

**Contrôle orofacial dans la communication chez les primates humains et non humains : Neandertal, le singe et l'homme**

SCHWARTZ Jean-Luc

# Action “ Origine de l’Homme, du Langage et des Langues ”

## A. FICHE ADMINISTRATIVE

### Titre du projet :

“ Contrôle orofacial dans la communication chez les primates humains et non humains : Neandertal, le singe et l’homme ”

### Mots-clés :

Parole, Perception, Production, Circuits neuronaux, Neurones miroirs, Aires corticales, Modélisation, Robotique, Cognition, Articulatoire, Acoustique, Evolution, Acquisition, Frame-content

### Résumé du projet (10 lignes maximum) :

Dans ce chemin mystérieux susceptible de conduire de capacités sensori-motrices générales au langage humain, nous avons choisi ce qui nous semble être un point de passage privilégié : *celui qui pourrait mener de capacités de contrôle orofacial chez les primates non-humains ou pré-humains, à la parole*. Nous étudierons dans ce projet le contrôle oro-facial dans la communication chez les primates, du singe à l’homme, de Neandertal à Homo Sapiens, des lip-smacks à la parole et au langage, sous l’angle de la neurophysiologie, de la psychologie, de l’anthropologie et de la modélisation dans le cadre de la robotique cognitive, avec deux enjeux principaux :

- L’étude des *systèmes de production d’actions orofaciales*, et de leurs capacités à produire des signaux contrastés et à acquérir des contrôles à partir d’informations audiofaciales exogènes ;
- La mise en évidence des *systèmes de compréhension perceptive des actions orofaciales*, des neurones "miroirs" du singe aux circuits de compréhension de la parole chez l’homme.

## 1. Responsable scientifique du projet

Nom : Schwartz

Prénom : Jean-Luc

Grade : DR2 CNRS

Discipline du responsable scientifique : Modélisation - robotique cognitive

Établissement de rattachement : Institut de la Communication Parlée (ICP)

Adresse : ICP, INPG, 46 Av. Félix Viallet

Code postal : 38031 Commune : Grenoble Cedex 1

Tél 04 76 57 47 12

Fax 04 76 57 47 10

E-Mail : [schwartz@icp.inpg.fr](mailto:schwartz@icp.inpg.fr)

## 2. Laboratoire ou organisme de rattachement de l’équipe de recherche

Intitulé : Institut de la Communication Parlée, Grenoble

Type de formation (*cocher la case utile*)

- Unités CNRS :        x unité associée ou mixte du CNRS

Préciser le code unité : UMR 5009

Préciser la délégation régionale : Alpes

Nom du directeur de l'organisme : Pierre Escudier

Adresse : ICP, INPG, 46 Av. Félix Viallet

Code postal : 38031    Commune : Grenoble Cedex 1

Tél 04 76 57 45 35

Fax 04 76 57 47 10

Autres membres du laboratoire impliqués dans le projet :

Nom : Abry

Prénom : Christian

Grade : Professeur à l'Université Stendhal

E-Mail : [abry@icp.inpg.fr](mailto:abry@icp.inpg.fr)

Nom : Boë

Prénom : Louis-Jean

Grade : Ingénieur de Recherches, MESR

E-Mail : [boe@icp.inpg.fr](mailto:boe@icp.inpg.fr)

Disciplines couvertes par l'équipe : phonétique, modélisation

**Date : 08 juin 2000**

**Signature du Responsable Scientifique :**

Jean-Luc Schwartz

## **B. PROJET SCIENTIFIQUE**

### **I. Objectifs du projet**

- *Dériver le langage du non-langage*

Ce projet s'inscrit dans une ligne de recherche ouverte par Bjorn Lindblom au début des années 70, qui vise à "dériver le langage du non-langage" :

*" Suppose, however, that we let the horse and cart change places. Rather than accept it as a-priori, we attempt to derive linguistic form as a consequence of various substance-based principles pertaining to the use of spoken language and its biological, sociological, and communicative aspects. We would then proceed by asking the following questions: (a) What are the mechanisms available for human speech communication? (b) How can the use of these mechanisms be constrained and optimized with respect to various psychological and communicative efficiency? (c) Given a system of hypotheses about the speech mechanisms and constraints on its use, how should we expect these mechanisms to be used in communication by language; or, equivalently, what predictions about the organization of linguistic structure can be derived? "* (Liljencrants & Lindblom, 1972).

Cette ligne de recherche a pour intérêt non seulement de tenter de tracer la ligne qui conduit au langage à partir de capacités sensori-motrices de base, mais d'en récupérer dans l'étude de la

parole et du langage des concepts opérationnels pour mieux décrire les contrôles, les représentations, les traits, les universaux, bref, de mieux ancrer la phonologie dans la substance.

- *Un thème focalisateur : primatologie du contrôle orofacial*

Dans ce chemin mystérieux qui conduirait de capacités sensori-motrices générales au langage humain, nous avons choisi ce qui nous semble être un point de passage privilégié : *celui qui pourrait mener de capacités de contrôle orofacial chez les primates non-humains ou pré-humains, à la parole*. Il est clair que d'autres chemins vers le langage sont possibles, passant par exemple par les gestes manuels et le langage des signes : ce point est même débattu par deux partenaires du présent projet (voir Rizzolatti et Arbib, 1998 ; vs. MacNeilage, 1998). Sans nous prononcer sur ce débat au sein du projet, notre objectif est de rassembler autant de connaissances que possible sur les capacités de contrôle orofacial chez les primates. Les connaissances que nous voulons mettre en correspondance peuvent sembler éloignées les unes des autres. Elles vont des contraintes morphologiques et acoustiques sur la production de sons de parole chez Neandertal, aux circuits corticaux de production de gestes faciaux et de mise en relation perception-action chez le singe, jusqu'à l'étude des processus neuronaux de perception et de production de la parole, et aux mécanismes d'acquisition du langage par exploration sensori-motrice chez l'enfant. L'intérêt de ce projet est précisément de regrouper des contributeurs de tout premier plan, souvent à l'origine des découvertes ou des théories de pointe dans les domaines correspondants, afin de tenter de mettre au net autant que possible les éléments qui pourraient contraindre ce chemin vers la parole, et peut-être commencer à l'expliquer.

- *Un cadre de modélisation : la robotique de la parole*

La parole est d'abord un système sensori-moteur, qui permet de produire et de percevoir du langage à partir de capteurs et d'actionneurs qui peuvent être étudiés et modélisés par toutes les ressources traditionnelles de l'étude de tels systèmes. Du point de vue de la modélisation, c'est bien de la cybernétique qu'il faut partir, avec le développement spectaculaire dans les dernières années des travaux sur la robotique, et particulièrement *la robotique cognitive*. La robotique cognitive vise à simuler des mécanismes sensori-moteurs élémentaires et d'en dériver des comportements complexes "intelligents". Ainsi, le programme *Cog* du Laboratoire d'Intelligence Artificielle du MIT propose des prémisses très éclairantes :

*"In studying human intelligence, three common conceptual errors often occur: reliance on monolithic internal models, on monolithic control, and on general purpose processing. These and other errors primarily derive from naive models based on subjective observation and introspection, and biases from common computational metaphors (mathematical logic, Von Neumann architectures, etc.). A modern understanding of cognitive science and neuroscience refutes these assumptions. Our alternative methodology is based on evidence from cognitive science and neuroscience which focus on four alternative attributes which we believe are critical attributes of human intelligence: developmental organization, social interaction, embodiment and physical coupling, and multimodal integration"*

( <http://www.ai.mit.edu/projects/cog/methodology.html> )

Dans ce contexte, nous avons développé à l'Institut de la Communication Parlée de Grenoble une "robotique de la parole", dans laquelle la parole est étudiée et modélisée comme un système sensori-moteur. Il s'agit d'implémenter des modèles articulatoire-acoustiques (mâchoire, langue, lèvres, velum, larynx, source vocale) et des modèles de capteurs sensoriels (oreille, œil, capteurs tactiles orosensoriels, proprioception), puis de définir un cadre théorique incluant les concepts, classiques en robotique, d'acquisition des contrôles par inversion ou apprentissage. On peut alors observer comment un tel système est effectivement capable d'apprendre à "babiller" puis à "parler" à partir des données captées dans l'environnement de communication, c'est-à-dire émises par les interlocuteurs. Les principes de base défendus ci-dessus pour *Cog* (organisation développementale, interaction sociale, incorporation physique des modèles, et intégration multimodale) fournissent également les briques de base de nos travaux. Cette approche constitue un cadre de modélisation privilégié pour tester des hypothèses sur les mécanismes de contrôle, la nature des représentations, les processus d'acquisition et les scénarios d'évolution.

- *La stratégie du "bricolage" !*

Un enjeu majeur de ce projet est précisément l'amplitude du spectre des questions qui y sont posées, et que nous avons choisi, dans l'organigramme des collaborations, de focaliser autour des

figures de Neandertal, du singe et de l'homme (voir Section II). En abordant des questions apparemment aussi éloignées, mais en les replaçant dans le cadre de ce “ passage étroit ” vers le langage, des gestes orofaciaux à la parole, nous défendons résolument une stratégie du “ bricolage ” qui se réfère à Jacques Monod. Notre conviction est en effet qu'il est nécessaire de mettre en relation les différents types de contraintes qui pèsent sur ce bricolage hypothétique, contraintes morphologiques (anatomiques, musculaires, acoustiques), contraintes neurologiques (des circuits disponibles, de leurs évolutions supposées) et contraintes développementales (des processus d'acquisition et de croissance). Le cadre de la robotique de la parole fournira alors le support naturel pour tester l'une ou l'autre de ces contraintes et tenter de les intégrer dans un modèle calculatoire unique, afin de déterminer comment on peut ainsi “ bricoler du langage ” ou à tout le moins de la parole, et à quelles conditions. L'opportunité fournie par le programme OHLL est à cet égard exceptionnelle, d'autant que nous avons pu réunir dans ce projet des acteurs privilégiés des avancées récentes.

- *Deux questions clé*

Si l'on observe attentivement les développements récents dans les différents domaines que nous tentons de couvrir ici, on se rend compte qu'ils portent en réalité sur deux questions centrales, qui sont très naturellement celles que doit résoudre un système de communication perceptuo-motrice comme la parole.

Il s'agit d'abord de comprendre comment fonctionnent les *systèmes de production d'actions orofaciales* ; quels sont leurs actionneurs musculaires, leurs degrés de liberté, leurs capacités à produire des signaux contrastés capables de porter des informations ; quelles sont leurs capacités à acquérir des contrôles à partir d'informations disponibles dans l'environnement, et particulièrement en observant les signaux audiofaciaux produits par leurs congénères (c'est le problème de l'inversion) ; et quelles sont enfin les séquences de maturation de ces processus d'exploration et d'acquisition progressive de comportements évolués.

Il s'agit d'autre part de mettre en évidence la nature des *systèmes de compréhension perceptive des actions orofaciales* ; quelles sont les représentations perceptives adéquates, les circuits neuronaux disponibles, des neurones miroirs du singe aux circuits de compréhension du langage chez l'homme ; comment enfin ces systèmes de compréhension s'organisent en relation avec les mécanismes de production, quelles sont les structures intrinsèques et les principes d'évolution dans l'apprentissage, et comment ces systèmes pèsent sur le choix même des unités du langage.

Ainsi, ce sont ces deux questions que nous allons étudier, du singe à l'homme, de Neandertal à Homo Sapiens, des lip-smacks à la parole et au langage, sous l'angle de la neurophysiologie, de la psychologie, de l'anthropologie et de la modélisation, selon une organisation qui sera décrite dans la section suivante.

- *Thèmes abordés dans le cadre de l'appel d'offres*

- 2.2 “ Capacités physiologiques de production chez Neandertal ”

- 3.1 “ Evolution et développement du cerveau et des structures anatomiques impliquées dans le langage, neurophysiologie du mimétisme ”, théorie de l'esprit

- 3.2 “ Langage humain vs. communication animale, comparaison des capacités cognitives des primates humains et non humains, spécificité de la communication humaine ”

- 3.4 “ Evolution et acquisition ”

## **II. Organisation du projet et répartition des tâches**

Nous avons organisé notre projet en trois actions, reliées métaphoriquement aux trois “ figures ” auxquelles nous avons choisi de nous référer.

En partant d'une thèse classique et controversée (en grande partie de l'intérieur même du projet !) sur les limites vocales de Neandertal, les partenaires de l'Action 1 étudieront le problème des contraintes périphériques sur la production de gestes orofaciaux. Leur approche comparative visera, par les outils de l'anthropologie, de la paléontologie, de l'anatomie comparée et de la modélisation acoustique et bio-mécanique, à analyser ce que l'on peut faire et ne pas faire avec

une mâchoire, une langue, un larynx et un conduit vocal, en fonction de leur morphologie et de leur équipement musculaire.

L'Action 2 regroupera deux équipes de neurophysiologie et psychologie animales autour des circuits de la mise en correspondance des mécanismes de perception et d'action chez le singe. Ils nous permettront de mieux comprendre d'une part ce que le singe est effectivement capable de mettre en œuvre pour produire et pour analyser perceptivement des actions faciales, et d'autre part quelles sont les structures corticales candidates à fournir le noyau de la relation perception-action dans la communication orofaciale.

L'Action 3, enfin, sera centrée sur la communication orofaciale chez l'homme, bref sur la parole et le langage. Les systèmes de perception et de production des gestes de la parole y seront étudiés sous l'angle de la mise en évidence des circuits corticaux impliqués – en utilisant les paradigmes de la perturbation et de la multimodalité –, de la description des processus développementaux, et de la modélisation robotique.

- *Action 1 – Neandertal et les contraintes périphériques*

Une question importante de l'évolution humaine alimente depuis de nombreuses décennies plusieurs positions souvent contradictoires, concernant la possibilité du langage articulé chez les Hommes fossiles et plus particulièrement chez ceux qui ont précédé l'expansion de notre espèce, à savoir les Hommes de Neandertal. Depuis plus de 30 ans, anthropologues, paléontologues, anatomistes, archéologues, linguistes phonéticiens tentent de trouver une réponse à la question suivante : les Hommes de Neandertal pouvaient-ils produire des sons tels que ceux que l'on répertorie actuellement dans les langues du monde ? Selon la thèse de Lieberman & Crelin, la production de la parole est inféodée au cours de l'évolution à une flexion suffisante de la base du crâne pour permettre l'abaissement du larynx afin de libérer une cavité pharyngale suffisamment volumineuse pour réaliser l'articulation des 3 voyelles à contraste maximal [i a u], lesquelles se retrouvent pratiquement toujours dans les langues du monde. Selon cette thèse, les Néandertaliens ne possédant pas cette base anatomique, ne pouvaient par conséquent pas parler, ce qui aurait entraîné leur disparition. Nous avons déjà montré dans des recherches précédentes que cette hypothèse n'était pas fondée tant sur les plans anatomique et fonctionnel que sur le plan acoustique. Plus généralement, c'est le problème des contraintes périphériques qui est posé. La parole humaine est produite par les mouvements coordonnés des articulateurs du conduit vocal. Afin de comprendre la production spécifique de ces mouvements, il est essentiel de comprendre le fondement neurophysiologique de la production du mouvement en général. On peut considérer que le développement du langage chez l'homme, ainsi que l'évolution des langues humaines, se sont déroulés à partir d'un substrat physiologique qui impose de fortes contraintes sur les possibilités articulatoires, et donc sur les sons possibles. En comprenant la nature de ces contraintes, on pourra évaluer l'importance des changements anatomiques que l'on observe dans l'évolution de l'homme, dans l'apparition du langage.

*Partenaires :*

Jean-Louis Heim (paléontologie, SHS) / Laboratoire d'Anthropologie du Musée de l'Homme, Paris

Louis-Jean Boë (phonétique, SHS) / Institut de la Communication Parlée (ICP), Grenoble

Didier Demolin (phonologie, SHS) / Phonology Laboratory, Univ. Libre de Bruxelles, Belgique

Horonori Takemoto (anthropologie, SDV) / Lab. of Physical Anthropology, Kyoto Univ., Japan

- *Action 2 – Le singe et les circuits neuronaux des relations perception-action*

L'équipe de Parme est cœur de la découverte des neurones miroir, qui réagissent chez le singe à la fois à la production et à la perception d'actions complexes, et selon une véritable grammaire des actions mettant en relation un agent avec une affordance précise de la prise, et dans certains cas la possibilité de généraliser à d'autres types d'action d'objectif équivalent (changement d'instrument médiatisant l'action, par exemple). Ce système est donc bien plus qu'un simple processus d'imitation, et semble, aussi surprenant que cela puisse paraître au premier abord, fournir une possible filiation avec le système du langage. Le chemin proposé – par Rizzolatti et Arbib, par exemple – de la compréhension des actions de saisie aux actions de "speech mouthing" (donc, à la parole) reste encore largement une histoire à découvrir et à explorer. L'objectif principal est d'expliquer, ou pour le moins de mettre à plat le mieux possible les enjeux de cette filiation, en explorant la structure des systèmes de compréhension des actions, des gestes de préhension aux gestes orofaciaux. Dans cet objectif, les apports de développements récents en psychologie

comparée sur la cognition animale seront cruciaux. En effet, c'est dans le lobe frontal (notamment dans le préfrontal) que s'effectue la coordination des actions et de la perception visuelle et auditive et que sont gérés les comportements d'inhibition par rapport aux signaux exogènes et endogènes. Nous chercherons donc à mieux comprendre, à partir d'éléments de psychologie comparée, animale et développementale, quels sont les systèmes frontaux importants pour "inventer" le langage, quelles sont les primitives cognitives à partir desquelles a pu se "bricoler" une créature douée de parole à partir des briques d'esprits primates non humains.

*Partenaires :*

Leonardo Fogassi (neurosciences, SDV) / Institut de Physiologie Humaine, Univ. de Parme, Italie  
Jacques Vauclair (psychologie, SDV) / Centre de Recherche sur la Psychologie de la Cognition, du Langage et des Emotions, Aix-en-Provence

### • *Action 3 – L'homme et la parole*

Notre objectif dans cette troisième action est d'une part de mettre au net les principaux circuits de la perception et de la production de la parole, d'autre part de démontrer aussi précisément que possible les mécanismes qui permettent au cours de l'acquisition du langage de maîtriser, à partir du babillage canonique, les contrôles phonétiques majeurs en relation avec les représentations perceptives disponibles. Dans le premier cas, nous nous appuyerons à la fois sur les expériences d'imagerie cérébrale menées à Austin et à Londres, et sur les données de neuropsychologie disponibles à Londres. Nous étudierons notamment les circuits de la perception audiovisuelle de la parole, et les relations perception-action-langage en cas de perturbations ou de pathologies. La seconde partie exploitera le programme d'expérimentation en robotique de la parole de l'ICP, avec le développement d'un "androïde", un agent de communication multisensoriel. Cet agent disposera de la capacité d'apprendre à articuler, d'entendre, de voir le visage de son interlocuteur (essentiellement la forme de ses lèvres, voire la position de sa mâchoire), et de ressentir par le toucher et la proprioception l'état de son propre conduit vocal (contact des lèvres entre elles, contact de la langue sur le palais). Il nous permettra de déposer, dans un cadre quantitatif bien maîtrisé, les hypothèses principales sur la relation entre perception, motricité et langage, en relation avec la théorie de l'acquisition et de l'évolution proposée par MacNeilage et Davis dans leur théorie frame-then-content, et avec leurs importants corpus de données.

*Partenaires :*

Christian Abry (phonétique, SHS) - Jean-Luc Schwartz (modélisation, SPI) / ICP Grenoble  
Ruth Campbell (neuropsychologie, SDV) / University College London, UK  
Peter MacNeilage, Barbara Davis (neuropsychologie, SDV) / Univ. of Texas, Austin, USA

## **III. Méthodologie et résultats attendus**

Nous allons maintenant décrire plus en détail les résultats attendus dans les différentes actions (un calendrier indicatif sera fourni dans la section suivante). Il est également important de préciser le mode de coopération qui nous semble adéquat pour ce projet où il est crucial de développer avant tout les échanges d'information et les discussions scientifiques. Nous nous appuyerons donc, au-delà des pratiques classiques (échanges d'articles, visites bilatérales, collaborations à 2 ou 3 qui seront indiquées ci-après), sur trois outils principaux.

D'une part, nous mettrons en place dès que possible, au cours de l'année 1, un *fonds documentaire d'archives*, regroupant le plus possible de données et de modèles pertinents pour la compréhension du contrôle orofacial chez les primates, généré par les partenaires du projet, et qui leur servira d'outil de référence, et de discussion puis de diffusion tout au long du projet. Ce fonds contiendra des données anatomiques, histologiques et physiologiques ; des données neurophysiologiques ; des données phonétiques ; ainsi que des démonstrations de modélisation articulatoire, acoustique et perceptive. Il sera mis en place grâce au financement de ce projet, et sera par la suite régulièrement incrémenté, afin de servir de "laboratoire virtuel" autour duquel seront organisés les échanges entre partenaires.

Ensuite, nous projetons en cours de projet (typiquement, sur l'année 3) un *colloque plénier* regroupant tous les partenaires avec éventuellement des invités extérieurs, de façon à préparer le bilan général du projet, et à mettre autant que possible au net les conditions d'un passage vers la parole à partir d'interactions perceptuo-motrices prélangagières.

Enfin, nous visons dans l'année 4 la publication d'un *ouvrage bilan*, éventuellement sous

forme d'hyper texte s'appuyant sur le laboratoire virtuel, et permettant de valider et de valoriser les principaux résultats de ce projet.

### *Action 1 – Neandertal et les contraintes périphériques*

Les “ contraintes périphériques ” étudiées par les partenaires de l'Action 1 sont de trois ordres : l'évolution des contraintes morphologiques et biomécaniques sur le conduit vocal de Neandertal à Homo Sapiens, et l'étude comparative des actionneurs linguaux et des capteurs orosensoriels chez l'homme et le primate non humain.

#### *1.1 Neandertal et Hommes fossiles*

Dans le cadre du projet présenté ici, l'objectif de Jean-Louis Heim et Louis-Jean Boë sera d'apporter une réponse plus circonstanciée à la question des capacités de production orale de Neandertal, à l'aide de recherches nouvelles sur un matériel anatomique et anthropologique plus complet susceptible d'apporter un outil comparatif solide afin de tenter de clore la controverse. Les thèmes directeurs de cette recherche s'articulent autour de la production de ces gestes cardinaux que sont les voyelles [i a u] et de la recherche de la position la plus probable des points de repère anatomiques sur le squelette afin d'établir un certain nombre de corrélations entre la base du crâne, la mandibule, la face et le squelette axial. Cette recherche est évidemment pluridisciplinaire et implique la collaboration étroite et déjà largement engagée entre les partenaires. Le déroulement de notre recherche sera par conséquent dans un premier temps la poursuite du travail qui nous a permis jusqu'à présent d'établir une approche anatomique et une base de données que nous compléterons avec de nouvelles données :

- \* celles de K.Honda obtenues par IRM sur une série de sujets Japonais,
- \* celles de D. Autesserre établies sur des xéroradiographies de locuteurs Français.

Cette recherche sera poursuivie :

- par une étude des dimensions du palais, de la mandibule dans ses variations chez l'Homme moderne et les populations fossiles,
- par une étude des apophyses : en particulier les apophyses géni situées à la partie postérieure de la symphyse mandibulaire (spinæ mentales) et du stylohyoïde pour induire la position et l'orientation des muscles et analyser les différences entre l'Homme et les Primates non humains.

#### *1.2 Analyse morphologique et modélisation 3D de la musculature de la langue chez l'homme et le chimpanzé*

Malgré le rôle décisif de la langue dans le processus de production de la parole, les études qui ont été déjà menées dans le domaine de l'évolution n'ont pas conduit à des études comparatives de sa structure chez l'homme et le chimpanzé. Dans le cadre de ce projet, Horonori Takemoto conduira des analyses microscopiques et macroscopiques de la musculature de la langue et les résultats seront présentés en 3D. Des examens histologiques n'ont été faits que pour l'homme : sa langue est composée de 5 strates, empilées le long des fibres du génioglosse dans les directions proximale-distale. Le but des dissections comparatives qui seront menées vise à montrer si la langue du chimpanzé présente, comme pour l'homme, dans sa partie interne une répétition régulière d'une "unité structurelle" consistant en une paire de fibres musculaires en lamelles – l'une, constituée par le génioglosse et le verticalis et l'autre par le transverse. Le chimpanzé et l'Homme possèdent-ils topologiquement la même musculature ? À partir de ces résultats des modèles de musculature en 3D seront construits pour disposer d'une représentation visuelle et en inférer les possibilités de contrôle.

#### *1.3 Etude comparative de l'innervation sensorielle du palais : Données histologiques et morphologiques chez l'homme et chez les primates*

La recherche sur l'évolution du langage a eu récemment tendance à se focaliser purement sur la morphologie du conduit vocal, mais on reconnaît aujourd'hui que le système de contrôle neuromusculaire a pu jouer un rôle au moins aussi important dans l'évolution : c'est sur ce thème que porteront les travaux de Didier Demolin. Un système moteur de commande assez flexible, tel que l'on observe chez les primates, peut s'adapter facilement à des changements géométriques, qui auraient ainsi moins d'influence que les changements neurophysiologiques dans le système nerveux central et périphérique. L'enjeu actuel est donc de comprendre les principales étapes dans l'évolution du système nerveux, et d'interpréter leurs influences dans le cadre de la production et la perception de la parole, en servant de données de l'anatomie comparative, qui mettent en évidence le développement du système nerveux du singe et de l'homme.

L'objectif de cette étude est principalement de se focaliser sur le développement de l'innervation du palais. Cette région fournit, simultanément avec l'information proprioceptive qui vient des fuseaux musculaires dans la langue, la base essentielle de la représentation sensorielle nécessaire à détecter les contacts entre langue et palais, qui caractérisent la plupart des consonnes dans les langues du monde, ainsi que certaines des voyelles. On espère tester l'hypothèse que l'émergence de la production et la perception des consonnes puisse avoir été considérablement influencée par des développements importants de l'innervation dans la région palatale, vraisemblablement à cause de changements dans le régime alimentaire des hominidés. En effet, de nombreuses études anatomiques, histologiques, et électro-physiologiques ont été réalisées sur plusieurs espèces afin d'examiner les différents types de capteurs dans le palais ainsi que la sensibilité des différentes régions de la muqueuse orale. Chez la plupart des mammifères, les terminaisons sensorielles sont concentrées sur une série de crêtes transversales (rugae palatinae) uniformément distribuées le long du palais. La fonction principale de ces crêtes est sans doute liée à la manipulation d'aliments dans la bouche. Chez l'homme, la région palatale a subi de nombreuses modifications morphologiques, notamment en ce qui concerne la forme et les dimensions des os maxillaires. Les crêtes palatines se sont avancées vers la région alvéolaire, et la région de tissu mou autour de la luette s'est élargie. On ne sait pas encore si l'innervation de la

région palatale est restée inchangée, si elle a suivi ces changements morphologiques, ou si elle s'est développée autrement au cours de l'évolution. Les changements de la forme géométrique du palais ont certainement eu une grande importance pour la génération de contacts efficaces avec la langue, mais ce qui est probablement plus important pour le contrôle de ces contacts, c'est la disposition de l'innervation sensorielle pour détecter ces contacts dans des régions spécifiques du palais.

Les fibres des nerfs palatins sont malheureusement très difficiles à suivre par les procédures traditionnelles de l'histologie, et l'organisation fonctionnelle des axones sensoriels dans le palais et la lèvre reste largement inconnue. Si on ne dispose pas de cette information pour plusieurs espèces, surtout des primates et l'homme, on ne peut pas savoir si la représentation sensorielle a subi des changements, et si ces changements ont pu jouer un rôle important dans l'évolution de la production de la parole. Une technique histologique, la teinture de Sihler, a été récemment redéveloppée ; elle permet de visualiser avec beaucoup de précision le détail de la structure des nerfs périphériques. L'innervation du larynx et de l'oropharynx, ainsi que la structure interne de la langue, ont été considérablement éclairés en utilisant cette méthode, mais le palais reste encore à étudier. L'objectif de cette étude sera donc de tracer l'innervation sensorielle du palais, en utilisant la méthode de Sihler pour teindre les fibres nerveuses. La densité et la répartition spatiale des types différents de mécanorécepteurs du palais seront mesurés, et comparés aux résultats d'études basées sur la stimulation électro physiologique chez plusieurs mammifères. On fournira ainsi pour la première fois des données histologiques détaillées sur l'organisation spatiale des capteurs sensoriels et des fibres nerveuses de la surface du palais chez l'homme. En résumé, la région palatale en entier sera extraite de trois cadavres (masculin et/ou féminin, âgés de 18-40 ans ; comprenant des structures maxillaires et dentaires normales) après autopsie. Les os maxillaires et palatins seront enlevés (les dents intactes), tout en gardant l'entière des tissus du palais dur et du palais mou. Celui-ci sera détaché de l'oro-pharynx en sectionnant l'arcus palatopharyngéus et l'arcus palatoglossus. Le spécimen sera immédiatement fixé dans une solution de formol, et la méthode de teinture de Sihler sera ensuite appliquée, en suivant une amélioration récente de la procédure classique. A la fin de la procédure de traitement, l'entière du tissu non-nerveux sera translucide, tandis que les fibres des nerfs seront colorées en violet et clairement visibles. Une micro-dissection du spécimen permettra alors de tracer le chemin de tous les rameaux des nerfs sensoriels innervant le palais. On pourra aussi déterminer la localisation des récepteurs sur toute la surface du palais. Les différentes couches de tissus seront enlevées une par une, et une série de photographies microscopiques seront prises pour enregistrer les détails de l'innervation. Ces images seront ensuite transférées sur ordinateur, et un outil standard d'infographie sera utilisé pour mesurer la densité des récepteurs à partir d'un fin maillage orthogonal. Le maillage sera automatiquement imposé en utilisant les dents comme référence. Il permettra ultérieurement de normaliser les résultats pour diverses formes de palais, pour des sujets ou des espèces différentes. On espère étendre l'étude aux singes dès que des spécimens seront disponibles. Les résultats de cette étude seront utilisés, pour être comparés avec les données neurophysiologiques déjà disponibles pour d'autres espèces. Le but est de voir quelles conclusions on peut tirer sur les processus physiologiques qui pourraient avoir conduit à l'émergence du développement des contrastes consonantiques. L'accent sera mis sur l'importance et le rôle de la base neurophysiologique dans l'évolution du langage chez l'homme.

- *Action 2 – Le singe et les circuits neuronaux des relations perception-action*

Les travaux dans le cadre de l'Action 2 consisteront à croiser les études neurophysiologiques de Leonardo Fogassi, qui cherchera à étendre les découvertes de l'équipe de Parme à l'étude des actions faciales, avec les recherches comportementales de Jacques Vauclair sur la coordination bimanuelle, visant à faire émerger la notion de cadres et de contenus qui sera cruciale dans l'Action 3.

### *2.1 Actions faciales et neurones miroirs*

Le champ de recherche principal de l'équipe de Parme où opère Leonardo Fogassi concerne les propriétés neurophysiologiques du cortex prémoteur chez le singe macaque, avec une attention particulière sur les propriétés fonctionnelles des neurones visuomoteurs intervenant dans la programmation et l'exécution des actions d'atteinte et de saisie, et notamment les neurones "miroir" de l'aire prémotrice F5. Ces neurones sont activés à la fois par l'exécution d'une action de la main, et l'observation d'une action similaire, pourvu que cette action soit bien faite avec la main et non un outil de remplacement, et qu'il y ait bien un objet cible de l'action, avec souvent une bonne congruence entre action exécutée et action observée. Ceci suggère que les neurones miroir fournissent un système de mise en correspondance entre perception et action, qui pourrait servir à la compréhension des actions de l'autre, fonction qui est à la base des relations sociales et particulièrement de la communication interindividuelle. Or, puisque chez les singes la communication interindividuelle passe souvent par des gestes faciaux, l'objectif dans le cadre de ce projet sera de tester la présence de neurones miroir pour les actions de la face et de la bouche, par l'enregistrement de l'activité neurale dans la zone latérale du cortex prémoteur ventral, zone où des microstimulations électriques produisent des actions de la face et de la bouche. La découverte éventuelle de neurones miroir pour des actions de la face et de la bouche serait très importante dans le cadre de l'homologie déjà décrite entre l'aire F5 du cortex du singe et l'aire de Broca chez l'homme.

Les expériences seront conduites de la manière suivante. Des singes éveillés assis sur des sièges spéciaux seront entraînés à observer des présentations vidéo 3D de séquences d'actions de la face et de la bouche exécutées par un expérimentateur ou par un autre singe. Les séquences vidéo 3D seront préparées avant le début de la phase d'apprentissage, en utilisant un système d'enregistrement constitué de 2 caméras, une carte d'acquisition vidéo et un projecteur 3D, et un logiciel du commerce pour l'assemblage des séquences. Après l'entraînement, les séances d'enregistrement de neurones individuels démarreront. Nous testerons les réponses de neurones du cortex prémoteur ventral, à la présentation 3D de gestes faciaux, ainsi qu'à l'exécution de gestes de la face et de la bouche par le

singe. L'instrumentation nécessaire aux enregistrements extracellulaires intracorticaux, aux microstimulations et à l'analyse des potentiels d'action individuels sur PC, est bien maîtrisée au laboratoire.

## 2.2 Cadres et contenus des actions manuelles

Les travaux de Jacques Vauclair fourniront un cadre comparatif avec les précédents, en recherchant dans les comportements moteurs (à savoir la coopération bimanuelle) des primates non humains les deux composantes complémentaires, le cadre ("frame") et le contenu ("content") postulées par McNeilage pour rendre compte de l'organisation de la parole. L'état de la question concernant l'organisation motrice au niveau manuel et la spécialisation hémisphérique chez les primates est le suivant: la préférence et la performance d'une main par rapport à l'autre dépendent de la nature de la tâche et des contraintes posturales liées à la prise d'objets (Vauclair & Fagot, 1993). Ainsi, les activités manuelles impliquant une forte composante visuospatiale induisent un usage préférentiel de la main gauche chez le gorille et chez le babouin (Vauclair & Fagot, 1993). Néanmoins, sauf peut-être pour les chimpanzés qui présentent des préférences pour la main droite dans des proportions de l'ordre de 60%, (Vauclair & Fagot, 1993; Hopkins, 1994), les primates non humains ne manifestent pas au niveau des groupes, une prédominance systématique et forte d'une main sur l'autre contrairement à l'homme (entre 85%-95% de droitiers: Annett, 1995).

Peu d'études ont porté sur la manière dont les deux mains éventuellement coopèrent dans les activités spontanées ou apprises chez les primates non humains (Vauclair, 1993). L'activité de coopération bimanuelle et les éventuelles asymétries entre les mains offrent pourtant un contexte adéquat pour tester le mode d'organisation "frame-content" de MacNeilage. En effet, chez les individus droitiers, la main gauche offre le cadre (sorte de contexte postural) dans lequel l'activité de la main droite insère des contenus. Ainsi, le projet concernera l'étude chez le babouin anubis (son mode de vie essentiellement terrestre l'a conduit à développer une main capable de réaliser des pinces fines pouce-index et un usage varié dans les comportements alimentaires et sociaux comme l'épouillage). L'étude portera à la fois sur les coopérations bimanuelles dans des comportements spontanés (par ex. au cours de l'épouillage social, une main écarte la fourrure pendant que l'autre explore) et dans des tests de coopération bimanuelle. Deux de ces tests ont été développés avec succès sur le babouin dans notre équipe. Le premier porte sur l'usage coordonné des mains dans une situation d'atteinte de nourriture placée à l'extrémité d'un tube transparent. Le second requiert la manipulation d'un objet puisqu'il s'agit d'un test d'ouverture d'une boîte contenant un aliment. Le dispositif est présenté au singe de telle façon que la boîte doit être bloquée avec une main pendant que l'autre main manipule le couvercle. Les modes d'organisation et de coopération entre les mains et les éventuels biais de latéralité au niveau des groupes seront comparés avec les préférences des babouins aux tests plus classiques de prises unimanuelles d'objets (Vauclair & Fagot, 1987). Les résultats de ces études permettront (a) de vérifier l'existence et la forme de l'organisation bimanuelle des activités manuelles et (b) de mieux comprendre l'avantage adaptatif de la spécialisation manuelle et de sa latéralisation hémisphérique (Vauclair, 1993). Surtout, ces recherches devraient (c) déterminer si le mode "frame/content" de coopération bimanuelle postulé par McNeilage pour la parole pourrait constituer un des précurseurs phylogénétiques de la structure duale et sérielle du langage et de son substrat cérébral.

### • Action 3 – L'homme et la parole

Les travaux dans cette action porteront dans trois directions étroitement complémentaires : l'analyse de données d'acquisition visant à mettre au net les étapes permettant à l'enfant d'atteindre la maturité de ses capacités de contrôle orofacial et de parler, l'étude par imagerie cérébrale fonctionnelle des circuits impliqués, et l'intégration de ces données sur les processus et les circuits dans le cadre d'un modèle robotique anthropomorphe.

## 3.1 Une histoire développementale

L'analyse des données d'acquisition se fera conjointement et en relation entre l'ICP et le Département de Psychologie d'Austin, dans le cadre de la théorie " frame-content " de MacNeilage et Davis, qui postule que la parole est faite de deux composantes de base – un cadre oscillatoire (frame) fournissant la syllabe, et un contenu segmental (content) qui vient moduler ce cadre – contrôlées par deux systèmes distincts, un système prémoteur mésial incluant cortex cingulaire antérieur et aire motrice supplémentaire, responsable des cyclicités endogènes (intrinsèques), et un système prémoteur latéral incluant notamment les aires de Broca et de Wernicke, en charge de l'apprentissage exogène (extrinsèque) des contenus du système phonologique.

Barbara Davis étudiera dans ce contexte la toute première phase de vocalisation, qui précède et accompagne le lancement des premières " frames " du babillage canonique. Une hypothèse classique sur l'acquisition des voyelles, d'ailleurs reliée à un thème déjà évoqué dans l'Action 1, est que le conduit vocal du bébé, de par la position haute du larynx, aurait une capacité restreinte à produire des voyelles et notamment ne pourrait produire les voyelles cardinales /i/, /u/ et /a/. Cette limitation cesserait entre 4 et 7 mois, avec une descente du larynx qui transformerait le conduit vocal en une réelle " configuration à deux tubes " (Lieberman, 1994). Cette séquence d'événements est censée récapituler la progression phylogénétique vers la parole. Cependant, Boë et Maeda (1999) ont montré qu'un modèle de conduit vocal de bébé peut en fait produire des voyelles cardinales, ce qui remet en cause le scénario anatomique de Lieberman pour le développement et la phylogenèse. L'objectif dans ce projet est de mettre en place une nouvelle conception du développement de la capacité des bébés à configurer leur conduit vocal pour produire des voyelles. Le modèle de l'ICP, raffiné dans le cadre de l'Action 1, sera utilisé pour simuler les spectres acoustiques de voyelles effectivement produites par des bébés dans la phase de babillage (7-12 mois). Les configurations articulatoires-acoustiques produites par le modèle dans la phase de simulation fourniront une estimation de la capacité des bébés à configurer leur conduit vocal pour produire ces sons. Ces simulations seront mises en correspondance

avec les données de MacNeilage et Davis qui viennent de publier une étude acoustique sur les spectres vocaliques de 25000 productions de bébés entre 7 et 42 mois.

L'équipe de Christian Abry (Anne Vilain, Stéphanie Brosda) s'attachera à mettre en évidence les étapes qui pourraient permettre la maîtrise progressive des contrôles orofaciaux et ainsi l'acquisition des contenus à l'intérieur des cadres syllabiques émergeant des "frames". L'hypothèse actuelle de cette équipe est que cette acquisition passe par deux étapes cruciales. Dans un premier temps, les contacts labiaux ou linguo-palataux permettent d'acquérir une maîtrise des constriction locales pour la production des consonnes, et notamment des plosives. Dans une seconde phase, l'enfant peut, en s'appuyant sur cette maîtrise de constriction locales pour les consonnes, acquérir peu à peu un contrôle global des configurations vocaliques. Pour mieux caractériser ces phases, il s'agira de recueillir des données expérimentales sur le babillage canonique provenant de sujets d'âges variant entre 7 et 17 mois. Ces données devront être transcriptionnelles, établies à partir d'enregistrements audio-visuels, car les articulations de bébés ne sont que difficilement transcriposables en l'absence d'informations bi-modales. Ne s'agissant encore que de transcriptions basées sur la perception humaine (*a fortiori* subjective) il sera d'un grand intérêt de faire des analyses acoustiques de ces enregistrements. Il n'est peut-être pas possible de prouver la justesse des données transcriptionnelles par celles acoustiques ou inversement. Ces deux modes sont en effet complémentaires ; en nous servant ainsi de ces informations différentes nous aurons des données d'une fiabilité meilleure que celles des études actuellement disponibles. L'acoustique étant la conséquence directe de l'articulation nous pourrions vérifier notre hypothèse sur la coarticulation et son développement du mode configurationnel au mode gestuel. Les transitions formantiques nous donneront de précieux renseignements sur le couplage de la langue avec la mandibule (début du babillage) et leur découplage progressif correspondant à des mouvements indépendants. Ces données seront incrémentées, autant que possible, de données articulatoires. Ces données viennent de capteurs placés à différents points sur le visage du bébé, enregistrant minutieusement les mouvements faits par le sujet. Il s'agirait ici de données certes distales par rapport aux signaux neuronaux mais proximales par rapport aux données transcriptionnelles et mêmes acoustiques. La comparaison entre les données transcriptionnelles, acoustiques et articulatoires nous procurera une image fiable de la réalisation périphérique de l'acquisition du contrôle moteur du conduit vocal. Ces données seront autant que possible réinterprétées à la lumière des modèles articulatoires disponibles au laboratoire.

### 3.2 Les circuits neuronaux associés

Les circuits corticaux de la production de la parole seront étudiés par Peter MacNeilage dans le cadre de sa théorie de l'acquisition et de l'évolution citée ci-dessus. Selon la théorie frame-content, un système incluant le cortex prémoteur médial de l'Aire Motrice Supplémentaire (AMS) serait responsable de la génération des cadres syllabiques, tandis qu'un système incluant l'aire ventrale prémotrice 44 (aire de Broca) serait plutôt en charge des détails des contenus segmentaux, c'est-à-dire les consonnes et les voyelles. Cette hypothèse sera testée par IRMF, avec deux conditions supposées favoriser respectivement l'une et l'autre aire :

- (a) la production de " parole réitérante ", condition dans laquelle les demandes sur les contenus segmentaux sont minimisées mais pas les demandes sur la production de syllabes, devrait conduire à une activité plus forte de l'AMS que de l'aire 44. Dans cette tâche, les sujets auront à simuler des mots ou des phrases en utilisant des répétitions d'une syllabe unique. Ainsi, dans la production du mot anglais " concatenate ", le sujet produit " maMAmama ", respectant le bon nombre de syllabes et l'accent sur la seconde syllabe.
- (b) La production de parole " bite block " avec mâchoire bloquée éliminera la demande sur la mandibule pour la syllabification mais augmentera la demande segmentale pour compenser la perturbation due à la position inhabituelle de la mâchoire. Cette condition devrait produire une activité plus forte dans l'aire 44 que dans l'AMS.

Les circuits corticaux de la perception audiovisuelle de la parole seront étudiés par Ruth Campbell, spécialiste reconnue de la perception audiovisuelle du point de vue de la psychologie et de la neuropsychologie (Dodd & Campbell, 1982, Campbell et al, 1986; Campbell, Dodd & Burnham, 1998). Les travaux récents de Campbell (soutenus par le Medical Research Council) l'ont conduit à une première série de résultats IRMF sur la circuiterie corticale de la perception visuelle de la parole, avec des questions portant sur la plasticité corticale (différences entre sourds de naissance et normo-entendants) et la sélectivité à la tâche (circuits de la perception visuelle de la parole partagés ou non par d'autres tâches de perception visuelle). Les résultats ont mis en évidence le sulcus temporal supérieur (STS), région d'association multimodale, comme une région critique pour la lecture labiale. Un point important concerne le rôle du gyrus de Heschl (voir MacSweeney et al a,b), qui est censé n'intervenir que dans l'audition, et présente pourtant une activité dans le cas de sujets normo-entendants, ce qui suggère que le "cortex auditif" pourrait être spécifique non de la modalité mais du contenu du flux d'information. On peut alors se demander comment se fait le lien entre différents systèmes monomodaux, et quelles en sont les caractéristiques de traitement de l'information (Calvert et al, 1999, in press). Le STS est connecté à des régions en charge de la production de la parole dans les aires latérales préfrontales. De plus, voir le locuteur semble y produire plus d'activité que l'entendre (Campbell et al submitted). On en arrive ainsi à un système typique de compréhension perceptive des actions, sur le principe des neurones miroir de l'équipe de Rizzolatti, avec un système neuronal de production-perception de la parole impliquant les régions latérale préfrontale et temporale, et accordé sur les caractéristiques des gestes de la parole. Dans le présent projet il s'agira de poursuivre ces études, avec un paradigme de matching pour des vues d'actions faciales, impliquant des actions de parole, ou autres, voire des actions impossibles (générées par ordinateur), en se centrant sur la région latérale préfrontale. L'hypothèse est que le matching visuel d'actions faciales de type parole générera de l'activité dans l'aire de Broca (et dans son homologue droite) tandis que des conditions contrôle (matching de segments de parole audio, ou d'images de visage dépourvu des sens), n'en produiront pas. Nous effectuerons également des expériences comportementales avec des sujets

sourds et des sujets entendants, et avec des patients aphasiques, afin d'explorer ces questions plus avant.

### 3.3 Modélisation robotique

Jean-Luc Schwartz aura dans ce projet la responsabilité des travaux de modélisation robotique. A l'ICP, Schwartz et Boë ont développé un cadre théorique : *la Théorie de la perception pour le contrôle de l'action*. Nous considérons la perception — et donc l'apprentissage de la parole — comme l'ensemble des processus perceptifs (auditifs, visuels et orosensoriels) permettant de récupérer et de contraindre les cibles et les phases des gestes vocaux. La perception fournit ainsi au sujet un ensemble de représentations pour le contrôle de ses propres actions (leur spécification), pour le suivi des actions de l'autre (leur récupération via leur mise en forme ; et donc, d'une certaine manière là aussi, leur spécification) et pour la morphogenèse des unités du langage (des contraintes et pressions périphériques sur l'émergence d'une phonologie).

Cette théorie peut s'instancier par un *agent de communication multisensoriel*, un androïde disposant de la capacité d'articuler, d'entendre, de voir, de ressentir par le toucher et la proprioception l'état de son conduit vocal et celui de son interlocuteur. C'est cet agent qui permet de déposer en un même réceptacle nos connaissances et nos hypothèses sur la perception et la production de parole, de les mettre dans un champ évolutif correspondant à la croissance et à l'acquisition de la parole, puis éventuellement à ses conditions d'émergence et d'évolution. Notre androïde est constitué d'un modèle articulatoire, de capteurs sensoriels très simples (audition, vision, proprioception, somesthésie, pour laquelle nous avons proposé un modèle original, Schwartz et Boë, 2000). On peut alors le lancer dans l'apprentissage de ses représentations sensori-motrices, cruciales pour entrer dans le jeu de l'action-perception qui est le jeu de la parole. Un point central pour nous est l'hypothèse selon laquelle les représentations perceptives et motrices ne sont pas préexistantes, mais au contraire émergent conjointement, et en se contraignant mutuellement, au cours d'un mécanisme d'exploration *progressive* de l'espace des phases articulatoire-auditives. Un ingrédient crucial de notre androïde est donc la capacité d'apprendre d'abord des *correspondances statistiques locales entre gestes et percepts multisensoriels* au cours du babillage endogène, puis de tenter *d'extrapoler* ces relations pour explorer et apprendre de nouveaux chemins, et s'approcher petit à petit de ses cibles. Un premier modèle a été présenté par Schwartz et al. (2000). Il s'agira dans ce projet de reprendre ce noyau initial et de le mettre en accord avec les données comportementales et les modèles proposés par les partenaires de l'action 3. Nous proposerons ainsi à notre modèle des séquences d'exploration reprenant les phases endogènes de vocalisation initiale, puis de babillage canonique, puis les phases exogènes d'acquisition progressive des contrôles locaux et globaux, jusqu'à la maîtrise des contenus. Nous testerons la capacité de notre modèle à apprendre correctement ces séquences, et à les exploiter pour construire des représentations perceptives et des comportements moteurs adaptés.

## IV. Références principales

(Nous ne présentons ici qu'une ou deux références principales par partenaire)

- Abry, C., Stefanuto, M., Vilain, A., & Laboissière, R. (2000). What can the utterance “tan tan” of Broca's patient Leborgne tell us about the hypothesis of an emergent “babble-syllable” downloaded by SMA ? To appear in, J. Durand & B. Laks (eds.) “*Phonology: from Phonetics to Cognition*”. Oxford University Press.
- Boë, L.J., Maeda, S., Abry, C., & Heim, J.L. (1998). [i a u] ? À la portée d'un conduit vocal de Néandertal. *Actes XXII<sup>e</sup> JEPs*, 245-248.
- Campbell, R., Dodd, D., & Burnham, D. (eds.) (1998) *Hearing by eye, II. Perspectives and directions in research on audiovisual aspects of language processing*. Hove (UK) : Psychology Press.
- Campbell, R. et al. (1999). Activation in auditory cortex by speechreading in hearing people: fMRI studies. *Proc. AVSP'99*, 45-50.
- Demolin, D. (2000). The evolution and control of tongue movement in speech. *ATR Workshop on Speech Evolution*, Munich.
- Heim J.-L. (1989) Une nouvelle reconstitution du crâne néandertalien de la Chapelle-aux-Saints. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 308, série II, n° 6, 1187-1192.
- Heim J.-L. (1990) La nouvelle reconstitution du crâne néandertalien de la Chapelle-aux-Saints. Méthode et résultats. *Bull. et Mém. de la Soc. d'Anthropol. de Paris* 6, 1-2, 94-117.
- Liljencrants, J., & Lindblom, B. (1972). Numerical simulations of vowel quality systems: The role of perceptual contrast. *Language*, 48, 839-862.
- MacNeilage, P.F. (1998). The frame/content theory of evolution of speech production. *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 499-546.
- MacNeilage, P.F., & Davis, B.L. (1990). Acquisition of speech production: the achievement of segmental independence. In W.H. Hardcastle & A. Marchal (eds.) *Speech production and speech*

- modelling* (pp. 55-68). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M.A. (1998). Language within our grasp. *TINS*, 21, 188-194.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V., & Fogassi, L. (1996). Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Cognitive Brain Research*, 3, 131-141.
- Schwartz, J.L., Abry, C., Boë, L.J., & Cathiard, M. (2000). Phonology in a theory of perception-for-action-control. In J. Durand, B. Laks (eds.) *Phonology : from Phonetics to Cognition*. Oxford: Oxford University Press (à paraître).
- Takemoto, H. (2000). Morphological analysis and 3D modeling of the tongue musculature in the human and chimpanzee. *ATR Workshop on Speech Evolution*, Munich.
- Vauclair, J. (1998). La communication des primates et le langage de l'homme. *In Les Origines de l'homme* (sous la dir. Y. Coppens), pp. 86-93. Paris: Editions Tallandier.
- Vauclair, J. (1998). *L'homme et le singe. Psychologie Comparée*. Flammarion (coll. Dominos).