affiche
	Avec son mouchoir, Audrey n'essuie ses lunettes	Sans son mouchoir, Lucie n'essuie pas ses lunettes
	Avec son mouchoir, Guillaume n'essuie ses lunettes	Sans son mouchoir, Mylène n'essuie pas ses lunettes
	Avec son pinceau, Camille ne peint le portrait	Sans son pinceau, Joane ne peint pas le portrait
	Avec son pinceau, Sylvain ne peint le portrait	Sans son pinceau, Laura ne peint pas le portrait
	Avec son stylo, Daphné ne signe le contrat	Sans son stylo, Pauline ne signe pas le contrat
	Avec son stylo, Lucie ne signe le contrat	Sans son stylo, Sarah ne signe pas le contrat

Sypplementary materiel S2



Figure 4.5 Hand position and electrode placement. Electrodes were placed on the right FDI, which was constantly and lightly contracted throughout the task.

Supplementary material S3

	N-2	N-1	N1	N2	N3	N4	V-4	V-3	V-2	V-1	V1	V2	V3	V4	V5
N-2		.69	.90	.86	.58	.60	.02	.01	.01	.56	.77	.64	.39	.13	.15
N-1			.60	.55	.23	.33	.32	.02	.16	.31	.97	.39	.29	.11	.13
N1				.94	.61	.60	.25	.01	.06	.61	.67	.62	.45	.25	.24
N2					.72	.70	.00	.01	.06	.64	.67	.67	.44	.26	.22
N3						.95	.11	.01	.04	.88	.42	.93	.55	.29	.24
N4							.10	.01	.04	.83	.45	.88	.51	.30	.24
V-4								.14	.89	.08	.46	.17	.16	.05	.06
V-3									.20	.02	.14	.04	.04	.00	.02
V-2										.09	.42	.14	.10	.02	.04
V-1											.24	.94	.65	.43	.33
V1												.24	.33	.18	.14
V2													.67	.50	.39
V3														.70	.29
V4															.57
V5															

Table 4.4 Statistical results for the time x main-clause polarity interaction for the affirmative main-clause sentences. Rounded-up p-values of Student t-tests for all time-window pairs are reported for affirmative main-clause sentences. Bold characters indicate p values that were significant before false discovery rate (FDR) correction and the asterisk indicates p-values that remained significant after FDR correction.

	N-2	N-1	N1	N2	N3	N4	V-4	V-3	V-2	V-1	V1	V2	V3	V4	V5
N-2		.82	.99	.39	.82	.14	.05	.14	.09	.16	.66	.22	.72	.77	.70
N-1			.81	.53	.99	.37	.00*	.09	.11	.21	.78	.32	.67	.72	.65
N1				.39	.86	.22	.04	.20	.15	.17	.69	.28	.74	.80	.72
N2					.33	.59	.01	.05	.02	.42	.96	.59	.45	.50	.44
N3						.25	.08	.15	.11	.27	.77	.32	.64	.71	.63
N4							.03	.05	.03	.71	.60	.94	.34	.36	.34
V-4								.64	.74	.01	.12	.01	.56	.47	.56
V-3									.94	.03	.21	.02	.66	.60	.69
V-2										.01	.14	.02	.60	.54	.65
V-1											.14	.62	.14	.18	.17
V1												.30	.43	.50	.48
V2													.16	.20	.21
V3														.85	.96
V4															.80
V5															

Table 4.5 Statistical results for the time x main-clause polarity interaction for the negative main-clause sentences. Rounded-up p-values of Student t-tests for all time-window pairs are reported for negative main-clause sentences. Bold characters indicate p values that were significant before false discovery rate (FDR) correction and the asterisk indicates p-values that remained significant after FDR correction.

Chapitre 5: Role of medial premotor areas in action language processing in relation to motor skills (Étude 2)

Melody Courson^{1,2}, Joël Macoir^{1,2}, Pascale Tremblay^{1,2}

¹ Faculté de médecine, Département de réadaptation, Université Laval, Québec, Canada

² Centre de recherche CERVO, CIUSSS, Québec, Canada

Article publié dans la revue Cortex.

5.1 Résumé

Selon les données de la littérature, l'aire motrice supplémentaire (SMA) et l'aire motrice supplémentaire antérieure (pré-SMA) sont impliquées dans la planification motrice, ainsi que dans des fonctions cognitives liées à la motricité telles que l'imagerie motrice et le traitement du langage d'action. Or le rôle de ces structures dans le traitement du langage d'action reste méconnu. Dans la présente étude, nous avons examiné l'impact de la stimulation magnétique transcrânienne répétée (rTMS) administrée au-dessus du SMA et du pré-SMA pendant une tâche d'analogie sémantique (SAT), en lien avec les habiletés de motricité fine (c.-à-d. la dextérité manuelle) et d'imagerie motrice chez une population adulte en santé et non-experte en motricité ni en imagerie motrice. Les résultats montrent que l'impact de la rTMS au-dessus du SMA (mais pas au-dessus du pré-SMA) sur les temps de réaction (TR) pendant la SAT est corrélée à la dextérité manuelle. Spécifiquement, les résultats ont montré que la rTMS administrée au-dessus du SMA module les TR pour les individus présentant une moins bonne dextérité manuelle. Plus spécifiquement, ils démontrent donc de manière causale une implication du SMA dans le traitement du langage d'action, ainsi que l'existence de différences interindividuelles liées à cette implication. Ces découvertes sont discutées à la lumière des théories neurolinguistiques du traitement du langage.

Mots clés : langage incarné, aire motrice supplémentaire, motricité fine, stimulation magnétique transcrânienne, imagerie motrice

5.2 Abstract

The literature reports that the supplementary motor area (SMA) and pre-supplementary motor area (pre-SMA) are involved in motor planning and execution, and in motor-related cognitive functions such as motor imagery. However, their specific role in action language processing remains unclear. In the present study, we investigated the impact of repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) over SMA and pre-SMA during an action semantic analogy task (SAT) in relation with fine motor skills (i.e., manual dexterity) and motor imagery abilities in healthy non-expert adults. The impact of rTMS over SMA (but not pre-SMA) on reaction times (RT) during SAT was correlated with manual dexterity. Specifically, results show that rTMS over SMA modulated RT for those with lower dexterity skills. Our results therefore demonstrate a causal involvement of SMA in action language processing, as well as the existence of inter-individual differences in this involvement. We discuss these findings in light of neurolinguistic theories of language processing.

Keywords: language embodiment, supplementary motor area, pre-supplementary motor area, fine motor skills, transcranial magnetic stimulation, motor imagery

5.3 Introduction

The motor system is known to be engaged during motor-related cognitive tasks such as motor imagery (Decety et al., 1994; Roth et al., 1996), action observation (Decety et al., 1994; Grafton, Arbib, Fadiga, & Rissolatti, 1996), speech perception (Pulvermüller, Shtyrov, Ilmoniemi, & Marslen-Wilson, 2006) and action language processing (Hauk et al., 2004; Tettamanti et al., 2005). During action language processing, the left motor and pre-motor areas are activated, including the primary motor cortex (M1) (Kana et al., 2015, 2012), the ventral premotor cortex (Rueschemeyer et al., 2014; Rueschemeyer, van Rooij, Lindemann, Willems, & Bekkering, 2010; Tremblay, & Small, 2011a, 2011b; de Vega et al., 2014; Wheatley, Weisberg, Beauchamps, & Martin, 2005), and the dorsal premotor cortex (Kana et al., 2015, 2012; de Vega et al., 2014; de Zubicaray et al., 2013). Activation in the supplementary motor area (SMA) and pre-supplementary motor area (pre-SMA), two premotor areas located in the medial wall of the cerebral hemispheres, have also been shown in relation to action language processing. Pre-SMA activation has been observed during the processing of isolated action words (i.e., action verbs and tool nouns) in passive reading and listening (Hauk et al., 2004; Postle et al., 2008; Tremblay & Small, 2011a, 2011b; Urrutia, Gennari, & de Vega, 2012; Yang & Shu, 2014) and in more complex tasks including grammatical category judgment (de Zubicaray et al., 2013), lexical decision (Rueschemeyer et al., 2010; Tomasino, Weiss, & Fink, 2010) and go-no go tasks (Sakreida et al., 2013). Action sentence processing has been associated with the activation of both SMA and pre-SMA (Boulenger et al., 2009; Desai et al., 2011; Kana et al., 2015, 2012; Moody-Triantis et al., 2014; Schuil et al., 2013; Tomasino et al., 2014; Tremblay & Small, 2011a, 2011b; de Vega et al., 2014). However, a number of studies did not report activation in either SMA nor pre-SMA during action language processing (Bedny et al., 2008; Carota et al., 2012; van Dam et al., 2012; van Dam et al., 2010; Desai et al., 2013; Ghio & Tettamanti, 2010; Ghio et al., 2016; Hauk & Pulvermüller, 2011; Hoenig, Sim, Bochev, Herrnberger, & Kiefer, 2008; Kemmerer et al., 2008; Moody & Gennari, 2010; Raposo et al., 2009; Samur et al., 2015; Tettamanti et al., 2008, 2005; Willems et al., 2009). Hence, the importance and specific role of these regions in action language processing remain far from being elucidated. More generally, the potential role that the motor system plays during

action language processing remains unclear, and is still highly debated within the cognitive neuroscience community (Glenberg, Witt, & Metcalfe, 2013; Mahon, 2015b; Zwaan, 2014). Moreover, despite accumulating evidence for a role for SMA and pre-SMA in several aspects of language processing and production, these regions are still absent from most neurobiological models of language, partly due to a lack of research focus on the potential involvement of areas other than the “classical language areas” in language processing (Tremblay & Dick, 2016). It is possible that the contribution of SMA and pre-SMA to action language understanding and action semantics is linked to motor-related processes such as motor imagery, the mental process of imagining an action without motor execution. Consistent with this notion, the SMA and pre-SMA are often activated during motor imagery in right-handed healthy adults, as revealed by functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies using motor imagery tasks of finger tapping (Berman, Horowitz, Venkataraman, & Hallett, 2012; Burianová, Lee, Grady, & Moscovitch, 2013; Guillot et al., 2009, 2008; Hanakawa, Dimyan, & Hallett, 2008; Hanakawa et al., 2003; Kasess et al., 2008; Lacourse, Orr, Cramer, & Cohen, 2005; Wang, Chen, Gong, Shen, & Gao, 2010; Xu et al., 2014), fist squeezing (Mizuguchi, Nakata, & Kanosue, 2014a; Mizuguchi et al., 2013; Pilgramm et al., 2016), finger or hand extension/flexion (Gerardin et al., 2000; Mizuguchi, Nakata, & Kanosue, 2014b; Pilgramm et al., 2016), finger opposition (Dechent, Merboldt, & Frahm, 2004; Macuga & Frey, 2012; Sauvage, Poirriez, Manto, Jissendi, & Habas, 2011; Sharma & Baron, 2013; Solodkin, Hlustik, Chen, & Small, 2004), object manipulation (Johnson, 2002; Oosterhof, Tipper, & Downing, 2012) and other manual actions and movements (Formaggio, Storti, Cerini, Fiaschi, & Manganotti, 2010; Lorey et al., 2010, 2011, 2009; Stippich, Ochmann, & Sartor, 2002; Szameitat, McNamara, Shen, & Sterr, 2012).

The role of motor imagery in action language processing has scarcely been addressed. Only a few studies have investigated the relationship between action language processing and motor imagery (Hauk et al., 2008; Papeo et al., 2012; Tomasino et al., 2008; Tomasino et al., 2007; Willems et al., 2009; Yang & Shu, 2014). Using fMRI, Tomasino et al. (2007) have shown activation in M1 during action word reading and simultaneous motor imagery, but not during action word reading and simultaneous letter detection. This

suggests that M1 activation is related to the secondary task (i.e., motor imagery) rather than to action language processing *per se*. In a subsequent study, TMS over M1 was shown to slow reaction times (RTs) during a motor imagery task but not during action language reading (Tomasino et al., 2008). Yang and Shu (2014) have shown that SMA and pre-SMA are more strongly activated when action verb reading is accompanied by motor imagery than when it is not. In contrast, Willems et al. (2009) showed that motor imagery and action language reading elicited different cortical networks, none of which included SMA or pre-SMA. Across these four studies, however, the lack of separate language and imagery tasks does not allow for a clear distinction between action language and motor imagery processes. In contrast, Papeo et al. (2012) used two separate tasks and showed motor activation (particularly in M1) during reading of action and state verbs after completion of a motor imagery task (i.e., mental rotation of hands, with the explicit instruction to execute motor imagery). However, since motor imagery was tested before the language task, one cannot rule out that motor imagery *primed* motor activation during reading of both action and state verbs. This suggests that the motor activation observed during language processing may have resulted from explicit motor imagery, rather than from the spontaneous use of motor imagery during language processing. Hence, the role of motor imagery during action language processing remains to be clarified.

Interestingly, studies on motor imagery have focused on *explicit* motor imagery, which is the conscious, voluntary act of imagining oneself in action. As Willems et al. (2009) noted, it is unlikely that everyday action language processing would rely upon a conscious self-initiated cognitive process such as explicit motor imagery. *Implicit* motor imagery, on the other hand, is an unconscious cognitive strategy allowing for the completion of other cognitive tasks (Jeannerod & Frak, 1999) such as determining hand laterality in a hand mental rotation task (e.g., Ferri et al., 2012). However, only a few studies have examined the neural correlates of implicit motor imagery (Ferri et al., 2012; de Lange, Helmich, & Toni, 2006; Seurinck, Vingerhoets, De Lange, & Achten, 2004; Vingerhoets, de Lange, Vandemaele, Deblaere, & Achten, 2002; Zapparoli et al., 2014). Results from half of these studies suggest an activation of pre-SMA during the mental rotation of hands (Ferri et al.,

2012; Zapparoli et al., 2014). Whether action language relies upon implicit motor imagery, and whether pre-SMA is similarly involved in both processes remains to be determined.

To explore the activation of motor and premotor areas during action language processing, a few fMRI studies have examined the direct link between motor execution and action language processing (Hauk et al., 2004; Moody-Triantis et al., 2014; Peck, Bradbury, Psaty, Brennan, & Holodny, 2009; Postle et al., 2008; Schuil et al., 2013). In three of these studies, motor execution was used as a localizer task in order to determine whether action language related motor activation was somatotopically organized (Hauk et al., 2004; Postle et al., 2008; Schuil et al., 2013). Motor execution consisted in repetitive meaningless movements of left and right foot and hand (Hauk et al., 2004; Schuil et al., 2013) or of the mouth, tongue and hand (Postle et al., 2008). Hauk et al. (2004) and Postle et al. (2008) showed somewhat somatotopic activation. In contrast, Schuil et al. (2013) showed a lack of somatotopy in motor activation during reading of literal and non-literal action sentences. Instead, activation was modulated by the literalness of sentences, suggesting that the motor system responded to the semantic content of action sentences. Using a different approach, Moody-Triantis et al. (2014) created a motor execution task (i.e., instruction-guided motor execution) and used an action language task (i.e., passive reading), in which action execution and action sentence processing were matched (e.g., “I am pressing both buttons with my right fingers,” “I am pushing one left button”), thus providing both tasks with identical semantic context. Results from this study indicated that SMA was activated during both action execution and action sentence processing, although activation for motor execution was more posterior within SMA. Peck et al. (2009) also compared cerebral activation during a motor task (i.e., sequential finger tapping) and during an action language task (i.e., covert action verb generation) and showed that SMA was activated during motor execution while pre-SMA was activated during action language processing. Since action language processing seems to be related to both SMA and pre-SMA activation, and given that studies comparing motor execution and motor imagery have shown that medial premotor activation was more anterior (pre-SMA) for movement imagery than for movement execution (SMA) (Gérardin et al., 2000; Hanakawa et al., 2003; Lacourse et al., 2005; Lorey et al., 2013; Macuga & Frey, 2012), it is conceivable

that the processing of action language involves the pre-SMA in relation to motor imagery processes and the SMA in relation to motor execution and late stage motor planning components (e.g., selection of motor plans, movement sequencing).

The present study aimed to clarify the role of SMA and pre-SMA in action language processing, and to determine whether this role is related to implicit motor imagery and/or motor execution mechanisms. Our main hypotheses were that, (1) if action language processing relies (at least in part) upon implicit motor imagery, repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS) to the pre-SMA will impact semantic processing, and this impact will be related to motor imagery abilities, and (2) if semantic processing relies (at least in part) upon motor-related mechanisms, rTMS to the SMA will impact semantic processing, and this impact will be related to motor execution abilities. Specifically, we expected these effects to occur for the processing of human action but not for non-human action sentences.

To achieve these goals, a deep semantic processing task was created and validated as part of Study 1: the *semantic analogy task (SAT)*. SAT consists in listening to analogy sentences such as “ciseaux est à découper ce que crayon est à dessiner”/“scissors is to cut what pencil is to draw” and in determining whether they are true or false. This task was created to induce a deeper semantic processing than is typically required in classical language tasks such as lexical decision. Study 1 included three sub-studies that aimed to validate the tasks that were used in the rTMS experiment (Study 2). Study 1a included online semantic questionnaires to select the best word pairs for the creation of SAT, Study 1b validated SAT, and Study 1c validated the implicit motor imagery expertise task. In Study 2, semantic processing of action language was measured with SAT, motor imagery abilities were measured using a task of mental rotation of hand, and manual motor execution abilities were measured using a standardized manual dexterity task.

5.4 Study 1a: online questionnaires

A total of 1026 native speakers of Canadian French aged between 18 and 45 years filled the questionnaires in Study 1a. The study was approved by the Committee on research Ethics of the research center of the Institut universitaire en santé mentale de Québec (CR-

IUSMQ) (project #2014-378). In two complementary online questionnaires (www.limesurvey.com), participants had to determine the degree to which two French words (e.g., “ciseaux/couper”/“scissors/to cut”) were semantically associated. 256 pairs composed of a verb (64 verbs were tested) and a noun (128 nouns were tested) were tested. Half of the pairs were manual human actions (e.g., “scissors/to cut”), while the other pairs were non-human actions (e.g., “plane/to land”). A one-way analysis of variance (ANOVA) with Action (Human, Non-human) as the independent factor showed that the pairs did not differ across action categories in terms of the number of syllables ($F_{(1,89)} = .941, p = 1.34, \eta^2 = .01$). In half of the trials, words were highly associated (e.g., “scissors/to cut”) while in the other half they were poorly associated (e.g., “scissors/to draw”). Each verb was presented four times. The strength of semantic association was determined on a six-point Likert scale ranging from 0 to 5. Participants were instructed to answer as fast and as spontaneously as they could. A 2×2 repeated-measure ANOVA with Congruency (Congruent, Incongruent) and Action (Human, Non-human) as within-subject factors was performed on the percentage of correct responses using SPSS (23.0.0.2, IBM) for Macintosh. There was a significant effect of Congruency ($F_{(1,59)} = 3091.98, p < .001, \eta^2 = .98$), confirming that highly semantically associated pairs were significantly different from the poorly associated pairs. There was no other effect. All 256 word pairs tested in these questionnaires were used in the behavioral validation of SAT.

5.5 Study 1b: behavioural validation of semantic analogy task (SAT)

Ten healthy native speakers of Canadian French participated in this validation study (6 females, mean age 27.10, SD = 7.75). Participants were recruited through emails sent to Université Laval students and employees, and posters distributed within the general community of Quebec City. They were right-handed (Oldfield, 1971), had normal or corrected-to-normal vision and no self-reported history of speech, voice, language or neurological disorder. Participants were screened for normal cognitive functioning using the Montreal Cognitive Assessment (MoCA) (Nasreddine et al., 2005). Given the auditory nature of SAT, pure-tone audiometry (PTA) was used to identify potential hearing loss (in decibels) in the listener's two ears at .5, 1 and 2 kHz using an AC40 Interacoustics clinical

audiometer in a sound-attenuated room (Génie Audio Inc, Saint-Laurent, Canada). PTA indicated normal hearing (<25 dB of hearing loss) in all participants. Informed written consent was obtained for each participant. This study was approved by the Committee on research Ethics of the CR-IUSMQ (project #2015-392).

In this study, we used the word pairs validated in Study 1a to ensure that human and non-human actions were processed in a similar timeframe and with a similar accuracy level as part of SAT. The stimuli were produced at a mean speech rate of 3.5 syllables per second by a 24-year-old male speaker and recorded in a double-walled sound-attenuated room at 44 kHz with a lavalier microphone (MX150, Shure, Chicago, USA). Stimuli were analogy sentences such as “*ciseaux est à découper ce que crayon est à dessiner*” / “*scissors is to cut what pencil is to draw*.” Half of the sentences included two pairs of human actions, while the other half included two pairs of non-human actions. Half of the sentences were congruent while the other half was incongruent (e.g., “*ciseaux est à découper ce que crayon est à creuser*”/“*scissors is to cut what pencil is to dig*”). Incongruent sentences were used as fillers and were not analyzed. The order of presentation of the verb and noun (“*marteau est à clouer ce que crayon est à dessiner*” vs “*clouer est à marteau ce que dessiner est à crayon*” / “*hammer is to nail what pencil is to draw*” vs “*to nail is to hammer what to draw is to pencil*”) was counterbalanced across sentences and conditions. Participants were comfortably seated in a double-walled sound-attenuated room, facing a computer screen. Sentences were amplified (HP4, Presonus, Baton Rouge, USA) and presented through TMS-compatible, non-metallic insert earphones (Etymotic Research, Elk Grove Village, IL, USA). A GO sign appeared on the screen after the end of the auditory sentence, signaling that an answer was required. Participants were asked to determine whether the content of the sentence was true or false by responding as rapidly and accurately as possible by pressing one of two buttons of a response pad with the index and middle finger of their right hand (RB-840 model, Cedrus, San Pedro, California, US). Inter-stimuli intervals of different lengths (500 msec, 750 msec, 1000 msec) were randomly assigned to trials in order to prevent a habituation bias. The task was comprised of 256 trials and lasted approximately 20 min. This task requires the activation of lexical and semantic representations of words and the syntactic-semantic processing of statements

(e.g., “scissors is to cut”). SAT also involves working memory and executive functions abilities. Working memory is needed to maintain the first statement in memory during the processing of the second statement. Executive functions are involved (e.g., attentional control) in the comparison of the two statements required to judge the semantic correctness of the sentence. However, the experimental conditions in SAT only differ in terms of semantic category: human versus non-human actions. SAT therefore allowed us to examine the impact of rTMS on SMA and pre-SMA during the processing of human actions and non-human action sentences.

Separate one-way ANOVAs with Action (Human, Non-human) as the independent factor were performed on the percentage of correct responses and RT (for correct responses only) using SPSS (23.0.0.2, IBM). There was no effect of Action on accuracy ($F_{(1,9)} = .00, p = 1.00, \eta^2 = .00$) or RT ($F_{(1,9)} = .08, p = .78, \eta^2 = .01$). These results therefore confirm that the human and non-human conditions have a similar difficulty level. Two word pairs per category were discarded because of low accuracy ratings. The final stimulus lists for SAT used in Study 2 thus contained 30 pairs.

5.6 Study 1c: validation of the implicit motor imagery task

Ten right-handed (Oldfield, 1971) adults participated in this study (5 females, mean age 24.36, SD = 5.33), which aimed to ensure that the implicit motor imagery task was challenging allowing us to identify various levels of performance. Informed written consent was obtained for each participant. Recruitment procedure, as well as inclusion and exclusion criteria were identical to those used for the validation of SAT. This study was approved by the Committee on research Ethics of the CR-IUSMQ (project #2015-392).

A mental rotation of hand task, which has been used to assess implicit motor imagery abilities (e.g., Butson, Hyde, Steenbergen, & Williams, 2014; Conson et al., 2013; Tomasino, Budai, Mondani, Skrap, & Rumiati, 2005; Vromen, Verbunt, Rasquin, & Wade, 2011), was adapted to measure expertise in implicit motor imagery. Stimuli were 3D hand pictures created by Yves Almécija (CeRCA, Poitiers, France), used in previous research on motor imagery (Meugnot & Toussaint, 2015; Meugnot, Agbangla, & Toussaint, 2016). Stimuli represented right and left hands, in two different views (i.e., back and palm of the

hand), in four different angles: 40°, 80°, 120°, 160°. Half of the images were presented in a lateral view (i.e., tip of hand away from mid-body line), while the other half was presented in a medial view (i.e., tip of hand toward mid-body line). In total, 36 different hand pictures were presented in each block. The novelty in our version of the task was the creation of six blocks differing only in the time allowed for response (block 1: 2000 msec, block 2: 1750 msec, block 3: 1500 msec, block 4: 1250 msec, block 5: 1000 msec, block 6: 750 msec). Stimuli were pseudo-randomized within each block for each participant and visually presented on a screen. The mental rotation task consisted in determining whether each hand was left or right. Participants answered with index and middle fingers of their right hand using a response pad (RB-830, Cedrus, San Pedro, CA, USA). Their left hand was immobile, and in the same position as the right hand. To monitor the absence of hand movements during motor imagery, physiological data were acquired throughout the mental rotation task, using a multi-channel surface EMG system (MP150, Biopac Systems Inc, Goleta, CA, USA), measuring the electrical potential reaching muscles in the right hand. A pair of small bipolar disposable surface electrodes (EL504, Biopac Systems Inc, Goleta, CA, USA) were placed on participants' skin approximately 1 cm apart on the belly of the first dorsal interosseous (FDI) muscle of the right hand. The EMG signal was filtered using a 500 Hz low-pass anti-aliasing filter and a 10 Hz high-pass filter. A 55–65 Hz notch filter was used to remove electrical noise from the signal. No hand contractions, defined as a 50 msec burst of a mean amplitude at least twice that of the preceding 50 msec of signal, were visually identified in the EMG signal. In addition, an HDR-CX320 video camera (Sony) was used to record participants' hands, thus providing a second source of hand movement monitoring. This examination confirmed that participants' hands remained still during the entire task. As the break off point (i.e., first block with 50% or less accuracy) differed across participants, the percentage of correct responses for the entire task (i.e., average of the six blocks) was considered the most sensitive measure of expertise and was calculated for each participant.

The results revealed a mean accuracy of 64.74% (SD = 18.06, range 39.58–91.67), with accuracy declining as speed increased, thus validating the use of this task in Study 2 to measure individual differences in mental rotation expertise.

5.7 Study 2: rTMS

5.7.1 Participants

Sixteen (16) healthy native speakers of Canadian French participated in this study. Participants were recruited through emails sent to Université Laval students and employees, employees of the IUSMQ, as well as through posters and flyers distributed in the general community. Two participants did not complete all tasks and were excluded from analyses. The fourteen (14) remaining participants (mean age 28.79, SD = 6.86; range: 18–40 years of age; 7 women) were right-handed ([Oldfield, 1971](#)), had normal or corrected-to-normal vision and no self-reported history of speech, voice, language or neurological disorder. Participants were screened for normal cognitive functioning using the MoCA ([Nasreddine et al., 2005](#)). PTA indicated normal hearing (<25 dB of hearing loss) in all participants at 500, 1000 and 1500 Hz. Informed written consent was obtained for each participant. The study was approved by the Committee on Research Ethics of the CR-IUSMQ (project #2016-149).

5.7.2 Experimental Procedure

The experiment included two visits on two different days. During the first visit, participants underwent structural magnetic resonance imaging (MRI). Eight participants already had an MRI that was kept in the lab's participant databank (Banque de données sur l'Audition et la Communication Humaine “BACH,” approved by our local research ethics committee, project #369-2014); for those participants, the study entailed only one visit. During the main visit, participants completed SAT with rTMS. A behavioral mental rotation task was used to measure participants' level of expertise in implicit motor imagery (For details, see [Section 4](#)). Visual inspection of video and EMG recordings showed that no movement was executed during the motor imagery task. Finally, manual dexterity was measured with the Grooved Pegboard 32025 (Lafayette Instrument Company). This standardized and normalized test consists in placing small pegs in randomly oriented slots as rapidly as possible. Pegs have a key along one side and therefore require to be rotated before being inserted in the boards' holes. Performance is measured as completion time, in seconds. In

this study, rTMS was also administered during a motor imagery task; these data are not presented in this article.

5.7.3 Experimental Design

Stimuli for SAT were sentences from the validation study: two lists of 120 sentences using 30 human action verbs and 30 non-human action verbs (see Supplementary material 1). Each verb was paired with two strongly and two poorly associated nouns. The lists were counterbalanced across participants, and stimuli were pseudo-randomized within each list for each participant. All verbs were presented in the rTMS and no rTMS trials. Motor imagery was assessed following the SAT to avoid priming motor imagery during SAT. The dexterity task was administered last. SAT was administered before the motor imagery and Grooved Pegboard tasks in order to avoid priming effects.

5.7.4 rTMS

Participants were seated in a padded TMS chair with their head comfortably held in place by a headrest (Rogue Research, Montreal, Canada). Prior to the rTMS session, the position of the computer screen was adjusted to ensure that each participant could read the instructions and see the GO signal properly. All stimuli were presented via a computer controlled by the Presentation software (version 18.1, www.neurobs.com). Participants performed SAT using TMS-compatible non-metallic insert earphones, which provide a 30 dB + external noise reduction (Etymotic Research, Elk Grove Village, IL, USA).

5.7.4.1 MRI acquisition and co-registration

A high-resolution T1-weighted anatomical MRI scan was obtained for all participants on a 3T Philips Achieva TX MRI scanner at the Clinique Mailloux in Québec City (matrix 256 mm × 256 mm, 180 slices, 1 mm³, no gap). Prior to the rTMS session, the anatomical MRI was incorporated into Brainsight 2 (Rogue Research, Montreal, Canada). Six anatomical landmarks (tip and bridge of the nose, external corner of the eyes when possible, and the intersection of the helix and tragus for the ears) were identified on participants' T1 image to guide MRI-to-head co-registration using an infrared tracking system (Polaris, Northern Digital, Waterloo, Canada).

5.7.4.2 Resting motor threshold (RMT)

Stimulation was performed with a figure-of-eight Air Film Magstim coil combined to a Magstim Rapid² stimulator (Magstim Company, Dyfed, UK). To establish the resting motor threshold (RMT) of each participant, the TMS coil was placed over the hand area (“hand knob”) of the participants left M1, previously identified on the participant's MRI scan. The coil was held tangentially to the skull with the handle pointing posteriorly and inferiorly. Single pulses were delivered to M1 and the intensity of the stimulation was adjusted until a motor evoked potential (MEP) in the right FDI (EMG Isolation Unit, Brainsight 2, Rogue Research, Montreal, Canada) was observed in 5 of 10 trials with a minimum amplitude of 50 μ V. For two participants, whose RMT was not reached at 85% of stimulator output capacity, stimulation intensity was fixed at this maximal intensity. Stimulation intensity ranged from 59% to 85% (mean = 72.21%, SD = 8.51) of the output capacity of the stimulator.

5.7.4.3 rTMS stimulation

The coil was held by an experimenter throughout the rTMS session. Trains of six (6) pulses were administered at a frequency of 10 Hz (train duration = 500 msec). The stimulation intensity was set to 110% of the participant's RMT. These stimulation parameters were well within rTMS safety guidelines (Rossi et al., 2009; Wassermann, 1998) and have been used on SMA and pre-SMA in the past (Tremblay & Gracco, 2009). Stimulation was administered 550 msec before the beginning of the trial in half of the trials. Each participant underwent two blocks of rTMS: one block over the left SMA and one over the left pre-SMA. Since action language induces left-lateralized activation in motor areas in right-handers (Hauk & Pulvermüller, 2011; Willems, Hagoort, & Casasanto, 2010), left SMA and pre-SMA were targeted in the present study. SMA and pre-SMA were localized on individual T1-weighted images using macro-anatomical landmarks as well as knowledge derived from previous fMRI studies. SMA and pre-SMA were ventrally delimited by the cingulate sulcus. The caudal boundary of the SMA is the precentral sulcus (Bozkurt et al., 2016). The rostral frontier of pre-SMA was defined as an imaginary vertical line passing through the genu of the corpus callosum (Matelli et al., 1991; Picard & Strick, 2001). An

imaginary vertical line passing through the anterior commissure (i.e., the VAC line) was drawn to separate SMA from pre-SMA (Picard & Strick, 2001). In order to ensure the distinct rTMS stimulation of SMA and pre-SMA, the stimulation targets (respective MNI coordinates: -3, -8, 66, and -3, 15, 60) were selected to be apart by a minimum of 20 mm on the *y*-axis based on a previous study from our group that dissociated the role of pre-SMA and SMA during action selection (Tremblay & Gracco, 2009). Importantly, these coordinates were chosen to be within the range of coordinates previously reported in the literature in relation to action language processing (Supplementary material S2). The location of the targets is shown in Fig. 1. The order of stimulation of these two areas was randomized across participants.

5.7.5 Data analysis

Analyses were run on congruent sentences only. First, outliers (i.e., data located 2 SD from the mean) in RTs and accuracy data were discarded from the analyses. This led to the exclusion of one participant for the RT analyses. An analysis of covariance (ANCOVA) with Area (SMA, pre-SMA) and Stimulation (TMS, No TMS) as within-subject independent factors was performed on accuracy (the percentage of correct responses) and RTs (for correct responses only) using SPSS (23.0.0.2, IBM). For both Accuracy and RT, the dependant variable was a difference score (i.e., human action score - non-human action score). Motor imagery and dexterity were included in the analyses as continuous quantitative between-subject covariates. The dexterity score was the mean time for completing the Grooved Pegboard with the right and left hands expressed in seconds. The motor imagery expertise score was the mean percentage of correct responses across the six blocks of the task. Post-hoc paired samples Student *t*-tests and Pearson's correlations were conducted to decompose significant interaction effects. For all ANOVAs, measures of effect sizes are provided in the form of partial eta squared (η_p^2), which are reported for all main effects and interactions. When comparing two means, we report effect sizes in the form of Cohen *d* statistics.

5.7.6 Results

The analysis of accuracy revealed no significant differences between conditions, as reported in Table 1. The analyses of RTs showed a significant main effect of Area ($F_{(1,10)} = 8.69, p = .01, \eta^2 = .47$), indicating a greater difference in RTs between human and non-human actions during the stimulation of SMA compared to pre-SMA. The interaction between Area and Stimulation was also significant ($F_{(1,10)} = 6.66, p = .027, \eta^2 = .40$), as well as the interaction between Area and Dexterity ($F_{(1,10)} = 8.76, p = .014, \eta^2 = .47$), and the interaction between Area, Stimulation and Dexterity ($F_{(1,10)} = 5.96, p = .035, \eta^2 = .37$). No interaction involving motor imagery reached significance (see Table 1). A paired samples Student t-test was performed to decompose the Area x Stimulation interaction. This analysis revealed a smaller TMS-NoTMS difference for pre-SMA than for SMA, but these effects were not significant (RTs between no TMS and TMS conditions for SMA ($t_{(12)} = -.73, p = .48, d = .36$) or pre-SMA ($t_{(12)} = -1.07, p = .31, d = .49$)). To decompose the Area x Dexterity interaction, a Pearson's correlation analysis was run. This analysis revealed a significant correlation between RTs and dexterity when rTMS was applied over SMA ($r_{(11)} = .69, p = .01, r^2 = .48$) but not pre-SMA ($r_{(11)} = -.15, p = .64, r^2 = .02$). Pearson's correlations were also run to decompose the Area x Stimulation x Dexterity interaction (see Figure 5.2). This analysis revealed that RTs were correlated to the dexterity score only when rTMS was applied over the SMA ($r_{(11)} = .59, p = .035, r^2 = .34$). All correlation results are reported in Table 2. Additional correlations were conducted to clarify the effect of rTMS over the SMA in relation to dexterity. First, a measure of the general impact of rTMS over SMA on RT was computed according to the following formula: $f(x) = |(x_H - x_{NH})_{TMS} - (x_H - x_{NH})_{NOTMS}|$, where x_H is the mean RT for human actions and x_{NH} the mean RT for non-human actions. The analysis showed a significant positive relationship between dexterity and the impact of rTMS over SMA ($r_{(11)} = .70, p = .01, r^2 = .49$). That is, lower dexterity was associated with stronger SMA effect on RT (Figure 5.3). Two additional correlations were performed to determine whether the impact of rTMS over SMA was due to an impact of rTMS on human actions or non-human actions. These analyses revealed a significant correlation between dexterity and the impact of rTMS over

SMA for human ($r_{(11)} = .49, p = .04, r^2 = .24$) but not for non-human actions ($r_{(11)} = .12, p = .36, r^2 = .01$). These results are illustrated in Figure 5.4.

Finally, additional correlations were conducted to determine whether the impact of rTMS over SMA (SMA_rTMS_Hum), dexterity and motor imagery were correlated. The results revealed that dexterity and motor imagery expertise were significantly correlated ($r_{(11)} = -.60, p = .03, r^2 = .35$), but that motor imagery and SMA_rTMS_Hum were not ($r_{(11)} = .01, p = .98, r^2 = .00$).

5.8 Discussion

In the past decades, an increasing number of studies have examined the involvement of the motor system in action language processing. The aim of this rTMS study was to determine whether medial premotor areas were involved during an action language task requiring deep semantic processing, and, further, to determine if this involvement was linked to motor imagery expertise and/or motor skills (manual dexterity) in order to reveal the underlying neurobiological mechanisms. Results showed that SMA was involved in action language processing, and that this involvement was related to individual differences in manual dexterity, with rTMS having a greater impact on RTs during SAT for participants with lower dexterity. In contrast, expertise in motor imagery did not modulate the involvement of SMA nor pre-SMA during action language processing. These findings are discussed in the following sections.

5.8.1 Involvement of SMA in Action Language Processing

Research on action language and the motor system has produced diverging theoretical positions regarding the necessity of the involvement of motor/premotor areas in action language processing (e.g., Mahon & Caramazza, 2008; Pulvermüller, 2005). Research has shown that the involvement of the motor system in action language processing is not homogeneous, and that it can be modulated by a number of different factors. Specifically, studies have examined the linguistic characteristics that modulate motor/premotor activation during action language processing, such as grammatical categories (e.g., Boulenger, Décoppet, Roy, Paulignan, & Nazir, 2007; Fargier & Laganaro, 2015;

Pulvermüller, Cook, & Hauk, 2012), degree of abstractness (e.g., Aziz-Zadeh & Damasio, 2008; Desai et al., 2013; Glenberg et al., 2008; Troyer, Curley, Miller, Saygin, & Bergen, 2014), or semantic context of action sentences (e.g., Aravena et al., 2012). However, only few studies have explored the potential relationship between action language processing and motor imagery (Papeo et al., 2012; Tomasino et al., 2008, 2007; Willems et al., 2009; Yang & Shu, 2014) or motor skills (Moody-Triantis et al., 2014; Peck et al., 2009). In the present study, the involvement of SMA and pre-SMA in action language processing was examined in relation to both motor imagery and motor execution. Results show that rTMS over SMA impacted human action language processing. This effect was not observed for non-human actions. In an electroencephalography study (van Elk, van Schie, Zwaan, & Bekkering, 2010), motor and premotor responses were recorded during listening of sentences containing action verbs that were associated either with human or animal nouns, which is at odds with the present finding. However, the verbs used in that study (e.g., “jump”) referred to actions that can be executed by both humans and animals, whereas the verbs presented in our study were specifically linked to human or non-human actions, the latter not being associated with human motor plans (e.g., “hatch”). The specificity of the rTMS effect therefore suggests that SMA involvement in human action language is related to motor planning.

Results also show that human action language processing was associated with SMA, but not pre-SMA. This finding is consistent with the study by Moody-Triantis et al. (2014) which showed activation in SMA during both motor execution and action language processing. SMA and pre-SMA present distinct anatomical and functional characteristics. Human brain dissection (Bozkurt et al., 2016; Catani et al., 2012; Vergani et al., 2014) and diffusion imaging studies (Bozkurt et al., 2016; Catani et al., 2012; Lehericy et al., 2004; Vergani et al., 2014) have allowed for the direct and indirect observation of white matter tracts connecting SMA and pre-SMA to cortical and subcortical structures in the human brain. These studies have revealed that SMA and pre-SMA present major differences in their connectivity patterns, similar to the macaque monkey (e.g., Luppino, Matelli, Camarda, & Rizzolatti, 1993). Indeed, SMA is connected to primary motor cortex (M1) (Bozkurt et al., 2016; Vergani et al., 2014) while pre-SMA has no connection to M1, but is connected to the prefrontal cortex (Bozkurt et al., 2016). Furthermore, SMA, similarly

to M1, is connected to the caudal part of the striatum (Lehéricy et al., 2004), while pre-SMA is connected to the more rostral part of the striatum. In addition, microsurgical anatomy has shown that SMA contains 10% of corticospinal cells while pre-SMA contains close to none (Bozkurt et al., 2016). Taken together, these results demonstrate that SMA is in a much closer relation to motor execution than pre-SMA, having direct access to M1 and to the descending pathways. This notion is supported by human studies which showed that while pre-SMA seems to be involved in high order motor planning functions such as motor inhibition (e.g., Obeso et al., 2013), switching (e.g., Rushworth, Hadland, Paus, & Sipila, 2002), sequencing (e.g., Forstmann et al., 2008) or in intention of action (e.g., Lau, Rogers, Ramnani, & Passingham, 2004), SMA is involved in motor execution (e.g., Macuga & Frey, 2012; Peck et al., 2009) and in the late stages of motor planning (e.g., Amador & Fried, 2004; Tankus, Yeshurun, Flash, & Fried, 2009). Intracranial electrophysiology (with depth electrodes), which possesses better spatial and temporal resolutions than other brain imaging methods, has been used to study the functions of SMA in macaque monkeys (Chen, Scangos, & Stuphorn, 2010; Hoshi & Tanji, 2004) and humans (Amador & Fried, 2004; Tankus et al., 2009). During cued motor tasks, pre-SMA was involved in earlier motor planning stages, while SMA participated in the later motor planning stages and motor execution (Amador & Fried, 2004; Hoshi & Tanji, 2004). Specifically, results suggested that SMA is involved in the selection of the appropriate arm (Hoshi & Tanji, 2004) or appropriate hand (Amador & Fried, 2004). SMA also seems to exert a proactive control over motor execution (Chen et al., 2010). In that study, the electrophysiological activity of SMA was correlated with the modulation of RTs in a stop-signal task, with a shortening of RTs after several correct responses and a lengthening of RTs after several errors, suggesting a role of SMA in the anticipation and inhibition of movements. In addition, Tankus et al. (2009) have shown that, during a simple 2D maze computer game, firing rates of 51.3% of the recorded units in the SMA were correlated with motion speed, and that 82.5% of the recorded units were direction-selective, suggesting that SMA is involved in the programming of hand motion speed and direction. Thus, the impact of rTMS over SMA during human action language processing in our study suggests that SMA involvement in action language could be linked to movement planning, including limb selection, anticipation and inhibition of movement, and encoding of hand

motion speed and direction. Our study is the first to show a causal role of SMA in action language processing. Further research is needed to replicate these results and identify the precise nature of SMA's involvement in language semantic processing.

5.8.2 Motor Imagery

In the present study, expertise in implicit motor imagery was not correlated with the impact of rTMS on neither SMA nor pre-SMA during SAT, suggesting that implicit motor imagery is not involved in deep semantic processing of human action sentences. Although motor imagery and action language processing were not associated, dexterity was correlated with the impact of rTMS over SMA during SAT and with motor imagery expertise, suggesting that motor imagery and action language processing, though not directly related to one another, are both linked to fine manual motor skills. The literature on the link between action language processing and motor imagery has mainly focused on explicit motor imagery (Tomasino, et al., 2008; Tomasino et al., 2007; Willems et al., 2009; Yang & Shu, 2014), which is less likely to be involved in action language processing than implicit motor imagery (Willems et al., 2009). Further research is therefore needed to confirm the extent and nature of the relationship between *implicit* motor imagery and action language processing. The comparison of action language tasks with different implicit motor imagery tasks would provide insights regarding which elements of implicit motor imagery may be involved in action language processing. For instance, action language processing could be investigated in relation to a prospective action judgment task, where participants decide, for each visually presented tool image, whether they would use an overhand or underhand grip to grasp the tool (Johnson, 2000), or a feasibility task, where participants determine whether an action is feasible on the basis of a tool picture showing suggested finger positions (Frak, Paulignan, & Jeannerod, 2001).

The finding of a lack of a correlation between the involvement of the pre-SMA in action language processing and motor imagery in the present study could also mean that the involvement of pre-SMA in action language is related to functions of the pre-SMA other than motor imagery. For instance, pre-SMA is also involved in decision-making (e.g., Rushworth et al., 2002) and anticipation of action (e.g., Strack, Kaufmann, Kehrner,

Brandt, & Stürmer, 2013). Further research is needed to determine which functions of the pre-SMA could be involved in action language processing.

5.8.3 Resilience of SMA

The novelty of this study resides in the investigation of the link between the involvement of SMA and fine manual motor skills. The link between action execution and action language processing has mostly been studied in the context of diminished or enhanced motor abilities including for example the study of stroke patients (Desai, Herter, Riccardi, Rorden, & Fridriksson, 2015) and the study of athletes (Beilock et al., 2008; Holt & Beilock, 2006; Lyons et al., 2010; Tomasino et al., 2012; Tomasino et al., 2013). However, inter-individual differences in a healthy non-expert population have scarcely been considered in the investigation of the neurobiological correlates of action language processing, despite the importance of studying the general population to draw generalizable conclusions.

In the present study, we showed inter-individual variability in the impact of rTMS over SMA during SAT as a function of manual dexterity, in a healthy non-expert population. A new and important finding is that the degree of involvement of the SMA during SAT was not identical for all participants. The performance of individuals with greater dexterity was not affected by rTMS, suggesting that high levels of dexterity allowed for a faster recovery (or protection against interference) of SMA after rTMS. The ability to recover from a temporary perturbation has been called “*cortical resilience*” (Lowe, Staines, & Hall, 2017) in a study where continuous theta burst stimulation (cTBS) administered over M1 had a shorter impact on behavior after physical exercise in comparison to no exercise. According to Lowe et al. (2017), this resilience was linked to neurophysiological mechanisms such as increased cerebral blood oxygenation immediately following physical training. The resilience observed in our study was not the result of dexterity training and must therefore be related to mechanisms other than neurophysiological changes, such as neuroplasticity. In neurobiology, resilience is defined as a “reactive response” (King, 2016) and is mostly studied in the context of adaptive neurobiological changes in response to environmental stress. The aim of studies in that field is to uncover the neurobiological mechanisms, such

as the changes in the number of cells and brain networks (King, 2016), that explain the considerable inter-individual differences in resilience. Here we examined the impact of rTMS on the SMA on language processing performance and observed a dexterity-related inter-individual difference in resilience. Thus, high levels of dexterity could be linked to neuroplasticity in SMA, which could be accountable for its degree of resilience. More generally, our study shows, for the first time, that, even in a healthy non-expert population, inter-individual differences in fine motor skills may modulate the involvement of motor areas during action language processing.

5.8.4 Limitations

The current study has several potential limitations, including the motor imagery task, the possible spreading of activation from SMA to M1, and the absence of a sham condition with noise. First, the motor imagery task is a limit in our study. Although the task of mental rotation of hands has been used to assess motor imagery abilities for the past twenty years (e.g., Kosslyn, DiGirolamo, Thompson, & Alpert, 1998), the essence of motor imagery leads to the methodological difficulty of objectively measuring it, and the mental rotation of hands task might not have measured motor imagery abilities but possibly other cognitive processes such as visual imagery (Bläsing, Brugger, Weigelt, & Schack, 2013). Future studies using different motor imagery tasks are needed to further current understanding of the potential role of implicit motor imagery in action language processing.

A second limitation is the impossibility to determine whether participants were engaging in motor imagery or motor planning processes during SAT. SAT was conducted prior to the motor imagery task, thus avoiding motor imagery priming during SAT. Therefore, if motor imagery was executed during SAT, it was spontaneous and ecological. Furthermore, the correlation between dexterity and the involvement of SMA in action language processing suggests that motor-related skills and action language processing are linked. It is thus conceivable that motor-related processes occurred during SAT. Further studies are needed to determine the nature of the motor processes involved *during* action language processing (e.g. motor planning, motor imagery). Thirdly, the possible spreading of activation from SMA to M1 is a limitation in our study. This type of spreading has been

shown in previous research ([Arai et al., 2012](#); [Shirota et al., 2012](#); [Matsunaga et al., 2005](#); [Oliveri et al., 2003](#)). However, no MEPs were recorded during the stimulation of SMA in the motor imagery study that was conducted with the same parameters as the present study (whose results are not reported here). Since the stimulation site was identical in both studies, it is likely that stimulation of SMA during SAT did not induce MEPs.

Finally, we cannot discard the possibility that rTMS noise affected behavior during the TMS conditions. Though the lack of a sham condition prevents us from discarding this interpretation completely, the dissociation that was observed between rTMS to the SMA and pre-SMA suggests that there was no general effect of rTMS noise on RTs during SAT. Moreover, given that participants were wearing insert earphones throughout the procedure, which provided a 30 dB external noise reduction, and given the absence of a global impact of TMS on behavior, we believe that the observed effects are not related to the presence of noise.

5.9 Conclusion

During SAT, a novel task involving deep semantic processing, SMA was causally involved in the processing of human action language, consistent with the notion of an embodiment of action language. This study thus contributes to furthering current neurobiological theories of language processing ([Binder & Desai, 2011](#); [Hagoort, 2014](#)) by clarifying the role of the two premotor areas, regions that have historically not been involved in models of language (for a discussion, see [Tremblay & Dick, 2016](#)). Understanding the networks involved in language processing is key to understand underlying neurobiological mechanisms. Importantly, the involvement of the SMA was associated with motor dexterity but not with motor imagery abilities. Specifically, a high level of dexterity was associated with a form of resilience against neuromodulation to the SMA during the processing of human action language. Our results show that inter-individual differences in manual motor skills may play an important part in the degree of involvement of premotor areas during action language processing. Whether manual motor training could optimize the involvement of motor areas during action language processing needs to be explored, in

healthy populations, younger and older, as well as in populations demonstrating semantic deficits in language processing as this may open up new avenues of treatments.

5.10 Acknowledgements

This study was supported by a Discovery grant from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) to P.T., from a Leader Opportunity Fund (LOF) from the Canadian Foundation for Innovation (FCI) to P.T. and from an Insight grant from the Social Sciences and Humanities Research Council of Canada (SSHRC) to J.M. P.T. holds a Career Award from the “Fonds de Recherche du Québec – Santé” (FRQS). M.C. is supported by scholarships from the Réseau de Bio-imagerie du Québec (RBIQ) and from the Centre Thématique de Recherche en Neurosciences de l’Université Laval (CTRN). Technical support for data analysis was provided by the “Consortium d’imagerie en neuroscience et santé mentale de Québec” (CINQ) via a platform support grant from the Brain Canada Foundation. The authors thank all the participants.

5.11 Illustrations and tables

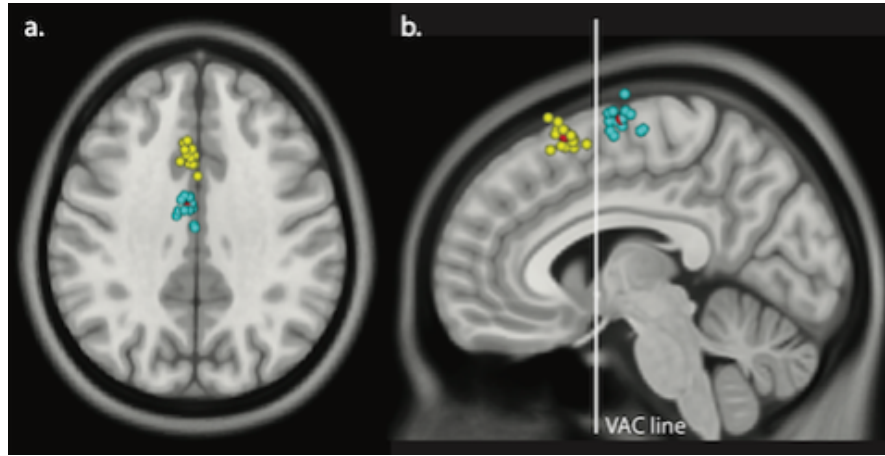


Figure 5.1 rTMS targets. Individual stimulation targets in the SMA (blue) and pre-SMA (yellow), and mean stimulation locations for each site (red). For SMA, the mean location is -3, -8, 66, and for pre-SMA, the mean location is -3, 15, 60.

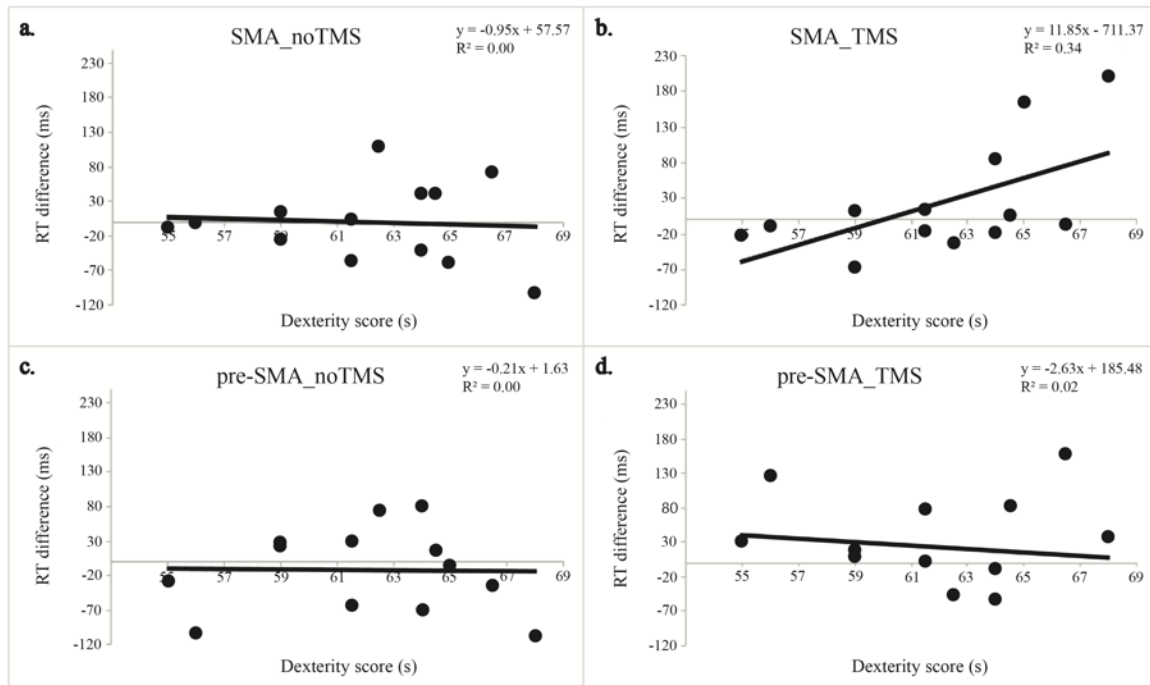


Figure 5.2 Involvement of SMA in action language processing. Relationship between dexterity and RT difference expressed in ms ($[f(x) = x_H - x_{NH}]$ where x_H is the mean RT for human actions and x_{NH} the mean RT for non-human actions), for rTMS administered over the SMA (b), for rTMS administered over pre-SMA (d), and for NOTMS over SMA (a) and pre-SMA (c).

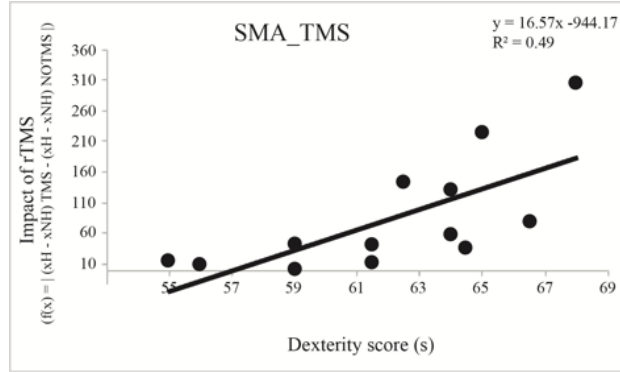


Figure 5.3 General impact of rTMS. Relationship between dexterity and the general impact of rTMS over SMA on the RT difference between human and non-human action trials during the semantic analogy task ($[f(x) = |(x_H - x_{NH})_{TMS} - (x_H - x_{NH})_{NOTMS}|]$ where x_H is the mean RT for human actions and x_{NH} the mean RT for non-human actions).

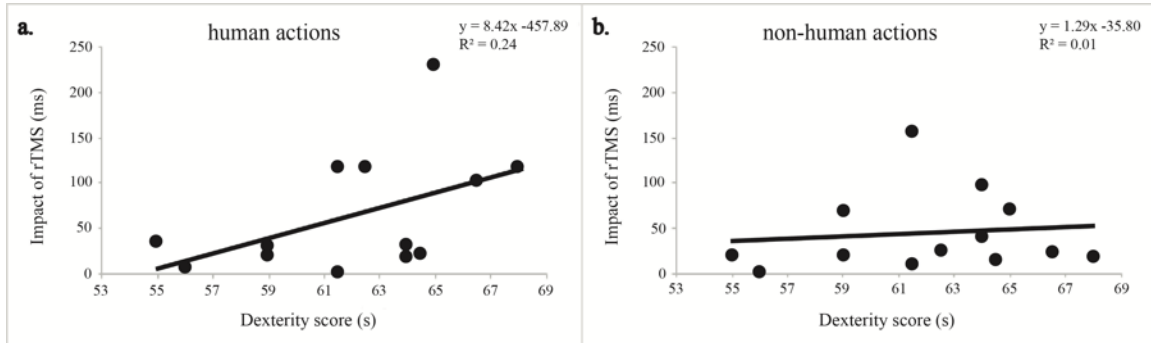


Figure 5.4 Impact of rTMS for human and non-human actions. Relationship between dexterity and the impact of rTMS over SMA [$f(x) = |x_{TMS} - x_{NOTMS}|$], for human action sentences (a), and non-human action sentences (b).

Table 5.1.

Detailed statistical results from the ANCOVA for correct responses and reaction times.

ANCOVAs	ddl	ddl (error)	F	p	η^2
Percentage of correct responses					
Area	1	9	,328	,581	,035
Area x Motor Imagery	1	9	,241	,635	,026
Area x Dexterity	1	9	,266	,619	,029
Stimulation	1	9	,801	,394	,082
Stimulation x Motor Imagery	1	9	,290	,603	,031
Stimulation x Dexterity	1	9	,845	,382	,086
Area x Stimulation	1	9	1,415	,265	,136
Area x Stimulation x Motor Imagery	1	9	2,777	,130	,236
Area x Stimulation x Dexterity	1	9	,652	,440	,068
Reaction Times					
Area	1	10	8,690	,015	,465
Area x Motor Imagery	1	10	4,197	,068	,296
Area x Dexterity	1	10	8,764	,014	,467
Stimulation	1	10	,641	,442	,060
Stimulation x Motor Imagery	1	10	,185	,676	,018
Stimulation x Dexterity	1	10	,802	,391	,074
Area x Stimulation	1	10	6,661	,027	,400
Area x Stimulation x Motor Imagery	1	10	4,732	,055	,321
Area x Stimulation x Dexterity	1	10	5,956	,035	,373

Table 5.1 Statistical results from the ANCOVA. Detailed inferential statistics for correct responses and reaction times.

Correlations	ddl	r	r ²	p
Area x Stimulation x Dexterity effect				
Dexterity x SMA_nostim	11	-,064	,003	,835
Dexterity x SMA_TMS	11	,586	,343	,035
Dexterity x pre-SMA_nostim	11	-,014	,000	,964
Dexterity x pre-SMA_TMS	11	-,135	,018	,659

Table 5.2 Statistical results from the correlation analyses. Detailed inferential statistics for correlation analyses decomposing the Area x Stimulation x Action effect.

Supplementary material S1

The stimuli for SAT are presented in two different formats. In table 5.3, we present all the word pairs. In table 5.4, we present the two lists of sentences (*i.e.* List A and List B), that were randomized across participants.

Table 5.3 Verb/noun pairs used in SAT

	Verb	Strongly associated noun 1	Strongly associated noun 2	Poorly associated noun 1	Poorly associated noun 2
Human Actions	cuisiner	spatule	casserole	savon	crayon
	barrer	clé	cadenas	cisailles	couteau
	réparer	tournevis	clé anglaise	bâton	pioche
	brûler	brique	chalumeau	filet	règle
	peinturer	pinceau	rouleau	pince	hachette
	épiler	pince	cire	cadenas	pinceau
	attacher	corde	ficelle	revolver	levier
	creuser	pelle	pioche	plumeau	compas
	frapper	masse	raquette	ruban	ciseaux
	pêcher	hameçon	épuisette	clé anglaise	cric
	verser	pichet	carafe	pinceau	hameçon
	découper	ciseaux	hachette	clé	clavier
	tracer	équerre	règle	pistolet	brosse
	manger	cuillère	fourchette	masse	stylo
	coiffer	brosse	peigne	chalumeau	raquette
	chasser	arc	fusil	ficelle	casserole
	attraper	cage	filet	lingette	troueuse
	assommer	massue	bâton	clou	plume
	suspendre	clou	crochet	briquet	râteau
	percer	aiguille	troueuse	équerre	rouleau
	clouer	marteau	maillet	éponge	peigne
	dessiner	crayon	stylo	épuisette	guenille
	épousseter	plumeau	lingette	pelle	carafe
	mesurer	ruban	compas	fourchette	porte-poussière
	ramasser	râteau	porte-poussière	tournevis	éponge
	couper	scie	cisailles	fusil	cage
	trancher	couteau	hâche	balai	marteau
	tirer	revolver	pistolet	hâche	massue
	laver	savon	éponge	aiguille	Scie
	écrire	plume	clavier	crochet	Spatule
Non- Human Actions	pétiller	liqueur	champagne	rosier	poire
	atterrir	avion	fusée	radeau	maison
	piquer	hérisson	oursin	tortue	œuf
	fleurir	tulipe	rosier	diamant	orange
	pondre	poule	tortue	planète	bourgeon
	rouiller	fer	acier	soupe	soleil
	abriter	toit	maison	poire	brasier
	éclore	œuf	bourgeon	avion	pluie
	réfléter	miroir	vitre	fève	alarme
	contaminer	virus	bactéries	abeille	lampe
	bouillir	eau	soupe	sirène	navire

butiner	guêpe	abeille	bombe	virus
éclairer	lanterne	lampe	champagne	barque
éblouir	soleil	phares	glaçon	fromage
bourgeonner	orchidée	géranium	aigle	abeille
faner	jonquille	rose	toit	moineau
germer	graine	fève	rivière	fusée
crépiter	feu	brasier	miroir	tulipe
briller	diamant	paillettes	bactéries	oursin
dériver	paquebot	navire	fer	paillettes
voler	aigle	moineau	géranium	villes
chavirer	bateau	barque	acier	phares
exploser	bombe	grenade	graine	fleuve
couler	rivière	fleuve	planète	satellite
tourner	satellite	planète	jonquille	feu
fondre	fromage	glaçon	rose	bateau
mouiller	pluie	orage	grenade	guêpe
fusionner	villes	entreprises	orchidée	pomme
pourrir	pomme	poire	poule	lanterne
sonner	sirène	alarme	bulle	guêpe

Table 5.4 Stimuli lists used in SAT

List A stimuli

Congruent human actions

Couper est à scie ce que brûler est à chalumeau.
 Cuisiner est à casserole ce que laver est à éponge.
 Rouleau est à peindre ce que plume est à écrire.
 Couteau est à trancher ce que rouleau est à peindre.
 Attacher est à ficelle ce que ramasser est à râtelier.
 Découper est à ciseaux ce que cuisiner est à spatule.
 Brûler est à briquet ce que suspendre est à crochet.
 Assommer est à massue ce que brûler est à chalumeau.
 Pistolet est à tirer ce que fourchette est à manger.
 Plume est à écrire ce que pichet est à verser.
 Attraper est à cage ce que cuisiner est à spatule.
 Aiguille est à percer ce que tournevis est à réparer.
 Savon est à laver ce que crochet est à suspendre.
 Carafe est à verser ce que hache est à trancher.
 Aiguille est à percer ce que cadenas est à barrer.
 Dessiner est à stylo ce que épiler est à pince.
 Réparer est à clé anglaise ce que assommer est à bâton.
 Assommer est à massue ce que barrer est à cadenas.
 Arc est à chasser ce que ciseaux est à découper.
 Masse est à frapper ce que lingette est à épousseter.

Clou est à suspendre ce que ruban est à mesurer.
 Peinturer est à pinceau ce que percer est à troueuse.
 Attraper est à cage ce que coiffer est à brosse.
 Cuillère est à manger ce que revolver est à tirer.
 Clouer est à maillet ce que creuser est à pelle.
 Brûler est à briquet ce que dessiner est à crayon.
 Règle est à tracer ce que hache est à trancher.
 Pistolet est à tirer ce que fourchette est à manger.
 Masse est à frapper ce que fusil est à chasser.
 Couteau est à trancher ce que pichet est à verser.
 Barrer est à clé ce que écrire est à clavier.
 Dessiner est à stylo ce que réparer est à tournevis.
 Règle est à tracer ce que râteau est à ramasser.
 Hameçon est à pêcher ce que ruban est à mesurer.
 Couper est à scie ce que pêcher est à épuisette.
 Brosse est à coiffer ce que compas est à mesurer.
 Barrer est à couteau ce que couper est à cisailles.
 Peigne est à coiffer ce que éponge est à laver.
 Creuser est à pioche ce que clouer est à marteau.
 Compas est à mesurer ce que pelle est à creuser.
 Peinturer est à pinceau ce que tirer est à revolver.
 Épiler est à cire ce que attraper est à filet.
 Hachette est à découper ce que lingette est à épousseter.
 Épiler est à cire ce que clouer est à marteau.
 Épousseter est à plumeau ce que attacher est à corde.
 Arc est à chasser ce que crochet est à suspendre.
 Savon est à laver ce que raquette est à frapper.
 Carafe est à verser ce que clavier est à écrire.
 Barrer est à clé ce que attraper est à filet.
 Creuser est à pioche ce que dessiner est à crayon.
 Épousseter est à plumeau ce que pêcher est à épuisette.
 Cuisiner est à casserole ce que chasser est à fusil.
 Clouer est à maillet ce que tracer est à équerre.
 Ramasser est à porte-poussière ce que frapper est à raquette.
 Ramasser est à porte-poussière ce que attacher est à corde.
 Hameçon est à pêcher ce que cisailles est à couper.
 Cuillère est à manger ce que bâton est à assommer.
 Hachette est à découper ce que cisailles est à couper.

Incongruent human actions

Ramasser est à porte-poussière ce que creuser est à plumeau.

Clé est à découper ce que revolver est à tirer.
 Chalumeau est à coiffer ce que marteau est à clouer.
 Corde est à attacher ce que clé anglaise est à pêcher.
 Hameçon est à verser ce que revolver est à tirer.
 Peinturer est à pince ce que trancher est à hache.
 Assommer est à massue ce que barrer est à cisailles.
 Briquet est à suspendre ce que râteau est à ramasser.
 Savon est à laver ce que corde est à épiler.
 Clouer est à maillet ce que suspendre est à briquet.
 Couper est à scie ce que brûler est à filet.
 Épousseter est à plumeau ce que barrer est à couteau.
 Cuisiner est à savon ce que clouer est à marteau.
 Peinturer est à hachette ce que percer est à troueuse.
 Couper est à scie ce que découper est à clavier.
 Plume est à écrire ce que ruban est à frapper.
 Ruban est à frapper ce que crayon est à dessiner.
 Dessiner est à stylo ce que réparer est à bâton.
 Assommer est à massue ce que découper est à clé.
 Couteau est à trancher ce que crayon est à cuisiner.
 Réparer est à bâton ce que ramasser est à râteau.
 Ramasser est à porte-poussière ce que manger est à stylo.
 Chalumeau est à coiffer ce que filet est à attraper.
 Attraper est à cage ce que manger est à masse.
 Dessiner est à stylo ce que verser est à hameçon.
 Arc est à chasser ce que pinceau est à verser.
 Équerre est à tracer ce que pinceau est à épiler.
 Aiguille est à percer ce que pistolet est à tracer.
 Frapper est à raquette ce que brûler est à règle.
 Pinceau est à verser ce que lingette est à épousseter.
 Attacher est à revolver ce que écrire est à clavier.
 Masse est à manger ce que raquette est à frapper.
 Brûler est à règle ce que dessiner est à crayon.
 Brosse est à tracer ce que troueuse est à percer.
 Épiler est à cadenas ce que couper est à cisailles.
 Clouer est à maillet ce que peinturer est à pince.
 Clé anglaise est à pêcher ce que éponge est à laver.
 Épousseter est à plumeau ce que coiffer est à raquette.
 Réparer est à pioche ce que laver est à éponge.
 Pistolet est à tirer ce que chalumeau est à coiffer.
 Barrer est à cisailles ce que chasser est à fusil.

Brûler est à filet ce que écrire est à clavier.
 Clavier est à découper ce que bâton est à assommer.
 Arc est à chasser ce que levier est à attacher.
 Attraper est à cage ce que creuser est à compas.
 Cuisiner est à crayon ce que assommer est à bâton.
 Savon est à laver ce que pioche est à réparer.
 Creuser est à compas ce que attraper est à filet.
 Compas est à mesurer ce que savon est à cuisiner.
 Creuser est à plumeau ce que épousseter est à lingette.
 Couteau est à trancher ce que hachette est à peinturer.
 Râteau est à suspendre ce que fusil est à chasser.
 Aiguille est à percer ce que clé anglaise est à pêcher.
 Équerre est à tracer ce que revolver est à attacher.
 Pistolet est à tracer ce que ruban est à mesurer.
 Pistolet est à tirer ce que cadenas est à épiler.
 Compas est à mesurer ce que râteau est à suspendre.
 Clé anglaise est à pêcher ce que hache est à trancher.
 Stylo est à manger ce que ruban est à mesurer.
 Plume est à écrire ce que revolver est à attacher.

Congruent non-human actions

Mouiller est à pluie ce que atterrir est à fusée.
 Tortue est à pondre ce que aigle est à voler.
 Exploder est à bombe ce que refléter est à vitre.
 Miroir est à refléter ce que villes est à fusionner.
 Mouiller est à pluie ce que pétiller est à champagne.
 Bourgeonner est à orchidée ce que briller est à diamant.
 Liqueur est à pétiller ce que diamant est à briller.
 Fleurir est à tulipe ce que dériver est à paquebot.
 Paillettes est à briller ce que rosier est à fleurir.
 Moineau est à voler ce que bourgeon est à éclore.
 Hérisson est à piquer ce que aigle est à voler.
 Germer est à graine ce que piquer est à oursin.
 Feu est à crépiter ce que soleil est à éblouir.
 Navire est à dériver ce que oursin est à piquer.
 Butiner est à guêpe ce que couler est à fleuve.
 Miroir est à refléter ce que brasier est à crépiter.
 Eau est à bouillir ce que poire est à pourrir.
 Jonquille est à faner ce que maison est à abriter.
 Entreprises est à fusionner ce que poule est à pondre.
 Pomme est à pourrir ce que vitre est à refléter.

Butiner est à guêpe ce que sonner est à sirène.
Couler est à rivière ce que pétiller est à champagne.
Atterrir est à avion ce que faner est à rose.
Contaminer est à virus ce que chavirer est à bateau.
Toit est à abriter ce que fèves est à germer.
Rouiller est à fer ce que crépiter est à brasier.
Feu est à crépiter ce que fusée est à atterrir.
Germer est à graine ce que butiner est à abeille.
Fondre est à glaçon ce que éclairer est à lanterne.
Hérisson est à piquer ce que grenade est à exploser.
Éblouir est à phares ce que pourrir est à poire.
Tourner est à satellite ce que butiner est à abeille.
Exploser est à bombe ce que abriter est à maison.
Fondre est à glaçon ce que éblouir est à soleil.
Atterrir est à avion ce que couler est à fleuve.
Éclorre est à œuf ce que fondre est à fromage.
Paillettes est à briller ce que soupe est à bouillir.
Bourgeonner est à orchidée ce que mouiller est à orage.
Toit est à abriter ce que planète est à tourner.
Fleurir est à tulipe ce que germer est à fève.
Sonner est à alarme ce que contaminer est à bactéries.
Couler est à rivière ce que éclore est à bourgeon.
Entreprises est à fusionner ce que acier est à rouiller.
Barque est à chavirer ce que bactéries est à contaminer.
Lampe est à éclairer ce que orage est à mouiller.
Navire est à dériver ce que géranium est à bourgeonner.
Éclorre est à œuf ce que dériver est à paquebot.
Jonquille est à faner ce que rosier est à fleurir.
Éblouir est à phares ce que fondre est à fromage.
Moineau est à voler ce que lanterne est à éclairer.
Barque est à chavirer ce que acier est à rouiller.
Tourner est à satellite ce que bouillir est à soupe.
Liqueur est à pétiller ce que villes est à fusionner.
Contaminer est à virus ce que tourner est à planète.
Lampe est à éclairer ce que sirène est à sonner.
Rouiller est à fer ce que chavirer est à bateau.
Eau est à bouillir ce que rose est à faner.
Pomme est à pourrir ce que géranium est à bourgeonner.
Sonner est à alarme ce que pondre est à poule.
Tortue est à pondre ce que grenade est à exploser.

Incongruent non-human actions

Rouiller est à soleil ce que crépiter est à brasier.
Butiner est à virus ce que faner est à rose.
Barque est à chavirer ce que sirène est à bouillir.
Couler est à rivière ce que bourgeonner est à abeille.
Germer est à graine ce que abriter est à brasier.
Éblouir est à glaçon ce que exploser est à grenade.
Sonner est à alarme ce que atterrir est à radeau.
Éblouir est à fromage ce que sonner est à sirène.
Moineau est à voler ce que aigle est à bourgeonner.
Rosier est à pétiller ce que villes est à fusionner.
Mouiller est à pluie ce que piquer est à tortue.
Brasier est à abriter ce que orage est à mouiller.
Germer est à graine ce que refléter est à alarme.
Sonner est à alarme ce que voler est à géranium.
Pomme est à pourrir ce que bombe est à butiner.
Bourgeonner est à aigle ce que faner est à rose.
Navire est à bouillir ce que paquebot est à dériver.
Tourner est à satellite ce que atterrir est à maison.
Alarme est à refléter ce que planète est à tourner.
Couler est à rivière ce que éblouir est à glaçon.
Tortue est à piquer ce que aigle est à voler.
Navire est à dériver ce que diamant est à fleurir.
Atterrir est à maison ce que mouiller est à orage.
Fleurir est à diamant ce que tourner est à planète.
Poire est à abriter ce que paquebot est à dériver.
Fondre est à glaçon ce que éblouir est à fromage.
Œuf est à piquer ce que aigle est à voler.
Planète est à pondre ce que poire est à pourrir.
Poire est à pourrir ce que rosier est à pétiller.
Fèves est à refléter ce que fromage est à fondre.
Feu est à crépiter ce que barque est à éclairer.
Tourner est à satellite ce que refléter est à fève.
Éclorre est à avion ce que chavirer est à bateau.
Exploser est à bombe ce que rouiller est à soupe.
Pomme est à pourrir ce que virus est à butiner.
Moineau est à voler ce que rosier est à pétiller.
Contaminer est à abeille ce que chavirer est à bateau.
Paillettes est à briller ce que abeille est à contaminer.
Éclorre est à pluie ce que sonner est à sirène.

Barque est à chavirer ce que champagne est à éclairer.
 Paillettes est à briller ce que lampe est à contaminer.
 Rouiller est à soupe ce que couler est à fleuve.
 Bourgeonner est à abeille ce que couler est à fleuve.
 Butiner est à bombe ce que briller est à diamant.
 Fondre est à glaçon ce que éclore est à pluie.
 Jonquille est à faner ce que poire est à abriter.
 Navire est à dériver ce que planète est à pondre.
 Jonquille est à faner ce que soleil est à rouiller.
 Contaminer est à lampe ce que exploser est à grenade.
 Barque est à éclairer ce que fève est à germer.
 Sirène est à bouillir ce que fromage est à fondre.
 Bourgeon est à pondre ce que fèves est à germer.
 Rosier est à pétiller ce que brasier est à crépiter.
 Grenade est à mouiller ce que entreprises est à fusionner.
 Champagne est à éclairer ce que hérisson est à piquer.
 Fleurir est à orage ce que fusionner est à villes.
 Atterrir est à radeau ce que briller est à diamant.
 Feu est à crépiter ce que avion est à éclore.
 Exploder est à bombe ce que bouillir est à navire.
 Entreprises est à fusionner ce que bourgeons est à pondre.

List B stimuli

Congruent human actions

Scie est à couper ce que fusil est à chasser.
 Barrer est à clé ce que manger est à cuillère.
 Découper est à hachette ce que brûler est à brique.t
 Ramasser est à porte-poussière ce que percer est à troueuse.
 Maillet est à clouer ce que pince est à épiler.
 Mesurer est à ruban ce que suspendre est à crochet.
 Spatule est à cuisiner ce que stylo est à dessiner.
 Rouleau est à peindre ce que peigne est à coiffer.
 Manger est à cuillère ce que cuisiner est à casserole.
 Barrer est à cadenas ce que coiffer est à brosse.
 Peigne est à coiffer ce que pioche est à creuser.
 Brûler est à briquet ce que verser est à carafe.
 Pêcher est à hameçon ce que percer est à aiguille.
 Massue est à assommer ce que corde est à attacher.
 Clou est à suspendre ce que pistolet est à tirer.
 Plumeau est à épousseter ce que hache est à trancher.
 Corde est à attacher ce que porte-poussière est à ramasser.

Troueuse est à percer ce que marteau est à clouer.
Fusil est à chasser ce que scie est à couper.
Lingette est à épousseter ce que savon est à laver.
Bâton est à assommer ce que compas est à mesurer.
Règle est à tracer ce que clé anglaise est à réparer.
Découper est à ciseaux ce que cuisiner est à spatule.
Ramasser est à râteau ce que peindre est à pinceau.
Pichet est à verser ce que clavier est à écrire.
Dessiner est à stylo ce que tirer est à revolver.
Attraper est à cage ce que brûler est à chalumeau.
Troueuse est à percer ce que équerre est à tracer.
Hache est à trancher ce que maillet est à clouer.
Corde est à attacher ce que filet est à attraper.
Rouleau est à peindre ce que masse est à frapper.
Brûler est à chalumeau ce que attraper est à cage.
Tirer est à revolver ce que manger est à fourchette.
Écrire est à plume ce que ramasser est à râteau.
Tournevis est à réparer ce que crayon est à dessiner.
Spatule est à cuisiner ce que règle est à tracer.
Hache est à trancher ce que cisailles est à couper.
Manger est à fourchette ce que barrer est à cadenas.
Attraper est à filet ce que trancher est à couteau.
Marteau est à clouer ce que plume est à écrire.
Tirer est à pistolet ce que assommer est à bâton.
Frapper est à masse ce que mesurer est à ruban.
Mesurer est à compas ce que frapper est à raquette.
Entreprises est à fusionner ce que oursin est à piquer.
Pêcher est à épuisette ce que réparer est à tournevis.
Éponge est à laver ce que plumeau est à épousseter.
Creuser est à pelle ce que découper est à ciseaux.
Creuser est à pioche ce que découper est à hachette.
Fusil est à chasser ce que clou est à suspendre.
Brosse est à coiffer ce que pelle est à creuser.
Épiler est à cire ce que pêcher est à hameçon.
Pêcher est à épuisette ce que réparer est à tournevis.
Carafe est à verser ce que ficelle est à attacher.
Dessiner est à crayon ce que épiler est à cire.
Crochet est à suspendre ce que rouleau est à peindre.
Épiler est à pince ce que verser est à pichet.
Pioche est à réparer ce que équerre est à tracer.

Éponge est à laver ce que lingette est à épousseter.
Frapper est à raquette ce que barrer est à clé.
Écrire est à clavier ce que assommer est à massue.

Incongruent human actions

Règle est à tracer ce que casserole est à chasser.
Brûler est à règle ce que épousseter est à plumeau.
Cisailles est à couper ce que chalumeau est à creuser.
Clou est à suspendre ce que revolver est à attacher.
Rouleau est à percer ce que scie est à couper.
Lingette est à épousseter ce que cadenas est à épiler.
Revolver est à attacher ce que règle est à tracer.
Bâton est à réparer ce que cuillère est à manger.
Brûler est à filet ce que découper est à hachette.
Carafe est à verser ce que règle est à brûler.
Pêcher est à hameçon ce que attacher est à levier.
Attraper est à filet ce que cuisiner est à savon.
Épiler est à cadenas ce que suspendre est à crochet.
Peigne est à coiffer ce que pince est à peindre.
Marteau est à trancher ce que crayon est à dessiner.
Tirer est à massue ce que attraper est à filer.
Barrer est à cisailles ce que coiffer est à brosse.
Ramasser est à râteau ce que mesurer est à fourchette.
Creuser est à chalumeau ce que coiffer est à brosse.
Épiler est à corde ce que pêcher est à hameçon.
Hachette est à peindre ce que fourchette est à manger.
Mesurer est à porte-poussière ce que attraper est à cage.
Savon est à cuisiner ce que masse est à frapper.
Couper est à scie ce que mesurer est à porte-poussière.
Ficelle est à chasser ce que marteau est à clouer.
Crayon est à cuisiner ce que bâton est à assommer.
Ramasser est à râteau ce que tirer est à hache.
Lingette est à épousseter ce que aiguille est à laver.
Découper est à hachette ce que trancher est à balai.
Écrire est à spatule ce que pêcher est à épuisette.
Bâton est à assommer ce que cisailles est à barrer.
Marteau est à clouer ce que massue est à tirer.
Règle est à tracer ce que crayon est à cuisiner.
Aiguille est à laver ce que clou est à suspendre.
Frapper est à raquette ce que trancher est à marteau.
Scie est à laver ce que stylo est à dessiner.

Casserole est à chasser ce que cadenas est à barrer.
Stylo est à manger ce que maillet est à clouer.
Attraper est à filet ce que écrire est à crochet.
Manger est à cuillère ce que écrire est à spatule.
Dessiner est à crayon ce que laver est à scie.
Clou est à suspendre ce que pioche est à réparer.
Équerre est à tracer ce que éponge est à ramasser.
Frapper est à raquette ce que percer est à rouleau.
Bâton est à assommer ce que équerre est à percer.
Peigne est à coiffer ce que hachette est à peindre.
Barrer est à couteau ce que épousseter est à lingette.
Découper est à hachette ce que épiler est à corde.
Balai est à trancher ce que massue est à assommer.
Équerre est à percer ce que râteau est à ramasser.
pêcher est à hameçon ce que réparer est à bâton.
Mesurer est à fourchette ce que couper est à cisailles.
Creuser est à compas ce que découper est à ciseaux.
Écrire est à crochet ce que verser est à carafe.
Dessiner est à crayon ce que brûler est à filet.
Marteau est à clouer ce que compas est à creuser.
Carafe est à verser ce que ficelle est à chasser.
Revolver est à attacher ce que pichet est à verser.
Tirer est à hache ce que ramasser est à porte-poussière.
Pince est à peindre ce que raquette est à frapper.

Congruent non-human actions

Germer est à graine ce que abriter est à toit.
Poire est à pourrir ce que œuf est à éclore.
Pomme est à pourrir ce que maison est à abriter.
Rouiller est à acier ce que mouiller est à orage.
Pétiller est à champagne ce que sonner est à sirène.
Pondre est à poule ce que crépiter est à feu.
Orage est à mouiller ce que soleil est à éblouir.
Exploser est à grenade ce que refléter est à vitre.
Œuf est à éclore ce que alarme est à sonner.
Éblouir est à soleil ce que fondre est à fromage.
Éclairer est à lanterne ce que tourner est à planète.
Rosier est à fleurir ce que fleuve est à couler.
Toit est à abriter ce que villes est à fusionner.
Pondre est à tortue ce que faner est à rose.
Grenade est à mouiller ce que miroir est à refléter.

Bourgeon est à éclore ce que moineau est à voler.
 Sonner est à sirène ce que éclore est à bourgeon.
 Liqueur est à pétiller ce que glaçon est à fondre.
 Rose est à faner ce que tulipe est à fleurir.
 Glaçon est à fondre ce que phares est à éblouir.
 Éclairer est à lampe ce que briller est à diamant.
 Briller est à paillettes ce que contaminer est à bactéries.
 Éblouir est à phares ce que germer est à graine.
 Planète est à tourner ce que rosier est à fleurir.
 Oursin est à piquer ce que jonquille est à faner.
 Exploder est à bombe ce que refléter est à miroir.
 Briller est à diamant ce que pétiller est à liqueur.
 Sonner est à alarme ce que bouillir est à eau.
 Soupe est à bouillir ce que entreprises est à fusionner.
 Rouiller est à fer ce que voler est à aigle.
 Contaminer est à virus ce que dériver est à paquebot.
 Dériver est à navire ce que butiner est à abeille.
 Maison est à abriter ce que fèves est à germer.
 Fromage est à fondre ce que champagne est à pétiller.
 Dériver est à paquebot ce que atterrir est à avion.
 Jonquille est à faner ce que acier est à rouiller.
 Eau est à bouillir ce que rivière est à couler.
 Barque est à chavirer ce que lanterne est à éclairer.
 Hérisson est à piquer ce que bateau est à chavirer.
 Abeille est à butiner ce que paillettes est à briller.
 Germer est à fève ce que pondre est à poule.
 Villes est à fusionner ce que orchidée est à bourgeonner.
 Voler est à aigle ce que pondre est à tortue.
 Crépiter est à brasier ce que contaminer est à virus.
 Pluie est à mouiller ce que hérisson est à piquer.
 Couler est à rivière ce que rouiller est à fer.
 Satellite est à tourner ce que lampe est à éclairer.
 Voler est à moineau ce que atterrir est à fusée.
 Orchidée est à bourgeonner ce que satellite est à tourner.
 Tulipe est à fleurir ce que pluie est à mouiller.
 Couler est à fleuve ce que bouillir est à soupe.
 Géranium est à bourgeonner ce que navire est à dériver.
 Refléter est à miroir ce que exploser est à bombe.
 Refléter est à vitre ce que pourrir est à pomme.
 Contaminer est à bactéries ce que chavirer est à barque.

Crépiter est à feu ce que bourgeonner est à géranium.
Atterrir est à fusée ce que exploser est à grenade.
Atterrir est à avion ce que pourrir est à poire.
Bateau est à chavirer ce que guêpe est à butiner.
Guêpe est à butiner ce que brasier est à crépiter.

Incongruent non-human actions

Sonner est à bulle ce que abriter est à maison.
Pétiller est à liqueur ce que voler est à villes.
Acier est à chavirer ce que grenade est à exploser.
Bourgeon est à éclore ce que géranium est à voler.
Éblouir est à phares ce que dériver est à fer.
Œuf est à éclore ce que acier est à chavirer.
Lanterne est à pourrir ce que contaminer est à bactéries.
Germer est à rivière ce que abriter est à toit.
Pétiller est à liqueur ce que germer est à fusée.
Phares est à chavirer ce que lampe est à éclairer.
Tulipe est à fleurir ce que grenade est à mouiller.
Contaminer est à virus ce que tourner est à jonquille.
Exploser est à graine ce que butiner est à abeille.
Toit est à abriter ce que guêpe est à sonner.
Orchidée est à fusionner ce que tulipe est à fleurir.
Jonquille est à tourner ce que poule est à pondre.
Rouiller est à fer ce que exploser est à graine.
Poule est à pourrir ce que virus est à contaminer.
Bateau est à fondre ce que guêpe est à butiner.
Exploser est à fleuve ce que rouiller est à fer.
Grenade est à mouiller ce que miroir est à refléter.
Pondre est à tortue ce que fusionner est à pomme.
Sonner est à guêpe ce que éclore est à œuf .
Moineau est à faner ce que tortue est à pondre.
Toit est à faner ce que lanterne est à éclairer.
Atterrir est à avion ce que crépiter est à miroir.
Feu est à tourner ce que orchidée est à bourgeonner.
Briller est à oursin ce que bouillir est à eau.
Orchidée est à bourgeonner ce que tulipe est à crépiter.
Eau est à bouillir ce que bateau est à fondre.
Dériver est à fer ce que atterrir est à fusée.
Germer est à fusée ce que bourgeonner est à géranium.
Voler est à ville ce que pétiller est à liqueur.
Orchidée est à bourgeonner ce que satellite est à couler.

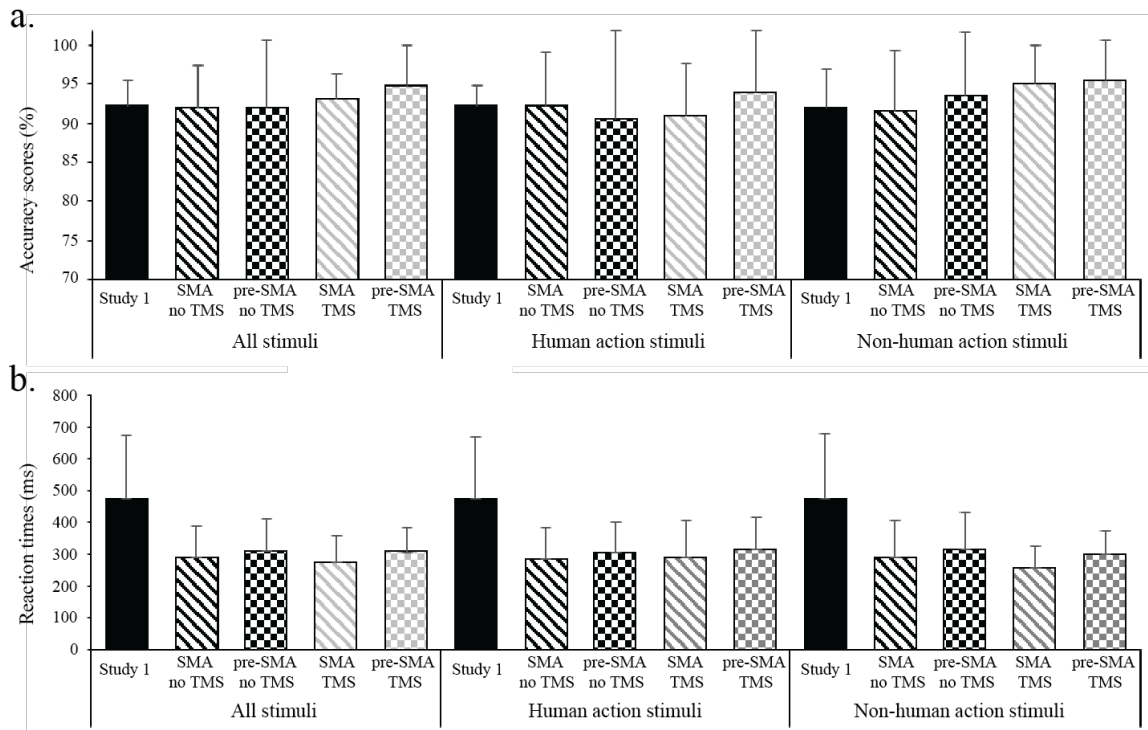
Refléter est à miroir ce que fusionner est à orchidée.
Rose est à fondre ce que rosier est à fleurir.
Crépiter est à miroir ce que éblouir est à phares.
Rosier est à pétiller ce que vitre est à refléter.
Éblouir est à soleil ce que briller est à bactéries.
Hérisson est à piquer ce que rivière est à germer.
Contaminer est à lampe ce que rouiller est à fer.
Refléter est à miroir ce que pourrir est à lanterne.
Grenade est à mouiller ce que acier est à rouiller.
Couler est à satellite ce que atterrir est à avion.
Œuf est à éclore ce que phares est à chavirer.
Hérisson est à piquer ce que grenade est à mouiller.
Pomme est à fusionner ce que soupe est à bouillir.
Éclairer est à lampe ce que fondre est à rose.
Guêpe est à butiner ce que planète est à couler.
Eau est à bouillir ce que bactéries est à briller.
Guêpe est à butiner ce que moineau est à faner.
Tulipe est à fleurir ce que toit est à faner.
Dériver est à paillettes ce que piquer est à hérisson.
Couler est à planète ce que piquer est à oursin.
Éblouir est à phares ce que briller est à oursin.
Toit est à abriter ce que géranium est à voler.
Éclairer est à lampe ce que dériver est à paillettes.
Pondre est à tortue ce que pourrir est à poule.
Atterrir est à avion ce que sonner est à bulle.
Crépiter est à tulipe ce que tourner est à planète.

Supplementary material S2

First author	Year of publication	SMA		Pre-SMA	
		MNI	Talairach	MNI	Talairach
Studies on motor imagery					
Mizuguchi	2016	-18, -6, 66	-18, -2, 59		
Pilgramm	2016	-6, -10, 56	-5, -7, 51		
Sauvage	2015			-2, 6, 56	-1, 9, 51
Taube	2015	-5, -15, 69	-4, -10, 62		
Lorey	2014	-6, -4, 64	-5, 0, 57		
Mizuguchi	2014a			-9, 1, 61	-8, 5, 55
Mizuguchi	2014b			-10, 4, 68	-9, 8, 61
van der Meulen	2014	0, -6, 69	0, -1, 62		
Zhang	2014	-12, -6, 60	-12, -2, 54		
Lorey	2013	-3, -4, 55	-2, -1, 50		
Oosterhof	2012			-8, 2, 65	-7, 6, 58
Szameitat	2012	-4, -8, 64	-3, -4, 57		
Formaggio	2010	-3, -11, 62	-2.2, -7.4, 56		
Guillot	2009	-5, -11, 72	-4, -5, 64	-10, 5, 68	-9, 9, 61
Lorey	2009	-9, -6, 60	-8, -2, 54		
Lui	2008			-8, 6, 44	-7, 7, 40
Orr	2008	-4, -6, 68	-3, -1, 61		
Kasess	2008	0, -5, 60	0, -1, 54		
Szameitat	2007			-5, 7, 52	-4, 10, 47
Kuhtz-Buschbeck	2003	-1, -13, 72	0, -8, 64		
Hanakawa	2003	-3, -7, 50	-2, -4, 46	-3, 5, 54	-2, 8, 49
Johnson	2002	-1, -10, 59	0, -6, 53	3, 10, 50	0, 13, 46
Gérardin	2000			-7, 13, 70	-6, 18, 63
Studies on action language					
Moody-Triantis	2014	-2, -2, 70	-1, 2, 63		
de Vega	2014	-4, -6, 64	-3, -2, 57	-8, 6, 66	-7, 10, 59
Tomasino	2014			-8, 12, 48	-7, 14, 44
Schuil	2013			-4, 18, 48	-3, 20, 44
Sakreida	2013			-3, 0, 62	-2, 4, 56
Tremblay	2011a			-7, 1, 74	-6, 6, 66
Tomasino	2010			0, 4, 68	0, 8, 61
Boulenger	2009	-6, -14, 70	-5, -9, 63	-4, 10, 54	-3, 13, 49
Postle	2008			-1, 8, 63	0, 12, 57
Hauk	2008			-12, 14, 48	-11, 16, 44
Tomasino	2007			-4, 12, 50	-3, 14, 45
General mean		-5, -8, 64	-4, -4, 57	-5, 8, 58	-5, 11, 53
Language papers mean		-4, -7, 68	-3, -3, 61	-5, 9, 58	-4, 12, 53
Current study		-3, -8, 66	-2, -3, 59	-3, 15, 60	-2, 19, 54

Table 5.5 Coordinates of SMA and pre-SMA in previous fMRI studies.

Supplementary material S3



Supplementary Material S3: performance in Studies 1 and 2. Accuracy (Panel a) and reaction time (Panel b) averages for all stimuli, human and non-human stimuli, for the behavioral data of Study 1, and the no TMS and the TMS data of Study 2.

Figure 5.5 Performance scores (in percentage) in Studies 1 and 2. Detailed results for all conditions across behavioral and TMS study.

References for Supplementary material S2:

- Boulenger, V., Hauk, O., & Pulvermüller, F. (2009). Grasping ideas with the motor system : semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cerebral Cortex*, 19(8), 1905-14.
- de Vega, M., Leon, I., Hernandez, J. A., Valdés, M., Padron, I., & Ferstl, E. C. (2014). Action sentences activate sensory motor regions in the brain independently of their status of reality. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(7), 1363-76.
- Formaggio, E., Storti, S. F., Cerini, R., Fiaschi, A., & Manganotti, P. (2010). Brain oscillatory activity during motor imagery in EEG-fMRI coregistration. *Magnetic resonance Imaging*, 28(10), 1403-12.
- Gérardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J-B., Gaymard, B., Marsault, C., ..., Le Bihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10(11), 1093-1104.
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2009). Brain activity during visual versus kinesthetic imagery : an fMRI study. *Human Brain Mapping*, 30(7), 2157-72.
- Hanakawa, T., Immisch, I., Toma, K., Dimyan, M. A., van Gelderen, P., & Hallett, M.

- (2003). Functional properties of brain areas associated with motor execution and imagery. *Journal of Neurophysiology*, 89(2), 989-1002.
- Johnson, S. H., Rotte, M., Grafton, S. T., Hinrichs, H., Gazzaniga, M. S., & Heinze, H. J. (2002). Selective activation of a parietofrontal circuit during implicit imagined prehension. *Neuroimage*, 17(4), 1693-704.
- Kasess, C. H., Windischberger, C., Cunnington, R., Lanzenberger, R., Pezawas, L., & Kuhtz-Buschbeck, J. P., Mahnkopf, C., Holzknecht, C., Siebner, H., Ulmer, S., & Jansen, O. (2003). Effector-independent representations of simple and complex imagined finger movements: a combined fMRI and TMS study. *European Journal of Neuroscience*, 18(12), 3375-87.
- Lorey, B., Bischoff, M., Pilgramm, S., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2009). The embodied nature of motor imagery: the influence of posture and perspective. *Experimental Brain research*, 194(2), 233-43.
- Lorey, B., Naumann, T., Pilgramm, S., Petermann, C., Bischoff, M., Zentgraf, K., ..., & Moser, E. (2008). The suppressive influence of SMA on M1 in motor imagery revealed by fMRI and dynamic causal modeling. *Neuroimage*, 40(2), 828-37.
- Munzert, J. (2015). How equivalent are the action execution, imagery, and observation of intransitive movements ? Revisiting the concept of somatotopy during action simulation. *Brain Cognition*, 81 (1), 139-50.
- Lorey, B., Naumann, T., Pilgramm, S., Petermann, C., Bischoff, M., Zentgraf, K., ..., & Munzert, J. (2015). Neural simulation of actions: effector- versus action-specific motor maps within the human premotor and posterior parietal area ? *Human Brain Mapping*, 35(4), 12-25.
- Lui, F., Buccino, G., Duzzi, D., Benuzzi, F., crisi, G., Baraldi, P., Nichelli, P., ..., Rizzolatti, G. (2008) Neural substrates for observing and imagining non-object-directed actions. *Society for Neuroscience*, 3(3-4), 261-75.
- Mizuguchi, N., Nakata, H., & Kanosue, K. (2014a). Activity of right-parietal regions dependent upon imagined force level: an fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, doi: 10.3389/fnhum.2014.00810.
- Mizuguchi, N., Nakata, H., & Kanosue, K. (2014b). Effector-independent brain activity during motor imagery of the upper and lower limbs: an fMRI study. *Neuroscience Letters*, 581, 69-74.
- Mizuguchi, N., Nakata, H., & Kanosue, K. (2016). Motor imagery beyond the motor repertoire: activity in the primary visual cortex during kinesthetic motor imagery of difficult whole body movements. *Neuroscience*, 315, 104-13.
- Moody-Triantis, C., Humphreys, G. F., & Gennari, S. P. (2014). Hand specific representations in language comprehension. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, doi: 10.3389/fnhum.2014.00360.
- Oosterhof, N. N., Tipper, S. P., & Downing, P. E. (2012). Visuo-motor imagery of specific manual actions: a multi-variate pattern analysis fMRI study. *NeuroImage*, 63(1), 262-71.
- Orr, E. L., Lacourse M. G., Cohen, M. J., & Cramer, S. C. (2008). Cortical activation during executed, imagined, and observed foot movements. *Neuroreport*, 19(6), 625-30.
- Pilgramm, S., de Hass, B., Helm, F., Zentgraf, K., Stark, R., Munzert, J., & Krüger, B.

- (2016). Motor imagery of hand actions: decoding the content of motor imagery from brain activity in frontal and parietal motor areas. *Human Brain Mapping*, 37(1), 81-93.
- Postle, N., McMahon, K. L., Ashton, R., Meredith, M., & de Zubicaray, G. I. (2008). Action word meaning representations in cytoarchitectonically defined primary and premotor cortices. *Neuroimage*, 43(3), 634-44.
- Sakreida, K., Scorolli, C., Menz, M. M., Heim, S., Borghi, A. M., & Bonkofski, F. (2013). Are abstract action words embodied? An fMRI investigation at the interface between language and motor cognition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, doi: 10.3389/fnhum.2013.00125.
- Sauvage, C., de Greef, N., Manto, M., Jissendi, P., Nioche, C., & Habas, C. (2015). Reorganization of large-scale cognitive networks during automation of imagination of a complex sequential movement. *Journal of Neuroradiology*, 42(2), 115-25.
- Schuil, K. D., Smits, M., & Zwaan, R. A. (2013). Sentential context modulates the involvement of the motor cortex in action language processing: an fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, doi: 10.3389/fnhum.2013.00100.
- Szameitat, A. J., Shen, S., & Sterr, A. (2007). Motor imagery of complex everyday movements. An fMRI study. *Neuroimage*, 34(2), 702-13.
- Szameitat, A. J., McNamara, A., Shen, S., & Sterr, A. (2012). Neural activation and functional connectivity during motor imagery of bimanual everyday actions. *PloS One*, 7(6), doi: 10.1371/journal.pone.0038506.
- Taube, W., Mouthon, M., Leukel, C., Hoogewoud, H. M., Annoni, J. M., & Keller, M. (2015) Brain activity during observation and motor imagery of different balance tasks: an fMRI study. *Cortex*, 64, 102-14.
- Tomasino, B., Werner, C. J., Weiss, P. H., & Fink, G. R. (2007). Stimulus properties matter more than perspective: an fMRI study of mental imagery and silent reading of action phrases. *Neuroimage*, 36(suppl. 2), T128-T141.
- Tomasino, B., Weiss, P. H., & Fink, G. R. (2010). To move or not to move: imperatives modulate action-related verb processing in the motor system. *Neuroscience*, 169(1), 246-58.
- Tremblay, P., & Small, S. (2011a). From language comprehension to action understanding and back again. *Cerebral Cortex*, 21(5), 1166-77.
- van der Meulen, M., Allali, G., Rieger, S » W », Asai, F., & Vuilleumier, P. (2014). The influence of individual ability on cerebral recruitment during fait imagery. *Human Brain Mapping*, 35(2), 455-70.
- Zhang, J., Yuan, Z., Huang, J., Yang, Q., & Chen, H. (2014). Quantification of the power changes in BOLD signals using Welch spectrum method during different single-hand motor imageries. *Magnetic resonance Imaging*, 32(10), 1307-13.

Chapitre 6: Corrélats structurels de la résilience du SMA (Étude 3)

6.1 Résumé

L'Étude 2 a montré une relation entre l'impact de la rTMS administrée au-dessus du SMA et l'expertise en dextérité manuelle dans une population d'adultes en santé. Dans le cadre de certaines pathologies, mais aussi dans le cas de populations en santé, des relations ont été observées entre l'impact de la TMS et certaines caractéristiques morphologiques du cerveau. L'objectif de L'Étude 3 est de déterminer si l'impact de la TMS observé dans l'Étude 2 est associé ou corrélé aux caractéristiques structurelles du SMA. Dans ce but, des analyses de régression et de corrélation ont été réalisées pour considérer le possible lien entre d'une part l'impact de la TMS administrée au-dessus du SMA et, d'autre part les caractéristiques structurelles du SMA mesurée par les métriques suivantes : le volume, l'épaisseur, la surface et l'index de gyrification. Les analyses de régression n'ont montré aucun lien directionnel entre l'impact de la TMS et chacune des métriques structurelles. Les analyses de corrélation ont cependant montré un lien non-directionnel entre l'impact de la TMS et l'épaisseur du SMA. La nature de cette corrélation est discutée en lien avec les données de morphométrie cérébrale.

6.2 Introduction

Dans l'Étude 2, l'hypothèse avancée pour expliquer l'effet de la rTMS au-dessus du SMA sur les temps de réaction lors de la compréhension des phrases d'actions humaines est la résilience. Ce phénomène est peu étudié en neurosciences cognitives, mais il est défini dans le cadre de la neurobiologie cellulaire. Il s'agit de la réponse d'un système (c.-à-d. un groupe de cellules) en réaction à un stress environnemental (p. ex. un stress social comme l'intimidation ou un stress biologique comme la présence de plaques bêta-amyloïdes dans le cerveau, qui sont une des causes du développement de la maladie d'Alzheimer). Les recherches s'intéressant à la résilience ont pour but de révéler les mécanismes neurobiologiques, tels que les changements quantitatifs dans le nombre de neurones, dans les caractéristiques des synapses ou dans la connectivité de réseaux de neurones, qui

expliquent les importantes différences interindividuelles (King, 2016). En effet, tous les individus ne réagissent pas de la même manière face à un stress environnemental : certains sont plus résilients que d'autres, c'est-à-dire qu'ils s'adaptent à la situation de stress au lieu de la subir. La résilience peut par exemple prendre la forme de l'absence de trouble cognitif chez des personnes qui possèdent pourtant un grand nombre de plaques bêta-amyloïdes (Arnold et al., 2013). En neurosciences cognitives, il n'est pas possible d'effectuer des comptages cellulaires ou synaptiques, mais il existe une technique qui permet d'étudier la structure corticale de manière non-invasive : la morphométrie par IRM (voir section 3.3). Des comportements peuvent en effet être associés à des caractéristiques structurelles d'aires corticales (p. ex. Bashwiner, Wertz, Flores, & Jung, 2016; Driemeyer, Boyke, Gaser, Büchel, & May, 2004; List et al., 2013; Roehrich-Gascon et al., 2015) telles que le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et la gyrification.

Dans l'Étude 2, le résultat principal (impact de la rTMS au-dessus du SMA sur les TR lors du traitement de langage d'action en fonction des habiletés motrices) présente des caractéristiques de la résilience : des différences interindividuelles importantes lors de l'exposition à un stress environnemental (rTMS). C'est la raison pour laquelle cet effet de la rTMS a été interprété comme un effet de résilience du SMA. L'objectif de l'Étude 3 était de déterminer si la résilience du SMA liée aux habiletés motrices, est corrélée à des caractéristiques structurelles du SMA. L'hypothèse principale est que l'effet de résilience du SMA est corrélé à des caractéristiques structurelles de cette aire. Les quatre métriques qui peuvent être étudiées grâce à l'analyse de morphométrie de surface (« surface-based morphometry » ou SBM) sont le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et la gyrification. Bien que les études de SBM portant sur le lien entre TMS et structure corticale soient rares, la littérature existante permet d'émettre des hypothèses concernant la résilience du SMA. Une réduction de l'épaisseur corticale a été associée à une réduction de l'excitabilité (un moindre impact de la TMS) chez des adultes âgés (List et al., 2013), chez des patients atteints du syndrome de Turner (Lepage et al., 2013), et de la maladie d'Alzheimer (Niskanen et al., 2011). Bien qu'il n'existe aucune étude portant sur le possible lien entre excitabilité corticale et épaisseur corticale dans une population de jeunes adultes en santé, il est envisageable que l'épaisseur corticale du SMA puisse être associée

à sa résilience (Hypothèse 1). Par ailleurs, l'entraînement moteur chez des populations en santé induit une augmentation du volume cortical (Draganski et al., 2008; Driemeyer et al., 2004). Il est donc possible que la résilience du SMA, qui est liée aux habiletés motrices individuelles, soit également liée à une augmentation du volume du SMA (Hypothèse 2). Comme la géométrie des gyri a un impact sur la distribution du champ électrique induit par la TMS (Thielscher, Opitz, & Windhoff, 2010), la résilience du SMA pourrait être associée à sa gyrification (Hypothèse 3). Pour finir, il a été montré que l'expertise motrice de musiciens est associée à une augmentation de la surface corticale d'aires pré-motrices incluant le SMA (Bashwiler et al., 2016). La résilience du SMA pourrait donc être associée à une augmentation de sa surface (Hypothèse 4).

6.3 Méthode

6.3.1 Participants

Les images structurales et une partie des résultats comportementaux des participants de l'Étude 2 ont été utilisées dans l'Étude 3. Les critères d'inclusion et d'exclusion étaient donc les mêmes que dans l'Étude 2. En raison de difficultés techniques avec FreeSurfer (v. 5.3), un participant a été exclu de cette étude : le groupe final comportait donc douze (12) participants ($23 \pm 6,2$ d'âge moyen, étendue 18-40).

6.3.2 Acquisition des images

Les images utilisées sont celles qui avaient été acquises lors de l'Étude 2 pour la neuronavigation. Ces images anatomiques du cerveau (« T1-weighted ») ont été acquises par un scanner IRM (Philips Achieva TX) de 3T à la clinique IRM Mailloux de Québec. Les images structurales incluent 180 coupes (TR/TE = 8,2/3,7 s, FoV = 250 mm, angle de bascule = 8, matrice de 256 mm x 256 mm, voxel de 1 mm³, sans espace entre les coupes).

6.3.3 Prétraitement des images

Une analyse SBM a été réalisée. Une représentation de l'anatomie de l'hémisphère gauche de chaque participant a été générée en gonflant l'hémisphère pour en faire une représentation de surface. Cette représentation de surface a été obtenue après plusieurs

étapes incluant une correction du mouvement et une transformation en coordonnées de Talairach, une normalisation de l'intensité, l'élimination de voxels ne faisant pas partie du cerveau, la segmentation de la matière grise et de la matière blanche, et la tessellation. Chaque étape a été visuellement contrôlée et manuellement corrigée lorsque nécessaire. Enfin, une parcellation de l'hémisphère gauche a été réalisée selon l'atlas de Destrieux (Destrieux et al., 2010). Cet atlas ne distingue pas le SMA du reste du gyrus frontal supérieur. C'est pourquoi le SMA a été parcellé manuellement pour chaque participant selon des marqueurs macro-anatomiques précis (Picard & Strick, 1996). Le SMA est localisé sur la face médiale du cortex frontal, avec pour frontière postérieure la partie médiale du cortex moteur primaire, pour frontière antérieure la ligne de la commissure antérieure qui sépare le SMA du pré-SMA, et pour frontière ventrale le cortex cingulaire (Figure 6.1). Des mesures de volume cortical, de surface corticale, d'épaisseur corticale et de gyrification ont été calculées à l'aide des pipelines d'analyse d'images du logiciel FreeSurfer (v. 5.3), qui sont documentées et accessibles en ligne (<http://surfer.nmr.mgh.harvard.edu/>) (Dale et al., 1999; Fischl et al., 2004, 1999). L'analyse de ces quatre métriques permet d'étudier des composantes structurelles différentes et complémentaires de l'aire cible (voir section 3.3).

Une analyse de région d'intérêt a été réalisée sur chacune des quatre métriques extraites (volume cortical, surface corticale, épaisseur corticale et indice de gyrification du SMA), en lien avec l'impact de la rTMS au-dessus du SMA sur les TR lors du traitement des phrases d'actions humaines (issu de l'Étude 2).

6.3.6 Analyses statistiques

Dans un premier temps, une série de régressions linéaires simples a été réalisée via le logiciel SPSS (23.0.0.2, IBM) pour chaque vertex dans le cadre d'une analyse « whole brain », laquelle permet d'examiner l'épaisseur corticale à travers tout le cerveau. La covariable était l'impact de la rTMS au-dessus du SMA sur les TR dans la compréhension des phrases d'actions humaines (extraite de l'Étude 2). Afin de corriger pour les milliers de tests ainsi réalisés, une correction statistique (« false discovery rate » ou FDR) a été appliquée aux résultats. Cette analyse avait pour but de déterminer si l'épaisseur d'un sous-

ensemble du SMA, ou un regroupement de vertex localisés dans une aire qui fait partie du réseau du SMA (p. ex. le pré-SMA, M1, le lobe pariétal inférieur) est associée à la résilience du SMA.

Dans un second temps, des analyses de régression linéaire multiple ont été réalisées dans le cadre d'une analyse de région d'intérêt pour tenter de mieux comprendre l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action en fonction de ses caractéristiques structurelles. Parce que l'âge peut avoir une influence sur les métriques structurelles, notamment en lien avec des habiletés langagières (p. ex. [Antonenko et al., 2013](#); [Tyler et al., 2010](#)), l'âge a été inclus dans chacune des analyses de régression. De plus, parce qu'il existe des différences interindividuelles en termes de volume cortical, de surface corticale, d'épaisseur corticale et de gyrification sur l'ensemble du cerveau, chacune de ces métriques a été ajustée en fonction de la valeur de l'hémisphère gauche (HG). Ainsi, la surface du SMA a été ajustée en fonction de la surface de l'HG, l'épaisseur du SMA en fonction de l'épaisseur moyenne de l'HG, le volume du SMA en fonction du volume de l'HG et l'indice de gyrification du SMA en fonction de l'indice de gyrification de l'HG, selon la formule suivante ([Rosen et al., 2003](#)) :

$$x_{\text{ajusté}} = (x_{\text{SMA}} / x_{\text{HG}}) \times 1000$$

Dans cette équation, x représente la métrique (volume cortical, surface corticale, épaisseur corticale ou indice de gyrification) du SMA, et x_{HG} la métrique de l'HG.

Dans un troisième temps, des analyses de corrélation partielle ont été réalisées pour compléter les analyses de régression linéaire multiple effectuées dans le cadre de l'analyse de région d'intérêt. Ces corrélations partielles ont permis la prise en compte de l'âge dans l'analyse. Comme dans les analyses de régression, chacune des quatre métriques a été ajustée en fonction de la valeur de l'HG.

6.4 Résultats

Les régressions linéaires simples réalisées dans le cadre de l'analyse « whole brain » n'ont révélé aucun regroupement de vertex dont la surface soit significativement associée avec l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action.

L'analyse de région d'intérêt montre que les modèles de régression ne sont pas significatifs : l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action n'est pas significativement prédite par la surface et l'âge ($F_{(2,9)} = .04, p = .96, \eta^2 < .01$), le volume et l'âge ($F_{(2,9)} = 1.43, p = .29, \eta^2 = .24$), l'épaisseur et l'âge ($F_{(2,9)} = 2.72, p = .12, \eta^2 = .38$), ni l'indice de gyrification et l'âge ($F_{(2,9)} = .78, p = .49, \eta^2 = .15$) (Figure 6.2). Les résultats des analyses de régression multiple sont présentés dans le tableau 6.1.

L'analyse de région d'intérêt montre une corrélation significative entre l'impact de la TMS et l'épaisseur du SMA ($r(9) = -.61, p = .04$). L'impact de la TMS n'est pas corrélé au volume ($r(9) = -.49, p = .13$), à la surface ($r(9) = .09, p = .78$), ni à l'index de gyrification du SMA ($r(9) = .38, p = .24$) (Figure 6.3).

6.5 Discussion

Les résultats des analyses de régression « whole brain » et de région d'intérêt n'ont révélé aucune relation directionnelle significative entre l'implication du SMA dans la compréhension de phrases d'actions humaines et les caractéristiques structurelles du SMA. Les analyses de corrélation partielle ont en revanche mis en évidence une corrélation significative entre l'impact de la TMS et l'épaisseur du SMA. L'ensemble de ces résultats indique qu'il existe un lien non-directionnel entre l'impact de la TMS et l'épaisseur du SMA, c'est-à-dire que, s'ils ne permettent pas de conclure que l'épaisseur du SMA est à l'origine des différences d'impact de la TMS au-dessus du SMA, il est possible de conclure que les deux sont liés. Deux études antérieures se sont intéressées à cette relation entre épaisseur corticale et effet de la TMS (Niskanen et al., 2011; Bashir et al., 2014). Contrairement à la présente étude, aucune corrélation significative n'a été mise en évidence dans ces deux études. Il est possible d'expliquer cette différence de résultats par l'aire ciblée par l'analyse de région d'intérêt : les études antérieures portaient sur le cortex

moteur primaire (M1), tandis que celle-ci porte sur le SMA. Il s'agit de deux aires du réseau moteur, aux caractéristiques structurelles et fonctionnelles différentes (section 1.4); il est donc possible que l'impact de la TMS administrée au-dessus de M1 et du SMA varie en fonction de facteurs différents.

Plusieurs hypothèses peuvent être dressées pour interpréter l'absence de résultats directionnels. Il est possible que la taille de l'échantillon ait été trop petite pour que des associations significatives puissent être mises en lumière. Si certaines études de morphométrie par IRM possèdent un échantillon d'une taille similaire à celle de l'Étude 3 ([Draganski et al., 2008](#); [Han et al., 2006](#)), d'autres études possèdent des échantillons de plusieurs dizaines, ou de plusieurs centaines de participants ([Bashwiner et al., 2016](#); [Porter, Collins, Muetzel, Lim, & Luciana, 2011](#); [Raznahan et al., 2011](#); [Winkler et al., 2010](#)). Cette absence de résultat pourrait être due à la taille de l'échantillon, tout comme elle pourrait indiquer qu'il n'existe effectivement pas de lien directionnel entre l'implication (ou résilience) du SMA dans le traitement du langage d'action et les caractéristiques morphométriques du SMA ni d'autres régions du cortex. De futures études, comportant un plus large échantillon, pourront faire la lumière sur cette question.

Par ailleurs, il est possible que la résilience du SMA soit également liée à ses caractéristiques fonctionnelles. La rTMS agit en effet sur le fonctionnement du SMA en modifiant l'activité des populations de neurones stimulées (section 3.2). Ainsi, des facteurs fonctionnels tels que l'excitabilité, ou la connectivité, pourraient expliquer, ou être corrélés à la résilience du SMA au cours du traitement de langage d'action. De futures études de connectivité fonctionnelle et de TMS pourront répondre à ces questions.

6.6 Illustrations et tableaux

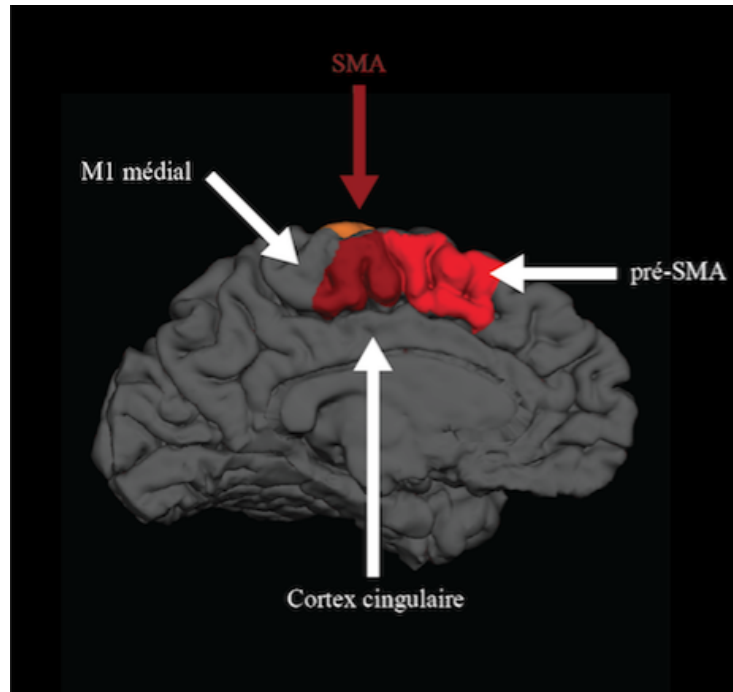


Figure 6.1 Localisation du SMA. Le SMA est localisé sur la face médiane du cortex frontal, postérieur au pré-SMA, antérieur au pré-SMA et dorsal par rapport au cortex cingulaire.

	R^2	B	ES_B	β	p
Volume	,24				
Âge		-1,54	3,25	-,14	,65
Volume					
Surface	,009				
Âge		-,167	3,63	-,02	,70
Surface		2,32	8,17	,095	,78
Épaisseur	,38				
Âge		-5,53	3,64	-,51	,16
Épaisseur		-,93	,40	-,78	,05
Gyrification	,29				
Âge		,38	3,07	,04	,91
Gyrification		3,77	2,0	,54	,09

Tableau 6.1 Résultats statistiques des analyses de régression. Statistiques inférentielles détaillées pour les quatre régressions multiples.

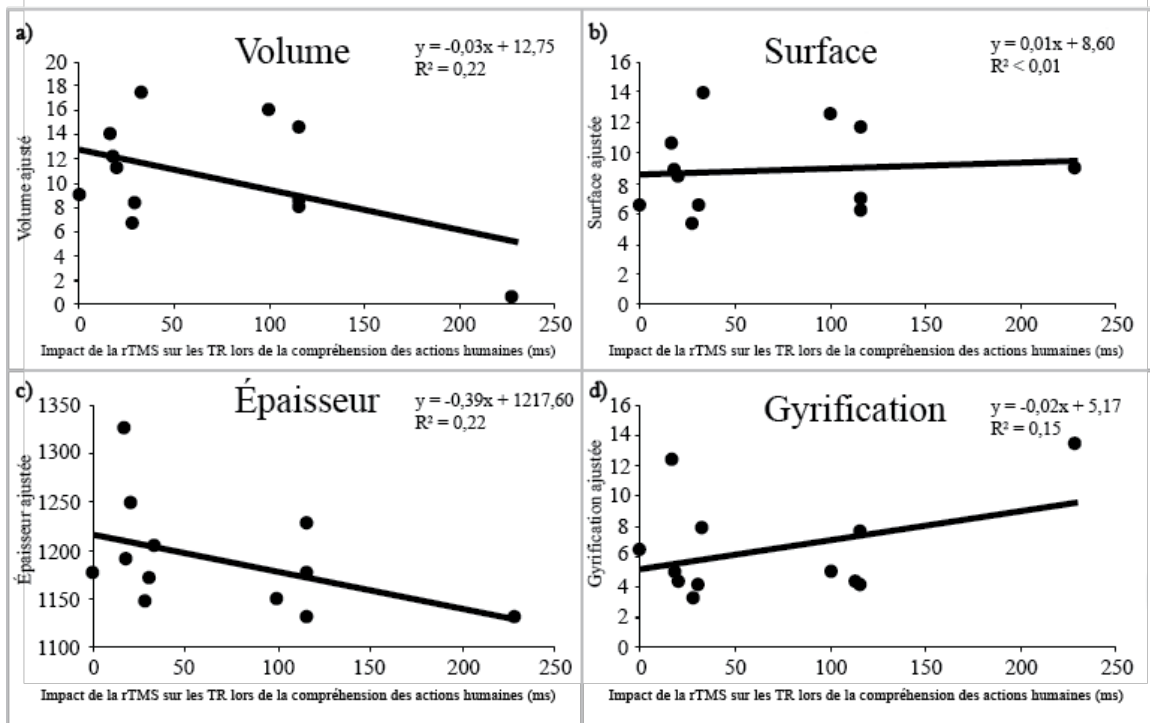


Figure 6.2 Résultats de l'analyse de région d'intérêt (régressions). Régressions de la résilience du SMA (impact de la rTMS au-dessus du SMA sur les temps de réaction lors du traitement de phrases d'action humaines) par : a) le volume du SMA, b) la surface du SMA, c) l'épaisseur du SMA, et d) l'indice de gyrification du SMA.

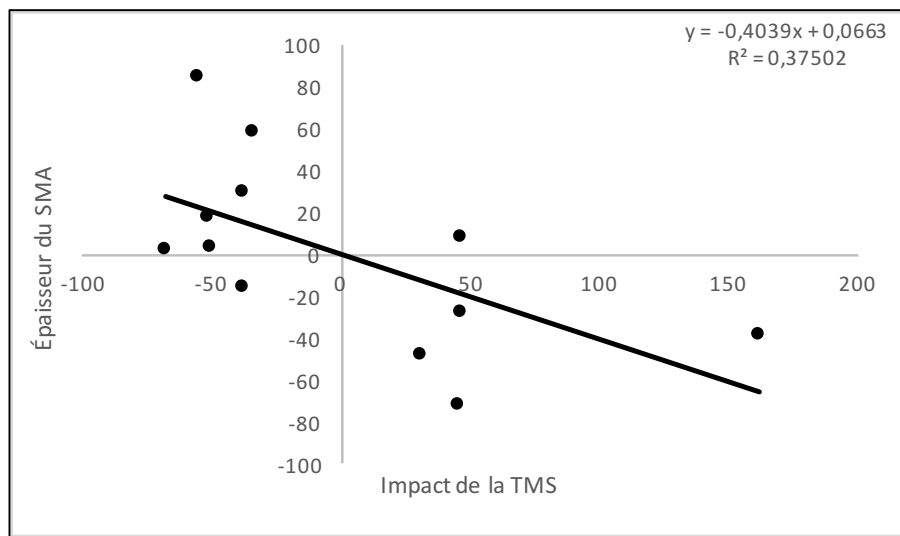


Figure 6.3 Résultats de l'analyse de région d'intérêt (2). Corrélation significative entre la résilience du SMA (impact de la rTMS au-dessus du SMA sur les temps de réaction lors du traitement de phrases d'actions humaines) et l'épaisseur du SMA. La corrélation entre les résidus non-standardisés des régressions de chacune des variable (résilience du SMA et épaisseur du SMA) sur l'âge a été utilisée pour représenter la corrélation entre l'impact de la TMS (en abscisse) et l'épaisseur du SMA (en ordonnée).

Chapitre 7: Discussion générale

La question de l'incarnation du langage est à l'origine d'un débat animé au sein de la communauté neuroscientifique. Tandis que certains modèles théoriques soutiennent une incarnation forte du langage, traduite par une implication marquée du système moteur dans les processus sémantiques (Glenberg, 2015; Pulvermüller, 2013b), d'autres s'y opposent fermement et défendent une approche computationnelle d'un système sémantique qu'ils définissent comme étant abstrait et désincarné (Bedny et al., 2008; Mahon & Caramazza, 2008). Ces deux positions théoriques se situent aux extrêmes du continuum de l'incarnation du langage. Des propositions plus nuancées (Binder & Desai, 2011; Patterson et al., 2007; Zwaan, 2014) tentent cependant de détourner le débat de ce duel théorique et de le réorienter vers les questions expérimentales qui mèneront à une meilleure compréhension des mécanismes sous-tendant le traitement du langage. Un des points clés de certains de ces modèles (Binder & Desai, 2011; Zwaan, 2014) consiste à considérer l'influence de différents contextes, ou facteurs modulateurs, sur le traitement du langage. L'objectif général de la présente thèse était de caractériser certains facteurs modulateurs de la réponse motrice lors du traitement de phrases d'action et d'en clarifier les fondements neurobiologiques. La littérature rapporte que des facteurs sémantiques et linguistiques peuvent moduler la réponse motrice lors du traitement de phrases d'action. Il peut s'agir d'adverbes qui caractérisent le verbe d'action (Taylor & Zwaan, 2008), de la force sous-entendue dans la phrase d'action (Moody & Gennari, 2010), ou de la polarité sémantique (c.-à-d. la valence affirmative/négative) de la phrase d'action (Aravena et al., 2012; de Vega et al., 2014; Liuzza et al., 2011; Tomasino et al., 2010). La polarité sémantique est le facteur modulateur linguistique le plus étudié à ce jour. De nombreux aspects relatifs à l'influence de ce facteur sur la réponse motrice doivent cependant encore être investigués. L'Étude 1 s'est penchée sur l'influence de polarités en interaction au sein d'une même phrase d'action sur la réponse motrice. Par ailleurs, bien que les liens entre traitement du langage d'action et imagerie motrice d'une part (Papeo et al., 2012; Tomasino et al., 2008, 2007; Willems et al., 2009; Yang & Shu, 2014), et exécution motrice d'autre part (Beilock et al., 2008; Lyons et al., 2010; Moody-Triantis et al., 2014; Peck et al., 2009; Tomasino et al., 2013) aient été abordés dans la littérature, l'influence des *différences*

interindividuelles en termes d'habiletés en imagerie motrice et en exécution motrice chez une population adulte en santé sur l'implication du système moteur n'avait pas été étudiée avant l'Étude 2. Enfin, la littérature rapporte que des comportements, et certaines formes d'expertise motrice, peuvent être associés à des caractéristiques structurelles d'aires corticales (p. ex. [Bashwiner et al., 2016](#); [Driemeyer et al., 2004](#); [List et al., 2013](#); [Roehrich-Gascon et al., 2015](#)). C'est pourquoi l'Étude 3 s'est intéressée au lien entre l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action et ses caractéristiques structurelles.

7.1 Rappel des objectifs et synthèse des résultats principaux

L'objectif de l'Étude 1 était de préciser le rôle modulateur de la polarité sémantique sur la réponse de M1 lors du traitement de phrases d'action. Dans ce but, l'EMG a été utilisée pour mesurer indirectement la réponse de M1 via l'enregistrement en ligne de l'activité électrique à la surface du muscle FDI lors de l'écoute de phrases d'actions manuelles. Ces phrases, composées d'un syntagme principal et d'un syntagme prépositionnel, contenaient deux polarités sémantiques en interaction. L'hypothèse double de cette étude était que soit (1) la réponse de M1 serait modulée par la polarité sémantique de chaque partie de la phrase d'action, soit (2) elle serait modulée par la polarité sémantique du syntagme principal uniquement. Les résultats de cette étude ont validé la seconde hypothèse en montrant que l'activation de M1 est modulée par le sens principal de la phrase. La réponse de M1 a en effet été modulée par la polarité du syntagme principal uniquement : elle diminue lorsque ce syntagme a une polarité négative en comparaison à une polarité affirmative, quelle que soit la polarité sémantique du syntagme prépositionnel. Par ailleurs, l'analyse du signal a également révélé la présence d'une réponse motrice automatique dans la première partie de la phrase. En effet, la réponse de M1 augmente systématiquement dès le début de la phrase (c.-à-d. dès le début du syntagme prépositionnel), quelle que soit la polarité sémantique du syntagme prépositionnel.

L'objectif de l'Étude 2 était de distinguer les rôles du SMA et du pré-SMA dans le traitement de phrases d'action. Dans ce but, l'impact de la rTMS administrée au-dessus du SMA et du pré-SMA lors d'une tâche de compréhension de langage d'action a été étudié en fonction des habiletés motrices et d'imagerie motrice implicite d'adultes en santé. La

première hypothèse était que si l'implication du pré-SMA dans le traitement du langage d'action repose, au moins en partie, sur les mécanismes qui soutiennent l'imagerie motrice implicite, la rTMS administrée au-dessus du pré-SMA devrait perturber la compréhension du langage d'action en fonction des habiletés en imagerie motrice implicite (mesurées par une tâche de rotation mentale de mains). La seconde hypothèse était que si l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action repose, au moins en partie, sur les mécanismes qui soutiennent l'exécution motrice et la planification de l'action, la rTMS administrée au-dessus du SMA devrait perturber la compréhension du langage d'action en fonction des habiletés motrices et de planification motrice (mesurées par une tâche de dextérité). La seconde hypothèse a été validée : l'impact de la rTMS appliquée au-dessus du SMA a induit une modification des temps de réaction lors de la compréhension de phrases d'actions humaines en fonction des habiletés en dextérité.

L'objectif de l'Étude 3 était de déterminer si l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action est liée à ses caractéristiques structurelles. Dans ce but, une analyse de morphométrie par IRM de région d'intérêt a été réalisée sur quatre caractéristiques morphométriques du SMA : le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et l'indice de gyrification. L'hypothèse générale était qu'au moins une des caractéristiques structurelles du SMA serait associée à sa résilience, mesurée par l'impact de la rTMS au-dessus du SMA sur les TR lors du traitement des phrases d'actions humaines (Étude 2). Aucune des caractéristiques morphométriques du SMA n'a cependant été significativement associée avec sa résilience. Ainsi, cette analyse n'a pas permis de déterminer si la résilience du SMA lors de la compréhension du langage d'action est liée à ses caractéristiques structurelles.

Dans les sections suivantes, une analyse des retombées de ces études est développée en lien avec la littérature, puis les forces et limites de la présente thèse seront discutées, ainsi que les perspectives de recherche qui en découlent.

7.2 Discussion des résultats

De manière générale, les études menées dans le cadre de cette thèse montrent que des facteurs contextuels linguistiques, ainsi que des facteurs individuels moteurs peuvent

influencer la réponse motrice lors du traitement du langage d'action. L'impact du contexte linguistique sur la réponse motrice est connu en neurosciences du langage et a été étudié par plusieurs groupes (Aravena et al., 2012, 2014; Liuzza et al., 2011; Tomasino et al., 2010). Une modulation de la réponse motrice par la polarité sémantique a été montrée en IRMf (Tomasino et al., 2010), en TMS (Liuzza et al., 2011), avec une cellule de force (Aravena et al., 2012) et avec l'EMG (Étude 1) : la réponse motrice lors du traitement d'une phrase d'action est plus importante lorsque la phrase est affirmative que lorsqu'elle est négative. Les résultats de l'Étude 1 sont donc en accord avec la littérature. L'ensemble de ces résultats, qui reposent sur l'utilisation de plusieurs méthodes d'investigation, indique que cet effet de polarité sémantique est robuste. L'Étude 1 apporte une nouvelle contribution quant à cet effet de polarité sémantique : si la phrase contient plusieurs polarités d'action, cet effet n'est observé que pour le syntagme principal de la phrase, dans lequel est inclus le verbe d'action manuelle. Par ailleurs, dans l'étude d'Aravena et al. (2014), la réponse motrice est inexistante dans des phrases de volition d'action (p ex. « Fiona *veut* soulever ses bagages ») en comparaison à des phrases d'action effective (p. ex. « Fiona *soulève* ses bagages »). L'ensemble de ces données semble donc indiquer que le système moteur ne répond au langage d'action que lors du traitement d'une action effective qui se situe au cœur sémantique de la phrase. L'Étude 1 apporte cependant une nuance à cette conclusion : une réponse motrice automatique a été observée en début de phrase, vraisemblablement en raison de la nature répétitive et prévisible des phrases qui contenaient toutes du langage d'action. M1 semble donc émettre deux types de réponse en lien avec le traitement du langage d'action : une réponse automatique grossière en cas de prévisibilité de la présence de langage d'action dans une phrase, et une réponse flexible plus fine qui reflète le cœur sémantique de la phrase d'action. L'Étude 1 montre donc, pour la première fois, la coexistence de deux réponses motrices aux caractéristiques distinctes. Cette découverte est importante car elle suggère que le M1 pourrait jouer plusieurs rôles dans le traitement du langage d'action.

L'impact de différences interindividuelles dans les habiletés motrices sur la réponse du système moteur (Étude 2) est également un élément nouveau qui ajoute une dimension à l'idée de *flexibilité* de la réponse motrice. Dans l'Étude 2, la rTMS administrée au-dessus

du SMA a eu un impact sur les temps de réaction lors de la compréhension de phrases d'actions humaines en fonction des habiletés motrices, mesurées par une tâche de dextérité manuelle. Autrement dit, l'effet de la rTMS était plus faible pour les individus possédant de meilleures habiletés motrices. Cet effet a été interprété en termes de résilience, un concept nouveau en neurosciences cognitives du langage. La résilience est définie en neurobiologie cellulaire comme la réponse d'un système en réaction à un stress environnemental et se manifeste par des changements neurobiologiques adaptatifs (King, 2016). Ces changements sont quantifiables en termes de modifications dans le nombre de neurones, ou dans la connectivité des réseaux. La résilience s'appuierait donc sur une forme de neuroplasticité. Dans l'Étude 3, la résilience du SMA a été analysée en relation avec ses caractéristiques structurelles (c.-à-d. volume cortical, surface corticale, épaisseur corticale et gyrification) dans le but de déterminer si la structure du SMA est prédictive de sa résilience. L'hypothèse était que si la résilience du SMA est la manifestation d'une neuroplasticité adaptative liée au développement d'habiletés motrices, il est alors possible qu'elle soit liée à des modifications structurelles du SMA, tels que l'augmentation du volume cortical par exemple (Draganski et al., 2008; Driemeyer et al., 2004). Les résultats n'ont cependant montré aucun lien significatif entre résilience et structure du SMA. Ceci peut être dû à la petite taille de l'échantillon, mais également au fait que la résilience ne soit pas liée à des aspects structurels du SMA. Or, comme cela a été détaillé dans la section 3.2, la rTMS module le *fonctionnement* et non la structure des populations de neurones stimulées. Il est donc envisageable que la résilience du SMA lors du traitement du langage d'action repose sur une forme de neuroplasticité fonctionnelle, telle que la réorganisation de réseaux fonctionnels, induite par le développement d'habiletés motrices. Ainsi, un réseau plus étendu ou plus efficace du SMA pourrait être à l'origine d'une réduction de l'impact de la TMS sur cette aire.

Un second élément important de l'Étude 2 est l'utilisation de mots représentant des actions non-humaines dans les conditions contrôles. La majorité des études portant sur le langage d'action emploient du langage abstrait pour créer leurs conditions contrôles (p. ex. Carota et al., 2012; Ghio & Tettamanti, 2010; Gough et al., 2012; Mirabella, Iaconelli, Spadacenta, Federico, & Gallese, 2012). L'utilisation de mots d'actions non-humaines permet de

préciser la nature de l'implication du SMA dans le traitement du langage d'action. En effet, il ne suffit pas que le langage contienne une composante d'action pour que le SMA produise une réponse, ce langage d'action doit faire référence à des actions pour lesquelles nous possédons des schémas moteurs, soit des actions humaines. En d'autres termes, l'effet de résilience du SMA pendant le traitement de phrases d'actions humaines, en comparaison à des phrases d'actions non-humaines, indique que la présence de programmes moteurs est un élément important pour que le SMA soit impliqué dans le traitement du langage d'action.

La distinction de l'implication de plusieurs aires du système moteur dans le traitement du langage en fonction de divers facteurs est un troisième élément important de l'Étude 2. Dans cette étude, les réponses du SMA et du-pré-SMA ont été observées en fonction d'habiletés motrices et d'imagerie motrice. Bien que plusieurs études d'IRMf aient montré un rôle du pré-SMA dans le traitement du langage d'action (Boulenger et al., 2009 ; de Vega et al., 2014 ; Desai et al., 2011 ; Kana et al., 2015, 2012 ; Schuil et al., 2013 ; Tomasino et al., 2014 ; Tremblay & Small, 2011a), celui-ci n'a pas été observé dans l'Étude 2, que ce soit en corrélation avec les habiletés motrices ou avec les habiletés en imagerie motrice. En revanche, le SMA a montré une implication dans le traitement du langage d'action en fonction des habiletés motrices. Il semble donc que le SMA et le pré-SMA ne soient pas impliqués de la même manière dans le traitement du langage d'action. Ces résultats suggèrent que les rôles des différentes aires du système moteur dans le traitement du langage d'action peuvent varier. Ainsi, il serait plus juste de parler *des réponses motrices* plutôt que de *la réponse motrice* du système moteur lors du traitement du langage d'action. La présence de plusieurs réponses motrices, automatique ou flexible, de M1 (Étude 1) renforcent cette notion de pluralité des réponses motrices lors du traitement du langage d'action.

La caractérisation des facteurs modulateurs de la réponse motrice lors du traitement du langage d'action est primordiale pour affiner les modèles théoriques du système sémantique. Le système sémantique ne peut en effet être appréhendé de manière directe car aucune tâche ne permet de mesurer directement la mémoire sémantique. Le langage constitue une modalité pertinente à travers laquelle étudier la mémoire sémantique car il

permet d'activer les concepts qui y sont encodés via des processus de reconnaissance, de compréhension et de production. Afin de déterminer les retombées théoriques de cette thèse, nous discuterons donc de ses résultats (principalement des résultats des Études 1 et 2) en rapport avec les théories incarnées du système sémantique, puis en lien avec les théories modérées, et enfin dans le cadre des théories désincarnées. Enfin, nous entamerons une réflexion sur la définition de l'incarnation du langage.

Lien avec les théories radicales de l'incarnation. La théorie du langage incarné la plus radicale considère que le traitement du langage repose exclusivement sur le système moteur (Glenberg, 2015). Selon ce modèle, l'implication du système moteur est absolue. Ainsi, le contexte n'a aucun impact sur la réponse motrice : quel que soit le contexte, le système moteur participe pleinement au traitement du langage d'action. Bien que l'Étude 1 révèle une forme de réponse automatique, les Études 1 et 2 ont cependant montré une modulation de la réponse motrice en fonction de facteurs linguistique et moteur. Cette observation de l'influence de facteurs modulateurs sur la réponse motrice (Études 1 et 2) va à l'encontre d'une position incarnée radicale car elle remet en cause *l'automatisme* (Pulvermüller, 2005) de la réponse motrice, qui est une condition non-suffisante (Mahon & Caramazza, 2008) mais nécessaire pour démontrer hors de tout doute une incarnation absolue du langage. L'argument de la *nécessité* du système moteur dans le traitement du langage d'action (Pulvermüller, 2013b) est également difficile à défendre lorsque la réponse motrice n'est observée que dans certains contextes ou en fonction de certains facteurs. La modulation de la réponse motrice est donc un argument fort en défaveur d'une incarnation radicale du langage d'action.

Lien avec les théories modérées de l'incarnation. Les théories modérées de l'incarnation du langage sont variées. Les résultats de cette thèse vont être analysés dans le cadre de trois d'entre elles : le modèle du « distributed system plus semantic hub » (système distribué avec centre sémantique) (Patterson et al., 2007), le modèle de l'abstraction de Binder et Desai (2011), et le modèle de compréhension du langage des cinq niveaux d'intégration située (Zwaan, 2014). Le modèle du « distributed system plus semantic hub » (Patterson et al., 2007) propose que le pôle temporel antérieur soit le siège de la mémoire sémantique, et qu'il centralise le traitement sémantique sans intervention du système moteur. Ce modèle

ne fait aucune mention de potentiels facteurs modulateurs, ni de l'influence du contexte sur la réponse motrice. Ce modèle ne permet donc pas d'interpréter et d'intégrer les résultats de cette thèse. Selon le modèle de Binder et Desai (2011), les concepts d'action sont progressivement extraits des aires sensorielles et motrices vers des aires de traitement sémantique plus abstrait en fonction du degré d'abstraction de la phrase dans laquelle est inclus le verbe d'action. Ce modèle est donc composé de plusieurs paliers dont le plus concret repose sur l'activation de M1 et dont le plus abstrait repose sur l'activation d'aires pariéto-temporales. Bien que les auteurs considèrent que le contexte joue un rôle important dans le traitement du langage d'action, ils ne détaillent que le cas de l'abstraction. Il est toutefois possible d'interpréter les résultats de l'Étude 1 dans le cadre de ce modèle : l'activation du palier de traitement le plus concret (M1) varie en fonction de la polarité sémantique principale de la phrase, mais cette interprétation laisse à désirer tant sa valeur explicative est faible. Le modèle de l'abstraction ne présente donc pas un cadre théorique idéal pour interpréter les résultats de cette thèse. Le modèle de Zwaan (2014) propose une fluctuation de l'utilisation de représentations abstraites et de représentations sensorielles et motrices en fonction du contexte communicatif. Le contexte y joue donc un rôle primordial car il guide la sélection du type de représentations qui doit être activée pour traiter le langage d'action tel qu'il est présenté. De plus, des différences interindividuelles peuvent influencer le recours à l'une ou l'autre sorte de représentations. Ces deux points font de ce modèle le cadre théorique le plus approprié pour expliquer nos résultats. En effet, la polarité sémantique principale d'une phrase d'action module l'activation de représentations motrices (Étude 1). De plus, l'activation des représentations prémotrices (SMA) varie d'un individu à l'autre en fonction de certaines habiletés motrices (Étude 2). Ce modèle présente toutefois les inconvénients de ne proposer aucune localisation corticale précise des représentations abstraites et motrices, et de ne porter que sur le traitement d'énoncés écrits, excluant les phrases isolées. Malgré ces limites, le modèle de Zwaan (2014) constitue le cadre théorique le plus approprié pour l'interprétation des résultats de cette thèse. La difficulté d'intégrer ces résultats à un modèle théorique existant révèle le besoin de la création de nouveaux modèles plus complets, intégrant des notions clés de plusieurs des modèles existants.

Lien avec les théories désincarnées. Selon la position théorique la plus désincarnée, le système moteur ne participe pas au traitement sémantique du langage d'action; les réponses motrices observées résultent d'une propagation post-traitement sémantique, des centres sémantiques vers le système moteur (Bedny et al., 2008; Leshinskaya & Caramazza, 2016; Mahon, 2015a, 2015b; Mahon & Caramazza, 2008). Les Études 1 et 2 ont montré que, lors du traitement de langage d'action, la réponse motrice peut être modulée par le contexte linguistique, notamment la polarité sémantique du syntagme principal (Étude 1), et par les habiletés motrices individuelles (Étude 2). Ces données, qui montrent une influence du contexte sur la réponse motrice, ne peuvent soutenir les théories désincarnées du langage. En effet, si l'activation motrice résulte d'une propagation automatique et non-sémantique (Mahon & Caramazza, 2008) de l'activation des centres sémantiques, comme cela est proposé dans ces théories désincarnées (Bedny et al., 2008; Leshinskaya & Caramazza, 2016; Mahon, 2015a, 2015b; Mahon & Caramazza, 2008), il est alors difficile d'expliquer pourquoi cette propagation varie en fonction du contexte. Pourtant, selon Mahon (2015a, 2015b), qui est l'un des principaux défenseurs d'un langage désincarné, l'impact du contexte sur la réponse motrice n'est pas un argument suffisant pour rejeter les théories désincarnées : « The fact that there is flexibility in the sensory/motor manifestations of meaning indicates that sensory/motor processing cannot be what constitutes meaning » (Mahon, 2015b, p. 427). De plus, il considère que les modèles modérés de l'incarnation du langage sont en réalité des variantes de la théorie du langage désincarné :

Here I argue that 'weak' embodiment is not embodiment at all – it is the (old) view that concepts are amodal, adjoined to the (new) hypothesis that *conceptual processing* leads to sensory/motor activation. The point of this argument is not that there is anything 'wrong' or 'problematic' with the weak embodied theory – rather, there is nothing substantively different between so-called 'weak embodied theories' and so-called 'disembodied' theories. It is important to be clear on this issue because it is substantive: if the issue of whether or not concepts are represented in a modality-specific format has been resolved, then there is no longer any debate about embodiment (and no longer any embodiment) (Mahon 2015b, p. 423).

En somme, Mahon (2015b) considère que le débat théorique qui oppose les théories incarnées et désincarnées n'a pas lieu d'être puisqu'il suffit que les représentations sémantiques soient amodales pour que le langage soit considéré désincarné. L'élément

important qui ressort de cet argument est le poids de la représentation sémantique dans la recherche sur le langage incarné : le débat théorique s'est jusqu'à présent concentré sur la localisation neurobiologique des représentations sémantiques de l'action. Usant du même type de raisonnement que Mahon (2015a, 2015b), nous pourrions argumenter que la véritable question qui doit sous-tendre le débat sur le langage incarné concerne, non la nature des représentations sémantiques, mais l'utilisation du système moteur en lien avec l'environnement, le contexte, et que comme la majeure partie de la communauté neuroscientifique reconnaît l'influence du contexte sur la réponse motrice (Figure 1.1), le débat est clos puisqu'il suffit de reconnaître le poids du contexte dans le traitement du langage pour que celui-ci soit incarné. Or, cette position, tout comme la position de Mahon (2015b), n'est pas satisfaisante car la question de l'incarnation du langage ne peut reposer en totalité ni sur la localisation des représentations d'action, ni sur la sensibilité au contexte des réponses motrices. Ces deux points théoriques constituent des éléments de réponse importants mais non-exclusifs à la question de l'incarnation du langage.

Réflexion sur la définition de l'incarnation du langage. Une forte incarnation du langage est actuellement associée à la théorie de Glenberg (2015), qui insiste sur le caractère entier et absolu de l'implication motrice. Le langage incarné, dans le cadre de cette théorie, est défini par la localisation exclusive des représentations de l'action au sein du système moteur. Or, le concept de langage incarné devrait suivre les grandes lignes du concept de cognition incarnée, définie comme le résultat d'interactions entre cerveau, corps et environnement (Varela et al., 1991). L'implication motrice dans le traitement du langage d'action devrait donc être en interaction avec l'environnement. Le système moteur pourrait participer à optimiser la communication lorsqu'il s'agit de langage d'action. Ainsi, par exemple, lors de la lecture d'un mot ou d'une expression possédant à la fois une forte caractéristique de couleur et d'action (p. ex. « gants de boxes »), la réponse motrice intervient uniquement lorsque l'attention du sujet est portée sur l'action et non sur la couleur (van Dam et al., 2012). La réponse motrice n'est donc présente que lorsque l'action est un élément clé de la communication. Un autre cas : lors de la lecture de phrases contenant un verbe d'action et l'objet de cette action, la réponse motrice est plus forte lorsque la force sous-entendue est importante (p. ex. « pousser un piano ») que lorsque la

force sous-entendue est plus faible (p. ex. « pousser une chaise ») (Moody & Gennari, 2010). La réponse motrice reflète certaines caractéristiques de l'action et faciliterait ainsi la compréhension du langage d'action. Il en va de même pour la polarité sémantique (Étude 1; Aravena et al., 2012; Liuzza et al., 2011; Tomasino et al., 2010) : une réponse motrice qui est présente lorsque la polarité sémantique est affirmative, mais non lorsqu'elle est négative, pourrait jouer un rôle de facilitation dans la compréhension du langage d'action sous la forme d'un feedback (ou renforcement moteur) dans le cas de la réalisation d'une action dans la phrase. De surcroît, la réponse motrice peut varier en fonction des habiletés motrices individuelles (Étude 2), ce qui suggère que l'implication motrice dans le traitement du langage est le résultat d'une stratégie cognitive s'appuyant sur le système moteur, préférentiellement employée par les individus possédant ou ayant développé de meilleures habiletés motrices. Cette vision d'une implication motrice flexible dans le langage peut donc être considérée comme profondément incarnée car elle décrit le rôle du corps dans le processus cognitif qu'est le traitement du langage, en lien avec l'environnement communicatif. De plus, dans le cadre d'une vision dynamique de la cognition (Varela et al., 1991), la notion de contexte un élément essentiel de la cognition puisqu'il s'agit de la notion clé permettant d'étudier les interactions entre l'environnement et la cognition. Pourtant, la modulation de la réponse motrice en fonction de divers facteurs est actuellement interprétée comme un argument fort en faveur d'une position modérée de l'incarnation du langage (Glenberg, 2015), principalement parce que la définition dominante de l'incarnation du langage repose sur la localisation des représentations de l'action et non sur l'importance du lien tripartite entre système moteur, langage d'action et environnement. In fine, le positionnement sur le continuum de l'incarnation du langage de cette flexibilité des réponses motrices, comme de tout phénomène observé dans le domaine, dépend en grande partie du cadre de référence théorique dans lequel ils sont interprétés.

7.3 Forces et limites

7.3.1 Forces et limites méthodologiques

Le développement de stimuli et de tâches expérimentales originales est assurément une grande force de cette thèse. Pour l'Étude 1, une étude comportementale préliminaire a

permis de valider la compréhensibilité des phrases utilisées comme stimuli. Cette validation a mené à l'élaboration d'une tâche de compréhension du langage d'action fiable, contenant plusieurs polarités sémantiques et répondant aux besoins expérimentaux de l'Étude 1. Pour créer SAT, une nouvelle tâche langagière induisant un traitement sémantique profond, deux étapes de validation préliminaire ont été réalisées. Dans un premier temps, des questionnaires en ligne ont permis de recueillir les évaluations de plus de 1000 québécois et québécoises concernant des mots d'action: ces questionnaires ont validé la force d'association (forte ou faible) entre des paires de mots d'actions humaines et d'actions non-humaines. Ainsi, la tâche de compréhension SAT utilisée dans les Études 2 et 3 a pu être élaborée avec des mots dont les forces d'association au sein de la population québécoise étaient bien établies, permettant ainsi de créer des phrases d'actions humaines et non-humaines comprenant des paires de mots fortement ou faiblement associés. Dans un second temps, la tâche de compréhension a été testée dans le but de vérifier que les phrases d'actions humaines et non-humaines étaient traitées dans des délais et avec des niveaux de performance similaires. Ces validations préliminaires confèrent un niveau de confiance élevé aux tâches expérimentales utilisées dans cette thèse.

L'utilisation de plusieurs approches méthodologiques constitue également une force de cette thèse. L'EMG, la rTMS et la morphométrie par IRM ont en effet permis d'étudier des caractéristiques différentes, l'EMG et la rTMS apportant des renseignements sur les aspects fonctionnels et la morphométrie sur les aspects structurels des aires motrice et/ou pré-motrices d'intérêt. La recherche en neurosciences repose sur des données issues de multiples techniques, souvent combinées, ce qui permet de mettre en lumière les caractéristiques fonctionnelles, structurelles, spatiales et temporelles des processus cognitifs. Chaque étude a été adaptée à la méthode employée en termes de tâches, de mesures et de protocoles expérimentaux, ce qui constitue une force de cette thèse.

L'utilisation innovante de l'EMG en ligne lors de la contraction tonique du muscle FDI pour mesurer la réponse de M1 de manière indirecte ouvre une nouvelle voie méthodologique pour étudier les rôles cognitifs de cette aire motrice. L'utilisation de cette technique a permis de reproduire des résultats similaires à ceux obtenus en mesurant indirectement l'activité de M1 avec une cellule de force, ce qui permet d'attribuer une plus

grande confiance aux résultats de ces études. L'EMG présente l'avantage de mesurer une réponse physiologique directe (Konrad, 2005) en comparaison à la cellule de force qui mesure la réponse de M1 de manière plus indirecte à travers la pression exercée entre pouce et index (Nazir et al., 2017). Bien que la cellule de force et l'EMG en ligne aient été très peu utilisées à ce jour, les résultats obtenus avec ces techniques d'investigation sont en accord avec les résultats d'études de TMS (Liuzza et al., 2011) et d'IRMf (Tomasino et al., 2010), ce qui suggère que ces techniques sont fiables.

L'absence d'une condition contrôle pour le syntagme principal constitue une limite méthodologique de l'Étude 1. En effet, une condition n'incluant pas de verbe d'action (p. ex. « Sarah rêve de liberté ») aurait permis de confirmer que la réponse automatique enregistrée est due à un effet d'anticipation. L'Étude 1 aurait pu être conduite avec deux blocs expérimentaux randomisés : un bloc A identique à l'Étude 1 telle qu'elle a été menée, et un bloc B incluant la condition contrôle du syntagme principal. Si la réponse automatique enregistrée est bien due à un effet d'anticipation, elle serait observée uniquement dans le bloc A.

Le protocole de stimulation mis en place dans l'Étude 2 est similaire à celui d'une étude antérieure de stimulation du SMA et du pré-SMA (Tremblay & Gracco, 2009), ce qui constitue une force méthodologique de cette étude. En effet, le protocole de stimulation de Tremblay et Gracco (2009) a permis de stimuler le SMA et le pré-SMA séparément, bien que ces deux aires corticales soient proches l'une de l'autre. De plus, la localisation de ces aires a été réalisée sur les images anatomiques individuelles, en utilisant des repères macro-anatomiques précis tels que la ligne « VAC » au niveau du gyrus supérieur frontal médian. Enfin, les paramètres de stimulation choisis sont sécuritaires et respectent les lignes directrices de sécurité émises dans la littérature (Rossi et al., 2009; Rossini, 2014; Wassermann, 1998). Le protocole de TMS est donc un atout méthodologique de l'étude 2. Bien que la rTMS ait révélé la résilience du SMA en fonction des habiletés motrices, elle ne permet pas de mettre en évidence les mécanismes neurobiologiques précis qui sous-tendent cet effet. Ces mécanismes pourront être étudiés dans de futures recherches via la combinaison de plusieurs méthodes telles que la TMS associée à des électrodes intracrâniennes ou la TMS associée à l'IRMf.

Une force de l'Étude 3 réside dans l'utilisation parallèle d'une analyse de région d'intérêt et d'une analyse « whole brain ». Il s'agit en effet de deux analyses complémentaires car elles ne présentent pas les mêmes avantages ni inconvénients. D'une part, l'analyse de région d'intérêt est limitée à une aire dans son ensemble (ici le SMA) telle qu'elle a été délimitée lors de la parcellation, tandis que l'analyse « whole brain » permet de faire émerger des sous-ensembles d'une aire et ainsi d'obtenir des résultats plus précis anatomiquement. D'autre part, l'analyse « whole brain » ne peut être réalisée que sur la métrique de surface corticale dans une analyse de SBM, tandis que l'analyse de région d'intérêt peut porter sur plusieurs métriques complémentaires (voir section 3.3) telles que le volume cortical, la surface corticale, l'épaisseur corticale et la gyrification. Ainsi, l'utilisation parallèle de ces deux analyses a permis de réaliser une étude complète des possibles liens entre les caractéristiques structurelles et la résilience du SMA.

7.3.2 Forces et limites théoriques et conceptuelles

La réponse de M1 lors du traitement de phrases d'action (Étude 1) a été mesurée par l'enregistrement de l'activité électrique du muscle FDI. La résolution temporelle de l'EMG est un avantage certain pour la caractérisation du déroulement temporel de la réponse motrice. L'utilisation qui a été faite de cette mesure indirecte de l'activité de M1 dans l'Étude 1 de cette thèse repose sur le fait que M1 est l'aire qui contient le plus haut pourcentage de cellules cortico-spinales (Dum & Strick, 2002). Or, M1 n'est pas la seule aire du système moteur à en posséder. Le SMA, le PMd et le PMv contiennent en effet une partie de ces projections cortico-spinales (Dum & Strick, 2002) et il est donc possible qu'une partie du signal enregistré à la surface du muscle FDI reflète la réponse de ces autres aires du système moteur. Cette possibilité n'altère en rien le fait que les réponses motrices enregistrées reflètent la présence de langage d'action dans la phrase d'une part (réponse automatique) et le cœur sémantique de la phrase d'action d'autre part (réponse flexible). Elle nuance toutefois l'attribution de ces réponses motrices au seul M1. Une possible interprétation de la présence de ces deux réponses repose en effet sur leur attribution à deux aires distinctes du système moteur.

La prise en compte des différences interindividuelles dans les Études 2 et 3 constitue une force de cette thèse. Une tâche de dextérité a permis de mesurer les habiletés motrices et de planification motrice individuelles. Les corrélats neurobiologiques fonctionnels et structurels du lien entre cette habileté et le traitement du langage d'action ont été examinés (Études 2 et 3). Plusieurs études se sont penchées sur l'impact de l'expertise motrice sur les mécanismes neurobiologiques du traitement du langage d'action en comparant un groupe d'experts à un groupe de novices dans la pratique d'un sport (Beilock et al., 2008; Holt & Beilock, 2006; Lyons et al., 2010; Tomasino et al., 2013), mais il existe des différences d'expertise motrice parmi les individus de la population générale, et ces différences peuvent être associées à une utilisation différente de certaines aires corticales (Étude 2) lors du traitement du langage d'action. La tâche utilisée, le « Grooved pegboard », ne permet cependant pas de distinguer les habiletés purement motrices des habiletés de planification motrice. Bien que notre hypothèse explicative porte sur l'implication du SMA dans la planification motrice, il est envisageable que la résilience du SMA soit corrélée, au moins en partie, aux habiletés d'exécution motrice. L'inclusion d'une seconde tâche motrice, n'impliquant que très peu de planification motrice aurait permis de déterminer l'implication respective des habiletés motrices et de planification motrice dans la résilience du SMA lors du traitement de phrases d'actions humaines.

Le concept de résilience, qui est au cœur des Études 2 et 3 de cette thèse, est très peu étudié en neurosciences cognitives. Il s'agit pourtant d'un concept de plus en plus examiné en neurobiologie cellulaire (King, 2016). Les neurosciences cognitives, lorsqu'elles se penchent sur les corrélats neurobiologiques des processus cognitifs, sont pourtant en mesure de créer des liens théoriques enrichissants avec la recherche en neurobiologie. Notre hypothèse explicative de la relation entre le niveau de dextérité et l'effet de la rTMS appliquée au-dessus du SMA lors du traitement de phrases d'actions humaines (Étude 2) est qu'une forte dextérité est corrélée à un niveau élevé de résilience du SMA. L'effet de la rTMS administrée au-dessus du SMA pourrait cependant être expliqué autrement: une forte dextérité est corrélée à une moindre utilisation du SMA dans le traitement du langage d'action. C'est l'hypothèse de l'expertise. En IRMf, l'expertise dans une tâche ou une fonction cognitive peut être associée à deux phénomènes: une augmentation (Balser et al.,

2014; Landau & D'Esposito, 2006) ou une réduction (Bernardi et al., 2013; Kim et al., 2014) de l'activation d'une ou de plusieurs régions du cerveau en lien avec l'expertise. Ces phénomènes semblent contradictoires mais trouvent tous deux une explication neuro-fonctionnelle. Dans le premier cas, les individus les plus performants s'appuient davantage sur certaines aires et certains réseaux pour performer. Dans le second, plus un individu est expert dans une tâche, plus les populations de neurones recrutées sont restreintes en raison de leur haute spécialisation. Le concept de résilience doit être davantage étudié en neurosciences cognitives afin de déterminer s'il constitue un aspect important de l'implication du SMA, et potentiellement d'autres aires du système moteur, dans le traitement du langage d'action.

Dans la littérature, les stimuli d'action sont souvent comparés à des stimuli de non-action, comme des verbes abstraits (p. ex. « penser ») (Ghio & Tettamanti, 2010; Mirabella et al., 2012), et des noms d'objets non préhensibles (p. ex. « château ») (Gough et al., 2012) ou d'animaux (Carota et al., 2012). Ces conditions contrôles sont importantes car elles permettent de déterminer que les effets observés lors du traitement des stimuli d'action sont en lien avec leur contenu sémantique d'action. C'est pourquoi l'absence d'une telle condition contrôle dans l'Étude 1 en constitue une limite. Cette limitation a été prise en compte dans l'élaboration de la tâche SAT (Étude 2), qui contient des phrases d'actions humaines et des phrases d'actions non-humaines. La condition d'actions non-humaines joue un double rôle contrôle. Le premier aspect de contrôle de cette condition consiste, tout comme les conditions contrôles décrites précédemment, à assurer que les effets observés pour la condition cible (c.-à-d. la condition d'actions humaines) sont dus au contenu sémantique d'action. Le second consiste à montrer que ces effets sont liés à la présence de programmes moteurs nécessaire à l'exécution des actions décrites dans les stimuli d'actions humaines. En d'autres termes, cette condition contrôle permet d'aller plus loin dans l'interprétation des résultats de l'étude 2 : l'effet de résilience du SMA a été observé lors du traitement de phrases d'actions pour lesquelles les participants possédaient les programmes moteurs, ce qui implique que la présence des programmes moteurs est un élément important pour que le SMA soit impliqué dans le traitement du langage d'action.

Ce point renforce l'idée que le système moteur participe au traitement du langage d'action sur la base de ses fonctions motrices et de planification motrice premières.

L'absence d'association significative entre la résilience du SMA et les caractéristiques structurelles du SMA ou d'autres structures du cortex (Étude 3) peut être considérée comme une limite si elle est due à la taille de l'échantillon. Il est possible en effet que l'échantillon ait été trop limité pour que les résultats atteignent le seuil de significativité. De nombreuses études en morphométrie par IRM recrutent un nombre plus important de participants, qu'il s'agisse d'une vingtaine (Driemeyer et al., 2004; Greve et al., 2013), d'une centaine (Bashwiner et al., 2016; Porter et al., 2011), ou de plusieurs centaines de participants (Raznahan et al., 2011; Winkler et al., 2010). Toutefois, de petits groupes de participants peuvent être suffisants pour faire émerger des résultats significatifs lorsque la taille de ces effets est importante (Draganski et al., 2008; Han et al., 2006). L'absence de résultats significatifs de l'Étude 3 pourrait donc indiquer qu'il n'existe effectivement pas de lien entre la résilience et les caractéristiques morphométriques du SMA. De futures études, comportant un plus large échantillon, pourront faire la lumière sur cette question. Par ailleurs, si la résilience du SMA ne s'appuie pas sur des aspects structurels, elle pourrait s'appuyer sur des aspects fonctionnels du SMA, tels que le degré d'activation lors d'une étude d'IRMf. En effet, si la réduction de l'impact de la rTMS au-dessus du SMA en lien avec les habiletés motrices est due à un effet d'expertise, il est possible qu'un haut niveau d'expertise en exécution motrice soit associé à une moindre utilisation du SMA, et par conséquent à un moindre effet de la rTMS au-dessus du SMA. Ce possible lien entre résilience et caractéristiques fonctionnelles du SMA pourra faire l'objet d'études ultérieures. De futures études d'IRMf pourraient en effet répondre à cette question en tentant de déterminer si l'activation du SMA lors d'une tâche de compréhension de phrases d'actions humaines varie en fonction du niveau d'expertise en exécution motrice.

7.4 Perspectives de recherche

La modulation de la réponse motrice par des facteurs linguistiques et moteurs est un paramètre important dans l'étude et la caractérisation de la réponse motrice associée au

traitement du langage d'action. Il existe de nombreuses avenues de recherche en ce sens, dont certaines seront présentées dans les paragraphes suivants.

Des facteurs linguistiques tels que la polarité sémantique du syntagme principal de la phrase d'action (Étude 1), et des facteurs moteurs tels que les habiletés motrices et de planification motrice (Études 2 et 3) peuvent moduler la réponse motrice. Les mécanismes neurobiologiques qui sous-tendent l'influence de ces facteurs sont encore largement méconnus, et les hypothèses explicatives de ces mécanismes doivent faire l'objet de davantage d'études. À titre d'exemple, l'hypothèse de la résilience (Étude 2) est innovante et, comme cela a été discuté dans la section 7.3.2, les résultats pourraient également être interprétés en termes d'expertise. L'Étude 2 de cette thèse ouvre donc la voie à plusieurs interprétations possibles de cet effet de rTMS sur le SMA, que de futures recherches pourront départager. Il pourrait s'agir de combiner une tâche de langage avec TMS similaire à celle de l'Étude 2 et une tâche d'expertise motrice avec IRMf. Cette seconde tâche permettrait d'associer un patron d'activations motrices et prémotrices au niveau d'expertise motrice de chaque participant et de déterminer si certaines aires du système moteur présentent un patron d'activation corrélé à l'expertise motrice mesurée au niveau comportemental. L'effet de la TMS sur le traitement du langage d'action pourrait donc être mis en relation, ou non, avec les corrélats neuro-fonctionnels de l'expertise motrice individuelle des participants.

De nombreuses études du domaine portent sur des mots d'action isolés ([Carota et al., 2012](#); [Gough et al., 2012](#)) et sur des phrases d'action (p. ex. [Aravena et al., 2014](#); [Gianelli & Volta, 2015](#); [Tremblay et al., 2012](#); [Troyer et al., 2014](#)). Certaines études portent même sur des énoncés de plusieurs phrases ([Chow et al., 2014](#); [Kurby & Zacks, 2013](#); [Nieuwland & Van Berkum, 2006](#)), mais elles sont beaucoup moins nombreuses. Ces dernières recréent cependant des conditions de communication plus écologiques que ne le font les études portant sur les mots isolés ou les phrases, même s'il est possible, dans la vie de tous les jours, d'entendre et de traiter des mots seuls, des morceaux de phrases, ou des phrases isolées. Les traitements de mots, de phrases, et d'énoncés sont des processus de plus en plus complexes, qui reposent sur un nombre élevé de fonctions langagières et cognitives, et qui font appel à des réseaux corticaux de plus en plus vastes ([Xu, Kemeny, Park, Frattali,](#)

& Braun, 2005). La compréhension de mots isolés implique l'analyse acoustique, la récupération de la forme du mot (Leonard, Bouchard, Tang, & Chang, 2015; Vitevitch, 2007), un traitement morphologique (Kielar & Joanisse, 2011) et un traitement sémantique (Zdrazilova & Pexman, 2013). Lors de la compréhension de phrases, d'autres processus s'y ajoutent incluant le traitement de la prosodie (Dahan, 2015; Gérard & Clément, 1998), l'intégration des informations morpho-syntaxiques (Friederici, 2002), ainsi qu'un processus en ligne de réanalyse et de réinterprétation de la phrase (Bendixen, Scharinger, Strauß, & Obleser, 2014; Caplan & Waters, 2013; Lewis, Vasishth, & Van Dyke, 2006; Muralikrishnan, Schlesewsky, & Bornkessel-Schlesewsky, 2015). Le traitement d'énoncés de plusieurs phrases repose également sur la mémoire de travail (Boudewyn, Long, & Swaab, 2013), les fonctions exécutives (Key-Delyria & Altmann, 2016) et la vitesse de traitement (Evans et al., 2015). L'étude de la compréhension de phrases et d'énoncés d'action implique donc nécessairement de prendre en compte l'influence de facteurs linguistiques et cognitifs sur les réponses motrices. L'investigation parallèle des processus sous-tendant la compréhension de mots, de phrases et d'énoncés permettra, à terme, d'élaborer des modèles du traitement du langage d'action complets qui incluront différents niveaux de traitement du langage.

La poursuite des recherches sur les facteurs qui modulent la réponse motrice est nécessaire afin qu'elles soient caractérisées avec précision. Les contextes linguistiques et extralinguistiques étudiés pourront par exemple inclure le temps des conjugaisons (p ex. présent vs. futur ou présent vs. passé), ou le niveau d'attention. L'étude du temps de conjugaison apporterait des précisions quant aux contextes sémantico-syntaxiques qui induisent une réponse motrice; l'évocation d'une action passée ou d'une action à venir déclenche-t-elle une réponse motrice ? Si oui, cette réponse motrice est-elle de la même ampleur que lors du traitement d'une phrase action conjuguée au présent ? Plusieurs études (Aravena et al., 2012, 2014), incluant l'Étude 1 de la présente thèse, ont abordé la question de l'attention de manière indirecte, parce que l'attention des participants était concentrée sur une tâche concomitante à la compréhension du langage, mais sans comparer explicitement différents degrés d'attention. Déterminer si l'intensité de la réponse motrice varie en fonction de l'intensité de l'attention portée au langage d'action apporterait un

nouvel éclairage sur l'implication motrice dans le traitement du langage d'action. L'implication motrice augmente-t-elle avec une attention croissante, ou est-elle indépendante du focus attentionnel (c.-à-d. qu'elle ne varie pas en fonction du degré d'attention porté au langage d'action)? La notion d'attention a été mise en lien avec l'automatisme de la réponse motrice (Pulvermüller, 2005), l'argument étant que si la réponse motrice est indépendante du niveau d'attention, elle est automatique. Au vu de la flexibilité de la réponse motrice en fonction de facteurs linguistiques et cognitifs, il est difficilement envisageable qu'elle soit purement automatique. L'étude de la modulation de la réponse motrice en fonction du niveau d'attention permettrait cependant de déterminer si un traitement explicite du langage d'action est nécessaire à l'implication du système moteur dans ce processus sémantique. Il ne s'agit que de deux exemples; de nombreux contextes et facteurs modulateurs doivent encore être étudiés afin que la flexibilité des réponses motrices soient mieux connues.

Le système moteur est composé de plusieurs aires, qui jouent des rôles différents dans les processus moteurs. Par exemple, le SMA joue un rôle dans l'exécution motrice (Macuga & Frey, 2012; Peck et al., 2009) et la planification tardive de l'action (Amador & Fried, 2004; Tankus et al., 2009), le pré-SMA dans l'intention d'action (Lau et al., 2004) et l'inhibition motrice (Obeso et al., 2013) et le PMd dans la coordination de différentes phases d'un mouvement (Davare, Andres, Cosnard, Thonnard, & Olivier, 2006). Il est donc envisageable que ces aires soient impliquées de manières distinctes dans le traitement du langage d'action. L'étude des facteurs modulateurs est primordiale pour comprendre les implications du système moteur dans le traitement du langage d'action. L'Étude 2 de cette thèse a par exemple montré que le SMA, mais non le pré-SMA, est impliqué dans le traitement du langage d'actions humaines en fonction d'habiletés motrices mesurées au moyen d'une tâche de dextérité. Or le SMA joue un rôle dans l'exécution motrice et les étapes tardives de la planification motrice, qui sont requises pour réaliser cette tâche de dextérité. Les fonctions motrices des diverses aires motrices, ou de certaines aires motrices, pourraient donc être en lien direct avec leur rôle dans le traitement du langage d'action. De futures études sont nécessaires pour déterminer par exemple si le pré-SMA participe à la compréhension du langage d'action en lien avec l'intention d'action. La modulation de la

réponse de M1 a été étudiée dans le cadre de la volition d'action (c.-à-d. la volonté d'agir) : la volition d'action n'a induit aucune réponse de M1 (Aravena et al., 2014). Il est toutefois envisageable que le pré-SMA, qui joue un rôle dans l'intention d'action (Lau et al., 2004), émette une réponse motrice lors du traitement de phrases de volition d'action. Cette hypothèse pourrait faire l'objet d'une future étude. Si les aires du système moteur sont modulées par des facteurs différents, il serait plus juste de parler *des* réponses motrices en lien avec le traitement du langage d'action.

La plupart des études cliniques menées jusqu'à présent dans le cadre du langage incarné n'ont vraisemblablement eu pour but que de tester l'hypothèse d'un trouble spécifique du langage d'action dans des pathologies neurodégénératives affectant le système moteur telles que la maladie de Parkinson et la SLA (Bak & Hodges, 2004; Boulenger et al., 2008; Fernandino et al., 2013a, 2013b; Kemmerer, Miller, Macpherson, Huber, & Tranel, 2013; Péran et al., 2003; York et al., 2014). Quatre de ces études portent sur les performances de production ou de compréhension de *verbes d'action* en comparaison à des *noms* (Bak & Hodges, 2004; Boulenger et al., 2008; Péran et al., 2003; York et al., 2014). Or l'étude du trouble du langage d'action dans ces pathologies ne peut se réduire à cette seule comparaison. Afin que ce trouble spécifique du langage d'action soit bien caractérisé, plusieurs points nécessitent d'être traités. Pour déterminer si les moins bonnes performances pour les verbes d'action observées dans les études antérieures étaient dues à un effet sémantique (action vs. non-action) ou à un effet de catégorie grammaticale (verbe vs. nom), il est primordial d'étudier la comparaison de verbes d'actions avec des verbes contrôles, la comparaison de noms d'outils avec des noms de concepts abstraits. Lorsque cela a été réalisé, des résultats contradictoires ont été rapportés (Fernandino et al., 2013a, 2013b; Kemmerer et al., 2013). Comme dans la population générale, il est possible que ces résultats contradictoires soient expliqués par l'influence de facteurs modulateurs. Par exemple, la sévérité de l'atteinte motrice pourrait moduler le trouble spécifique du langage d'action dans ces pathologies. Par ailleurs, un trouble cognitif modéré concomitant, souvent présent dans le cadre de ces pathologies (Monastero et al., 2012; Wei et al., 2015), pourrait avoir un impact sur le traitement du langage dans son ensemble, incluant le langage d'action. De futures recherches portant sur ces points apporteront un éclairage sur le degré

d'implication du système moteur dans le traitement du langage d'action, en plus de contribuer à caractériser les déficits du langage d'action de ces pathologies d'origine motrice.

7.5 En conclusion

Le rôle du système moteur dans le traitement du langage d'action est un sujet très débattu au sein de la communauté neuroscientifique et les facteurs qui modulent la réponse motrice observée lors de tâches non-motrices, tels que la polarité sémantique et les habiletés en imagerie motrice et en exécution motrice, sont encore largement méconnus. Les travaux présentés dans le cadre de cette thèse ont permis de préciser la nature de l'influence de la polarité sémantique, ainsi que des différences interindividuelles en termes d'habiletés en exécution motrice sur la réponse motrice. Les résultats de ces travaux contribuent également à clarifier le rôle du système moteur dans le traitement du langage d'action en montrant que différentes aires du système moteur peuvent être influencées par différents facteurs modulateurs et qu'il peut exister, pour une même aire, différentes réponses motrices. Bien que de nombreuses questions demeurent quant à la nature des implications du système moteur dans le traitement du langage d'action et aux contextes qui modulent ces implications, les observations empiriques rapportées dans cette thèse apportent des éclairages nouveaux permettant de mieux comprendre les mécanismes qui sous-tendent les réponses motrices dans différents contextes linguistiques et moteurs, et montrent l'importance de considérer ces facteurs modulateurs dans l'étude de l'incarnation du langage. La poursuite de l'étude de ces facteurs modulateurs dans des travaux ultérieurs mènera à une compréhension plus fine et plus complète des implications motrices dans le traitement du langage d'action.

Références

- Amador, N., & Fried, I. (2004). Single-neuron activity in the human supplementary motor area underlying preparation for action. *Journal of Neurosurgery*, 100, 250–259.
- Antonenko, D., Brauer, J., Meinzer, M., Fengler, A., Kerti, L., Friederici, A. D., & Flöel, A. (2013). Functional and structural syntax networks in aging. *NeuroImage*, 83, 513–523. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.018>
- Arai, N., Lu, M.-K., Ugawa, Y., & Ziemann, U. (2012). Effective connectivity between human supplementary motor area and primary motor cortex: a paired-coil TMS study. *Experimental Brain Research*, 220(1), 79–87. <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3117-5>
- Aravena, P., Courson, M., Frak, V., Cheylus, A., Paulignan, Y., Deprez, V., & Nazir, T. A. (2014). Action relevance in linguistic context drives word-induced motor activity. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(April), 163. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00163>
- Aravena, P., Delevoye-Turrell, Y., Deprez, V., Cheylus, A., Paulignan, Y., Frak, V., & Nazir, T. (2012). Grip force reveals the context sensitivity of language-induced motor activity during “action words” processing: evidence from sentential negation. *PloS One*, 7(12), e50287. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0050287>
- Aravena, P., Hurtado, E., Riveros, R., Cardona, J. F., Manes, F., & Ibáñez, A. (2010). Applauding with closed hands: neural signature of action-sentence compatibility effects. *PloS One*, 5(7), e11751. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011751>
- Arnold, S. E., Louneva, N., Cao, K., Wang, L. S., Han, L. Y., Wolk, D. A., ... Bennett, D. A. (2013). Cellular, synaptic, and biochemical features of resilient cognition in Alzheimer’s disease. *Neurobiology of Aging*, 34(1), 157–168. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2012.03.004>
- Avanzini, P., Abdollahi, R. O., Sartori, I., Caruana, F., Pelliccia, V., Casaceli, G., ... Orban, G. A. (2016). Four-dimensional maps of the human somatosensory system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(13), E1936–E1943. <https://doi.org/10.1073/pnas.1601889113>
- Aziz-Zadeh, L., & Damasio, A. (2008). Embodied semantics for actions: findings from functional brain imaging. *Journal of Physiology, Paris*, 102(1–3), 35–9. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2008.03.012>
- Aziz-Zadeh, L., Iacoboni, M., Zaidel, E., Wilson, S., & Mazziotta, J. (2004). Left hemisphere motor facilitation in response to manual action sounds. *European Journal of Neuroscience*, 19, 2609–2612. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2004.03348.x>
- Aziz-Zadeh, L., Wilson, S. M., Rizzolatti, G., & Iacoboni, M. (2006). Congruent Embodied Representations for Visually Presented Actions and Linguistic Phrases Describing Actions. *Current Biology*, 16(18), 1818–1823. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.060>
- Bak, T. H., & Hodges, J. R. (2004). The effects of motor neurone disease on language: further evidence. *Brain and Language*, 89(2), 354–61. [https://doi.org/10.1016/S0093-934X\(03\)00357-2](https://doi.org/10.1016/S0093-934X(03)00357-2)

- Balser, N., Lorey, B., Pilgramm, S., Naumann, T., Kindermann, S., Stark, K., ... Munzert, J. (2014). The influence of expertise on brain activation of the action observation network during anticipation of tennis and volleyball serves. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00568>
- Barker, A. T., Jalinous, R., & Freeston, I. L. (1984). Non-invasive magnetic stimulation of human motor cortex. *The Lancet*, 1106–1107.
- Barsalou, L. W. (1999). Perceptual symbol systems. *The Behavioral and Brain Sciences*, 22(4), 577–609.
- Bashwiler, D. M., Wertz, C. J., Flores, R. A., & Jung, R. E. (2016). Musical Creativity “Revealed” in Brain Structure: Interplay between Motor, Default Mode, and Limbic Networks. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/srep20482>
- Bashir, S., Perez, J. M., Horvath, J. C., Pena-Gomez, C., Vernet, M., Capia, A., Alonso-Alonso, M., & Pascual-Leone, A. (2014). Differential effects of motor cortical excitability and plasticity in young and old individuals: a transcranial magnetic stimulation (TMS) study. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 6, article 111.
- Bedny, M., & Caramazza, A. (2011). Perception, action, and word meanings in the human brain: the case from action verbs. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1224, 81–95. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06013.x>
- Bedny, M., Caramazza, A., Grossman, E., Pascual-Leone, A., & Saxe, R. (2008). Concepts are more than percepts: the case of action verbs. *The Journal of Neuroscience*, 28(44), 11347–11353. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3039-08.2008>
- Beilock, S. L., Lyons, I. M., Mattarella-Micke, A., Nusbaum, H. C., & Small, S. L. (2008). Sports experience changes the neural processing of action language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(36), 13269–73. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803424105>
- Bendixen, A., Scharinger, M., Strauß, A., & Obleser, J. (2014). Prediction in the service of comprehension: Modulated early brain responses to omitted speech segments. *Cortex*, 53(1), 9–26. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.01.001>
- Berent, I., Brem, A.-K., Zhao, X., Seligson, E., Pan, H., Epstein, J., ... Pascual-Leone, A. (2015). Role of the motor system in language knowledge. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(7). <https://doi.org/10.1073/pnas.1416851112>
- Bergen, B., & Wheeler, K. (2005). Sentence Understanding Engages Motor Processes. In *Twenty-seventh annual conference of the cognitive science society*.
- Berman, B. D., Horovitz, S. G., Venkataraman, G., & Hallett, M. (2012). Self-modulation of primary motor cortex activity with motor and motor imagery tasks using real-time fMRI-based neurofeedback. *NeuroImage*, 59(2), 917–25. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.07.035>
- Bernardi, G., Ricciardi, E., Sani, L., Gaglianese, A., Papasogli, A., Ceccarelli, R., ... Pietrini, P. (2013). How Skill Expertise Shapes the Brain Functional Architecture: An fMRI Study of Visuo-Spatial and Motor Processing in Professional Racing-Car and Naïve Drivers. *PLoS ONE*, 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077764>
- Bijsterbosch, J. D., Barker, A. T., Lee, K.-H., & Woodruff, P. W. R. (2012). Where does transcranial magnetic stimulation (TMS) stimulate ? Modelling of induced field maps for some common cortical and cerebellar targets. *Medical & Biological*

- Engineering & Computing*, 50, 671–681. <https://doi.org/10.1007/s11517-012-0922-8>
- Binder, J. R., & Desai, R. H. (2011). The neurobiology of semantic memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 15(11), 527–536. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.10.001>
- Blakemore, S., & Decety, J. (2001). From the Perception of Action to the Understanding of Intention. *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 561–567. <https://doi.org/10.1038/35086023>
- Bohning, D. E., He, L., George, M. S., & Epstein, C. M. (2001). Deconvolution of transcranial magnetic stimulation (TMS) maps. *Journal of Neural Transmission*, 108(1), 35–52. <https://doi.org/10.1007/s007020170095>
- Boudewyn, M. A., Long, D. L., & Swaab, T. Y. (2013). Effects of working memory span on processing of lexical associations and congruence in spoken discourse. *Frontiers in Psychology*, 4. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00060>
- Boulenger, V., Décoppet, N., Roy, A. C., Paulignan, Y., & Nazir, T. A. (2007). Differential effects of age-of-acquisition for concrete nouns and action verbs: evidence for partly distinct representations? *Cognition*, 103(1), 131–46. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2006.03.001>
- Boulenger, V., Hauk, O., & Pulvermüller, F. (2009). Grasping ideas with the motor system: Semantic somatotopy in idiom comprehension. *Cerebral Cortex*, 19(8), 1905–1914. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn217>
- Boulenger, V., Mechtouff, L., Thobois, S., Broussolle, E., Jeannerod, M., & Nazir, T. A. (2008). Word processing in Parkinson's disease is impaired for action verbs but not for concrete nouns. *Neuropsychologia*, 46(2), 743–56. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2007.10.007>
- Bozkurt, B., Yagmurlu, K., Middlebrooks, E. H., Karadag, A., Ovalioglu, T. C., Jagadeesan, B., ... Grande, A. W. (2016). Microsurgical and Tractographic Anatomy of the Supplementary Motor Area Complex in Humans. *World Neurosurgery*, 95, 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.wneu.2016.07.072>
- Buccino, G., Binkofski, F., Fink, G. R., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V., ... Parma, I.-. (2001). Action observation activates premotor and parietal areas in a somatotopic manner : an fMRI study. *European Journal of Neuroscience*, 13, 400–404.
- Buccino, G., Riggio, L., Melli, G., Binkofski, F., Gallese, V., & Rizzolatti, G. (2005). Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: a combined TMS and behavioral study. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 24(3), 355–63. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.02.020>
- Burianová, H., Lee, Y., Grady, C. L., & Moscovitch, M. (2013). Age-related dedifferentiation and compensatory changes in the functional network underlying face processing. *Neurobiology of Aging*, 34(12), 2759–67. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2013.06.016>
- Butson, M. L., Hyde, C., Steenbergen, B., & Williams, J. (2014). Assessing motor imagery using the hand rotation task: Does performance change across childhood? *Human Movement Science*, 35, 50–65. <https://doi.org/10.1016/j.humov.2014.03.013>
- Calvo-Merino, B., Grèzes, J., Glaser, D. E., Passingham, R. E., & Haggard, P. (2006). Seeing or doing? Influence of visual and motor familiarity in action observation. *Current Biology*, 16(19), 1905–10. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.065>
- Caplan, D., & Waters, G. (2013). Memory mechanisms supporting syntactic comprehension. *Psychonomic Bulletin & Review*, 20, 243–68.

- <https://doi.org/10.3758/s13423-012-0369-9>
- Carota, F., Moseley, R., & Pulvermüller, F. (2012). Body-part-specific representations of semantic noun categories. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(6), 1492–509. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00219
- Catani, M., Dell’Acqua, F., Vergani, F., Malik, F., Hodge, H., Roy, P., ... Thiebaut de Schotten, M. (2012). Short frontal lobe connections of the human brain. *Cortex*, 48(2), 273–291. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2011.12.001>
- Chen, X., Scangos, K. W., & Stuphorn, V. (2010). Supplementary motor area exerts proactive and reactive control of arm movements. *Journal of Neuroscience*, 30(44), 14657–14675. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2669-10.2010>
- Chow, H. M., Mar, R. A., Xu, Y., Liu, S., Wagage, S., & Braun, A. R. (2014). Embodied comprehension of stories: interactions between language regions and modality-specific neural systems. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(2), 279–295. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Cincotta, M., Giovannelli, F., Borgheresi, A., Balestrieri, F., Toscani, L., Zaccara, G., ... Rossi, S. (2010). Optically tracked neuronavigation increases the stability of hand-held focal coil positioning : Evidence from “ transcranial ” magnetic stimulation-induced electrical field measurements. *Brain Stimulation*, 3, 119–123. <https://doi.org/10.1016/j.brs.2010.01.001>
- Clark, A. (1999). An embodied cognitive science? *Trends in Cognitive Sciences*, 3(9), 345–351. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10461197>
- Conson, M., Mazzarella, E., Froli, A., Esposito, D., Marino, N., Trojano, L., ... Grossi, D. (2013). Motor Imagery in Asperger Syndrome: Testing Action Simulation by the Hand Laterality Task. *PLoS ONE*, 8(7), 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070734>
- Dahan, D. (2015). Prosody and language comprehension. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 6(5), 441–452. <https://doi.org/10.1002/wcs.1355>
- Dale, A. M., Fischl, B., & Sereno, M. I. (1999). Cortical Surface-Based Analysis. I: Segmentation and surface reconstruction. *NeuroImage*, 9, 179–194.
- van Dam, W. O., Brazil, I. A., Bekkering, H., & Rueschemeyer, S.-A. (2014). Flexibility in embodied language processing: context effects in lexical access. *Topics in Cognitive Science*, 6(3), 407–24. <https://doi.org/10.1111/tops.12100>
- van Dam, W. O., Rueschemeyer, S. A., & Bekkering, H. (2010). How specifically are action verbs represented in the neural motor system: An fMRI study. *NeuroImage*, 53(4), 1318–1325. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.06.071>
- van Dam, W. O., van Dijk, M., Bekkering, H., & Rueschemeyer, S.-A. (2012). Flexibility in embodied lexical-semantic representations. *Human Brain Mapping*, 33(10), 2322–33. <https://doi.org/10.1002/hbm.21365>
- Davare, M., Andres, M., Cosnard, G., Thonnard, J.-L., & Olivier, E. (2006). Dissociating the role of ventral and dorsal premotor cortex in precision grasping. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 26(8), 2260–8. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3386-05.2006>
- Davey, J., Rueschemeyer, S. A., Costigan, A., Murphy, N., Krieger-Redwood, K., Hallam, G., & Jefferies, E. (2015). Shared neural processes support semantic control and action understanding. *Brain and Language*, 142, 24–35. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2015.01.002>

- Decety, J., Perani, D., Jeannerod, M., Bettinardi, V., Tadary, B., Woods, R., ... Fazio, F. (1994). Mapping motor representations with positron emission tomography. *Nature*, 371, 600–602.
- Dechent, P., Merboldt, K.-D., & Frahm, J. (2004). Is the human primary motor cortex involved in motor imagery? *Cognitive Brain Research*, 19(2), 138–44. <https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2003.11.012>
- DeLong, K. A., Troyer, M., & Kutas, M. (2014). Pre-Processing in Sentence Comprehension : Sensitivity to Likely Upcoming Meaning and Structure. *Language and Linguistics Compass*, 12, 631–645.
- Desai, R. H., Binder, J. R., Conant, L. L., Mano, Q. R., & Seidenberg, M. S. (2011). The neural career of sensory-motor metaphors. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(9), 2376–2386. <https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21596>
- Desai, R. H., Binder, J. R., Conant, L. L., & Seidenberg, M. S. (2010). Activation of sensory-motor areas in sentence comprehension. *Cerebral Cortex*, 20(2), 468–478. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp115>
- Desai, R. H., Conant, L. L., Binder, J. R., Park, H., & Seidenberg, M. S. (2013). A piece of the action: Modulation of sensory-motor regions by action idioms and metaphors. *NeuroImage*, 83, 862–869. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.044>
- Desai, R. H., Herter, T., Riccardi, N., Rorden, C., & Fridriksson, J. (2015). Concepts within reach: Action performance predicts action language processing in stroke. *Neuropsychologia*, 71, 217–224. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.04.006>
- Descartes, R. (1649). *Les passions de l'âme*. Paris, France: Henry Le Gras.
- Destrieux, C., Fischl, B., Dale, A., & Halgren, E. (2010). Automatic parcellation of human cortical gyri and sulci using standard anatomical nomenclature. *NeuroImage*, 53(1), 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.06.010>
- Di Dio, C., Di Cesare, G., Higuchi, S., Roberts, N., Vogt, S., & Rizzolatti, G. (2013). The neural correlates of velocity processing during the observation of a biological effector in the parietal and premotor cortex. *NeuroImage*, 64(1), 425–436. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.09.026>
- Draganski, B., Gaser, C., Busch, V., Schuierer, G., Bogdahn, U., & May, A. (2008). Changes in grey matter induced by training. *Nature*, 427, 311–312.
- Driemeyer, J., Boyke, J., Gaser, C., Büchel, C., & May, A. (2004). Changes in gray matter induced by learning - revisited. *Plos One*, 3(7).
- Dum, R. P., & Strick, P. L. (2002). Motor areas in the frontal lobe of the primate. *Physiology and Behavior*, 77(4–5), 677–682. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(02\)00929-0](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(02)00929-0)
- van Elk, M., van Schie, H. T., Zwaan, R. A., & Bekkering, H. (2010). The functional role of motor activation in language processing: motor cortical oscillations support lexical-semantic retrieval. *NeuroImage*, 50(2), 665–77. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.123>
- Evans, W. S., Caplan, D., Ostrowski, A., Michaud, J., Guarino, A. J., & Waters, G. S. (2015). Working memory and the revision of syntactic and discourse ambiguities. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 69(1), 136–155. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1037/cep0000037>
- Fadiga, L., Craighero, L., Buccino, G., & Rizzolatti, G. (2002). Speech listening

- specifically modulates the excitability of tongue muscles : a TMS study. *European Journal of Neuroscience*, 15, 399–402.
- Fargier, R., & Laganaro, M. (2015). Neural dynamics of object noun, action verb and action noun production in picture naming. *Brain and Language*, 150, 129–142. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2015.09.004>
- Fernandino, L., Binder, J. R., Desai, R. H., Pendl, S. L., Humphries, C. J., Gross, W. L., ... Seidenberg, M. S. (2016). Concept Representation Reflects Multimodal Abstraction: A Framework for Embodied Semantics. *Cerebral Cortex*, 26(5), 2018–2034. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv020>
- Fernandino, L., Conant, L. L., Binder, J. R., Blindauer, K., Hiner, B., Spangler, K., & Desai, R. H. (2013a). Parkinson's disease disrupts both automatic and controlled processing of action verbs. *Brain and Language*, 127(1), 65–74. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2012.07.008>
- Fernandino, L., Conant, L. L., Binder, J. R., Blindauer, K., Hiner, B., Spangler, K., & Desai, R. H. (2013b). Where is the action? Action sentence processing in Parkinson's disease. *Neuropsychologia*, 51(8), 1510–1517. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.04.008>
- Ferri, F., Frassinetti, F., Ardizzi, M., Costantini, M., & Gallese, V. (2012). A Sensorimotor Network for the Bodily Self. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(7), 1584–1595. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00230
- Fischl, B., Kouwe, A. Van Der, Destrieux, C., Halgren, E., Ségonne, F., Salat, D. H., ... Dale, A. M. (2004). Automatically Parcellating the Human Cerebral Cortex. *Cerebral Cortex*, 14, 11–22. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhg087>
- Fischl, B., Sereno, M. I., & Dale, A. M. (1999). Cortical Surface-Based Analysis. II: Inflation, flattening, and surface-based coordinate system. *NeuroImage*, 9, 195–207.
- Fodor, J. A. (1983). *The modularity of mind: an essay on faculty psychology*. Cambridge, USA: MIT Press.
- Formaggio, E., Storti, S. F., Cerini, R., Fiaschi, A., & Manganotti, P. (2010). Brain oscillatory activity during motor imagery in EEG-fMRI coregistration. *Magnetic Resonance Imaging*, 28(10), 1403–12. <https://doi.org/10.1016/j.mri.2010.06.030>
- Forstmann, B. U., Dutilh, G., Brown, S., Neumann, J., von Cramon, D. Y., Ridderinkhof, K. R., & Wagenmakers, E.-J. (2008). Striatum and pre-SMA facilitate decision-making under time pressure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(45), 17538–42. <https://doi.org/10.1073/pnas.0805903105>
- Frak, V., Nazir, T., Goyette, M., Cohen, H., & Jeannerod, M. (2010). Grip force is part of the semantic representation of manual action verbs. *PloS One*, 5(3), e9728. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009728>
- Frak, V., Paulignan, Y., & Jeannerod, M. (2001). Orientation of the opposition axis in mentally simulated grasping. *Experimental Brain Research*, 136(1), 120–127. <https://doi.org/10.1007/s002210000583>
- Friederici, A. D. (2002). Towards a neural basis of auditory sentence processing. *Trends in Cognitive Sciences*, 6(2), 78–84.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. (1996). Action recognition in the premotor cortex. *Brain : A Journal of Neurology*, 119 (Pt 2), 593–609.
- Gallese, V., & Lakoff, G. (2005). The Brain's concepts: the role of the Sensory-motor

- system in conceptual knowledge. *Cognitive Neuropsychology*, 22(3), 455–79.
<https://doi.org/10.1080/02643290442000310>
- Garagnani, M., & Pulvermüller, F. (2016). Conceptual grounding of language in action and perception: A neurocomputational model of the emergence of category specificity and semantic hubs. *European Journal of Neuroscience*, 43(6), 721–737.
<https://doi.org/10.1111/ejn.13145>
- van Gelder, T., & Port, R. F. (1995). *Mind as motion: explorations in the dynamics of cognition*. Cambridge, USA: MIT Press.
- Gérard, C., & Clément, J. (1998). The structure and development of French prosodic representations. *Language and Speech*, 41(2), 117–142.
- Gerardin, E., Sirigu, A., Lehericy, S., Poline, J. B., Gaymard, B., Marsault, C., ... Le Bihan, D. (2000). Partially overlapping neural networks for real and imagined hand movements. *Cerebral Cortex*, 10(11), 1093–104.
- Geyer, S., Matelli, M., Luppino, G., Schleicher, A., Jansen, Y., Palomero-Gallagher, N., & Zilles, K. (1998). Receptor autoradiographic mapping of the mesial motor and premotor cortex of the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 397(2), 231–250. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19980727\)397:2<231::AID-CNE6>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19980727)397:2<231::AID-CNE6>3.0.CO;2-1)
- Ghio, M., & Tettamanti, M. (2010). Semantic domain-specific functional integration for action-related vs. abstract concepts. *Brain and Language*, 112(3), 223–232.
<https://doi.org/10.1016/j.bandl.2008.11.002>
- Ghio, M., Vaghi, M. M. S., Perani, D., & Tettamanti, M. (2016). Decoding the neural representation of fine-grained conceptual categories. *NeuroImage*, 132, 93–103.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.009>
- Gianelli, C., & Volta, R. D. (2015). Does listening to action-related sentences modulate the activity of the motor system? Replication of a combined TMS and behavioral study. *Frontiers in Psychology*, 6, 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00511>
- Glenberg, A. M. (2015). Few believe the world is flat: How embodiment is changing the scientific understanding of cognition. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, 69(2), 165–171.
<https://doi.org/10.1037/cep0000056>
- Glenberg, A. M., & Gallese, V. (2012). Action-based language: a theory of language acquisition, comprehension, and production. *Cortex*, 48(7), 905–22.
<https://doi.org/10.1016/j.cortex.2011.04.010>
- Glenberg, A. M., & Kaschak, M. P. (2002). Grounding language in action. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9(3), 558–65.
- Glenberg, A. M., Sato, M., Cattaneo, L., Riggio, L., Palumbo, D., & Buccino, G. (2008a). Processing abstract language modulates motor system activity. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61(6), 905–919.
<https://doi.org/10.1080/17470210701625550>
- Glenberg, A. M., Sato, M., Cattaneo, L., Riggio, L., Palumbo, D., & Buccino, G. (2008b). Processing abstract language modulates motor system activity. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61(6), 905–19.
<https://doi.org/10.1080/17470210701625550>
- Glenberg, A. M., Witt, J. K., & Metcalfe, J. (2013). From the Revolution to Embodiment: 25 Years of Cognitive Psychology. *Perspectives on Psychological Science*, 8(5),

- 573–585. <https://doi.org/10.1177/1745691613498098>
- Glover, S., Rosenbaum, D. A., Graham, J., & Dixon, P. (2004). Grasping the meaning of words. *Experimental Brain Research*, 154(1), 103–8. <https://doi.org/10.1007/s00221-003-1659-2>
- González, J., Barros-Loscertales, A., Pulvermüller, F., Meseguer, V., Sanjuán, A., Belloch, V., & Avila, C. (2006). Reading cinnamon activates olfactory brain regions. *NeuroImage*, 32(2), 906–12. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.03.037>
- Gough, P. M., Riggio, L., Chersi, F., Sato, M., Fogassi, L., & Buccino, G. (2012). Nouns referring to tools and natural objects differentially modulate the motor system. *Neuropsychologia*, 50(1), 19–25. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.017>
- Grafton, S. T., Arbib, M. A., Fadiga, L., & Rissolatti, G. (1996). Localization of grasp representations in humans by positron emission tomography. *Experimental Brain Research*, 112, 103–111.
- Graham, R. B., Wachowiak, M. P., & Gurd, B. J. (2015). The assessment of muscular effort, fatigue, and physiological adaptation using EMG and wavelet analysis. *PLoS ONE*, 10(8), 1–14. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135069>
- Greve, D. N., Van der Haegen, L., Cai, Q., Stufflebeam, S., Sabuncu, M. R., Fischl, B., & Brysbaert, M. (2013). The long reach of the gene. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(9), 1477–1492. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Grogan, A., Green, D. W., Ali, N., Crinion, J. T., & Price, C. J. (2009). Structural Correlates of Semantic and Phonemic Fluency Ability in First and Second Languages. *Cerebral Cortex*, 19(11), 2690–2698. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp023>
- Groussard, M., Viader, F., Landeau, B., Desgranges, B., Eustache, F., & Platel, H. (2014). The effects of musical practice on structural plasticity: The dynamics of grey matter changes. *Brain and Cognition*, 90, 174–180. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2014.06.013>
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2008). Functional neuroanatomical networks associated with expertise in motor imagery. *NeuroImage*, 41(4), 1471–83. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.03.042>
- Guillot, A., Collet, C., Nguyen, V. A., Malouin, F., Richards, C., & Doyon, J. (2009). Brain activity during visual versus kinesthetic imagery: An fMRI study. *Human Brain Mapping*, 30(7), 2157–2172. <https://doi.org/10.1002/hbm.20658>
- Hagoort, P. (2014). Nodes and networks in the neural architecture for language: Broca's region and beyond. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 136–141.
- Han, X., Jovicich, J., Salat, D., Van Der Kouwe, A., Quinn, B., Czanner, S., ... Fischl, B. (2006). Reliability of MRI-derived measurements of human cerebral cortical thickness: The effects of field strength, scanner upgrade and manufacturer. *NeuroImage*, (180–194). <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.02.051>
- Hanakawa, T., Dimyan, M. A., & Hallett, M. (2008). Motor planning, imagery, and execution in the distributed motor network: A time-course study with functional MRI. *Cerebral Cortex*, 18(12), 2775–2788. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhn036>
- Hanakawa, T., Immisch, I., Toma, K., Dimyan, M. A., Van Gelderen, P., & Hallett, M. (2003). Functional properties of brain areas associated with motor execution and

- imagery. *Journal of Neurophysiology*, 89(2), 989–1002.
<https://doi.org/10.1152/jn.00132.2002>
- Hänggi, J., Langer, N., Lutz, K., Birrer, K., Mérillat, S., & Jäncke, L. (2015). Structural brain correlates associated with professional handball playing. *PLoS ONE*, 10(4), 1–28. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124222>
- Hauk, O., Davis, M. H., Kherif, F., & Pulvermüller, F. (2008). Imagery or meaning? Evidence for a semantic origin of category-specific brain activity in metabolic imaging. *The European Journal of Neuroscience*, 27(7), 1856–66.
<https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2008.06143.x>
- Hauk, O., Johnsrude, I., & Pulvermüller, F. (2004). Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex. *Neuron*, 41(2), 301–7.
- Hauk, O., & Pulvermüller, F. (2011). The lateralization of motor cortex activation to action-words. *Frontiers in Human Neuroscience*, 5, 1–10.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2011.00149>
- Hauk, O., Shtyrov, Y., & Pulvermüller, F. (2008). The time course of action and action-word comprehension in the human brain as revealed by neurophysiology. *Journal of Physiology, Paris*, 102(1–3), 50–8. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2008.03.013>
- Hermens, H. J., Freriks, B., Disselhorst-Klug, C., & Rau, G. (2000). Development of recommendations for SEMG sensors and sensor placement procedures. *Journal of Electromyography and Kinesiology*, 10, 361–374.
- Hétu, S., Grégoire, M., Saimpont, A., Coll, M.-P., Eugène, F., Michon, P.-E., & Jackson, P. (2013). The neural network of motor imagery: an ALE meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 37, 930–949.
- Hoening, K., Sim, E.-J., Bochev, V., Herrnberger, B., & Kiefer, M. (2008). Conceptual flexibility in the human brain: dynamic recruitment of semantic maps from visual, motor, and motion-related areas. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20(10), 1799–1814. <https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20123>
- Holt, L. E., & Beilock, S. L. (2006). Expertise and its embodiment: examining the impact of sensorimotor skill expertise on the representation of action-related text. *Psychonomic Bulletin & Review*, 13(4), 694–701.
<https://doi.org/10.3758/BF03193983>
- Horvath, J. C., Perez, J. M., Forrow, L., Fregni, F., & Pascual-leone, A. (2011). Transcranial magnetic stimulation : a historical evaluation and future prognosis of therapeutically relevant ethical concerns. *Journal of Medical Ethics*, 37, 137–144.
<https://doi.org/10.1136/jme.2010.039966>
- Hoshi, E., & Tanji, J. (2004). Differential Roles of Neuronal Activity in the Supplementary and Presupplementary Motor Areas : From Information Retrieval to Motor Planning and Execution. *Journal of Neurophysiology*, 92, 3482–3499.
<https://doi.org/10.1152/jn.00547.2004>
- Ilmoniemi, R. J., Tuohonen, J., & Karhu, J. (1999). Transcranial magnetic stimulation--a new tool for functional imaging of the brain. *Critical reviews in Biomedical Engineering*, 27(3-5), 241–284.
- Innocenti, A., De Stefani, E., Sestito, M., & Gentilucci, M. (2014). Understanding of action-related and abstract verbs in comparison : a behavioral and TMS study. *Cognitive Processing*, 85–92. <https://doi.org/10.1007/s10339-013-0583-z>
- Jeannerod, M. (2001). Neural simulation of action: a unifying mechanism for motor

- cognition. *NeuroImage*, 14, S103-9. <https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0832>
- Jeannerod, M., & Frak, V. (1999). Mental imaging of motor activity in humans. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(6), 735–739. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(99\)00038-0](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(99)00038-0)
- Johnson, S. (2002). Selective Activation of a Parietofrontal Circuit during Implicitly Imagined Prehension. *NeuroImage*, 17(4), 1693–1704. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1265>
- Johnson, S. H. (2000). Thinking ahead: The case for motor imagery in prospective judgements of prehension. *Cognition*, 74(1), 33–70. [https://doi.org/10.1016/S0010-0277\(99\)00063-3](https://doi.org/10.1016/S0010-0277(99)00063-3)
- Kana, R. K., Ammons, C. J., Doss, C. F., Waite, M. E., Kana, B., Herringshaw, A. J., & Ver Hoef, L. (2015). Language and motor cortex response to comprehending accidental and intentional action sentences. *Neuropsychologia*, 77, 158–164. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.08.020>
- Kana, R. K., Blum, E. R., Ladden, S. L., & Ver Hoef, L. W. (2012). “How to do things with words”: role of motor cortex in semantic representation of action words. *Neuropsychologia*, 50(14), 3403–9. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.09.006>
- Kasess, C. H., Windischberger, C., Cunnington, R., Lanzenberger, R., Pezawas, L., & Moser, E. (2008). The suppressive influence of SMA on M1 in motor imagery revealed by fMRI and dynamic causal modeling. *NeuroImage*, 40(2), 828–837. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.11.040>
- Kemmerer, D., Castillo, J. G., Talavage, T., Patterson, S., & Wiley, C. (2008). Neuroanatomical distribution of five semantic components of verbs: Evidence from fMRI. *Brain and Language*, 107(1), 16–43. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2007.09.003>
- Kemmerer, D., Miller, L., Macpherson, M. K., Huber, J., & Tranel, D. (2013). An investigation of semantic similarity judgments about action and non-action verbs in Parkinson’s disease: implications for the Embodied Cognition Framework. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00146>
- Key-Delyria, S. E., & Altman, L. J. P. (2016). Executive function and ambiguous sentence comprehension. *American Journal of Speech-Language Pathology*, 25, 252–267.
- Kiefer, M., Sim, E.-J., Herrnberger, B., Grothe, J., & Hoenig, K. (2008). The Sound of Concepts: Four Markers for a Link between Auditory and Conceptual Brain Systems. *Journal of Neuroscience*, 28(47), 12224–12230. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3579-08.2008>
- Kielar, A., & Joanisse, M. F. (2011). The role of semantic and phonological factors in word recognition: An ERP cross-modal priming study of derivational morphology. *Neuropsychologia*, 49(2), 161–177. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2010.11.027>
- Kim, W., Chang, Y., Kim, J., Seo, J., Ryu, K., Lee, E., ... Janelle, C. M. (2014). An fMRI Study of Differences in Brain Activity Among Elite , Expert , and Novice Archers. *Cognitive and Behavioral Neurology*, 27(4), 173–182. <https://doi.org/10.1097/WNN.0000000000000042>
- King, A. (2016). Rise of resilience. *Nature*, 351, 818–819.

- Konrad, P. (2005). *The ABC of EMG: a practical introduction to kinesiological electromyography*. Noraxon Inc, USA.
- Kuipers, J.-R., van Koningsbruggen, M., & Thierry, G. (2013). Semantic priming in the motor cortex: evidence from combined repetitive transcranial magnetic stimulation and event-related potential. *Neuroreport*, 24(12), 646–51.
<https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283631467>
- Kundu, B., Johnson, J. S., & Postle, B. R. (2014). Brain Stimulation Trait-like Differences in Underlying Oscillatory State Predict Individual Differences in the TMS-evoked Response. *Brain Stimulation*, 7(2), 234–242.
<https://doi.org/10.1016/j.brs.2013.11.004>
- Kurby, C. a, & Zacks, J. M. (2013). The activation of modality-specific representations during discourse processing. *Brain and Language*, 126(3), 338–49.
<https://doi.org/10.1016/j.bandl.2013.07.003>
- Labruna, L., Fernández-del-Olmo, M., Landau, A., Duqué, J., & Ivry, R. B. (2011). Modulation of the motor system during visual and auditory language processing. *Experimental Brain Research*, 211(2), 243–50. <https://doi.org/10.1007/s00221-011-2678-z>
- Lacourse, M. G., Orr, E. L. R., Cramer, S. C., & Cohen, M. J. (2005). Brain activation during execution and motor imagery of novel and skilled sequential hand movements. *NeuroImage*, 27(3), 505–19.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2005.04.025>
- Landau, S. M., & D’Esposito, M. (2006). Sequence learning in pianists and nonpianists: an fMRI study of motor expertise. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, 6(3), 246–59. <https://doi.org/10.3758/CABN.6.3.246>
- de Lange, F. P., Helmich, R. C., & Toni, I. (2006). Posture influences motor imagery: An fMRI study. *NeuroImage*, 33(2), 609–617.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.017>
- Lau, H. C., Rogers, R. D., Ramnani, N., & Passingham, R. E. (2004). Willed action and attention to the selection of action. *NeuroImage*, 21(4), 1407–1415.
<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.10.034>
- Lebon, F., Lotze, M., Stinear, C. M., & Byblow, W. D. (2012). Task-dependent interaction between parietal and contralateral primary motor cortex during explicit and implicit motor imagery. *Plos One*, 7(5), e37850.
- Lehéricy, S., Ducros, M., Krainik, A., Francois, C., Van De Moortele, P. F., Ugurbil, K., & Kim, D. S. (2004). 3-D diffusion tensor axonal tracking shows distinct SMA and pre-SMA projections to the human striatum. *Cerebral Cortex*, 14(12), 1302–1309.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhh091>
- Leonard, M. K., Bouchard, K. E., Tang, C., & Chang, E. F. (2015). Dynamic encoding of speech sequence probability in human temporal cortex. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 35(18), 7203–7214. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4100-14.2015>
- Lepage, J. F., Clouchoux, C., Lassonde, M., Evans, A. C., Deal, C. L., & Théoret, H. (2013). Abnormal motor cortex excitability is associated with reduced cortical thickness in X monosomy. *Human Brain Mapping*, 34(4), 936–944.
<https://doi.org/10.1002/hbm.21481>
- Leshinskaya, A., & Caramazza, A. (2016). For a cognitive neuroscience of concepts:

- Moving beyond the grounding issue. *Psychonomic Bulletin & Review*, 23(4), 991–1001. <https://doi.org/10.3758/s13423-015-0870-z>
- Lewis, R. L., Vasishth, S., & Van Dyke, J. A. (2006). Computational principles of working memory in sentence comprehension. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(10), 447–454. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2006.08.007>
- Libero, L. E., DeRamus, T. P., Deshpande, H. D., & Kana, R. K. (2014). Surface-based morphometry of the cortical architecture of autism spectrum disorders: Volume, thickness, area, and gyrification. *Neuropsychologia*, 62, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.07.001>
- Lin, C. S., Wu, S. Y., Wu, C. Y., & Ko, H. W. (2016). Gray matter volume and resting-state functional connectivity of the motor cortex-cerebellum network reflect the individual variation in masticatory performance in healthy elderly people. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 7(JAN), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2015.00247>
- Lindemann, O., Abolafia, J. M., Girardi, G., & Bekkering, H. (2007). Getting a grip on numbers: Numerical magnitude priming in object grasping. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33(6), 1400–1409. <https://doi.org/10.1037/0096-1523.33.6.1400>
- List, J., Kùbke, J. C., Lindenberg, R., Kùlzow, N., Kerti, L., Witte, V., & Flöel, A. (2013). Relationship between excitability, plasticity and thickness of the motor cortex in older adults. *NeuroImage*, 83, 809–816. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.033>
- Liuzza, M. T., Candidi, M., & Aglioti, S. M. (2011). Do Not Resonate with Actions : Sentence Polarity Modulates Cortico-Spinal Excitability during Action- Related Sentence Reading. *PlosOne*, 6(2), 38–41. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016855>
- Lorey, B., Bischoff, M., Pilgramm, S., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2009). The embodied nature of motor imagery: The influence of posture and perspective. *Experimental Brain Research*, 194(2), 233–243. <https://doi.org/10.1007/s00221-008-1693-1>
- Lorey, B., Naumann, T., Pilgramm, S., Petermann, C., Bischoff, M., Zentgraf, K., ... Munzert, J. (2013). How equivalent are the action execution, imagery, and observation of intransitive movements? Revisiting the concept of somatotopy during action simulation. *Brain and Cognition*, 81(1), 139–150. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.09.011>
- Lorey, B., Pilgramm, S., Bischoff, M., Stark, R., Vaitl, D., Kindermann, S., ... Zentgraf, K. (2011). Activation of the parieto-premotor network is associated with vivid motor imagery-A parametric fMRI study. *PLoS ONE*, 6(5), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020368>
- Lorey, B., Pilgramm, S., Walter, B., Stark, R., Munzert, J., & Zentgraf, K. (2010). Your mind's hand: Motor imagery of pointing movements with different accuracy. *NeuroImage*, 49(4), 3239–3247. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.11.038>
- Lowe, C. J., Staines, W. R., & Hall, P. A. (2016). Effects of Moderate Exercise on Cortical Resilience: A Transcranial Magnetic Stimulation Study Targeting the Dorsolateral Prefrontal Cortex. *Psychosomatic Medicine*, 1–10. <https://doi.org/10.1097/PSY.0000000000000361>
- Lu, M.-T., Preston, J. B., & Strick, P. L. (1994). Interconnections between the prefrontal

- cortex and the premotor areas in the frontal lobe. *Journal of Comparative Neurology*, 341(3), 375–392. <https://doi.org/10.1002/cne.903410308>
- Luppino, G., Matelli, M., Camarda, R., & Rizzolatti, G. (1993). Corticocortical connections of area F3 (SMA-proper) and area F6 (pre-SMA) in the Macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 338(1), 114–140. <https://doi.org/10.1002/cne.903380109>
- Lyons, I. M., Mattarella-Micke, A., Cieslak, M., Nusbaum, H. C., Small, S. L., & Beilock, S. L. (2010). The role of personal experience in the neural processing of action-related language. *Brain and Language*, 112(3), 214–222. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2009.05.006>
- Macuga, K. L., & Frey, S. H. (2012). Neural representations involved in observed, imagined, and imitated actions are dissociable and hierarchically organized. *NeuroImage*, 59(3), 2798–807. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.09.083>
- Mahon, B. Z. (2015a). The burden of embodied cognition. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, 69(2), 172–178. <https://doi.org/10.1037/cep0000060>
- Mahon, B. Z. (2015b). What is embodied about cognition? *Language, Cognition and Neuroscience*, 29(1), 1–10. <https://doi.org/10.1080/23273798.2014.987791>
- Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2005). The orchestration of the sensory-motor systems: Clues from Neuropsychology. *Cognitive Neuropsychology*, 22(3), 480–94. <https://doi.org/10.1080/02643290442000446>
- Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2008). A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *Journal of Physiology*, 102, 59–70. <https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2008.03.004>
- Matelli, M., Luppino, G., & Rizzolatti, G. (1991). Architecture of superior and mesial area 6 and the adjacent cingulate cortex in the macaque monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 311(4), 445–462. <https://doi.org/10.1002/cne.903110402>
- Matsunaga, K., Maruyama, A., Fujiwara, T., Nakanishi, R., Tsuji, S., & Rothwell, J. C. (2005). Increased corticospinal excitability after 5 Hz rTMS over the human supplementary motor area. *The Journal of Physiology*, 562(1), 295–306. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2004.070755>
- Meteyard, L., Cuadrado, S. R., Bahrami, B., & Vigliocco, G. (2012). Coming of age: A review of embodiment and the neuroscience of semantics. *Cortex*, 48(7), 788–804. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2010.11.002>
- Meugnot, A., Agbangla, N. F., & Toussaint, L. (2016). Selective impairment of sensorimotor representations following short-term upper-limb immobilisation. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 69(9), 1–23. <https://doi.org/10.1080/17470218.2015.1125376>
- Meugnot, A., & Toussaint, L. (2015). Functional plasticity of sensorimotor representations following short-term immobilization of the dominant versus non-dominant hands. *Acta Psychologica*, 155, 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.11.013>
- Mirabella, G., Iaconelli, S., Spadacenta, S., Federico, P., & Gallese, V. (2012). Processing of hand-related verbs specifically affects the planning and execution of arm reaching movements. *PloS One*, 7(4), e35403. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035403>

- Mizuguchi, N., Nakata, H., Hayashi, T., Sakamoto, M., Muraoka, T., Uchida, Y., & Kanosue, K. (2013). Brain activity during motor imagery of an action with an object: a functional magnetic resonance imaging study. *Neuroscience Research*, 76(3), 150–5. <https://doi.org/10.1016/j.neures.2013.03.012>
- Mizuguchi, N., Nakata, H., & Kanosue, K. (2014a). Activity of right premotor-parietal regions dependent upon imagined force level: an fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 810. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00810>
- Mizuguchi, N., Nakata, H., & Kanosue, K. (2014b). Effector-independent brain activity during motor imagery of the upper and lower limbs: An fMRI study. *Neuroscience Letters*, 581, 69–74. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2014.08.025>
- Moliadze, V., Zhao, Y., Eysel, U., & Funke, K. (2003). Effect of transcranial magnetic stimulation on single-unit activity in the cat primary visual cortex. *Journal of Physiology*, 553(2), 665–679. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2003.050153>
- Monastero, R., Di Fiore, P., Ventimiglia, G. D., Ventimiglia, C. C., Battaglini, I., Camarda, R., & Camarda, C. (2012). Prevalence and profile of mild cognitive impairment in Parkinson's disease. *Neurodegenerative Diseases*, 10(1–4), 187–190. <https://doi.org/10.1159/000335909>
- Moody-Triantis, C., Humphreys, G. F., & Gennari, S. P. (2014). Hand specific representations in language comprehension. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 1–10. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00360>
- Moody, C. L., & Gennari, S. P. (2010). Effects of implied physical effort in sensory-motor and pre-frontal cortex during language comprehension. *NeuroImage*, 49(1), 782–93. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.07.065>
- Moreno, I., De Vega, M., & León, I. (2013). Understanding action language modulates oscillatory mu and beta rhythms in the same way as observing actions. *Brain and Cognition*, 82(3), 236–242. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2013.04.010>
- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J., Iacoboni, M., & Fried, I. (2010). Single-neuron responses in humans during execution and observation of actions. *Current Biology*, 20(8), 750–6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.02.045>
- Muralikrishnan, R., Schlesewsky, M., & Bornkessel-Schlesewsky, I. (2015). Animacy-based predictions in language comprehension are robust: Contextual cues modulate but do not nullify them. *Brain Research*, 1608, 108–137. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.11.046>
- Nasreddine, Z. S., Phillips, N. A., Bédirian, V., Charbonneau, S., Whitehead, V., Collin, I., ... Chertkow, H. (2005). The Montreal Cognitive Assessment, MoCA : A Brief Screening Tool For Mild Cognitive Impairment. *Journal of the American Geriatric Society*, 53, 695–699.
- Nazir, T. A., Hrycyk, L., Moreau, Q., Frak, V., Cheylus, A., Ott, L., ... Delevoye-turrell, Y. (2017). A simple technique to study embodied language processes : the grip force sensor. *Behavioral Research*, 61–73. <https://doi.org/10.3758/s13428-015-0696-7>
- Negri, G. A. L., Rumiati, R. I., Zadini, A., Ukmar, M., Mahon, B. Z., & Caramazza, A. (2007). What is the role of motor simulation in action and object recognition? Evidence from apraxia. *Cognitive Neuropsychology*, 24(8), 795–816. <https://doi.org/10.1080/02643290701707412>
- New, B., Pallier, C., Ferrand, L., & Matos, R. (2001). Une base de données lexicales du français contemporain sur internet : LEXIQUE™//A lexical database for

- contemporary french : LEXIQUE™. *L'année Psychologique*, 101(3), 447–462.
<https://doi.org/10.3406/psy.2001.1341>
- Niedenthal, P. M., Winkielman, P., Mondillon, L., & Vermeulen, N. (2009). Embodiment of emotion concepts. *Journal of Personality and Social Psychology*, 96(6), 1120–1136. <https://doi.org/10.1037/a0015574>
- Nieuwland, M. S., & Van Berkum, J. J. A. (2006). When peanuts fall in love: N400 evidence for the power of discourse. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(7), 1098–1111. <https://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.7.1098>
- Niskanen, E., Könönen, M., Määttä, S., Hallikainen, M., Kivipelto, M., Casarotto, S., ... Soininen, H. (2011). New insights into Alzheimer's disease progression: A combined TMS and structural MRI study. *PLoS ONE*, 6(10).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026113>
- Obeso, I., Robles, N., Marrón, E. M., & Redolar-Ripoll, D. (2013). Dissociating the Role of the pre-SMA in Response Inhibition and Switching: A Combined Online and Offline TMS Approach. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 150.
<https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00150>
- Oldfield, R. C. (1971). The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory. *Neuropsychologia*, 9(1), 97–113. [https://doi.org/10.1016/0028-3932\(71\)90067-4](https://doi.org/10.1016/0028-3932(71)90067-4)
- Oliveri, M., Babiloni, C., Filippi, M. M., Caltagirone, C., Babiloni, F., Cicinelli, P., ... Rossini, P. M. (2003). Influence of the supplementary motor area on primary motor cortex excitability during movements triggered by neutral or emotionally unpleasant visual cues. *Experimental Brain Research*, 149(2), 214–221.
<https://doi.org/10.1007/s00221-002-1346-8>
- Oliveri, M., Finocchiaro, C., Shapiro, K., Gangitano, M., Caramazza, A., & Pascual-Leone, A. (2004). All talk and no action: a transcranial magnetic stimulation study of motor cortex activation during action word production. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(3), 374–381. <https://doi.org/10.1162/089892904322926719>
- Oosterhof, N. N., Tipper, S. P., & Downing, P. E. (2012). Visuo-motor imagery of specific manual actions: A multi-variate pattern analysis fMRI study. *NeuroImage*, 63(1), 262–271. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.06.045>
- Oosterwijk, S., Rotteveel, M., Fischer, A. H., & Hess, U. (2009). Embodied emotion concepts: How generating words about pride and disappointment influences posture. *European Journal of Social Psychology*, 39, 457–466. <https://doi.org/10.1002/ejsp>
- Osuagwu, B. A., & Vuckovic, A. (2014). Similarities between explicit and implicit motor imagery in mental rotation of hands: an EEG study. *Neuropsychologia*, 65, 197–210.
- Panizzon, M. S., Fennema-Notestine, C., Eyler, L. T., Jernigan, T. L., Prom-Wormley, E., Neale, M., ... Kremen, W. S. (2009). Distinct genetic influences on cortical surface area and cortical thickness. *Cerebral Cortex*, 19(11), 2728–2735.
<https://doi.org/10.1093/cercor/bhp026>
- Papeo, L., Lingnau, A., Agosta, S., Pascual-Leone, A., Battelli, L., & Caramazza, A. (2014). The Origin of Word-related Motor Activity. *Cerebral Cortex*, 25(6), 1668–1675. <https://doi.org/10.1093/cercor/bht423>
- Papeo, L., Rumiat, R. I., Cecchetto, C., & Tomasino, B. (2012). On-line changing of thinking about words: the effect of cognitive context on neural responses to verb reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 24(12), 2348–62.

- https://doi.org/10.1162/jocn_a_00291
- Papeo, L., Vallesi, A., Isaja, A., & Rumiati, R. I. (2009). Effects of TMS on different stages of motor and non-motor verb processing in the primary motor cortex. *PloS One*, 4(2), e4508. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004508>
- Parménide (Vème siècle av. J. C.). *De la Nature*. Récupéré le 20 juin 2017 du site: <http://remacle.org/bloodwolf/philosophes/parmenide/natura.htm>
- Pashut, T., Wolfus, S., Friedman, A., Lavidor, M., Bar-Gad, I., Yeshurun, Y., ... Graham, L. J. (2011). Mechanisms of Magnetic Stimulation of Central Nervous System Neurons. *PLoS Computational Biology*, 7(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1002022>
- Patterson, K., Nestor, P. J., & Rogers, T. T. (2007). Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(12), 976–987. <https://doi.org/10.1038/nrn2277>
- Peck, K. K., Bradbury, M., Psaty, E. L., Brennan, N. P., & Holodny, A. I. (2009). Joint activation of the supplementary motor area and presupplementary motor area during simultaneous motor and language functional MRI. *Neuroreport*, 20(5), 487–91. <https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3283297d71>
- Penfield, W., & Rasmussen, T. (1950). *The cerebral cortex of man*. New-York, NY, USA: The Macmillan Company.
- Péran, P., Rascol, O., Démonet, J.-F., Celsis, P., Nespoulous, J., Dubois, B., & Cardebat, D. (2003). Deficit of Verb Generation in Nondemented Patients with Parkinson ' s Disease. *Movement Disorders*, 18(2), 150–156.
- Picard, N., & Strick, P. L. (1996). Motor areas of the median wall: a review of their location and functional activation. *Cerebral Cortex*, 6, 342–353.
- Picard, N., & Strick, P. L. (2001). Imaging the premotor areas. *Current Opinion in Neurobiology*, 11(6), 663–672. [https://doi.org/10.1016/S0959-4388\(01\)00266-5](https://doi.org/10.1016/S0959-4388(01)00266-5)
- Pilgramm, S., de Haas, B., Helm, F., Zentgraf, K., Stark, R., Munzert, J., & Krüger, B. (2016). Motor imagery of hand actions: Decoding the content of motor imagery from brain activity in frontal and parietal motor areas. *Human Brain Mapping*, 37(1), 81–93. <https://doi.org/10.1002/hbm.23015>
- Platon (IVème siècle av. J. C.). *Phédon*. Récupéré le 20 juin 2017 du site: <http://remacle.org/bloodwolf/philosophes/platon/phedonfr.htm>
- Porter, J. N., Collins, P. F., Muetzel, R. L., Lim, K. O., & Luciana, M. (2011). Associations between cortical thickness and verbal fluency in childhood, adolescence, and young adulthood. *NeuroImage*, 55(4), 1865–1877. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.01.018>
- Postle, N., McMahon, K. L., Ashton, R., Meredith, M., & de Zubicaray, G. I. (2008). Action word meaning representations in cytoarchitectonically defined primary and premotor cortices. *NeuroImage*, 43(3), 634–44. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.08.006>
- Pulvermüller, F. (1999). Words in the brain ' s language. *Behavioral and Brain Science*, 22, 253–336.
- Pulvermüller, F. (2005). Brain mechanisms linking language and action. *Nature*, 6, 576–582.
- Pulvermüller, F. (2013a). How neurons make meaning: brain mechanisms for embodied and abstract-symbolic semantics. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(9), 458–70.

- <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.06.004>
- Pulvermüller, F. (2013b). Semantic embodiment, disembodiment or misembodiment? In search of meaning in modules and neuron circuits. *Brain and Language*, 127(1), 86–103. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2013.05.015>
- Pulvermüller, F., Cook, C., & Hauk, O. (2012). Inflection in action: Semantic motor system activation to noun- and verb-containing phrases is modulated by the presence of overt grammatical markers. *NeuroImage*, 60(2), 1367–1379. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.12.020>
- Pulvermüller, F., & Fadiga, L. (2010). Active perception: sensorimotor circuits as a cortical basis for language. *Nature Reviews. Neuroscience*, 11(5), 351–60. <https://doi.org/10.1038/nrn2811>
- Pulvermüller, F., & Garagnani, M. (2014). From sensorimotor learning to memory cells in prefrontal and temporal association cortex: A neurocomputational study of disembodiment. *Cortex*, 57, 1–21. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2014.02.015>
- Pulvermüller, F., Härle, M., & Hummel, F. (2001). Walking or talking? Behavioral and neurophysiological correlates of action verb processing. *Brain and Language*, 78(2), 143–168. <https://doi.org/10.1006/brln.2000.2390>
- Pulvermüller, F., Hauk, O., Nikulin, V. V., & Ilmoniemi, R. J. (2005). Functional links between motor and language systems. *The European Journal of Neuroscience*, 21(3), 793–7. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2005.03900.x>
- Pulvermüller, F., Lutzenberger, W., & Preissl, H. (1999). Nouns and verbs in the intact brain: evidence from event-related potentials and high-frequency cortical responses. *Cerebral Cortex*, 9(5), 497–506.
- Pulvermüller, F., Shtyrov, Y., & Ilmoniemi, R. (2005). Brain signatures of meaning access in action word recognition. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(6), 884–92. <https://doi.org/10.1162/0898929054021111>
- Pulvermüller, F., Shtyrov, Y., Ilmoniemi, R. J., & Marslen-Wilson, W. D. (2006). Tracking speech comprehension in space and time. *NeuroImage*, 31(3), 1297–305. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.01.030>
- Rae, C. L., Hughes, L. E., Weaver, C., Anderson, M. C., & Rowe, J. B. (2014). Selection and stopping in voluntary action: a meta-analysis and combined fMRI study. *NeuroImage*, 86, 381–91. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.10.012>
- Rajagopalan, V., & Pioro, E. P. (2014). Comparing brain structural MRI and metabolic FDG-PET changes in patients with ALS-FTD: “the chicken or the egg?” question. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 86, 952–958. <https://doi.org/10.1136/jnnp-2014-308239>
- Rakic, P. (1988). Specification of Cerebral Cortical Areas. *Science*, 241(4862), 170–176. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/1701135>
- Raposo, A., Moss, H. E., Stamatakis, E. A., & Tyler, L. K. (2009). Modulation of motor and premotor cortices by actions, action words and action sentences. *Neuropsychologia*, 47(2), 388–96. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.09.017>
- Raznahan, A., Shaw, P., Lalonde, F., Stockman, M., Wallace, G. L., Greenstein, D., ... Giedd, J. N. (2011). How Does Your Cortex Grow? *Journal of Neuroscience*, 31(19), 7174–7177. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0054-11.2011>
- Repetto, C., Colombo, B., Cipresso, P., & Riva, G. (2013). The effects of rTMS over the

- primary motor cortex: the link between action and language. *Neuropsychologia*, 51(1), 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.11.001>
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neurosciences*, 21(5), 188–194.
- Robertson, E. M., Théoret, H., & Pascual-Leone, A. (2003). Studies in cognition: the problems solved and created by transcranial magnetic stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(7), 948–60. <https://doi.org/10.1162/089892903770007344>
- Roehrich-Gascon, D., Small, S., & Tremblay, P. (2015). Structural correlates of spoken language abilities: a surface-based region-of-interest morphometry study. *Brain & Language*, 149, 46–54. <https://doi.org/10.1016/j.bbamem.2015.02.010>
- Rogasch, N. C., Daskalakis, Z. J., & Fitzgerald, P. B. (2013). Mechanisms underlying long-interval cortical inhibition in the human motor cortex: a TMS-EEG study. *Journal of Neurophysiology*, 109, 89–98. Retrieved from <http://jn.physiology.org/content/jn/109/1/89.full.pdf>
- Romero Lauro, L. J., Mattavelli, G., Papagno, C., & Tettamanti, M. (2013). She runs, the road runs, my mind runs, bad blood runs between us: Literal and figurative motion verbs: An fMRI study. *NeuroImage*, 83, 361–371. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.06.050>
- Rosen, A. C., Prull, M. W., Gabrieli, J. D. E., Stoub, T., O'Hara, R., Friedman, L., ... deToledo-Morrell, L. (2003). Differential associations between entorhinal and hippocampal volumes and memory performance in older adults. *Behavioral Neuroscience*, 117(6), 1150–60. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.117.6.1150>
- Rossi, S., Hallett, M., Rossini, P. M., & Pascual-Leone, A. (2009). Safety, ethical considerations, and application guidelines for the use of transcranial magnetic stimulation in clinical practice and research. *Clinical Neurophysiology*, 120(12), 2008–39. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2009.08.016>
- Rossini, P. M. (2014). 1994-2014 Twenty years from the first guidelines for electrical and magnetic stimulation of brain, spinal cord and spinal roots. *Clinical Neurophysiology*, 125(5), 865–6. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2014.01.004>
- Roth, M., Decety, J., Raybaudi, M., Massarelli, R., Delon-Martin, C., Segebarth, C., ... Jeannerod, M. (1996). Possible involvement of primary motor cortex in mentally simulated movement: a functional magnetic resonance imaging study. *Cognitive Neuroscience*, 7, 1280–1284.
- Roth, Y., Amir, A., Levkovitz, Y., & Zangen, A. (2007). Three-dimensional distribution of the electric field induced in the brain by transcranial magnetic stimulation using figure-8 and deep-H coils. *Journal of Clinical Physiology*, 24(1), 31–38.
- Rueschemeyer, S.-A., Ekman, M., van Acheren, M., & Kilner, J. (2014). Observing, performing, and understanding actions: revisiting the role of cortical motor areas in processing of action words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(8), 1644–1653. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Rueschemeyer, S., Rooij, D. Van, Lindemann, O., Willems, R. M., & Bekkering, H. (2009). The Function of Words : Distinct Neural Correlates for Words Denoting Differently Manipulable Objects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(8), 1844–1851.
- Rushworth, M. F. S., Hadland, K. A., Paus, T., & Sipila, P. K. (2002). Role of the human

- medial frontal cortex in task switching: a combined fMRI and TMS study. *Journal of Neurophysiology*, 87, 2577–2592. <https://doi.org/DOI 10.1152/jn.00812.2001>
- Sakreida, K., Scorolli, C., Menz, M. M., Heim, S., Borghi, A. M., & Binkofski, F. (2013). Are abstract action words embodied? An fMRI investigation at the interface between language and motor cognition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 125. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00125>
- Samur, D., Lai, V. T., Hagoort, P., & Willems, R. M. (2015). Emotional context modulates embodied metaphor comprehension. *Neuropsychologia*, 78, 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2015.10.003>
- Sandrini, M., Umiltà, C., & Rusconi, E. (2011). The use of transcranial magnetic stimulation in cognitive neuroscience: a new synthesis of methodological issues. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 35(3), 516–36. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2010.06.005>
- Sato, M., Mengarelli, M., Riggio, L., Gallese, V., & Buccino, G. (2008). Task related modulation of the motor system during language processing. *Brain and Language*, 105(2), 83–90. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2007.10.001>
- Sauvage, C., Poirriez, S., Manto, M., Jissendi, P., & Habas, C. (2011). Reevaluating brain networks activated during mental imagery of finger movements using probabilistic Tensorial Independent Component Analysis (TICA). *Brain Imaging and Behavior*, 5(2), 137–148. <https://doi.org/10.1007/s11682-011-9118-3>
- Schuil, K. D. I., Smits, M., & Zwaan, R. A. (2013). Sentential context modulates the involvement of the motor cortex in action language processing: an fMRI study. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 100. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00100>
- Scorolli, C., Binkofski, F., Buccino, G., Nicoletti, R., Riggio, L., & Borghi, A. M. (2011). Abstract and concrete sentences, embodiment, and languages. *Frontiers in Psychology*, 2, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00227>
- Seurinck, R., Vingerhoets, G., De Lange, F. P., & Achten, E. (2004). Does egocentric mental rotation elicit sex differences? *NeuroImage*, 23(4), 1440–1449. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.08.010>
- Sharma, N., & Baron, J. (2013). Does motor imagery share neural networks with executed movement : a multivariate fMRI analysis. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 1–8. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00564>
- Shirota, Y., Hamada, M., Terao, Y., Ohminami, S., Tsutsumi, R., Ugawa, Y., & Hanajima, R. (2012). Increased primary motor cortical excitability by a single-pulse transcranial magnetic stimulation over the supplementary motor area. *Experimental Brain Research*, 219(3), 339–349. <https://doi.org/10.1007/s00221-012-3095-7>
- Siebner, H. R., Hartwigsen, G., Kassuba, T., & Rothwell, J. C. (2009). How does transcranial magnetic stimulation modify neuronal activity in the brain? Implications for studies of cognition. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, 45(9), 1035–42. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.02.007>
- Silvanto, J., Cattaneo, Z., Battelli, L., & Pascual-Leone, A. (2008). Baseline cortical excitability determines whether TMS disrupts or facilitates behavior. *Journal of Neurophysiology*, 99(5), 2725–30. <https://doi.org/10.1152/jn.01392.2007>
- Silvanto, J., & Pascual-Leone, A. (2008). State-dependency of transcranial magnetic stimulation. *Brain Topography*, 21(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10548-008->

0067-0

- Sixtus, E., Fischer, M. H., & Lindemann, O. (2017). Finger posing primes number comprehension. *Cognitive Processing*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10339-017-0804-y>
- Solodkin, A., Hlustik, P., Chen, E. E., & Small, S. L. (2004). Fine modulation in network activation during motor execution and motor imagery. *Cerebral Cortex*, 14(11), 1246–1255. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhh086>
- Spinoza, B. (1677). *Éthique*. Paris, France: Éditions du Seuil 2010.
- Špulák, D., Čmejla, R., Bačáková, R., Kračmar, B., Satrapová, L., & Novotný, P. (2014). Muscle activity detection in electromyograms recorded during periodic movements. <https://doi.org/10.1016/j.compbimed.2014.01.013>
- Stippich, C., Ochmann, H., & Sartor, K. (2002). Somatotopic mapping of the human primary sensorimotor cortex during motor imagery and motor execution by functional magnetic resonance imaging. *Neuroscience Letters*, 331(1), 50–4.
- Szameitat, A. J., McNamara, A., Shen, S., & Sterr, A. (2012). Neural activation and functional connectivity during motor imagery of bimanual everyday actions. *PloS One*, 7(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038506>
- Tankus, A., Yeshurun, Y., Flash, T., & Fried, I. (2009). Encoding of speed and direction of movement in the human supplementary motor area. *Journal of Neurosurgery*, 110(6), 1304–1316. <https://doi.org/10.3171/2008.10.JNS08466>
- Taylor, L. J., & Zwaan, R. A. (2008). Motor resonance and linguistic focus. *Quarterly Journal of Experimental Psychology (2006)*, 61(6), 896–904. <https://doi.org/10.1080/17470210701625519>
- Tettamanti, M., Buccino, G., Saccuman, M. C., Gallese, V., Danna, M., Scifo, P., ... Perani, D. (2005). Listening to action-related sentences activates fronto-parietal motor circuits. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(2), 273–281. <https://doi.org/10.1162/0898929053124965>
- Tettamanti, M., Manenti, R., Della Rosa, P. A., Falini, A., Perani, D., Cappa, S. F., & Moro, A. (2008). Negation in the brain: modulating action representations. *NeuroImage*, 43(2), 358–67. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.08.004>
- Thickbroom, G. W. (2007). Transcranial magnetic stimulation and synaptic plasticity : experimental framework and human models. *Experimental Brain Research*, 180, 583–593. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-0991-3>
- Thielscher, A., Opitz, A., & Windhoff, M. (2010). Impact of the gyral geometry on the electric field induced by transcranial magnetic stimulation. *NeuroImage*, 54, 234–243. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.07.061>
- Tomasino, B., Budai, R., Mondani, M., Skrap, M., & Rumiati, R. I. (2005). Mental rotation in a patient with an implanted electrode grid in the motor cortex. *Neuroreport*, 16(16), 1795–1800. <https://doi.org/10.1097/01.wnr.0000185957.65723.52>
- Tomasino, B., Fabbro, F., & Brambilla, P. (2014). How do conceptual representations interact with processing demands: An fMRI study on action- and abstract-related words. *Brain Research*, 1591, 38–52. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2014.10.008>
- Tomasino, B., Fink, G. R., Sparing, R., Dafotakis, M., & Weiss, P. H. (2008). Action verbs and the primary motor cortex: A comparative TMS study of silent reading, frequency judgments, and motor imagery. *Neuropsychologia*, 46(7), 1915–1926.

- <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.01.015>
- Tomasino, B., Guatto, E., Rumiati, R. I., & Fabbro, F. (2012). The role of volleyball expertise in motor simulation. *Acta Psychologica*, 139(1), 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2011.11.006>
- Tomasino, B., Maieron, M., Guatto, E., Fabbro, F., & Rumiati, R. I. (2013). How are the motor system activity and functional connectivity between the cognitive and sensorimotor systems modulated by athletic expertise? *Brain Research*, 1540, 21–41. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2013.09.048>
- Tomasino, B., Weiss, P. H., & Fink, G. R. (2010). To move or not to move: imperatives modulate action-related verb processing in the motor system. *Neuroscience*, 169(1), 246–58. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2010.04.039>
- Tomasino, B., Werner, C. J., Weiss, P. H., & Fink, G. R. (2007). Stimulus properties matter more than perspective: an fMRI study of mental imagery and silent reading of action phrases. *NeuroImage*, 36, T128–T141. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.035>
- Tremblay, P., & Dick, A. S. (2016). Broca and Wernicke are dead, or moving past the classic model of language neurobiology. *Brain and Language*, 162, 60–71. <https://doi.org/10.1016/j.bandl.2016.08.004>
- Tremblay, P., & Gracco, V. L. (2009). Contribution of the pre-SMA to the production of words and non-speech oral motor gestures, as revealed by repetitive transcranial magnetic stimulation (rTMS). *Brain Research*, 1268, 112–24. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.02.076>
- Tremblay, P., Sato, M., & Small, S. (2012). TMS-induced modulation of action sentence priming in the ventral premotor cortex. *Neuropsychologia*, 50(2), 319–326.
- Tremblay, P., & Small, S. L. (2011a). From language comprehension to action understanding and back again. *Cerebral Cortex*, 21(5), 1166–1177. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhq189>
- Tremblay, P., & Small, S. L. (2011b). On the context-dependent nature of the contribution of the ventral premotor cortex to speech perception. *NeuroImage*, 57(4), 1561–71. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2011.05.067>
- Troyer, M., Curley, L. B., Miller, L. E., Saygin, A. P., & Bergen, B. K. (2014). Action verbs are processed differently in metaphorical and literal sentences depending on the semantic match of visual primes. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 982. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00982>
- Tyler, L. K., Shafto, M. A., Randall, B., Wright, P., Marslen-Wilson, W. D., & Stamatakis, E. A. (2010). Preserving syntactic processing across the adult life span: the modulation of the frontotemporal language system in the context of age-related atrophy. *Cerebral Cortex*, 20(2), 352–64. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhp105>
- Urrutia, M., Gennari, S. P., & de Vega, M. (2012). Counterfactuals in action: An fMRI study of counterfactual sentences describing physical effort. *Neuropsychologia*, 50(14), 3663–3672. <https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2012.09.004>
- Varela, F. J., Thompson, E., & Rosch, E. (1991). *The embodied mind: cognitive science and human experience*. Cambridge, USA: MIT Press.
- de Vega, M., León, I., Hernández, J., Valdés, M., Padrón, I., & Ferstl, E. (2014). Action sentences activate sensory motor regions in the brain independently of their status of reality. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 26(7), 1–10. <https://doi.org/10.1162/jocn>

- de Vega, M., Moreno, V., & Castillo, D. (2013). The comprehension of action-related sentences may cause interference rather than facilitation on matching actions. *Psychological Research*, 77(1), 20–30. <https://doi.org/10.1007/s00426-011-0356-1>
- Vergani, F., Lacerda, L., Martino, J., Attems, J., Morris, C., Mitchell, P., ... Dell'acqua, F. (2014). White matter connections of the supplementary motor area in humans. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*. <https://doi.org/10.1136/jnnp-2013-307492>
- Vingerhoets, G., de Lange, F. P., Vandemaele, P., Deblaere, K., & Achten, E. (2002). Motor Imagery in Mental Rotation: An fMRI Study. *NeuroImage*, 17(3), 1623–1633. <https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1290>
- Vitevitch, M. S. (2007). The spread of the phonological neighborhood influences spoken word recognition. *Memory and Cognition*, 35(1), 166–175. <https://doi.org/10.3758/BF03195952>
- Vromen, A., Verbunt, J. A., Rasquin, S., & Wade, D. T. (2011). Motor imagery in patients with a right hemisphere stroke and unilateral neglect. *Brain Injury*, 25(4), 387–93. <https://doi.org/10.3109/02699052.2011.558041>
- Wagner, T., Gangitano, M., Romero, R., Théoret, H., Kobayashi, M., Ansel, D., ... Pascual-leone, A. (2004). Intracranial measurement of current densities induced by transcranial magnetic stimulation in the human brain. *Neuroscience Letters*, 354, 91–94. [https://doi.org/10.1016/S0304-3940\(03\)00861-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3940(03)00861-9)
- Wang, Y., Chen, H., Gong, Q., Shen, S., & Gao, Q. (2010). Analysis of functional networks involved in motor execution and motor imagery using combined hierarchical clustering analysis and independent component analysis. *Magnetic Resonance Imaging*, 28(5), 653–660. <https://doi.org/10.1016/j.mri.2010.02.008>
- Wassermann, E. M. (1998). Risk and safety of repetitive transcranial magnetic stimulation : report and suggested guidelines from the International Workshop on the Safety of Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation , June 5 – 7 , 1996. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 108, 1–16. [https://doi.org/10.1016/S0168-5597\(97\)00096-8](https://doi.org/10.1016/S0168-5597(97)00096-8)
- Wei, Q., Chen, X., Zheng, Z., Huang, R., Guo, X., Cao, B., ... Shang, H. (2015). Screening for cognitive impairment in a Chinese ALS population. *Amyotrophic Lateral Sclerosis and Frontotemporal Degeneration*, 16, 40–45.
- Wheaton, K. J., Thompson, J. C., Syngeniotis, A., Abbott, D. F., & Puce, A. (2004). Viewing the motion of human body parts activates different regions of premotor, temporal, and parietal cortex. *NeuroImage*, 22(1), 277–288. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.12.043>
- Willems, R. M., & Casasanto, D. (2011). Flexibility in embodied language understanding. *Frontiers in Psychology*, 2, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00116>
- Willems, R. M., Hagoort, P., & Casasanto, D. (2010). Body-specific motor imagery of hand actions: neural evidence from right- and left-handers. *Frontiers in Human Neuroscience*, 3, 39. <https://doi.org/10.3389/neuro.09.039.2009>
- Willems, R. M., Toni, I., Hagoort, P., & Casasanto, D. (2009). Neural dissociations between action verb understanding and motor imagery. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22(10), 2387–400. <https://doi.org/10.1162/jocn.2009.21386>
- Winkler, A. M., Kochunov, P., Blangero, J., Almasy, L., Zilles, K., Fox, P. T., ... Glahn, D. W. (2009). Functional connectivity in the human brain. *NeuroImage*, 47(2), 108–118. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.06.068>

- D. C. (2010). Cortical thickness or grey matter volume? The importance of selecting the phenotype for imaging genetics studies. *NeuroImage*, 53, 1135–1146. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2009.12.028>
- Wonderlick, J. S., Ziegler, D. A., Hosseini-Varnamkhasti, P., Locascio, J. J., Bakkour, A., Van Der Kouwe, A., ... Dickerson, B. C. (2008). Reliability of MRI-derived cortical and subcortical morphometric measures: Effects of pulse sequence, voxel geometry, and parallel imaging. *NeuroImage*, 44, 1324–1333. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.10.037>
- Xu, J., Kemeny, S., Park, G., Frattali, C., & Braun, A. (2005). Language in context: emergent features of word, sentence, and narrative comprehension. *NeuroImage*, 25, 1002–1015. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.12.013>
- Xu, L., Zhang, H., Hui, M., Long, Z., Jin, Z., Liu, Y., & Yao, L. (2014). Motor execution and motor imagery: a comparison of functional connectivity patterns based on graph theory. *Neuroscience*, 261, 184–194. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.12.005>
- Yang, J., & Shu, H. (2012). The role of the premotor cortex and the primary motor cortex in action verb comprehension: evidence from Granger causality analysis. *Brain Research Bulletin*, 88(5), 460–6. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2012.04.006>
- Yang, J., & Shu, H. (2014). Passive reading and motor imagery about hand actions and tool-use actions: an fMRI study. *Experimental Brain Research*, 232(2), 453–67. <https://doi.org/10.1007/s00221-013-3753-4>
- Yang, J., & Shu, H. (2016). Involvement of the Motor System in Comprehension of Non-Literal Action Language: A Meta-Analysis Study. *Brain Topography*, 29(1), 94–107. <https://doi.org/10.1007/s10548-015-0427-5>
- York, C., Olm, C., Boller, A., McCluskey, L., Elman, L., Haley, J., ... Grossman, M. (2014). Action verb comprehension in amyotrophic lateral sclerosis and Parkinson's disease. *Journal of Neurology*, 261(6), 1073–1079.
- Zapparoli, L., Invernizzi, P., Gandola, M., Berlingeri, M., De Santis, A., Zerbi, A., ... Paulesu, E. (2014). Like the back of the (right) hand? A new fMRI look on the hand laterality task. *Experimental Brain Research*, 232(12), 3873–3895. <https://doi.org/10.1007/s00221-014-4065-z>
- Zdrzilova, L., & Pexman, P. M. (2013). Grasping the invisible: semantic processing of abstract words. *Psychonomic Bulletin and Review*, 20, 1312–18.
- Zhang, H., Sachdev, P. S., Wen, W., Kochan, N. A., Crawford, J. D., Brodaty, H., ... Trollor, J. N. (2013). Grey matter correlates of three language tests in non-demented old adults. *PLoS ONE*, 8(11), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080215>
- de Zubizaray, G., Arciuli, J., & McMahon, K. (2013). Putting an “end” to the motor cortex representations of action words. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 25(11), 1957–1974. <https://doi.org/10.1162/jocn>
- Zwaan, R. A. (2014). Embodiment and language comprehension: reframing the discussion. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(5), 229–234. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.02.008>
- Zwaan, R. A. (2016). Situation models, mental simulations, and abstract concepts in discourse comprehension. *Psychonomic Bulletin and Review*, 23, 1028–1034. <https://doi.org/10.3758/s13423-015-0864-x>