



HAL
open science

Spécialisation hémisphérique et communication chez le babouin *Papio anubis*

Alice Bertello

► **To cite this version:**

Alice Bertello. Spécialisation hémisphérique et communication chez le babouin *Papio anubis*. Médecine vétérinaire et santé animale. 2015. dumas-04574713

HAL Id: dumas-04574713

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04574713>

Submitted on 14 May 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : [http://oatao.univ-toulouse.fr/
Eprints ID : 14678](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints ID : 14678)

To cite this version :

Bertello, Alice. *Spécialisation hémisphérique et communication chez le babouin *Papio anubis**. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2015, 112 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

SPECIALISATION HEMISPHERIQUE ET COMMUNICATION CHEZ LE BABOUIN *PAPIO ANUBIS*

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

BERTELLO Alice

Née, le 20 juillet 1989 à Marseille (13)

Directeur de thèse : M. Fabrice CONCHOU

JURY

PRESIDENT :
Mme Isabelle BERRY

Professeure à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :
M. Fabrice CONCHOU
Mme Alexandra DEVIERS

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRE INVITE :
M. Adrien MEGUERDITCHAIN

Chargé de Recherche CNRS (CR2), Université AIX-MARSEILLE

**Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directrice : **Madame Isabelle CHMITELIN**

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **AUTEFAGE André**, *Pathologie chirurgicale*
- Mme **CLAUW Martine**, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie Pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- M. **FRANC Michel**, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. **MARTINEAU Guy**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
- M. **PETIT Claude**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **REGNIER Alain**, *Physiopathologie oculaire*
- M. **SHELCHER François**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BERTHELOT Xavier**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootecnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD, Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme **BENARD Geneviève**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la Reproduction*
- M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. **LIGNEREUX Yves**, *Anatomie*
- M. **PICAVET Dominique**, *Pathologie infectieuse*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

- Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
- M. **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
Mme **DANIELS Héléne**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mlle **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*
Mme **WARET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

- M. **DAHAN Julien**, *Médecine Interne*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
M. **TANIS Jean-Benoît**, *Anatomie – Imagerie Médicale*

A NOTRE PRESIDENTE DE THESE

Madame la Professeur Isabelle Berry,

Professeure à l'université Paul Sabatier de Toulouse

Praticien hospitalier

Biophysique

Qui nous a fait l'honneur de présider le jury de notre thèse.

Remerciements et hommage respectueux

A NOTRE JURY DE THESE

A Monsieur le Docteur Fabrice Conchou

Maître de Conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Imagerie Médicale

Qui nous a guidé dans l'élaboration de ce travail et permis de le mener à bien.

Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre vive gratitude et de notre profond respect.

A Madame le Docteur Alexandra Deviers

Maître de Conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Anatomie et imagerie médicale

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.

Qu'elle veuille bien accepter ici le témoignage de notre profond respect.

A Monsieur Adrien Meguerditchian,

Chargé de recherche CNRS (CR2),

Laboratoire de Psychologie Cognitive UMR7290

Université Aix-Marseille / CNRS

Qui nous a fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.

Qu'il veuille bien accepter ici le témoignage de notre profond respect.

Pour tous ceux sans qui le projet n'aurait pas abouti :

Merci à **Fabrice Conchou** pour m'avoir appuyé dans mon projet,

Merci à **Adrien Meguerditchian** pour m'avoir intégrée dans l'équipe, pour son encadrement scientifique et pour tous les croissants que l'on a partagés.

Merci à **Romain Lacoste** et **Sandrine Melot-Dusseau** et **Ivan Balansard** pour leur encadrement scientifique et la confiance qu'ils m'ont accordée.

Un grand merci à **Bruno Nazarian** et **Jean-Luc Anton** pour leurs très grandes compétences scientifiques, leur gentillesse et leur bienveillance.

Merci à **Damien Marie** pour le traitement des images.

Merci à la station de primatologie de Rousset et tout particulièrement à son équipe de soigneurs, **Jean-Christophe Marin** et **Jean-Noel Benoit** pour le transport des animaux mais aussi à, **Valérie Moulin**, **Fidji** et **Richard Francioly**, **Célia Sarradin**, **Brigitte Rimbaud**, **Sebastien Guiol** et **Camille Trendel**.

Merci **aux babouins** qui se sont prêtés aux expériences.

TABLE DES MATIÈRES

1	Partie Théorique	17
1.1	Le langage, définition caractéristiques et support neuro-anatomique	18
1.1.1	Le langage, une spécificité humaine	18
1.1.1.1	Le langage: définition	18
1.1.1.2	Le langage : une rupture entre l'Homme et l'animal	18
1.1.2	Bases neuro-anatomiques du langage	20
1.1.2.1	Les aires du langage	20
1.1.2.2	La compréhension et la production du langage	21
1.1.3	Langage et spécialisation hémisphérique	23
1.1.3.1	La spécialisation hémisphérique	23
1.1.3.2	Le langage	23
1.2	Le langage un système multimodal	25
1.2.1	L'aire de Broca	25
1.2.1.1	Aire de Broca et langage	25
1.2.1.2	Aire de Broca et fonctions non linguistiques	26
1.2.1.3	Les neurones miroirs	26
1.2.1.4	Le langage, une action	27
1.2.2	Le geste est indissociable de la parole	28
1.2.2.1	Les gestes et leur rapport au langage	28
1.2.2.2	La mise en place du langage par le geste chez l'enfant	28
1.2.2.3	Le langage des signes	29
1.2.3	Spécialisation hémisphérique et préférences manuelles	31
1.2.3.1	Geste et préférences manuelles	31
1.2.3.2	Langage et préférence manuelle	31
1.2.3.3	Les préférences manuelles un marqueur de la spécialisation hémisphérique	32

1.3	Vers une origine gestuelle du langage	34
1.3.1	La latéralité une spécificité de l'Homo sapiens ?	34
1.3.1.1	La latéralité dans le règne animal	34
1.3.1.2	La latéralité chez les hominidés	35
1.3.2	La question de l'origine du langage	36
1.3.2.1	L'apparition du langage articulé	36
1.3.2.2	Vers une origine gestuelle du langage	36
1.4	La communication des primates : une fenêtre vers l'origine du langage	38
1.4.1	Intérêt du modèle primate	38
1.4.2	Communication gestuelle et référentialité chez les primates non humains . .	40
1.4.3	Communication gestuelle et intentionnalité chez les primates non humains .	41
1.4.4	Communication gestuelle et référentialité chez les primates non humains . .	42
1.4.5	Communication gestuelle et latéralité chez les primates non humains	43
1.5	Le projet langprimate	44
1.5.1	Problématique	44
1.5.2	Axes d'étude	45
1.5.3	Prédictions	45
2	Partie Experimentale	47
2.1	Spécialisation hémisphérique chez le babouin <i>Papio anubis</i>	48
2.1.1	Retour sur la spécialisation hémisphérique	48
2.1.1.1	Une asymétrie fonctionnelle	48
2.1.1.2	Une asymétrie anatomique	48
2.1.2	Chez les grands singes	50
2.1.3	Matériels et méthodes	52
2.1.3.1	L'imagerie par résonance magnétique	52
2.1.3.2	Sujets	57
2.1.3.3	L'acquisition des images	58
2.1.3.4	Le traitement des images	59
2.1.3.5	Résultats	61
2.2	La communication chez le babouin <i>Papio anubis</i>	63

2.2.1	Préférences manuelles et communication chez le babouin	63
2.2.1.1	Les préférences manuelles une spécificité humaine ?	63
2.2.1.2	De l'influence de la tâche.	64
2.2.2	Méthode	65
2.2.2.1	Sujets	65
2.2.2.2	Procédure	65
2.2.2.3	Analyse des données	68
2.2.3	Résultats	68
2.2.3.1	L'échantillon	68
2.2.3.2	Comparaison des préférences manuelles au niveau de la population	69
2.2.3.3	Corrélation entre la latéralité lors des différentes tâches	69
2.3	Aux origines du langage	71
2.3.1	Les marqueurs de la spécialisation hémisphérique chez les primates	71
2.3.1.1	Une asymétrie à gauche du planum temporal chez le babouin	71
2.3.1.2	Des préférences manuelles à droite	72
2.3.2	Vers une origine de la spécialisation hémisphérique	74
2.3.2.1	Spécialisation hémisphérique et préférence manuelle chez le babouin	74
2.3.2.2	Spécialisation hémisphérique et préférence manuelle chez le chimpanzé	74
2.3.2.3	La spécialisation hémisphérique, le substrat idéal au développement du langage	75
2.3.3	Aux origines du langage : vers un système bimodal	76
2.3.3.1	La communication vocale chez les primates	76
2.3.3.2	Une continuité entre communication gestuelle et communication vocale	78
2.3.3.3	Geste, vocalisations et neurone miroir	78
2.3.3.4	Proposition de scénario concernant l'apparition des précurseurs du langage	80
2.3.4	Conclusion et perspectives	81

Bibliographie

81

3 Annexes	99
3.1 Réorienter les IRM anatomiques avec ANALYZE	100
3.2 Le « Skull Strip »	107
3.3 Délimitations manuelle du planum temporal	110

TABLE DES FIGURES

1	Anatomie des différentes aires du langage (Bear, Connors, and Paradiso 2007) . . .	20
2	Processus cérébraux du langage (d'après Bear, exploring the brain)	22
3	Arbre phylogénétique des primates (d'après Perelman et al. 2011)	39
4	Schématisation du sujet dans la Machine d'IRM	52
5	Le spin d'un proton : une propriété magnétique intrinsèque du noyau	53
6	Le phénomène de polarisation	54
7	Perturbation de l'état d'équilibre du système	55
8	La relaxation	56
9	Positionnement du sujet avant l'acquisition des images	58
10	Séquence des coupes transversales montrant la procédure de délimitation manuelle du planum temporal dans l'hémisphère gauche du cerveau d'un babouin	60
11	Quantification de l'asymétrie du planum temporal dans le cerveau du babouin . . .	62
12	Un babouin mâle réalisant la tâche du tube (d'après Vauclair 2005)	66
13	Comportement de Handslapping (d'après Meguerditchian 2009)	67
14	Moyenne des indices de latéralité pour les comportements uni manuels, bi manuels et communicatif à l'échelle de la population	69
15	Comparaison de l'asymétrie du planum temporal entre l'Homme le chimpanzé et le babouin (d'après Geschwind et Lewitsky 1968 et Lyn et al 2011)	71

PARTIE THÉORIQUE :

LANGAGE ET COMMUNICATION CHEZ
LES PRIMATES NON HUMAINS

1.1 Le langage, définition caractéristiques et support neuro-anatomique

1.1.1 Le langage, une spécificité humaine

1.1.1.1 Le langage: définition

La communication, ou transmission d'une information entre deux organismes vivants est largement présente dans le monde animal. Elle peut être de nature chimique, par l'intermédiaire de phéromones comme chez les insectes sociaux (ex : Robinson et al. 2005), sonore par exemple chez les oiseaux (Wheatcroft and Price 2013) ou gestuelle chez le chimpanzé (William D. Hopkins and Wesley 2002). Parmi ces nombreux systèmes de communication du monde animal, les facultés cognitives qui régissent la communication humaine semblent remarquablement différentes des autres espèces. L'Homme utilise le langage. C'est un système de communication complexe qui utilise à la fois des sons, des symboles et des gestes dans le but de communiquer avec un autre individu. Il met en jeu des capacités cognitives complexes telles que l'associativité, la récursivité, la phonologie, la morphologie ou la pragmatique. C'est un système conceptuel et intentionnel impliquant des signaux vocaux à la fois flexibles et référentiels (Hauser, Chomsky, and Fitch 2002). De plus, d'un point de vue neuro-anatomique, il met en jeu des aires cérébrales bien précises. Il est universel dans les sociétés humaines, le nombre de dialectes existants s'élevant à plus de 10000.

1.1.1.2 Le langage : une rupture entre l'Homme et l'animal

L'étude du langage a longtemps été réservée aux linguistes qui le considéraient traditionnellement comme étant une spécificité de l'espèce humaine (Pinker and Jackendoff 2005). Cependant si certaines capacités comme la récursivité, la production et la compréhension de la parole le sont, la plupart des mécanismes nécessaires au langage sont partagés avec d'autres espèces animales (Fitch, Hauser, and Chomsky 2005). Par exemple les oiseaux et les primates non humains sont capables de produire et d'émettre des sons spécifiques communicatifs au sein des vocalisations de leur espèce (Wheatcroft and Price 2013). L'exemple le plus célèbre est celui de l'étude des

CHAPITRE 1. PARTIE THÉORIQUE

cris d'alarme des vervets (Seyfarth, Cheney, and Marler 1980). Ces singes poussent un cri différent selon le prédateur observé, ce qui engendre une réponse en conséquence des congénères. Ainsi plutôt que de mettre l'être humain à l'écart des autres espèces, il existe une autre manière de raisonner, en voyant les capacités du langage comme étant la mise en commun au cours de l'évolution de capacités cognitives déjà présentes à un certain degré chez d'autres espèces. La question qui en découle est celle des mécanismes évolutifs qui ont mené notre espèce à adopter un langage articulé.

Ce débat sur l'origine du langage fait l'objet de controverses depuis de nombreuses années au sein de disciplines telles que la linguistique, la biologie, la psychologie et l'éthologie (Bickerton 2007). En effet, s'il est indéniable que l'Homme est la seule espèce à posséder un langage articulé, une question qui reste entière est de savoir à partir de quelles caractéristiques et de quels substrats neuro-anatomiques de telles capacités cognitives ont pu émerger. Cette première partie sera un état de l'art des différentes études portant sur le langage et son origine, à commencer par ses bases neuro-anatomiques et son lien avec le geste et les préférences manuelles.

1.1.2 Bases neuro-anatomiques du langage

1.1.2.1 Les aires du langage

Le langage parvient à notre cerveau à travers les cortex visuels et auditifs et est produit et écrit par le système moteur. Il met en jeu un processus complexe entre ces aires sensorielles et motrices (Bear, Connors, and Paradiso 2007). C'est grâce à l'étude des aphasies, perte complète ou partielle des capacités de langage suite à des lésions cérébrales, qu'au XIXe siècle les neurologues Paul Broca et Karl Wernicke proposent le premier modèle des bases neurales du langage. Le premier a montré, en 1865, que lors de lésion du lobe frontal gauche une aphasie dite « motrice » se manifeste ; la compréhension du langage reste correcte mais la production de la parole est altérée (Broca 1865). En 1874, l'allemand Karl Wernicke a montré que des lésions toujours dans l'hémisphère gauche mais dans une région distincte de celle de Broca, pouvait également causer des aphasies. Dans ce cas là, la compréhension est altérée alors que la production de la parole reste correcte (Wernicke 1974). Ces observations ont permis de dessiner les aires principales du langage (figure 1) : l'aire de Broca qui s'étend sur les aires 44 et 45 de Brodmann, au niveau de la troisième circonvolution frontale, sur le gyrus frontal inférieur ; et l'aire de Wernicke située sur la face supérieure du lobe temporal entre le cortex auditif et le gyrus angulaire, elle correspond à l'aire 22 de la classification de Brodmann (Brodmann 1909).

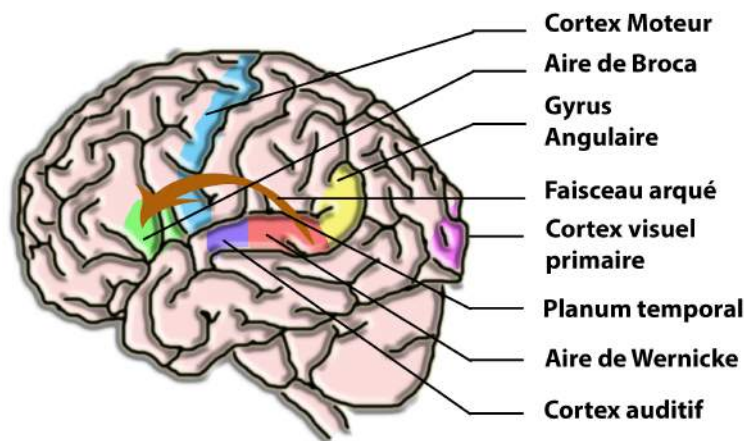


FIGURE 1 – Anatomie des différentes aires du langage (Bear, Connors, and Paradiso 2007)

CHAPITRE 1. PARTIE THÉORIQUE

1.1.2.2 *La compréhension et la production du langage*

Ces observations ont permis, plus tard, de proposer un modèle pour les processus cérébraux du langage qui inclue les aires de Broca et de Wernicke reliées par le faisceau arqué (Geschwind 1970). Il stipule que lorsque qu'un mot est perçu par le cerveau, que ce soit par le cortex visuel (mot écrit) ou bien par le cortex auditif (mot parlé), il a du sens lorsque cette information est intégrée par l'aire de Wernicke (en passant par le gyrus angulaire ou le cortex auditif). Dans un deuxième temps cette information est transmise à l'aire de Broca par le faisceau arqué. C'est dans celle-ci que le mot est traduit en un code pour les mouvements musculaires nécessaires pour le langage. Cette information est ensuite envoyée dans les aires motrices de la langue et des lèvres pour reproduire ce mot (figure 2). Ces observations historiques ont été largement confirmées par des études d'imagerie telle que l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) (Binder et al. 1997; Bookheimer 2002; Friederici 2009; Horwitz et al. 2003; Ojemann 1991). De plus, des études d'électrophysiologie et de spectroscopie proche infrarouge ont montré que cette latéralisation est présente dès la naissance (Friederici 2006 pour une revue de la littérature).

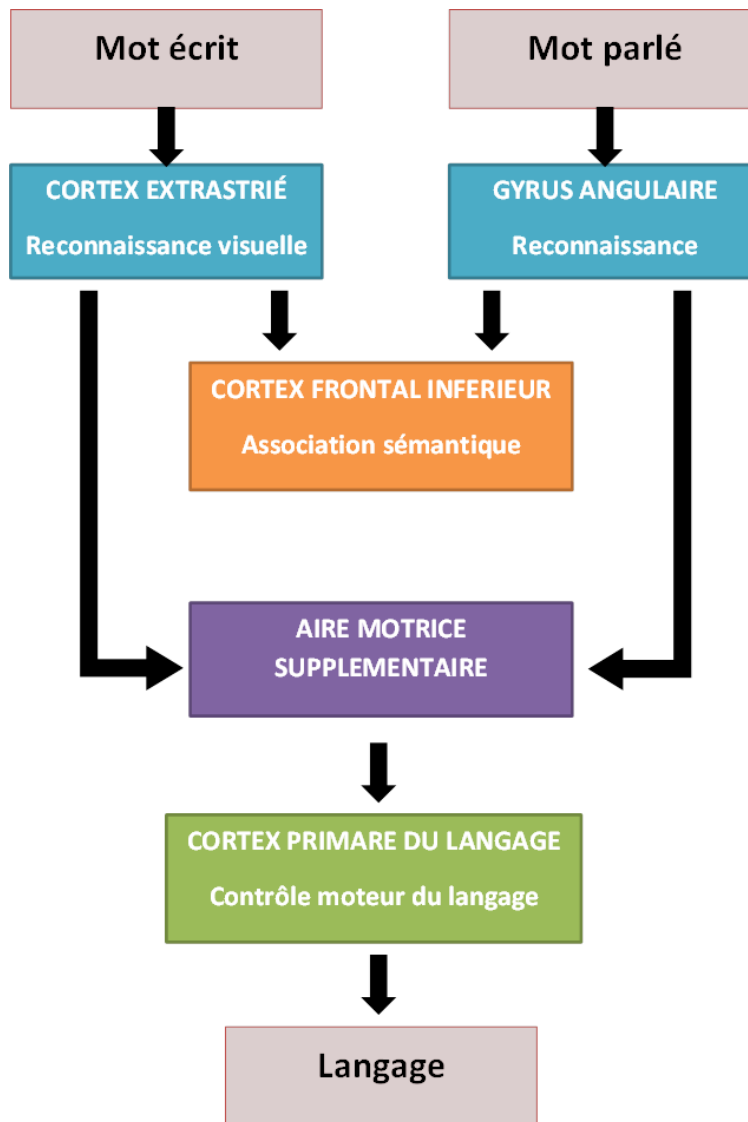


FIGURE 2 – Processus cérébraux du langage (d'après Bear, *exploring the brain*)

Ce modèle présente ses limites de par sa simplification. Mais malgré cela il demeure celui utilisé en clinique.

1.1.3 Langage et spécialisation hémisphérique

1.1.3.1 *La spécialisation hémisphérique*

Le développement des fonctions cognitives est limité par le volume de la boîte crânienne. En réponse à cette contrainte, on observe différentes stratégies mises en place concernant le fonctionnement de l'encéphale. Parmi elles, il existe un partage des fonctions cérébrales entre les deux hémisphères. Cette localisation préférentielle d'une fonction cognitive dans un hémisphère est appelée spécialisation hémisphérique. Cette division du travail entre les deux hémisphères permet d'optimiser son fonctionnement d'un point de vue spatial (chaque fonction n'est présente qu'une seule fois dans l'encéphale), mais aussi d'un point de vue efficacité en limitant le passage des messages nerveux entre les deux hémisphères (Aboitiz et al. 1992). Pour illustrer cette hypothèse une étude a montré une corrélation inverse entre la taille du cerveau et celle du corps calleux chez les mammifères, notamment chez les primates et les humains (Olivares, Montiel, and Aboitiz 2001).

1.1.3.2 *Le langage*

La fonction du langage est parmi les plus latéralisées du cerveau humain. Tout d'abord d'un point de vue anatomique, on observe une asymétrie des deux hémisphères au niveau des aires clés du langage. Geschwind et Levitsky ont mis en évidence en 1968, grâce à une étude historique de 100 cerveaux post-mortem, une asymétrie du planum temporal en faveur de l'hémisphère gauche dans 65% des cerveaux contre une asymétrie en faveur de l'hémisphère droit dans 11% des cerveaux. Le planum temporal gauche est en moyenne d'un tiers plus long que le droit (Geschwind and Levitsky 1968). Ces résultats ont été largement confirmés et étendus au gyrus angulaire inférieur, par des techniques d'imagerie par résonance magnétique et d'analyse statistique basées sur les voxels (Albert M. Galaburda et al. 1987; Watkins et al. 2001).

Ces résultats anatomiques ont leurs conséquences d'un point de vue fonctionnel. Chez l'Homme, on trouve un hémisphère dominant pour le langage, c'est à dire un hémisphère qui sera le siège des fonctions du langage. La procédure historique, qui est aussi le gold standard en matière de détermination de l'hémisphère dominant pour le langage, est la procédure Wada utilisée

pour la première fois en 1949 (Bauer et al. 2014). Elle consiste en l'étude du fonctionnement d'un seul hémisphère cérébral en injectant un barbiturique (l'amobarbital) dans une des deux artères carotides. La molécule agira préférentiellement au niveau de l'hémisphère ipsilatéral, c'est à dire du même côté de l'injection. Pendant la dizaine de minute que dure l'anesthésie, une moitié de cerveau seulement est sous l'action de l'amobarbital, le sujet se comporte comme s'il n'avait qu'un seul hémisphère fonctionnel. Lorsque l'hémisphère dominant pour le langage est anesthésié le patient est dans l'incapacité de répondre aux questions posées par l'expérimentateur, alors que lorsque l'on anesthésie le second hémisphère le patient comprend et répond aux questions de l'expérimentateur. Cette méthode est très utilisée chez des patients épileptiques en période préopératoire qui nécessitent une hémisphérectomie afin de prédire d'éventuelles séquelles d'une telle chirurgie mais elle est trop invasive pour être réalisée en routine. On utilise maintenant des méthodes comme l'échographie transcraniale Doppler (Knecht et al. 1998) ou l'IRM fonctionnelle (Dym et al. 2011) qui donnent des résultats aussi fiables (Bishop, Watt, and Papadatou-Pastou 2009). On se rend compte alors que, chez l'Homme la latéralisation des fonctions du langage est loin d'être aléatoire puisque l'hémisphère dominant pour le langage est le gauche pour 93% de la population.

Le langage est donc une fonction cérébrale complexe ayant pour particularité la dominance d'un hémisphère par rapport à l'autre, le plus souvent le gauche. Cette asymétrie neuro-anatomique a été historiquement associée à une autre asymétrie motrice : les préférences manuelles. Cette théorie sous-entend un lien entre langage et motricité.

1.2 Le langage un système multimodal

1.2.1 L'aire de Broca

Si du temps de Paul Broca cette aire était considérée comme une aire exclusivement impliquée dans la production du langage, des travaux plus récents ont montré que l'aire de Broca détient un rôle beaucoup plus large (Nishitani et al. 2005 pour une revue de la littérature).

1.2.1.1 Aire de Broca et langage

Comme il a été énoncé dans la première partie, l'aire de Broca est impliquée dans les fonctions du langage. Pour aller plus loin, cette aire est également activée lorsque l'on nomme des choses lors de tâches utilisant la sémantique ou la syntaxe, ou même lorsque l'on écoute quelqu'un parler. Les aires 44 et 45 sont également impliquées lorsque l'on apprend des règles de grammaire (Bookheimer 2002). On se rend compte alors que l'aire de Broca est à la fois impliquée dans la perception et dans la production du langage. Il faut noter que le gyrus frontal inférieur est le plus souvent activé bilatéralement mais avec une dominance pour l'hémisphère gauche pour ces fonctions (R Salmelin 1994). La prosodie ou l'intonation que nous donnons à notre langage parlé en fonction de nos émotions et de l'impact que nous voulons donner à notre discours est l'une des rares fonctions du langage à être localisée dans l'hémisphère droit (Mitchell et al. 2003). Finalement, sa position juste à côté du cortex pré-moteur et notamment de l'aire qui contrôle les mouvements des lèvres et de la langue fait de l'aire de Broca une candidate idéale au siège de la fonction du langage. Cependant son rôle ne se limite pas à cela (Cooper 2006).

1.2.1.2 Aire de Broca et fonctions non linguistiques

L'aire de Broca semble avoir un rôle important dans le processus de mémorisation, concernant ou non le langage. Une étude utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle a montré que la langue maternelle et une langue apprise font appel aux mêmes patterns d'activation de l'aire de Broca lorsque les deux langues sont apprises lors du développement du langage durant l'enfance mais pas lorsque la deuxième langue est apprise plus tard (Kim et al. 1997). Cela implique pour cette aire des fonctions à la fois de mémorisation à très long terme et à long terme. D'autre part, chez l'Homme, l'aire de Broca est impliquée dans la mémorisation pour des tâches de stockage d'informations (Smith and Jonides 1999).

L'aire de Broca est également impliquée dans l'action d'observer, de planifier de comprendre et d'imiter (Nishitani et al. 2005), mais aussi dans la réalisation de séquences hiérarchisées comme la conduite d'une voiture ou réalisation d'une recette de cuisine (Koechlin and Jubault 2006). En d'autres termes, l'aire de Broca va agir pour le traitement séquentiel d'unités d'action pour les réunir et leur donner un sens (Fadiga et al. 2006). Elle entre également en jeu lors de l'observation ou de la réalisation de mouvements motivés par un but (Montgomery, Isenberg, and Haxby 2007). Ce phénomène est observé seulement pour des gestes intentionnels comme par exemple tourner une clef dans une serrure mais pas pour des actions non significatives (Decety et al. 1997). Cette observation sous-entend l'implication d'un système particulier de neurones : les neurones miroirs.

1.2.1.3 Les neurones miroirs

Pour vivre en société il est important de comprendre les actions des autres. Une classe de neurones visuomoteurs appelés « neurones miroirs » est à l'origine de cette fonction. Elle a été mise en évidence d'abord chez le macaque dans les années 1990 par des méthodes d'électrophysiologie visant à enregistrer les décharges neuronales (« single cell recording »). Ces neurones sont activés à la fois lorsque le sujet prend un objet avec sa main et lorsqu'il regarde un congénère réaliser la même action (Rizzolatti and Craighero 2004). Chez le macaque ils sont localisés dans la partie rostrale du cortex pré-moteur ventral appelé aire F5. Cette zone correspond à l'aire numéro

44 de la classification de Brodmann et englobe une partie de l'aire homologue à l'aire de Broca chez l'Homme (Giacomo Rizzolatti and Arbib 1998).

Chez l'Homme, il n'existe pas d'étude sur l'enregistrement de l'activité d'un seul neurone mais de nombreuses données montrent de manière indirecte l'existence d'un système de neurones miroirs. La méthode de tomographie à émission de positrons (TEP) a montré que l'aire de Broca est activée par l'intermédiaire des neurones miroirs, quand le sujet observe imagine et imite l'utilisation et la saisie d'un objet (G. Rizzolatti et al. 1996). La technique de magnétoencéphalographie (MEG) a révélé que ce système miroir est impliqué également lorsque le sujet observe, imite ou réalise des mouvements des lèvres (Nishitani and Hari 2002). Le système de neurones miroirs, étant présent chez d'autres espèces de primates comme le macaque, il pourrait constituer un prérequis à la communication entre deux interlocuteurs et le substrat idéal pour l'émergence de capacités cognitives comme la compréhension ou alors l'empathie.

1.2.1.4 *Le langage, une action*

Ce système de neurones miroirs associé aux fonctions non linguistiques de l'aire de Broca fait ressortir le rôle avant tout moteur de cette aire. Elle va avoir un rôle prépondérant dans la production de mots et de gestes. Dans une certaine mesure la production et la compréhension du langage peut finalement être considérée comme de l'exécution, l'observation et l'interprétation de gestes. Lieberman et Mattingly (Lieberman and Mattingly 1985) sont allés jusqu'à énoncer une théorie disant que l'on comprendrait le langage par la façon avec laquelle il est articulé plutôt que par les caractéristiques acoustiques des sons produits . L'aire de Broca, à travers l'action des neurones miroirs, peut être perçue comme une interface entre action et perception que cette action soit impliquée dans le langage ou non. De ce point de vue, le langage tient une place de choix au sein du système miroir se plaçant comme une capacité plus générale à interpréter les mouvements d'un tiers. Ces découvertes mettent en avant le rôle « moteur » de l'aire de Broca et mettent la communication gestuelle au centre de la communication humaine.

1.2.2 Le geste est indissociable de la parole

1.2.2.1 Les gestes et leur rapport au langage

Le langage et la production de gestes semblent connectés à un tel degré qu'ils sont de plus en plus considérés comme provenant d'un seul et unique processus (Goldin-Meadow 1999). Le langage à proprement parler n'est pas seul à intervenir dans la communication humaine. Lorsqu'il parle, l'Homme réalise des gestes (McNeill 1992). La plupart du temps ils sont involontaires et n'ont pas de fonction linguistique mais ils accompagnent le langage (Goldin-Meadow 1999). On parle alors de gestes iconiques (ex : un mouvement de main). Ils peuvent aussi renforcer le propos. On parle alors de gestes déictiques (ex : le geste de pointage). Bernardis et M. Gentilucci ont montré que le geste renforce la parole dans le but d'attirer l'attention de l'interlocuteur (Bernardis and Gentilucci 2006), par exemple le geste d'agitation de la main lorsque quelqu'un dit « au revoir » est plus ample et plus long lorsqu'il est accompagné du son (Goldin-Meadow 2005). Mais parfois ces gestes communicatifs peuvent se substituer au langage et avoir une dimension symbolique comme par exemple dans le langage des signes chez les sourds-muets (Marshall and Morgan 2015). Ces gestes sont le plus souvent réalisés de manière inconsciente. On les observe même lorsque la personne qui parle sait qu'ils ne seront pas vus, par exemple lorsque l'on est au téléphone. On voit également apparaître ce genre de geste chez des personnes aveugles de naissance (J. M. Iverson and Goldin-Meadow 1998). Chez les bègues les mouvements de mains relatifs au langage s'arrêtent lorsque le langage s'arrête, mais pas les autres mouvements (Mayberry RI and Jacques J. 2000).

Ces observations sont en faveur d'un système commun au geste et au langage. Nous allons détailler certains de ces exemples

1.2.2.2 La mise en place du langage par le geste chez l'enfant

Ce lien fort entre langage et action est appuyé par des études de l'apprentissage du langage. Iverson et Thelen, ont réalisé en 2005 une revue de la progression du lien entre les mains et la bouche chez les nourrissons. Elles ont montré qu'un lien entre main et bouche existe dès le

CHAPITRE 1. PARTIE THÉORIQUE

plus jeune âge (notons l'exemple du nourrisson qui suce son pouce) (Jana M. Iverson and Goldin-Meadow 2005). D'autre part le développement de la motricité n'est pas seulement lié à celui du langage, le geste en facilite son apprentissage. Vers l'âge de 6-8 mois des mouvements rythmiques des mains apparaissent simultanément aux premiers babillages. Ces derniers sont connus pour être une prédisposition à la formation des premières syllabes chez l'enfant (Oller 2000). Mais surtout, les enfants utilisent le geste pour communiquer avant de pouvoir parler (Bates 1976). Entre 9 et 14 mois les babillages laissent place aux premiers mots lorsque la motricité fine commence à se développer et avec elle les premiers gestes communicatifs. Ensuite, à partir de 16 mois on voit apparaître les premières combinaisons simultanées de gestes associés à des mots. Ils consistent le plus souvent en l'extension du bras en direction d'un objet. On appelle cela le « pointage ». Ils sont dans un premier temps déictiques, c'est à dire qu'ils font référence directement au contexte, à un objet qui est devant eux par exemple. Ces gestes sont un moyen pour l'enfant de se référer à un objet qu'il n'a pas la capacité de nommer pour le moment (Jana M. Iverson and Goldin-Meadow 2005). Par exemple pour apprendre le mot chien, l'enfant va pointer du doigt l'animal en disant le mot « chien ». Le geste de pointage, qui apparaît vers 10-12 mois, s'intensifie durant la deuxième année. C'est la démonstration de la mise en place d'une communication intentionnelle et référentielle chez l'enfant. Plus tard vers 22-30 mois les gestes iconiques vont permettre à l'enfant d'étendre son vocabulaire (Oztop, Kawato, and Arbib 2013). A travers cette imitation l'acquisition du langage et l'utilisation du geste pourraient être réalisés par le biais des neurones miroirs dans l'aire de Broca (Kohler et al. 2002).

1.2.2.3 *Le langage des signes*

Un autre argument qui met en valeur l'importance du geste dans les fonctions du langage est l'étude du langage des signes chez les personnes sourdes et malentendantes. En effet, même s'il n'utilise en aucun cas la vocalisation il comporte dans ses gestes toutes les composantes de notre langage parlé que ce soit au niveau morphologique ou syntaxique (par exemple Emmorey 2001). La question qui se pose à présent est de savoir s'il existe les mêmes asymétries du point de vue comportemental et neuro-anatomique chez les personnes sourdes que chez les personnes utilisant le langage articulé.

L'étude des conséquences de lésions des lobes frontaux et pariétaux montre les mêmes effets sur les malentendants que sur les autres personnes. On a noté la présence d'aphasies uniquement lors de traumatisme au niveau de l'hémisphère gauche (Doreen Kimura, Davidson, and McCormick 1982). D'autre part des études d'imagerie ont également montré une prédominance de l'hémisphère gauche lorsqu'une personne signe, ce qui n'est pas le cas lors de la production de gestes quelconques (Grossi et al. 1996). Finalement l'imagerie fonctionnelle a montré une « speech like » activation de l'aire de Broca dans l'hémisphère gauche chez les sourds. D'un point de vue neuro-anatomique cette hypothèse est confortée par le fait que les fonctions motrices de l'aire de Broca prennent de plus en plus d'importance. Certains chercheurs se sont penchés également sur le développement du langage chez des enfants nés de parents sourds. On remarque chez eux la présence de gestes se rapprochant du babillage (Petitto et al. 2001). A ma connaissance il n'existe pas d'étude reliant les préférences manuelles à l'hémisphère dominant pour le langage chez cette catégorie de personne.

1.2.3 Spécialisation hémisphérique et préférences manuelles

1.2.3.1 Geste et préférences manuelles

La population humaine est à 90% droitère (Annett 1985). Cette préférence manuelle est le signe fonctionnel d'une dominance de l'hémisphère gauche pour le contrôle des activités motrices fines. Elle constitue une manifestation comportementale de la spécialisation hémisphérique. La direction de l'asymétrie manuelle est le reflet d'une dominance fonctionnelle de l'hémisphère controlatéral.

Les êtres humains ne sont pas droitiers que pour des actions de manipulation d'objets. Ils le sont également pour la production de gestes communicatifs. Lors de la production de gestes communicatifs on retrouve généralement une préférence pour la main droite (Lavergne and Kimura 1987). Pour les personnes qui signent, les deux mains n'ont en général pas un rôle équivalent, une main est dite encore « dominante ». Le plus souvent cette main est la droite (Vaid, Bellugi, and Poizner 1989). Chez l'enfant l'asymétrie pour la main droite se développe en parallèle de l'apprentissage du langage (Blake, O'Rourke, and Borzellino 1994). Cela sous-entend que la spécialisation hémisphérique se mettrait en place progressivement lors de la maturation du système nerveux par le biais du développement du langage.

On observe également des patterns de préférences manuelles différents pour des gestes communicatifs et pour des actions simplement motrices (Bonvillian, Richards, and Dooley 1997). Lorsque l'enfant communique, les préférences manuelles sont plus prononcées et arrivent plus tôt dans le développement. Cette observation va encore dans le sens d'un système neuronal commun au geste et au langage (Bellugi 2004).

1.2.3.2 Langage et préférence manuelle

Suite à la découverte de la latéralisation des aires du langage Broca a été le premier à émettre l'hypothèse d'un lien entre spécialisation hémisphérique pour le langage et préférences manuelles. Si Broca lui-même ne l'a jamais publié en ces termes ce postulat a été accepté comme

étant « la règle de Broca » (Harris 1993). Selon lui les droitiers présentaient leur hémisphère dominant à gauche et vice versa mais il a depuis été démontré que la réalité n'est pas aussi simple. L'étude d'aphasies apparues après des lésions unilatérales chez des personnes gauchères a montré que cette hypothèse est erronée (Luria 1976). Si 96% des droitiers présentent leur hémisphère dominant pour le langage à gauche 70% des gauchers montrent aussi une spécialisation à gauche des fonctions du langage (Knecht et al. 2000).

En 1973, Doreen Kimura a réalisé une dichotomie entre les gestes libres (qui ne visent pas à toucher quelque chose) et les gestes autodirigés. Puis elle a comparé la fréquence de production de gestes des mains pour des tâches communicatives ou non. Elle a montré premièrement que les gestes libres ne surviennent que lors de tâches pendant lesquelles le sujet parle, alors que ce n'est pas le cas pour les gestes autodirigés. Elle a ainsi mis en évidence une catégorie de geste directement liée au langage. Ensuite, ces derniers ont été comparés à l'hémisphère dominant pour le langage. Il a été montré que la direction de l'asymétrie des mouvements libres est significativement influencée par l'hémisphère dominant chez les droitiers tout au moins (D. Kimura 1973). Ensuite lorsque l'on inclue les gauchers dans l'étude (Doreen Kimura 1973), on remarque qu'il n'y a pas de différence significative entre les droitiers et les gauchers. Ces derniers présentent également pour une majorité leur hémisphère dominant à gauche. Ces expériences montrent une séparation entre gestes liés au langage et des gestes qui ne sont pas destinés à la communication. C'est à dire que l'on obtient des résultats de préférences manuelles différents si l'on étudie des gestes communicatifs ou non.

1.2.3.3 Les préférences manuelles un marqueur de la spécialisation hémisphérique

Nous avons vu que le langage ne se cantonne pas à une succession de vocalisations. Il est intimement lié à la production de gestes. Ce dernier, en plus d'être indispensable à l'apprentissage du langage, fait partie intégrante de la communication chez l'Homme. Ce lien étroit entre le geste et le langage est associé à une spécialisation hémisphérique le plus souvent à gauche. Ce phénomène se manifeste d'un point de vue comportemental par des préférences manuelles le plus souvent à droite chez l'Homme. L'ensemble de ces observations a mené les chercheurs à considérer le langage de manière plus globale en y intégrant le geste. Ainsi l'hémisphère dominant, serait

CHAPITRE 1. PARTIE THÉORIQUE

le siège d'un système contrôlant la motricité fine qu'elle soit vocale ou manuelle, à partir duquel aurait évolué le langage.

Les préférences manuelles, marqueur d'une asymétrie fonctionnelle de l'encéphale, constituent un moyen d'étude non invasif de la spécialisation hémisphérique. Pour ce qui est du langage, les préférences manuelles pour de simples actions motrices ne seraient pas forcément de bons marqueurs de la spécialisation hémisphérique du langage (Knecht et al. 2000). Mais un modèle alternatif propose que les préférences manuelles pour des gestes communicatifs pourraient, elles, en constituer un meilleur indicateur.

1.3 Vers une origine gestuelle du langage

1.3.1 La latéralité une spécificité de l’Homo sapiens ?

Nous avons vu que le langage est un système de communication mettant en jeu des capacités cognitives complexes. La démonstration neuro-anatomique la plus flagrante serait une asymétrie, le plus souvent à gauche, des deux hémisphères cérébraux dans les régions du planum temporal et du gyrus frontal inférieur comprenant respectivement les aires de Wernicke et de Broca. Nous avons vu également que cette asymétrie neuro-anatomique est indissociable du geste et des préférences manuelles à droite présente chez 90% de la population humaine actuelle.

1.3.1.1 *La latéralité dans le règne animal*

Cette association entre dominance hémisphérique pour le langage à gauche et préférences manuelles sous-entend que ces deux caractéristiques ont co-évolué en tant que caractéristiques spécifiques de l’espèce humaine (Corballis 2003; Annett 1985). Pourtant des preuves sur l’utilisation préférentielle d’un membre ainsi qu’une spécialisation d’un hémisphère par rapport à l’autre dans d’autres espèces éloignées de l’Homme contredisent cette hypothèse (Rogers 2002).

L’ancienneté exacte de ces asymétries n’a pas encore été clarifiée mais leur présence a largement été démontrée avant l’apparition des vertébrés. Par exemple les arthropodes montrent des asymétries de l’utilisation des membres antérieurs autant sur le plan anatomique que fonctionnel (Frasnelli, Vallortigara, and Rogers 2012). Ces asymétries sont cependant souvent dépendantes du contexte et sont difficilement assimilables à des préférences manuelles. Concernant les vertébrés il a été suggéré que des asymétries d’utilisation de membres pourraient provenir soit d’une spécialisation fonctionnelle de l’utilisation d’une main ou d’une patte pour des actions telles que celle de manger, utiliser des outils ou communiquer, soit être une démonstration d’une asymétrie anatomique, développementale, ou d’expression de gènes (Versace and Vallortigara 2015). On

CHAPITRE 1. PARTIE THÉORIQUE

peut citer des asymétries anatomiques, motrices et fonctionnelles chez des poissons et amphibiens (Vallortigara 2002) chez certaines espèces d'oiseaux des asymétries d'utilisation des pieds pour la manipulation de nourriture ou une asymétrie du contrôle vocal du chant; pour citer des mammifères, la souris (Bradshaw 1988) possède une forte asymétrie d'utilisation des pattes (Rogers 2014). Ces asymétries sont cependant le plus souvent individu dépendant. On trouve difficilement des études portant sur des asymétries au niveau de la population comme chez l'Homme.

1.3.1.2 *La latéralité chez les hominidés*

Concernant la « lignée humaine » l'Homo sapiens n'est pas le premier des hominidés à avoir présenté une latéralité. L'exemple le plus probant est celui de l'Homo neanderthalis chez qui l'étude des fossiles de squelettes et d'outils sous-entend une proportion de 80-90% de droitiers (Uomini 2009). Des études plus anecdotiques à propos de comportements latéralisés suggèrent également une émergence précoce de la latéralité notamment chez Homo ergaster, Homo erectus et possiblement chez Australopithecines. Par exemple, des striations caractéristiques d'une latéralité à droite ont été trouvées sur des fossiles d'Homo antecessor, l'espèce la plus ancienne du genre Homo, à Atapuerca en Espagne (JoséMaría Bermúdez de Castro 1988). Les études de paléo-neurologie d'Holloway en 1981 ont mis en évidence la présence de pétalia chez l'australopithèque et Homo erectus (Holloway 1981). Face au manque de données fossiles ces observations nous permettent difficilement de statuer sur un pourcentage certain de droitiers ou de gauchers, ni même sur la présence d'un langage articulé chez d'autres espèces d'hominidés (Benítez-Burraco and Longa 2012). Les résultats précédents montrent que la latéralité est largement présente chez d'autres espèces d'hominidés.

Ces affirmations remettent en question les théories comme quoi le langage, ses propriétés et ses caractéristiques seraient spécifiques de l'Homme moderne. Ainsi s'il est indéniable que le langage articulé est réservé à notre espèce, les caractéristiques neuro-anatomiques et comportementales nécessaires sont, elles, largement répandues dans le monde animal. La question qui se pose à présent est celle des modalités d'apparition de telles capacités durant l'évolution.

1.3.2 La question de l'origine du langage

Depuis la Bible et le mythe de la « Tour de Babel » évoquant un langage universel qui aurait été démultiplié par la volonté divine, la question des origines du langage fait débat. Darwin en 1871 a proposé une théorie du « singe chantant » stipulant que le chant et les cris d'un singe primitif à l'attention d'un membre du sexe opposé auraient été une ressource phonétique pour un discours primitif. Depuis 150 ans les connaissances sur le sujet ont bien évidemment évolué. Cependant nous sommes toujours dans l'incapacité d'expliquer l'apparition de la caractéristique la plus distinctive de notre espèce. Ce débat rassemble de multiples théories chacune controversées faisant intervenir de multiples disciplines comme des biologistes, des psychologues, des anthropologues, des philosophes, des éthologues et des neuroscientifiques (Bickerton 2007; Corballis 2010).

1.3.2.1 L'apparition du langage articulé

L'apparition du langage est largement corrélée avec l'apparition des structures anatomiques permettant l'articulation. Par exemple le tractus supra laryngé Humain forme deux segments : un vertical et un horizontal de longueur quasi équivalente (Lieberman 2007). Ce n'est pas le cas chez les primates non humains. Selon Liebermann le langage de l'Homme moderne et ses capacités cognitives comme les capacités lexicales et syntaxiques sont spécifiques de l'espèce *H. sapiens*. Elles seraient dérivées de la coévolution de spécificités anatomiques et neuronales impliquant clairement un gène nommé FOXP2 dans la formation de ces circuits neuronaux qui régulent les capacités motrices et cognitives de l'Homme. De cette façon, le langage serait apparu d'un bloc avec l'*Homo sapiens* il y a environ 150 000 ans. Cette révolution serait apparue avant la migration d'*Homo sapiens* de l'Afrique vers les autres continents (Corballis 2010). Une autre théorie propose également l'existence d'un « protolangage » parlé par certains hominidés dans une période antérieure à 150 000 ans avant notre présent (Bickerton 2007).

1.3.2.2 Vers une origine gestuelle du langage

La question des origines du langage est souvent limitée au caractère vocal de la communication humaine et à ses capacités d'articulation. Cette théorie mettant l'Homme à un niveau

CHAPITRE 1. PARTIE THÉORIQUE

supérieur du règne animal est pour le moins controversée. En effet cette dernière élude toutes les théories mettant en jeu les caractéristiques du langage autres que phonétiques et syntaxiques. Cependant, si on considère le langage comme étant un système de communication bimodal, comprenant à la fois une composante vocale et une composante gestuelle, et qui plus est si on le considère lié à une asymétrie cérébrale et comportementale, on peut supposer que la fonction du langage tient ses origines dans un passé beaucoup plus lointain. L'une des théories concernant l'évolution du langage propose une origine de celui-ci dans le geste. Ainsi la communication se serait installée à travers le geste notamment de pointage avant d'être associé à un système vocal beaucoup plus précis, comme on l'a vu chez l'enfant (Condillac 1746). Cette théorie, présentée par Condillac dès 1746 est appuyée aujourd'hui par des scientifiques de diverses disciplines, parmi elles des anthropologues (Hewes 1992 par exemple) ou des neuroscientifiques (Corballis 2009).

Trois types d'arguments plaident en faveur d'une origine gestuelle du langage (Vauclair and Meguerditchian, 2008). Le premier provient de l'étude du langage des signes et du développement du langage chez l'enfant. Comme il a été dit dans la partie précédente dans le langage des signes, le geste se substitue au langage. Ce langage détient d'ailleurs les mêmes propriétés que le langage articulé. D'autre part l'apprentissage du langage chez les enfants passe par le geste. Ainsi les mots et les gestes symboliques sont codés comme étant un unique signal. La spécialisation hémisphérique à gauche pourrait être le support de la communication qu'elle soit verbale ou gestuelle. Le deuxième argument est que le langage requiert un contexte dans lequel deux interlocuteurs s'engagent dans une activité réciproque. Cette notion de réciprocité prend tout son sens dans l'étude des neurones miroirs (Giacomo Rizzolatti and Arbib 1998). Ces neurones s'activent lorsque les singes voient une action mais aussi lorsqu'ils l'entendent. Des groupes de neurones qui s'activent lors de la vision de gestes communicatifs ont également été mis en évidence (Ferrari et al. 2003). Cette découverte est un argument supplémentaire pour considérer les neurones miroirs comme étant le substrat idéal à l'évolution du langage à partir d'une aire homologue à celle de Broca qui puisse reconnaître les actions d'un congénère. Le troisième argument est le lien entre la latéralisation et l'organisation des actions chez les primates non humains. Cet argument va être largement développé dans la suite.

1.4 La communication des primates : une fenêtre vers l'origine du langage

Les primates non humains utilisent leur corps et leurs mains pour communiquer. Pour donner quelques exemples les chimpanzés (*Pan troglodytes*) lèvent un bras pour demander à un congénère de les épouiller à un endroit précis (Goodall 1986). Les babouins (*Papio papio*) réalisent des mouvements de lèvres appelés lipsmacking pour apaiser des relations sociales ou bien tapent le sol avec une main en signe de menace. Cette liste n'est pas exhaustive, on retrouve ce type de comportement par exemple chez les gorilles (*Gorilla gorilla*) (Pika, Liebal, and Tomasello 2003), les bonobos (*Pan paniscus*) (Pika, Liebal, and Tomasello 2005), les orangs outangs (*Pongo pygmaeus*) (Liebal, K., Pika, S., & Tomasello, M. 2006) et chez trois espèces de macaques (Maestriperi 2005). Ainsi même si les études portant sur l'apprentissage de la parole chez les grands singes sont pour la plupart des échecs nous allons voir que la communication gestuelle présente plus de propriétés inhérentes au langage. Depuis quelques dizaines d'années, il n'est pas rare de trouver dans la littérature des articles montrant l'existence de certaines caractéristiques du langage chez nos cousins.

1.4.1 Intérêt du modèle primate

Pour étudier les origines phylogénétiques du langage les sujets de choix restent nos plus proches cousins vivants, les primates non humains. Selon la théorie Darwinienne, tous les êtres vivants descendent d'un ancêtre commun apparu il y a environ 4,5 milliards d'années. Une similarité entre deux espèces proviendrait de leur ancêtre commun hypothétique. Ainsi, dans le cadre de la psychologie comparée et lors de l'étude de l'émergence d'une caractéristique humaine au cours de l'évolution, il va de soi de privilégier ce modèle d'étude. Par exemple, une caractéristique entre le chimpanzé et l'Homme serait apparu il y a environ 5-7 millions d'années et une similarité entre le babouin et l'Homme remonterait, elle à 30-40 millions d'année. (figure 3)

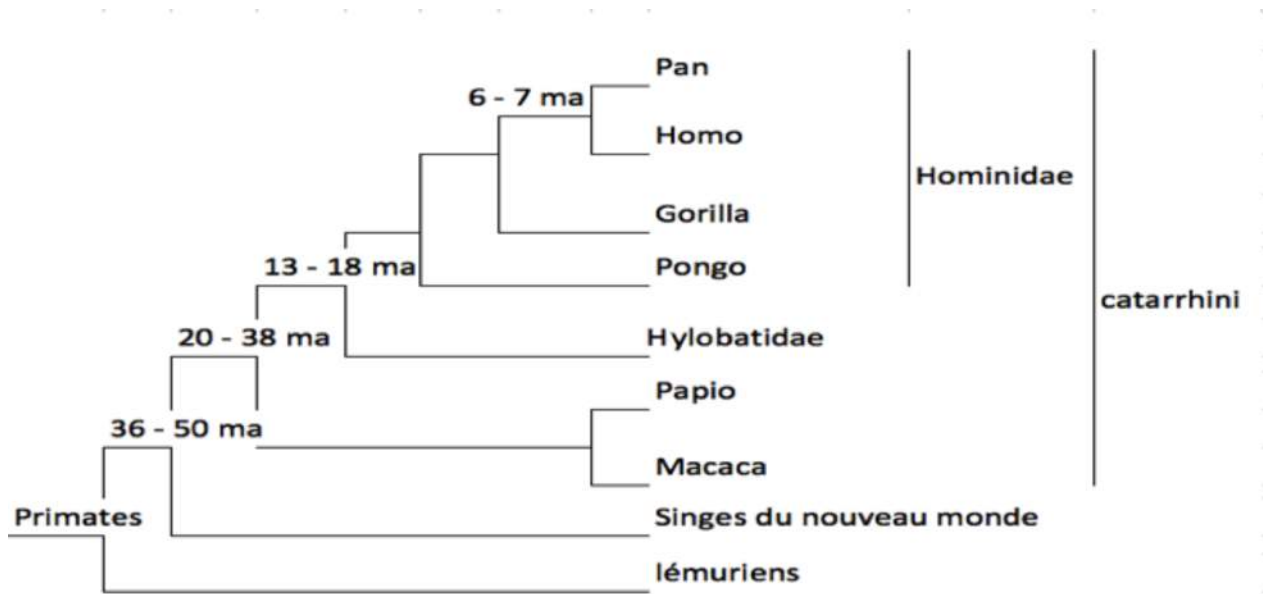


FIGURE 3 – Arbre phylogénétique des primates (d'après Perelman et al. 2011)

Ainsi dans l'idée de la recherche des origines du langage, le sujet de choix est le primate et plus précisément les primates anthropoïdes. En effet, au regard de notre proximité phylogénétique une similitude entre leurs moyens de communication et le nôtre se révélerait provenir d'un ancêtre commun. Il est probable que des propriétés communes puissent être considérées comme étant une prédisposition phylogénétique indispensable à l'émergence et l'évolution des traits qui ont conduit à notre langage articulé actuel. Etant donnée la proximité phylogénétique entre les primates humains et non-humains, étudier leur système de communication et le comparer au nôtre peut nous permettre de détecter des précurseurs du langage, et certaines propriétés de nos ancêtres communs. Si dans la littérature on trouve un nombre considérable de données sur les grands singes, celles portant sur d'autres singes de l'ancien monde, comme le babouin, restent rares.

1.4.2 Communication gestuelle et référentialité chez les primates non humains

La communication humaine est basée sur la flexibilité de l'utilisation d'un système de conventions partagé entre deux interlocuteurs. Le premier chimpanzé à qui on a essayé d'apprendre à parler s'appelait Vicky. Elle n'a obtenu que des résultats mitigés (Hayes, C. 1952). Après plusieurs années d'entraînement elle n'était capable de prononcer que quelques mots comme « papa », « mama », « up » et « cup ». D'un autre côté plusieurs scientifiques ont tenté d'apprendre le langage des signes à des grands singes. Des centaines de signes ont été appris à certains individus. On peut citer comme noms célèbres les chimpanzés Washoe (Gardner and Gardner 1969) et Nim (Terrace, H. S. 1979) la Gorille Koko (Patterson 1978) l'orang outang Chantek (Miles, H. L. 1990). Même si l'interprétation de ces expériences est controversée ces dernières mettent en avant une grande flexibilité et une capacité d'apprentissage de nouveaux gestes abstraits contrairement à l'apprentissage de nouvelles vocalisations. Certains de ces gestes semblent être spécifiques de l'espèce et par conséquent déterminés génétiquement comme par exemple lorsque les Gorilles frappent leur poitrine. Pour certains auteurs, la plasticité de ces gestes s'explique par une ritualisation ontogénique par imitation, de la même façon que l'apprentissage du langage chez l'enfant (Hayes and Jr 1996). Mais ces résultats restent controversés. Il existe même certaines vocalisations et gestes spécifiques de groupes de chimpanzés, que certains auteurs assimilent à des sortes de « dialectes ».

1.4.3 Communication gestuelle et intentionnalité chez les primates non humains

L'intentionnalité est une autre caractéristique clé du langage. Elle est définie chez l'Homme par trois critères (Leavens 2004) :

- le fait d'attirer l'attention d'un interlocuteur
- l'alternance du regard entre l'interlocuteur et l'objet du discours
- la persistance du signal lors de l'échec de la communication

L'étude de la communication gestuelle des primates donne des résultats étonnants. Contrairement aux productions vocales, les gestes sont le plus souvent réalisés envers un interlocuteur congénère ou humain particulier dans le but d'obtenir une réponse précise (Leavens, Hopkins, and Thomas 2004; Pika et al. 2005). De plus l'alternance du regard et la persistance du signal ne sont pas rares chez les grands singes. Par exemple les chimpanzés ne font des gestes de quémante de nourriture que lorsque les soigneurs sont présents (Leavens, Russell, and Hopkins 2005). En plus de cela les chimpanzés ajustent leurs gestes en fonction de l'état attentionnel de l'expérimentateur (Tomasello et al. 1994). Ils ajustent également ces gestes lors de l'échec de la communication (Cartmill and Byrne 2007). Ils sont capables de s'adapter à l'état attentionnel de leur interlocuteur (Maille et al. 2012). Ces résultats se retrouvent également chez d'autres espèces de grands singes comme les orangs outangs.

Ainsi les grands singes présentent une communication gestuelle explicitement intentionnelle. Peu d'études portent sur les singes non anthropoïdes comme les babouins.

1.4.4 Communication gestuelle et référentialité chez les primates non humains

La dernière propriété du langage qu'il reste à étudier est la référentialité c'est à dire la capacité d'un individu de parler d'une chose externe aux deux interlocuteurs. Le pointage référentiel est un geste d'extension du bras réalisé pour attirer l'attention d'un interlocuteur. En captivité les chimpanzés sont capables de pointer pour obtenir de la nourriture hors de leur portée (Leavens et al. 2004) . Ces gestes de pointage sont systématiquement impératifs (c'est à dire dans le but d'obtenir quelque chose) et non déclaratifs. Ce geste n'existe qu'en captivité et n'a quasiment jamais été observé en milieu naturel (Inoue-Nakamura and Matsuzawa 1997). Mais certains gestes sont dotés de référentialité chez les chimpanzés sauvages. Pika et Mitani ont observé des invitations à l'épouillage durant lesquelles le sujet se grattait une zone précise du corps (Pika and Mitani 2006).

Le caractère référentiel de ces comportements est tout de même controversé. En effet leur apprentissage implique des processus cognitifs complexes dont l'attribution d'états mentaux à autrui. Mais l'application de la théorie de l'esprit aux chimpanzés n'est pas encore admise dans sa totalité par la communauté scientifique. La discontinuité entre l'Homme et le singe pourrait se situer plutôt dans la catégorisation des gestes référentiels. En effet si le pointage impératif est présent dans le répertoire comportemental du chimpanzé le pointage déclaratif reste anecdotique. Ce dernier se développe plus tardivement chez l'enfant et implique des capacités cognitives complexes comme l'empathie, l'attention conjointe et l'imitation (Liszkowski, Carpenter, and Tomasello 2008).

1.4.5 Communication gestuelle et latéralité chez les primates non humains

Comme il a été décrit précédemment l'étude de la spécialisation hémisphérique peut être réalisée indirectement par l'étude des asymétries comportementales. Bien que largement discutés, un nombre grandissant de travaux montre une dominance de la main droite pour des actions de manipulation chez les chimpanzés (Papademetriou, Sheu, and Michel 2005), et cela en captivité ou dans le milieu sauvage. Mais si la littérature est assez riche en ce qui concerne la latéralité pour des actions de manipulation d'objet, on manque encore de données sur les préférences manuelles lors de communications gestuelles. Des travaux ont montré la présence d'un biais à droite pour des gestes communicatifs spontanés chez des bonobos et des gorilles (Shafer 1993). Hopkins et Canter ont montré en 2003 chez des chimpanzés en captivité un biais pour la main droite pour des gestes communicatifs plus importants que pour des gestes de manipulation d'objet (W. Hopkins 2003).

Ainsi on a pu voir que la communication gestuelle des primates non humains et notamment des grands singes présente des propriétés référentielles intentionnelles et une flexibilité indéniable. Le partage de ces propriétés avec nos proches parents renforce encore l'hypothèse d'une origine gestuelle du langage. Ces résultats sous-entendent que la latéralisation de la communication gestuelle serait apparue chez l'ancêtre commun à l'Homme et au chimpanzé il y a 5 à 7 millions d'années. Cependant peu d'études portent sur des espèces plus éloignées comme le Babouin.

1.5 Le projet langprimate

1.5.1 Problématique

Dans cette partie théorique j'ai développé les mécanismes cérébraux à l'origine du langage chez l'Homme, en portant une attention particulière sur la spécialisation hémisphérique associée. Ensuite, j'ai mis en évidence le caractère bimodal de la communication, toujours chez l'Homme. Le geste se place alors en position centrale du langage autant comme catalyseur de celui-ci, chez l'enfant, qu'en substitut, dans le langage des signes. Ces deux premières parties m'ont permis d'étayer l'hypothèse d'une origine gestuelle de la parole antérieure à l'apparition de l'espèce humaine. Ainsi, d'un point de vue phylogénétique, nos plus proches cousins vivants, les primates constituent un modèle d'étude idéal pour étudier le substrat cérébral qui a donné naissance au langage dans notre espèce. Un nombre croissant d'études porte sur la communication ainsi que sur la spécialisation hémisphérique des grands singes. L'observation de certaines propriétés du langage et d'une spécialisation hémisphérique en particulier chez le chimpanzé nous permet d'estimer leur apparition il y a 5 à 7 millions d'années, époque de la séparation entre la lignée humaine et celle de ce dernier. Pourtant l'étude du système de communication de singes non anthropoïdes comme le babouin est encore négligée mais pourrait fournir des résultats tout aussi intéressants.

Cette thèse s'inscrit dans le projet **LANGPRIMATE** en collaboration avec le laboratoire de psychologie cognitive d'Aix-Marseille et prend place à la station de primatologie de Rousset-sur-arc. Son objectif est de développer une étude sur la communication des babouins et son substrat cérébral en se basant sur les travaux actuels des origines du langage. Je vais alors rechercher des caractéristiques du langage chez cette espèce, comme l'asymétrie hémisphérique des zones clés de cette fonction ou les préférences manuelles.

1.5.2 Axes d'étude

Cette thèse permet la recherche des caractéristiques de notre langage au sein de la communication des babouins olive (*Papio anubis*) grâce à une approche multidisciplinaire comprenant un aspect neuro-anatomique et un aspect comportemental. La première partie consiste en l'utilisation de méthodes d'imagerie par résonance magnétique (IRM) afin de comparer les surfaces respectives de zones homologues à nos aires du langage dans chacun des hémisphères cérébraux, avec comme modèle le babouin olive. La deuxième concerne le domaine de l'éthologie avec l'étude du système de communication des primates non humains, toujours sur le même modèle.

Ma contribution dans cette étude a consisté en un recueil de données comportementales pour l'année 2014. Mes données se sont ajoutées à celles obtenues depuis une dizaine d'années pour augmenter la puissance statistique et pour étudier la question de la stabilité des résultats dans le temps. Dans un deuxième temps j'avais en charge la gestion de l'anesthésie et du bien-être animal lors des séances d'acquisition de 80 des 106 images IRM pour l'étude de l'asymétrie du planum temporal. J'ai également participé au post traitement des images.

1.5.3 Prédiction

On s'attend ainsi à observer une asymétrie au niveau de la surface du planum temporal inférieur en faveur de l'hémisphère gauche chez les babouins. Puis dans un autre temps, obtenir une préférence manuelle à droite chez nos cousins les primates non humains plus marquée pour des gestes communicatifs que pour des gestes non-communicatifs. Cela nous permettrait de proposer l'hypothèse comme quoi les premiers précurseurs du langage seraient apparus au moins 30 à 40 millions d'années en arrière chez l'ancêtre commun au chimpanzé et au babouin, et cela par l'intermédiaire du geste et non par l'intermédiaire de vocalisations.

PARTIE EXPERIMENTALE :

ASYMÉTRIE NEURO-ANATOMIQUE ET
PRÉFÉRENCES MANUELLES CHEZ LE
BABOUIN (*PAPIO ANUBIS*)

2.1 Spécialisation hémisphérique chez le babouin *Papio anubis*

2.1.1 Retour sur la spécialisation hémisphérique

2.1.1.1 Une asymétrie fonctionnelle

On a vu dans la première partie que la spécialisation hémisphérique ou asymétrie de l'encéphale définit une meilleure aptitude d'un hémisphère par rapport à l'autre pour une fonction donnée (cognitive et ou motrice). Chez l'Homme, la latéralisation du système du langage est l'expression la plus représentative de cette spécialisation hémisphérique. Elle est souvent accompagnée par des différences anatomiques entre les deux hémisphères. En effet, une grande majorité d'individu montre une asymétrie fonctionnelle envers l'hémisphère gauche pour la plupart des fonctions du langage comme par exemple la phonologie ou la sémantique. Eckert et son équipe ont fait passer des tests de capacités linguistiques et phonologiques à 39 enfants de 11 ans avant de les soumettre à un examen IRM. Ils ont mis en évidence une corrélation entre la réussite de ces tests et l'asymétrie du planum temporal (Eckert, Lombardino, and Leonard 2001). Des enfants dyslexiques sont également prédisposés à présenter une asymétrie à droite du planum temporal (Gauger, Lombardino, and Leonard 1997). Ainsi une symétrie anatomique ou une asymétrie inversée a été liée à un déficit du langage et à des capacités du langage diminuées.

2.1.1.2 Une asymétrie anatomique

Depuis que Geschwind et Levitsky ont mis en évidence en 1968, une asymétrie nette du planum temporal chez l'Homme, sur des cerveaux post-mortem, on suppose qu'il y a un lien entre celle-ci et la fonction du langage et sa latéralisation. Cette asymétrie structurale d'une région clé pour le langage attire une attention toute particulière (Geschwind and Levitsky 1968).

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

Au sein des aires cérébrales du langage le planum temporal, situé au niveau du lobe temporal est l'un des épacentres fonctionnels de ce réseau. Il englobe l'aire de Wernicke et contient le cortex auditoire d'association (Brodmann 22). Des asymétries similaires à celles trouvées au niveau du planum temporal sont également présentes au niveau histologique. Des analyses histologiques corroborent également ces résultats. Elles montrent des asymétries au niveau cellulaire du planum temporal dans la partie postérieure de ce dernier, et notamment dans la zone Tpt qui correspond à la partie postérieure de l'aire 22 de Brodmann (A. M. Galaburda, Sanides, and Geschwind 1978).

Cette association entre asymétrie morphologique et langage a été la base d'une assumption comme quoi ces asymétries corticales seraient un trait exclusivement humain directement associé à l'acquisition du langage. Cependant un tel phénomène a été décrit chez de nombreux vertébrés, (Rogers and Vallortigara 2015) parmi eux les humains et les primates non humains. Cela suggère que l'origine de cette asymétrie peut être mieux comprise sur la base d'une étude comparative plutôt que sur une étude uniquement humaine.

2.1.2 Chez les grands singes

Depuis les années 1970 beaucoup d'études ont montré directement ou indirectement des asymétries neuro-anatomiques chez les primates non humains. Celles-ci se superposent au modèle d'asymétrie du cerveau humain. Avant les années 2000 aucune étude n'avait démontré une asymétrie du planum temporal chez aucun primate. La communauté scientifique considérait cette asymétrie comme un trait spécifique de l'évolution humaine.

Des preuves consistantes d'une asymétrie structurale à gauche du planum temporal a été démontrée chez le chimpanzé, et bien que moins documentée, chez d'autres grands singes comme les bonobos gorilles et orangs outangs (Shapleske et al. 1999). Ces différentes méthodes incluent une délimitation manuelle du planum temporal sur des cerveaux post mortem (Gannon et al. 1998) ou des scans IRM (W. D. Hopkins et al. 1998), de la « voxel based morphometry » sur des scans IRM (William D. Hopkins et al. 2008). On a également les mêmes résultats au niveau cellulaire notamment dans l'aire Tpt (Spoceter et al. 2010). Gannon a étudié en 1998 un modèle morphologique de l'asymétrie en faveur du planum temporal gauche des chimpanzés pour le comparer à celui des humains. Une évaluation visuelle de cette zone a été conduite suivie d'une analyse IRM. Il a été mis en évidence que la surface du planum temporal est plus large à gauche qu'à droite chez 94% des sujets et que la zone homologue du planum temporal du chimpanzé est plus creusée à gauche. Ainsi, ils ont remarqué que la zone homologue du planum temporal chez le chimpanzé présente un modèle anatomique similaire et probablement, une "dominance" de l'hémisphère gauche similaire au planum temporal humain. Cela sous-entend que le planum temporal était déjà latéralisé anatomiquement chez notre ancêtre commun avec le chimpanzé, il y a 7-8 millions d'années. Cette asymétrie était déjà impliquée dans des fonctions de communication qui ont ensuite évolué différemment dans les différentes branches.

Par contre, des études similaires chez des primates plus éloignés phylogénétiquement de l'Homme comme les singes de l'ancien monde (macaques) et du nouveau monde (marmosets), n'ont pas révélé d'asymétries du planum temporal (Lyn et al. 2011), (Gannon, Kheck, and Hof 2008). En raison de la moindre gyrification et du manque de territoires similaires chez les singes

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

(Hugdahl and Westerhausen 2010), leurs différences inter-hémisphériques du planum temporal sont surement trop subtiles pour être perçues à un niveau macrostructural. Cependant au niveau cellulaire, la zone Tpt a révélé dans une étude une asymétrie à gauche chez 6 macaques en post mortem (Gannon, Kheck, and Hof 2008). Ces résultats suggèrent que les prérequis d'une spécialisation hémisphérique pour le langage pourrait être présent chez les grands singes mais pas chez les singes. Ces études nous permettent d'estimer qu'ils pourraient dater au moins de notre ancêtre commun avec les hominidés à 14-17 millions d'années (W. D. Hopkins et al. 1998). Dans notre étude anatomique basée sur l'imagerie IRM, nous démontrons pour la première fois chez une espèce non hominidé une asymétrie à gauche du planum temporal.

2.1.3 Matériels et méthodes

2.1.3.1 L'imagerie par résonance magnétique

L'imagerie par résonance magnétique (IRM) est la méthode la plus utilisée lorsqu'il s'agit d'étudier l'anatomie cérébrale. Le phénomène de résonance magnétique nucléaire a été découvert par Isaac RABI en 1939. Ce phénomène a d'abord été utilisé en spectroscopie avant de servir l'imagerie médicale à partir de 1976. L'imagerie par résonance magnétique utilise un aimant qui impose un champ magnétique puissant et d'une antenne émettrice / réceptrice de radiofréquence (figure 4). Nous allons étudier plus en détail ces phénomènes mais avant quelques précisions sur la formation du signal sont nécessaires (Coussement 1986; Roth 2014).

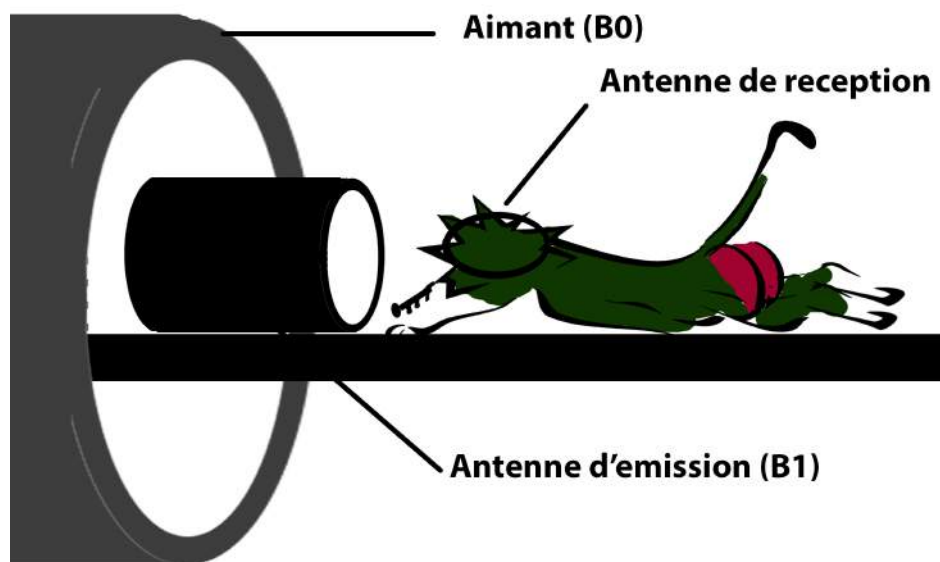


FIGURE 4 – Schématisation du sujet dans la Machine d'IRM

Le spin ou moment magnétique :

Le noyau des atomes d'hydrogène est composé d'un neutron (électriquement neutre) et d'un proton (chargé positivement). Ils vont donc se comporter comme des dipôles comportant un champ électrique entre le pôle positif et le pôle négatif. Dans un champ magnétique, chaque noyau de chaque atome va se comporter comme des aimants. Ces noyaux ont un mouvement de rotation ayant pour axe l'axe Nord-Sud. Ce phénomène est caractérisé par le moment magnétique de cette rotation ou spin. Plus précisément, les protons ne tournent pas exactement sur eux-mêmes mais autour d'un axe selon un cône d'axe B_0 à une fréquence particulière : la fréquence de LARMOR (f_0). Ce mouvement s'appelle la précession (figure 5). Sous l'action d'un champ magnétique les spins d'une particule s'alignent selon ce dernier, donnant un moment magnétique macroscopique à cette particule (M_0) parallèle à B_0 .

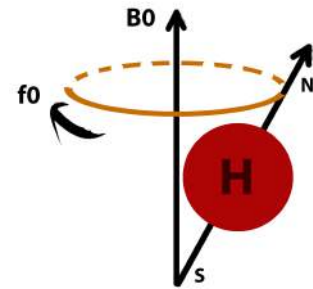


FIGURE 5 – *Le spin d'un proton : une propriété magnétique intrinsèque du noyau*

L'aimant, la polarisation :

La machine IRM est composée d'un aimant produisant un champ magnétique appelé B_0 important (entre 1,5 et 17 *Tesla* pour les plus puissants). Lorsque le sujet est dans le tunnel de la machine IRM le spin de ses atomes d'hydrogène vont s'aligner et se comporter comme de petits aimants. C'est le phénomène de polarisation. Pour cela il existe deux positions possibles équivalentes à deux niveaux d'énergie différents (de différence de niveau d'énergie): une position de faible énergie, parallèle au champ B_0 et une position de plus haute énergie, antiparallèle au champ magnétique. On va pouvoir voir un excès de spin dans le niveau d'énergie le plus bas (figure 6).

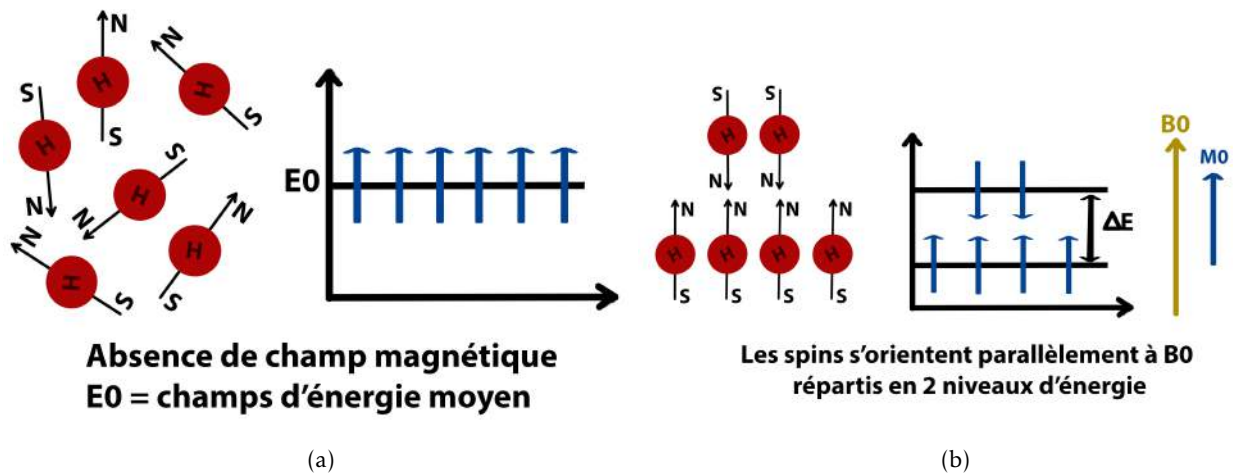
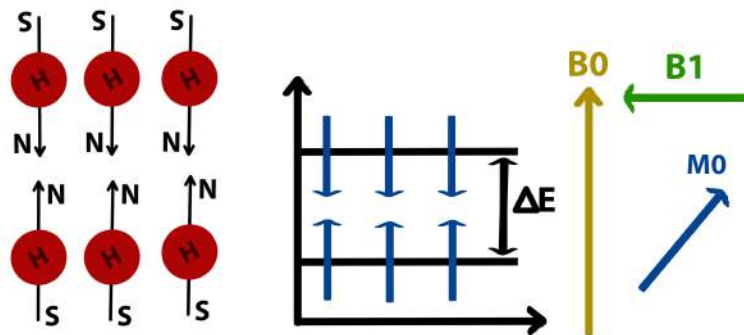


FIGURE 6 – Le phénomène de polarisation

Lorsque l'on introduit le patient dans le champ magnétique B_0 , les spins s'orientent parallèlement à B_0 et se répartissent sur deux niveaux d'énergie. Ceci induit l'apparition d'un vecteur d'aimantation macroscopique M_0 , somme vectorielle de tous les spins

L'antenne d'émission de radiofréquence (RF):

Dans cet état d'équilibre certains protons changent d'orientation mais sans jamais altérer cet équilibre. Cependant, lorsqu'on apporte de l'énergie au système les protons vont changer d'orientation plus rapidement. L'antenne d'émission des radiofréquences va apporter de l'énergie sous forme de radiofréquences au système produisant un champ magnétique B_1 perpendiculaire à B_0 (grâce à un courant alternatif). Ce dernier va exciter les protons et ainsi en augmenter le nombre changeant de niveau d'énergie. Par définition la résonance est un transfert d'énergie entre deux systèmes oscillant à la même fréquence. D'après la formule de Larmor cette fréquence est proportionnelle à l'intensité du champ magnétique. La fréquence utilisée est appelée fréquence de résonance. Cette fréquence varie en fonction de l'environnement des protons, par conséquent de la nature du tissu soumis à l'examen IRM et en fonction de l'intensité du champs magnétique. Ainsi l'application d'un champ magnétique à la fréquence de résonance permet de modifier l'équilibre et de modifier l'aimantation macroscopique (figure 7).



Perturbation de l'état d'équilibre

FIGURE 7 – Perturbation de l'état d'équilibre du système

Lorsque l'on applique un champ magnétique B_1 à la fréquence de résonance au système l'aimantation macroscopique (M_1) est modifiée

L'antenne de réception:

L'énergie apportée au système va ensuite être libérée sous forme de chaleur à 80% mais également sous forme d'une onde radiofréquence. Le système retrouve alors sa position d'équilibre. C'est la relaxation. Après l'arrêt de l'émission des ondes radiofréquence on enregistre le signal IRM. Ce signal va décroître rapidement. On appelle ce phénomène la décroissance de l'induction libre ou Free Induction Decay (FID) (figure 8).

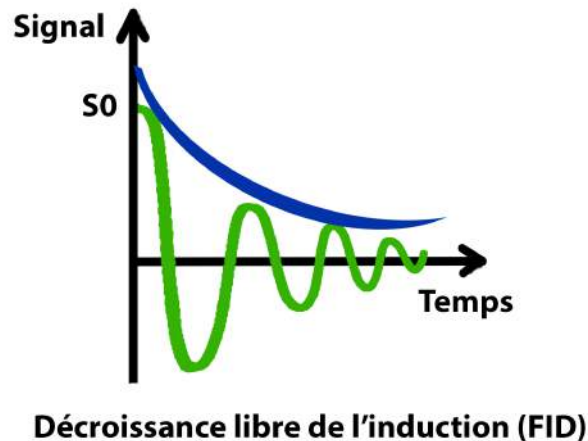


FIGURE 8 – *La relaxation*

Le retour à l'état d'équilibre produit un signal IRM sous forme de (FID)

Le retour d'un tissu à son état d'équilibre n'est pas instantané. Il est caractérisé par deux constantes de temps :

- T_1 ou temps de relaxation longitudinale (temps de disparition de la composante longitudinale de M lors de son retour à M_0)
- T_2 ou temps de relaxation transversale (temps de disparition de la composante transversale de M lors de son retour à M_0)

Ces temps de relaxation dépendent des composantes biologiques du tissu étudié. Ils vont varier selon leurs caractéristiques biochimiques et notamment la quantité d'eau contenue dans le tissu. C'est grâce à cela que l'on différencie les tissus dans les images IRM. Par exemple pour une image IRM de l'encéphale, la substance blanche contient surtout des lipides, la substance grise va être plus riche en protéines et le liquide céphalo-rachidien va lui être plus riche en eau. Ces

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

trois tissus auront des temps de relaxation différents. Ainsi on va pouvoir obtenir des images bi ou tridimensionnelles. Les images pondérées en T1 sont principalement réalisées lorsque l'on a besoin d'un bon contraste entre la substance grise et la substance blanche. Celles pondérées en T2 donnent une bonne définition du liquide céphalo-rachidien (tableau 1).



Séquence	Contraste	Image
T_1 (courte)	Par ordre décroissant: <ul style="list-style-type: none">• Substance blanche• Substance grise• Liquide céphalo-rachidien	
T_2 (longue)	Par ordre décroissant: <ul style="list-style-type: none">• Liquide céphalo-rachidien• Substance grise• Substance blanche	

TABLE 1 – Comparaison des deux types de pondération des images

2.1.3.2 Sujets

Parmi les 106 babouins sélectionnés pour les sessions d'IRM, 96 (60 femelles et 36 mâles) ont été inclus dans les analyses finales. Les images des 10 sujets exclus présentaient des artefacts. L'âge des sujets est de 2.4 à 26.6 ans (moyenne 12.1 ± 0.6 S.E.) et aucun d'entre eux ne présentait de problème congénitaux, ou d'antécédents neuraux. Les babouins sont logés à la station de primatologie CNRS de Rousset-sur-arc (13790). Chaque sujet vit au sein d'un groupe social, avec un accès à l'intérieur et à l'extérieur. Les parcs sont enrichis avec des plateformes en bois. Les babouins sont nourris quatre fois par jour avec des aliments complets et des fruits et légumes frais. L'eau est disponible à volonté.

2.1.3.3 L'acquisition des images

Les séances d'IRM se sont déroulées à l'hôpital de la Timone (Marseille) en collaboration avec l'institut de neuroscience de la Timone. L'IRM utilisée est un imageur MEDSPEC 30/80 ADVANCE (Bruker) de 3 Tesla. Des images IRM de l'intégralité du crâne ont été réalisées pour chacun des sujets. L'antenne de réception (une Rapid-Biomed) est posée au dessus de la tête. Les images sont obtenues en pondérant en T_1 avec une taille isotropique de voxel de $0,6\text{mm}^3$ pour les femelles et les jeunes mâles et $0,7\text{mm}^3$ pour les mâles adultes.

Les deux sujets de chaque session sont capturés la veille et passent la nuit en isolement à l'infirmerie de la station de primatologie. Le lendemain matin, ils sont prémédiqués à l'aide de kétamine (10 mg/kg, injection intramusculaire) avant d'être placés dans des cages de contention mobiles, fixées dans le camion pour le transport jusqu'à l'hôpital. Les animaux sont ensuite transférés sédatisés, au centre IRMf via leurs cages mobiles opaques. L'induction se fait par injection de Tilétamine et Zolazepam, (ZOLÉTIL 100TM) par voie intramusculaire à une dose de 7 mg/kg et d'Acépromazine (0.2 mg/kg IV). La voie veineuse est posée à la veine saphène. L'induction et l'entretien de l'anesthésie est réalisée grâce à une perfusion continue de Tilétamine et Zolazepam, (ZOLÉTIL 100TM) au débit de 4 mg/kg/h dans une poche de 250 mL soit de Na Cl 0,9% soit de Ringer Lactate à un débit de 2 mL/kg/h. Durant toute la durée de la séance d'acquisition, le sujet est placé en décubitus sternal dans la machine d'IRM la tête du sujet maintenue droite par des coussins en mousse (figure 9).

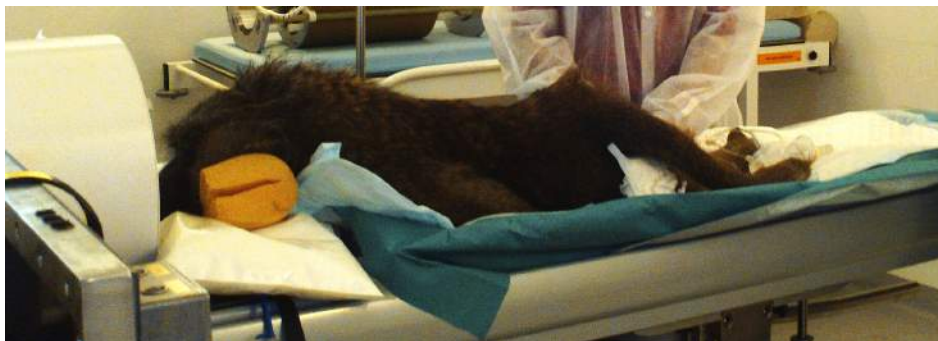


FIGURE 9 – Positionnement du sujet avant l'acquisition des images

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

La fréquence cardiaque et la saturation en oxygène sont monitorés grâce à un capteur fixé à la babine. Une ceinture dotée d'un capteur mécanique est placée autour de la poitrine du sujet pour monitorer la fréquence respiratoire. L'antenne est ensuite fixée sur le crâne du sujet. On place finalement une caméra à l'arrière du singe.

2.1.3.4 *Le traitement des images*

Chaque image IRM est dans un premier temps orientée en utilisant le logiciel ANALYZE 12.0. Les images sont ensuite débruitées grâce à un filtre de la boîte à outil VBM8 inclus dans SPM6.

La surface de l'aire homologue du planum temporal est mesurée dans le plan coronal selon des procédures utilisées chez les humains, les grands singes et les singes de l'ancien monde. La région d'intérêt est tracée dans le plan coronal avec l'outil « volume Edit » d'ANALYZE en utilisant une tablette tactile et un pointeur (Wacom Cintiq® 13HD). Le plan coronal a été choisi pour délimiter la zone d'intérêt car c'est celui qui donne la meilleure appréciation de la profondeur de la fosse sylvienne sur laquelle s'étend le planum. La coupe la plus antérieure après l'insula marque la limite antérieure au planum temporal étant donné que le gyrus de Heschl n'est pas visible sur les images de cerveaux de singes. La coupe la plus caudale montrant la fissure sylvienne définit le bord postérieur du planum temporal. Sur chacune des coupes des tracés ont été réalisés selon le bord ventral de la fissure sylvienne. Ce dernier s'étend du bord médial de la fissure sylvienne jusqu'à son point le plus latéral. Ce tracé a été réalisé sur chacune des coupes sur laquelle figure le planum temporal de la coupe la plus rostrale jusqu'à la plus postérieure jusqu'à ce que la fissure sylvienne disparaisse. On obtient ainsi une surface pour chacune des coupes, qui une fois additionnées nous donne une surface de la zone étudiée (figure 10). Le planum temporal de chaque hémisphère a été mesuré de manière indépendante. Les images de 20 sujets ont été aléatoirement inversées. Un second manipulateur ne connaissant pas l'orientation des images a mesuré les 40 des planum temporaux de ces 20 images pour évaluer un biais éventuellement lié à l'expérimentateur. Pour ces tracés la corrélation entre les manipulateurs a donné un coefficient de 0,825 $p < 0,0001$.

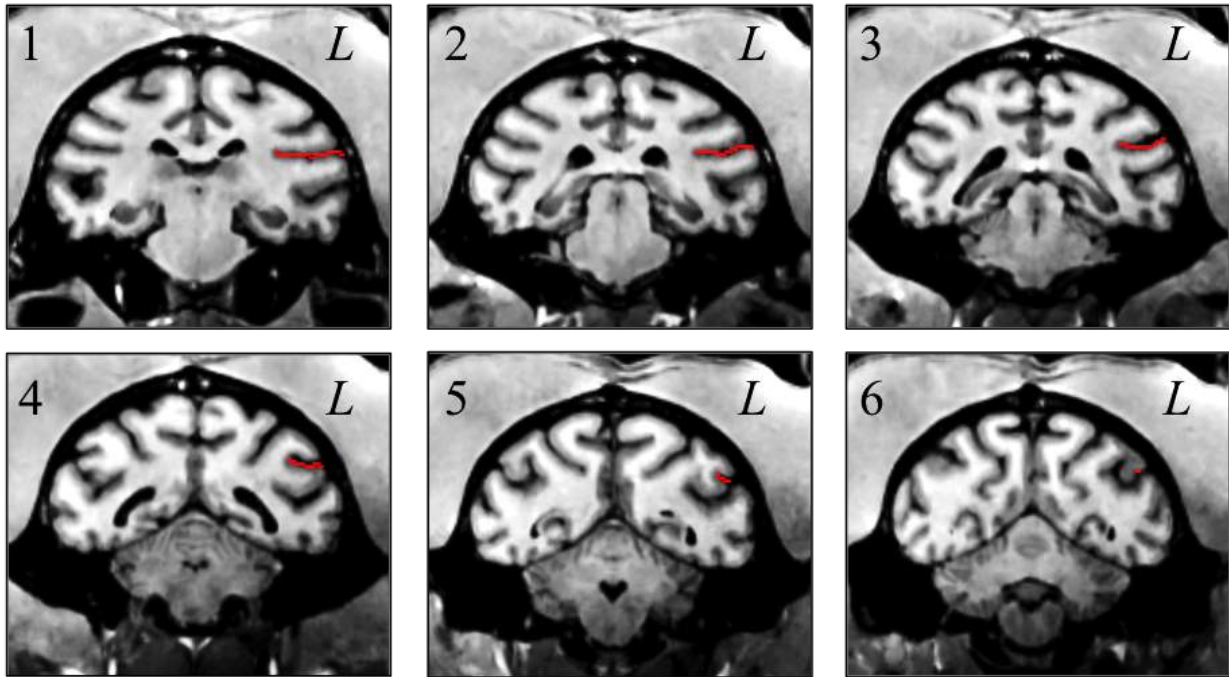


FIGURE 10 – Séquence des coupes transversales montrant la procédure de délimitation manuelle du planum temporal dans l'hémisphère gauche du cerveau d'un babouin

6 coupes sont montrées sur les 20 utilisées pour le tracé, la première étant la plus antérieure et la deuxième la plus postérieure. Le planum temporal est délimité par une ligne rouge. (L : gauche ; R : droite)

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

2.1.3.5 Résultats

A partir des aires des surfaces mesurées à droite (R) puis à gauche (L) un quotient d'asymétrie a été calculé selon la formule suivante :

$$AQ = \frac{\text{surface mesurée à droite} - \text{surface mesurée à gauche}}{\text{moyenne des deux surfaces}} \quad (2.1)$$

Le signe indique la direction de l'asymétrie (côté gauche pour un quotient négatif et côté droit pour un quotient positif) et la valeur absolue, la force de l'asymétrie. Selon les critères de classification individuelle utilisés précédemment chez les humains et les grands singes, le quotient d'asymétrie a été utilisé pour classer les individus comme étant biaisés pour l'hémisphère gauche ($AG \leq 0.025$) biaisé à droite ($AQ > 0.025$) ou non biaisé (William D. Hopkins and Nir 2010).

Un degré significatif d'asymétrie au niveau de la population envers l'hémisphère gauche a été trouvé pour la surface du planum temporal selon les scores du quotient d'asymétrie (Mean.AQ = -0.07 ± 0.01 (S.E) , $t(95) = 5.38$, $p < 0.0001$) et la distribution des individus classés comme étant biaisés à gauche. 60 babouins montrent un biais à gauche (62.5%) tandis que 25 montrent un biais à droite (26%) et 11 ne montrent aucun biais (11.5%). Le nombre d'individus présentant un biais à gauche individuel est significativement plus grand que le nombre d'individus présentant un biais à droite ($\chi_2 = 14.84$, $p < 0.0001$) et plus grand que les individus ne présentant pas de biais ($\chi_2 = 37.20$, $p < 0.0001$). Ensuite nous avons trouvé une différence significative de surface entre le planum temporal gauche et le planum temporal droit (hémisphère gauche : Moyenne = $144.81 \text{ mm}^2 \pm 2.16$ (S.E); hémisphère droit : Moyenne = $134.50 \text{ mm}^2 \pm 1.95$ (S.E), $t(95) = 5.62$, $p < 0.0001$) (Figure 11). Un second expérimentateur, ne connaissant pas l'orientation des images, a confirmé les mesures du planum temporal sur un sous échantillon de 20 individus pour les deux hémisphères (le coefficient de corrélation pour 40 tracés était de 0.825 , $p < 0.0001$).

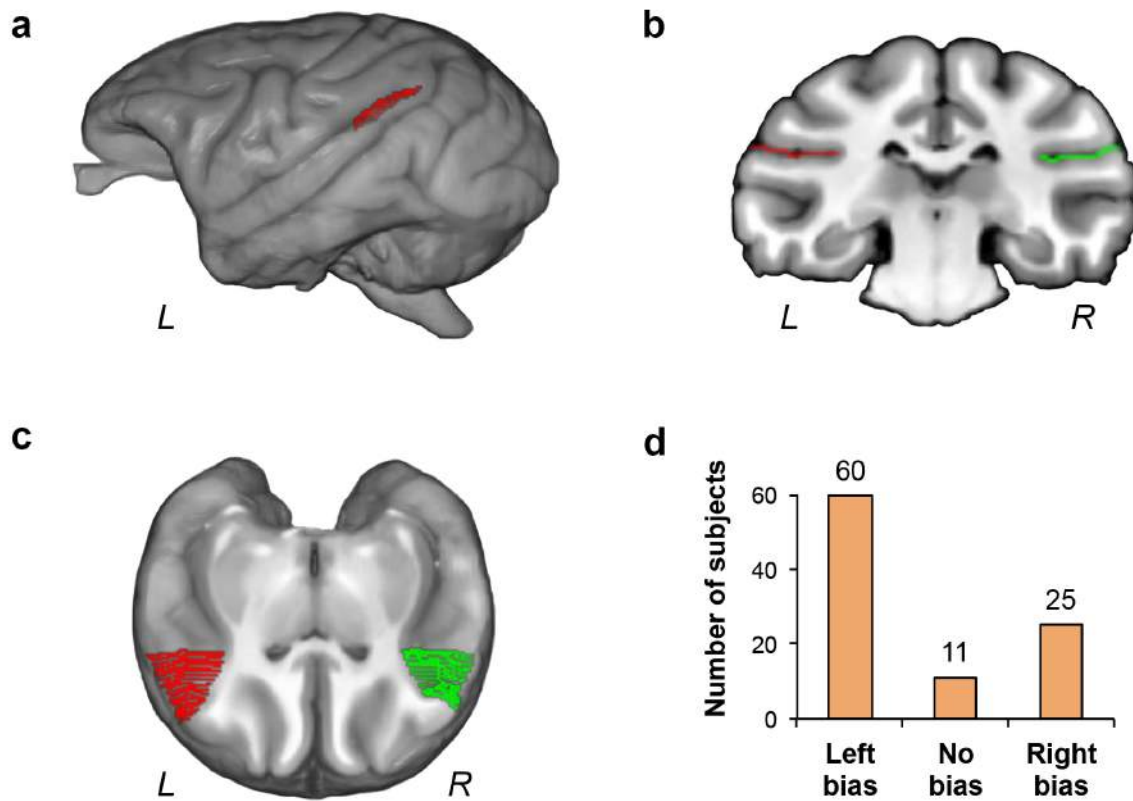


FIGURE 11 – Quantification de l'asymétrie du planum temporal dans le cerveau du babouin

- (a) Vue 3D du cerveau et sa délimitation de l'aire du planum temporal gauche
- (b) Vue des tracés des planum temporaux gauche (rouge) et droite (vert) dans une coupe coronale
- (c) Section oblique orientée le long d'un planum temporal du cerveau d'un babouin (planum gauche en rouge et planum droit en vert), avec une asymétrie en faveur de l'hémisphère gauche clairement visible.
- (d) Nombre de babouins biaisés en faveur de l'hémisphère gauche, droit et non biaisés pour la surface du planum temporal selon la classification des quotients d'asymétrie individuels (AQ)

2.2 La communication chez le babouin *Papio anubis*

2.2.1 Préférences manuelles et communication chez le babouin

2.2.1.1 Les préférences manuelles une spécificité humaine ?

On trouve dans la littérature, un grand nombre de papiers concernant les préférences manuelles des primates non humains (Papademetriou, Sheu, and Michel 2005; Fitch and Braccini 2013). La plupart d'entre eux montrent des résultats assez flous voire même contradictoires. Les premiers résultats portant sur les grands singes ont montré des préférences manuelles individuelles mais n'ont pas mis en évidence la présence d'une telle asymétrie à l'échelle du groupe (Finch 1941; Warren 1953). Ils ont abouti à la conclusion que cette latéralité à droite pour les actions motrices reste une spécificité de l'*Homo sapiens* (McGrew and Marchant 1997).

C'est Mac Neilage en 1987 qui a relancé le débat en montrant une préférence manuelle à gauche pour le ramassage de nourriture chez certaines espèces de primates (MacNeilage, Studdert-Kennedy, and Lindblom 1987). Cela lui a permis d'émettre la théorie de l'origine posturale. Cependant malgré cette théorie l'hypothèse de l'existence d'une préférence manuelle générale à une espèce de primate reste à étayer. Ensuite les recherches d'Hopkins ont permis de contrebalancer cette conclusion grâce à un nombre d'études important montrant un biais à droite pour les chimpanzés et les gorilles et un biais à gauche pour les singes arboricoles comme les Orang-outangs (William D. Hopkins, Russell, Freeman, et al. 2005; William D. Hopkins et al. 2011; W. D. Hopkins 1996). Bien qu'étant significatifs, ces biais d'environ 65% de la population restent systématiquement plus faibles que ceux des études portant sur l'Homme.

2.2.1.2 *De l'influence de la tâche.*

Ce sont ensuite J. Fagot et J. Vauclair qui, en 1991, ont montré que le choix de la tâche et de son niveau de difficulté est un facteur déterminant dans l'étude du degré de spécialisation d'une espèce (Fagot and Vauclair 1991; Cashmore, Uomini, and Chapelain 2008). Pour aller plus loin dans le choix de la tâche il a également été démontré que le biais pouvait changer suivant la fonction du comportement utilisé. En effet chez le chimpanzé et le babouin la préférence manuelle à droite pour des gestes communicatifs est largement plus importante que pour des tâches de manipulation d'objet (Meguerditchian and Vauclair 2006; Meguerditchian, Vauclair, and Hopkins 2010).

Le but de cette partie est de réitérer ces mêmes expériences chez le babouin olive *Papio anubis* à partir du même échantillon que Meguerditchian et Vauclair mais en augmentant le nombre d'individus et la durée de l'étude pour ensuite les mettre en parallèle avec les asymétries anatomiques du planum temporal des images IRM.

2.2.2 Méthode

Les babouins ont été soumis à trois tâches différentes : deux tâches non communicatives de difficultés graduelles, une tâche uni manuelle de bas niveau de coordination et une tâche bi manuelle de haut niveau de coordination, et ensuite une tâche communicative.

2.2.2.1 Sujets

L'échantillon utilisé est composé de 535 babouins. Ces singes sont élevés à la station de primatologie de Rousset sur arc. Ils sont logés dans des volières de 15 m^2 soit dans des parc allant jusqu'à 650 m^2 avec dans tous les cas un accès à l'intérieur et un accès à l'extérieur. Ils vivent au sein de groupes sociaux avec une interaction minimale avec l'Homme.

2.2.2.2 Procédure

La première étude consiste à observer les singes ramasser de la nourriture jetée sur le sol. Les babouins sont testés dans leurs groupes sociaux. Lors de chaque essai un individu en particulier est visé. Un mélange de graines est jeté par terre et l'expérimentateur code la main utilisée par le singe pour les ramasser par la méthode du « focal sampling ». L'expérience s'arrête lorsque 100 réponses ont été enregistrées. Pour éviter que la posture de l'animal influence la main utilisée pour ramasser les graines (Westergaard, Kuhn, and Suomi 1998), le sujet doit être en position assise et prendre des graines situées en face de lui et les graines sont dispersées en grande quantité dans le parc.

*Spécialisation Hémisphérique et Communication chez le babouin *Papio anubis**

La deuxième étude consiste en une tâche plus complexe, appelée « tâche du tube ». Cette expérience a été utilisée pour la première fois par W. D. Hopkins 1995. Depuis cette date elle a été réalisée sur de nombreuses espèces de primates. On applique de la pâte à tartiner à l'intérieur d'un tube en PVC que l'on propose au sujet. Pour pouvoir la manger ce dernier est obligé d'introduire son doigt à l'intérieur (figure 12). L'expérimentateur code la main utilisée pour récolter la pâte à tartiner considérée comme main dominante (Fagot and Vauclair 1988).



FIGURE 12 – Un babouin mâle réalisant la tâche du tube (d'après Vauclair 2005)

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

La troisième étude est focalisée sur un geste spécifique de l'espèce, clairement communicatif : le « handslapping ». Le babouin va taper le sol ou une autre surface, avec une main de manière plus ou moins répétée (photographie 13). Ce comportement est considéré comme étant clairement intentionnel. En effet il est réalisé systématiquement en présence d'une audience et dirigé vers un partenaire social (Humain ou Babouin), l'individu présentant ce comportement regarde le destinataire lors du handslapping et finalement l'individu persiste quand le destinataire ne répond pas ou ne prête pas attention au comportement. Les données ont été récoltées dans deux contextes : le premier par interaction agonistique spontanée entre des congénères ; le deuxième entre un babouin et l'expérimentateur. Dans ce cas l'expérimentateur provoque le comportement recherché en menaçant le sujet.

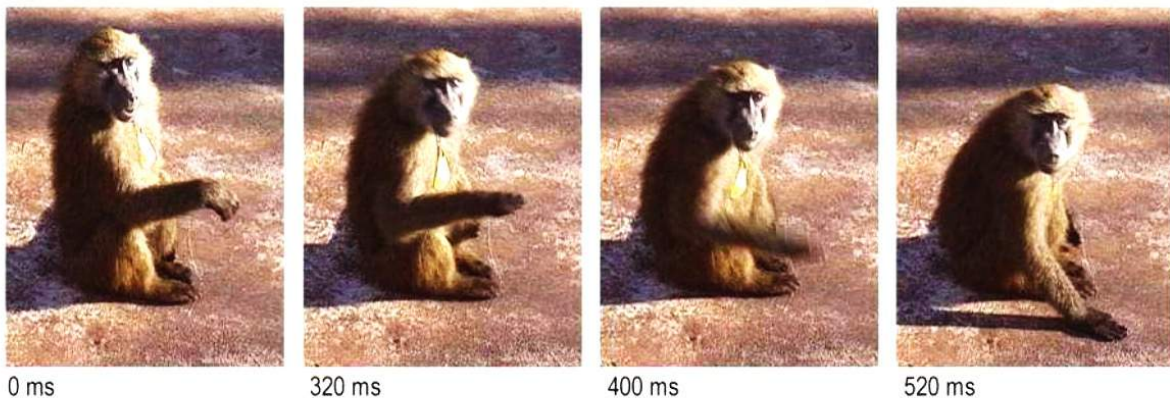


FIGURE 13 – *Comportement de Handslapping (d'après Meguerditchian 2009)*

2.2.2.3 Analyse des données

Pour caractériser les préférences manuelles individuelles des sujets on calcule un index de préférence manuelle (HI) pour chaque animal. Il indique le degré de biais individuel pour chaque animal suivant la formule :

$$HI = \frac{\text{nombre de réponses à droite} - \text{nombre de réponses à gauche}}{\text{nombre total de réponses}} \quad (2.2)$$

Le HI varie de -1 à 1. Les valeurs positives correspondent à des préférences pour la main droite alors qu'une valeur négative correspond à une préférence pour la main gauche. La valeur absolue du HI reflète la force de cette préférence.

2.2.3 Résultats

2.2.3.1 L'échantillon

Sur les 535 *Papio anubis* hébergés à la station, 330 ont été testés pour au moins un test. Les individus rentrent dans l'étude à partir de 100 occurrences observées pour le comportement de ramassage des graines, 20 pour le comportement de la tâche du tube et 15 pour le handslapping. Les échantillons utilisés comportent 226 sujets pour la tâche uni-manuelle (148 femelles et 78 mâles), 250 pour la tâche bi manuelle (166 femelles et 84 mâles), et 147 pour le geste communicatif (98 femelles et 49 mâles).

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

2.2.3.2 Comparaison des préférences manuelles au niveau de la population

Pour chacun des comportements la moyenne des indices de latéralité a été comparée à la valeur théorique de zéro

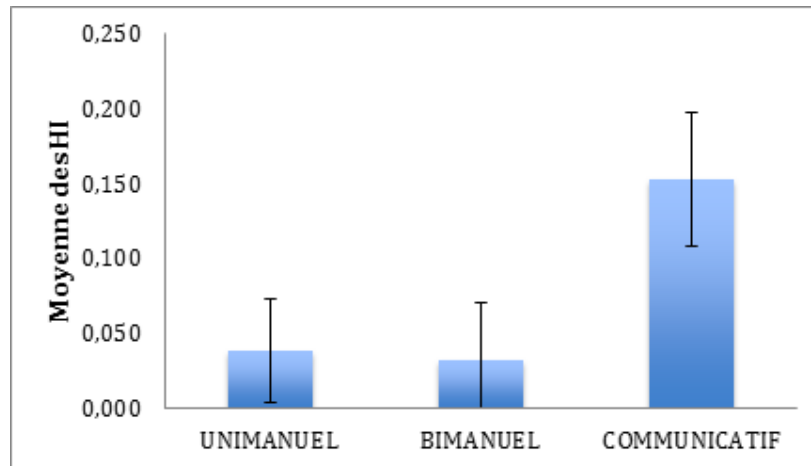


FIGURE 14 – Moyenne des indices de latéralité pour les comportements uni manuels, bi manuels et communicatif à l'échelle de la population

Le test t de Student n'a pas révélé de préférence manuelle à l'échelle du groupe pour les comportements de manipulation d'objets (ramassage de graines : moyenne des HI = 0.038 $t = 1.1018$ $p = 0.2717$), (tache du tube : moyenne des HI = 0.032 $t = 0.8474$ $p = 0.3976$), mais a révélé une latéralité importante pour ce qui est des gestes communicatifs (geste communicatif: moyenne des HI = 0.153 $t = 3.4329$ $p = 0.0008$). La comparaison de ces moyennes entre elles a relevé une différence significative entre les gestes communicatifs et les autres comportements (geste-tube : $t = 2.0255$ $p = 0.0126$; geste-uni manuel : $t = 2.5254$ $p = 0.0126$) mais pas entre les comportements uni manuel et bi manuel ($t = 0.2992$ $p = 0.765$). Ces résultats sont illustrés par le graphique 14.

2.2.3.3 Corrélation entre la latéralité lors des différentes tâches

On a ensuite voulu comparer les résultats pour savoir s'il existe une corrélation entre les préférences manuelles pour les différentes tâches. Chez les 77 sujets ayant subi les trois tâches on obtient les mêmes résultats que précédemment. Le calcul des coefficients de corrélation de Pearson ont révélé une corrélation faible entre les deux tâches de manipulation (corrélation de Pearson

*Spécialisation Hémisphérique et Communication chez le babouin *Papio anubis**

entre les comportements de ramassage des graines et la tâche du tube : $r = 0.2$). Pour ce qui est de la comparaison avec le geste communicatif il n'y a pas de corrélation entre les préférences manuelles de ce comportement et celle des comportements de manipulation (corrélations de Pearson entre le handslapping et le ramassage des graines: $r = 0.09$ corrélation de Pearson entre le handslapping et la tâche du tube : $r = 0.1$).

2.3 Aux origines du langage

2.3.1 Les marqueurs de la spécialisation hémisphérique chez les primates

2.3.1.1 Une asymétrie à gauche du planum temporal chez le babouin

L'étude de l'asymétrie anatomique cérébrale révèle clairement, dans l'échantillon le plus grand jamais étudié chez les primates non humains, une continuité de la spécialisation hémisphérique entre les humains et les espèces non hominidés. La proportion de babouins biaisés à gauche (62.5%) est quasiment identique à celle originellement trouvée par Geschwind et Lewitsky même si moins prononcée (figure 15). Ce qui est intéressant c'est de noter que le degré d'asymétrie est plus faible chez le babouin (calculé par le pourcentage de différence de la surface entre les planum droit et gauche est deux fois plus petite chez le babouin (6.5%) que chez le chimpanzé (12.6%) et les humains (Josse and Tzourio-Mazoyer 2004; A. M. Galaburda, Sanides, and Geschwind 1978).

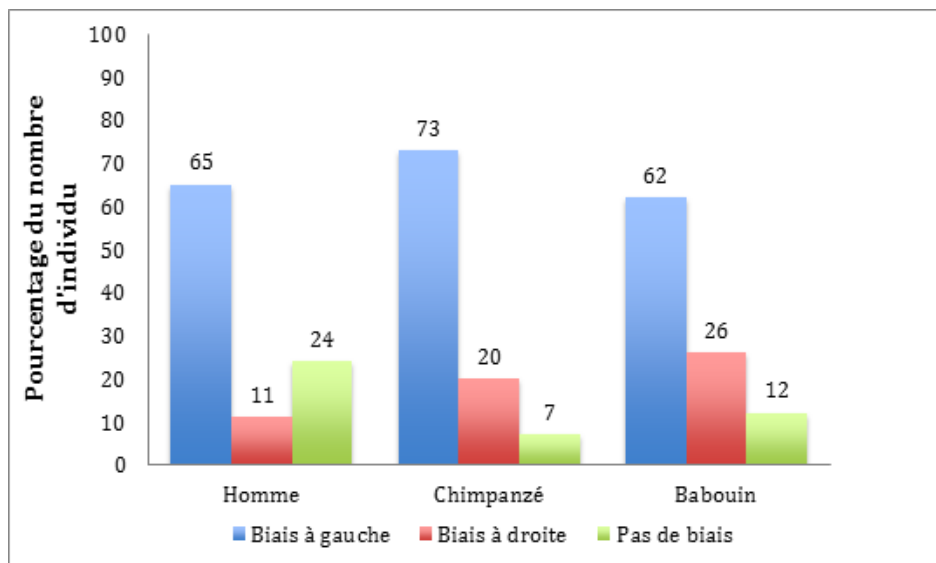


FIGURE 15 – Comparaison de l'asymétrie du planum temporal entre l'Homme le chimpanzé et le babouin (d'après Geschwind et Lewitsky 1968 et Lyn et al 2011)

A ce stade des recherches si on considère l'asymétrie du planum temporal déjà présente chez l'ancêtre commun aux catarrhiniens et aux hominidés on devrait retrouver ce trait chez d'autres catarrhiniens comme le macaque. Cependant des études sur cette espèce ne montrent pas d'asymétrie macroscopique du planum temporal (Lyn et al. 2011). Cette observation peut s'expliquer par le fait que le cerveau du macaque est plus petit et moins gyrifié que celui du babouin. Ainsi dans la mesure où l'asymétrie inter-hémisphérique serait une réponse à l'augmentation de la taille du cerveau cette observation n'est pas forcément étonnante. D'autant plus qu'il existe des études montrant des asymétries histologiques. Gannon a mis en évidence en 2008 que d'un point de vue cytoarchitectural le volume de l'aire homologue à l'aire de Wernicke (l'aire Tpt) est plus important à gauche qu'à droite (Gannon, Kheck, and Hof 2008). Ces résultats sous-entendent que si une symétrie anatomique est très probablement reliée à une asymétrie fonctionnelle comme chez l'Homme, l'absence de cette asymétrie, elle, n'est pas pour autant un marqueur de l'absence d'une asymétrie fonctionnelle.

Finalement plus de 45 ans après les résultats pionniers de Geschwind et Levitsky chez l'Homme les recherches sur l'asymétrie du planum temporal chez les primates continue de faire débat au sujet de l'évolution de la structure anatomique de l'encéphale. Les résultats énoncés ici tendent à redéfinir les origines de l'organisation structurelle des zones du langage. Il n'est maintenant pas exclu que les prérequis de la spécialisation hémisphérique du langage pourraient avoir précédé l'émergence des hominidés et pourraient même dater d'avant les Catarrhiniens.

2.3.1.2 Des préférences manuelles à droite

D'un autre côté, les résultats de l'étude des préférences manuelles confirment ceux de Meguerditchian et Vauclair. On observe une prédominance significativement plus importante de l'utilisation de la main droite lors de gestes communicatifs que lors de gestes de manipulation d'objet quelque soit sa difficulté (Meguerditchian and Vauclair 2006). De la même façon on a montré chez les babouins ayant subi la tâche du tube et le handslapping, les préférences manuelles pour ces deux comportements ne sont pas corrélées (William D. Hopkins, Russell, Hook, et al. 2005; Meguerditchian and Vauclair 2006). Ces résultats, associés à ceux obtenus dans la deuxième partie, sont en faveur de l'hypothèse de l'existence d'un système de communication spécifique lo-

calisé dans l'hémisphère gauche et d'une dissociation entre le système de communication et celui des actions de manipulation du point de vu neuronal.

Pour compléter nos résultats d'autres études sous-entendent l'existence d'un système différent entre la manipulation d'objets et les gestes communicatifs. Tout d'abord, notre étude portant sur la même population étudiée en 2006 par Meguerditchian et Vauclair, elle met en évidence une stabilité dans le temps. Cette stabilité a été largement confirmée (Meguerditchian, Molesti, and Vauclair 2011). Ensuite, nous avons ici comparé le comportement de handslapping à deux comportements de manipulation d'objet, il a été comparé également à un comportement de « frottement de nez », un marqueur de la nervosité du sujet. Cette étude donne des résultats tout à fait similaires (Meguerditchian and Vauclair 2009). Le geste de handslapping n'est pas le seul comportement utilisé. Une préférence pour la main droite a été mise en évidence pour des gestes de quémante de nourriture chez des babouins entraînés ainsi qu'une corrélation positive avec le geste de handslapping. Finalement ces études sur le babouin corroborent celles du chimpanzé pour qui cette latéralité en faveur de la main droite pour des gestes dirigés vers l'Homme (William D. Hopkins, Russell, Freeman, et al. 2005) s'étend à l'ensemble du répertoire communicatif (Meguerditchian and Vauclair 2008).

Ces résultats suggèrent que les fonctions communicatives de la main pourraient impliquer un substrat cérébral différent de celui des gestes non communicatifs. Un système de communication dans l'hémisphère gauche pourrait être impliqué dans la production de gestes communicatifs. Ce système favoriserait l'utilisation de la main droite dans ce cas là plutôt que lors d'actions de manipulation d'objets.

2.3.2 Vers une origine de la spécialisation hémisphérique

2.3.2.1 Spécialisation hémisphérique et préférence manuelle chez le babouin

Dans cette thèse, j'ai étudié certaines propriétés du langage chez les babouins. J'ai porté mon attention sur la recherche de marqueurs de la spécialisation hémisphérique, étant donné que ce trait semble à première vue spécifique de notre langage (cf partie 1). J'ai étudié dans un premier temps l'anatomie cérébrale d'une zone clé du langage, le planum temporal, puis dans un deuxième temps j'ai étudié la manifestation comportementale de cette asymétrie cérébrale présumée en mesurant les préférences manuelles de cette espèce pour différentes actions. La mesure et la comparaison de la surface des planum temporaux de ces singes ont révélé une asymétrie inter-hémisphérique de cette zone clé du langage en faveur de l'hémisphère gauche dans des proportions similaires à celles de l'Homme. D'autre part l'étude des préférences manuelles de ces mêmes sujets montre une préférence manuelle nette des babouins en faveur de la main droite. De manière encore similaire à l'Homme on a remarqué que cette préférence manuelle est plus marquée pour des actions communicatives que pour des actions de manipulation.

2.3.2.2 Spécialisation hémisphérique et préférence manuelle chez le chimpanzé

Ces résultats ont également été montrés chez le chimpanzé autant du point de vue comportemental que du point de vue neuro-anatomique. Pour aller plus loin, de nombreux travaux chez cette espèce ont fait ressortir un lien entre les asymétries neuro-anatomiques pour des aires homologues du langage et la latéralisation de certaines tâches manuelles comme l'utilisation d'outils (William D. Hopkins et al. 2007). Cette latéralisation ne s'exprime pas lors de tâches de manipulation comme celle du tube (William D. Hopkins et al. 2007). A l'heure d'aujourd'hui il n'existe pas d'étude montrant ce genre de corrélation chez le babouin. Cette question fera l'objet d'un travail à venir au sein de ce projet.

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

2.3.2.3 *La spécialisation hémisphérique, le substrat idéal au développement du langage*

La mise en évidence de ces asymétries à la fois comportementales et neuro-anatomiques pour une région clé du langage montre l'existence d'une spécialisation hémisphérique chez le babouin (*Papio anubis*). Il a été montré également que ce trait est présent, chez l'Homme lui-même et chez des espèces plus proches comme le chimpanzé. D'un point de vue évolutif ces résultats contredisent l'hypothèse comme quoi la spécialisation hémisphérique serait apparue chez l'Homme lors de l'apparition du langage il y a 150 000 ans et montrant cette asymétrie fonctionnelle de l'encéphale comme étant uniquement le support de la fonction du langage. A la vue de ces résultats on peut supposer que l'apparition d'une spécialisation hémisphérique en faveur de l'hémisphère gauche remonterait au moins à 30-40 millions d'années, époque de la séparation entre la branche qui a donné les catarrhiniens dont les babouins font partie et celle qui a donné les Hominidés. De plus, les primates non humains ne possédant pas le langage, on peut également supposer que cette asymétrie des aires du langage serait antérieure à l'apparition de celui-ci lors de la complexification des actions de manipulation dans l'évolution des primates. Elle aurait ensuite constitué le substrat idéal pour le développement du langage chez l'Homme.

2.3.3 Aux origines du langage : vers un système bimodal

Les conclusions de la partie précédente s'ajoutent à la longue liste des propriétés de la communication gestuelle des primates commune à notre langage (flexibilité, intentionnalité, propriétés référentielles). En prenant en compte ces résultats et étant donné les limites de la communication vocale, autant du point de vue anatomique que fonctionnel, de nos cousins, l'hypothèse disant que le geste, avant les vocalisations, serait un précurseur du langage prend tout son sens. Mais même en prenant cela pour acquis, elle n'est pas suffisante pour expliquer l'apparition d'un système de communication aussi complexe au cours de l'évolution. Jusqu'à présent, j'ai focalisé mon raisonnement sur l'hypothèse d'une origine gestuelle du langage, en m'appuyant sur l'importance du geste dans la communication et la latéralisation de ce dernier. Toutefois même si les propriétés du système vocal des primates non humains sont moins en faveur de constituer des précurseurs du langage, l'étude de la communication vocale des primates mérite notre attention. De la même façon que l'on a étudié la flexibilité et la référentialité dans la communication gestuelle, nous allons étudier ces mêmes propriétés dans la communication vocale.

2.3.3.1 La communication vocale chez les primates

Plusieurs études ont montré un degré de plasticité dans des vocalisations spécifiques d'espèces. L'exemple le plus célèbre est l'étude de Seyfarth en 1980 sur les vervets. Il a montré que chez de nombreux primates non humains, il existe des vocalisations référentielles en se penchant sur les cris d'alarme lors de la présence de prédateurs. Le cri va être différent en fonction de la nature des prédateurs. Il s'en suit une réponse spécifique du reste du groupe (Mitani and Nishida 1993; Cheney and Seyfarth 1990) par exemple monter dans les arbres si le cri correspond au signal de la présence d'un léopard ou descendre si le cri correspond à celle d'un aigle. D'autres travaux ont montré une certaine adaptation de la production vocale en fonction de la présence de congénères. Ces résultats suggèrent une intentionnalité et référentialité dans la production vocale des primates non humains. On note aussi une plasticité dans les structures de vocalisation entre les populations distantes, en fonction du rang hiérarchique, de son degré d'implication dans le conflit et la modification de la composition du groupe (Meguerditchian 2009 pour une revue de la littérature).

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

Si à ce stade de notre développement on considère que la production de ces vocalisations n'est pas intentionnelle, elle n'en est pas moins remplie de sens pour autant. Autrement dit, la référentialité est toujours présente étant donné la réaction d'un congénère (monter plus haut dans les arbres par exemple) (Savage-Rumbaugh, E. S. 1990). On trouve dans la littérature de nombreux exemples montrant une réponse adaptée aux types de cris montrant une capacité d'extraire des informations telles que : le type de prédateur, la présence de nourriture, la nature des relations sociales, la filiation maternelle, le rang de dominance (Meguerditchian 2009 pour une revue de la littérature). Cette capacité d'extraire des informations d'un signal vocal s'explique plutôt par un système de conditionnement opérant et une association progressive des individus entre le stimulus auditif et la modification de l'environnement. La production de vocalisations chez les primates se rapprocherait donc plus de cris émotionnels comme le rire ou les pleurs (Burling, R. 1993). Avec cette hypothèse on peut faire le parallèle avec la reconnaissance par une mère des pleurs de son bébé. Cette capacité d'association entre un signal vocal et une signification n'est pas sans rappeler la capacité des jeunes enfants à comprendre le langage bien avant qu'il soit capable de le produire. Ainsi on peut penser qu'il existe chez les primates non humains une discontinuité entre capacité de production de signaux et perception des signaux.

D'autre part entre ces observations d'une communication vocale référentielle et flexible chez les primates non humains et l'affirmation d'une communication intentionnelle et d'un contrôle intentionnel des vocalisations la route est longue. Plusieurs arguments sont en défaveur de cette hypothèse : la communication est en général réalisée avec l'ensemble du groupe, pas avec un congénère en particulier (Arbib 2005). Les chimpanzés sont en général dans l'incapacité de générer de nouvelles vocalisations. De plus contrairement au geste la production vocale est difficilement dissociable de l'état émotionnel du sujet comme la peur ou l'excitation (Pollick and de Waal 2007; Goodall, J. 1986). Ces cris seraient comparables à des pleurs ou au rire dans notre espèce. Ces limites renforcent l'hypothèse comme quoi la production vocale ne serait pas intentionnelle mais émotionnelle (Egnor and Hauser 2004; Meguerditchian and Vauclair 2008). De cette façon le répertoire vocal serait déterminé génétiquement malgré une certaine influence de l'expérience personnelle de l'individu.

2.3.3.2 Une continuité entre communication gestuelle et communication vocale

On a parlé d'une origine émotionnelle au répertoire vocal des primates. Cette règle présente tout de même ses exceptions notamment chez les chimpanzés. Hopkins a mis en évidence, en 2006, l'apparition de nouvelles vocalisations eu sein du répertoire vocal des chimpanzés pensionnaires du Yerkes National Research d'Atlanta au Etats-Unis. Ces cris appelés « extended grunt » et « raspberry », ne sont émis qu'en présence d'un Homme et de nourriture visible mais inaccessible par le sujet. Ils auraient pour fonction d'attirer l'attention d'un autre individu (en l'occurrence un Homme) pour acquérir une ressource (William D. Hopkins 2006). On peut voir dans cet exemple un cas de flexibilité et d'intentionnalité et même de référentialité. Aucun exemple de ce genre, sinon anecdotique, n'est rapportée chez le babouin. Il est intéressant de noter également que lorsque ces vocalisations sont associées à des gestes de quémade comme du pointage les préférences manuelles à droite sont significativement plus importantes que sans vocalisation (Hopkins, W. D., & Cantero, M. 2003). D'autres études, ont d'autre part montré une asymétrie à gauche de la bouche (c'est à dire de l'hémisphère gauche) pour les vocalisations « émotionnelles » et une asymétrie à droite (c'est à dire de l'hémisphère gauche) pour des vocalisations atypiques intentionnelles. D'un point de vue neurologique, une étude d'imagerie fonctionnelle utilisant le PET scan sur trois animaux produisant ces vocalisations a montré que ces moyens de communication qu'ils soient gestuels vocaux ou bimodaux activent le gyrus frontal inférieur c'est à dire la région homologue de l'aire de Broca, particulièrement dans l'hémisphère gauche (Tagliabue et al. 2008).

Ces résultats laissent présager du point de vue neurologique une latéralité fonctionnelle plus forte de l'hémisphère gauche par rapport à l'hémisphère droit. De plus ils ne sont pas sans rappeler l'exemple du jeune enfant qui va pointer du doigt un objet en le nommant lors de l'apprentissage du langage.

2.3.3.3 Geste, vocalisations et neurone miroir

Dans la première partie j'ai expliqué l'organisation du substrat neuronal au langage. A ce propos j'ai énoncé l'extrême proximité anatomique entre l'aire de Broca et les aires motrices notamment de la main et de la bouche. J'ai finalement développé la découverte des neurones miroirs. Ces

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

neurones, présents dans la zone F5 du cortex préfrontal de l'encéphale du macaque (homologue à notre aire de Broca) activent lorsque le singe réalise une action avec un but mais aussi lorsqu'il voit une personne ou un congénère réaliser cette action (Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. 1996). Chez l'Homme les derniers travaux sur la question mentionnent également l'activation de cette action lors de séquences motrices comme conduire une voiture ou élaborer des structures syntaxiques dans le langage (Fadiga et al. 2006). Cette dernière information renforce la vision de cette aire comme un substrat à l'émergence de qualités propre à l'Homme comme l'imitation, la théorie de l'esprit ou bien le langage (Arbib 2005).

Pour aller plus loin des travaux ont montré, encore chez le macaque que la stimulation électrique de l'aire homologue à l'aire de Broca induit des mouvements simultanés de la bouche et des mains (Petrides, M., Cadoret, G., & Mackey, S. 2005). Cette expérience met en évidence la présence de connexions motrices étroites entre la bouche, les mains et l'aire de Broca. On suppose ainsi l'existence d'un lien entre les systèmes moteurs de la bouche et des mains appelé « câblage main-bouche » qui régirait à la fois les mouvements de ces deux systèmes musculaires lors d'action ou de la vision de manipulations d'outils. Un lien entre celle-ci et la communication gestuelle peut s'expliquer par le fait que l'utilisation d'outils est en général organisée en séquences temporelles hiérarchisées. C'est à dire qu'elle est composée de la répétition d'unités dans un ordre particulier. Aucune faculté ne demande plus ces capacités que le langage (Koechlin and Jubault 2006). Si l'existence de neurones miroirs a été découverte chez le macaque aucune donnée n'est disponible sur ce sujet à propos des babouins. Malgré leur proximité phylogénétique il serait intéressant de rechercher l'existence neurones miroirs chez ces derniers.

Ainsi on pourrait décrire l'apparition des précurseurs du langage en la coévolution de plusieurs fonctions à l'origine d'un langage articulé. L'évolution de la fonction du gyrus frontal inférieur aurait permis la manipulation d'outils qui aurait formé un précurseur idéal à la fonction syntaxique d'une part, et d'un autre part, la communication gestuelle constituerait un précurseur idéal à la spécialisation hémisphérique à gauche, à la sémantique et à l'intentionnalité (Greenfield, P. M. 1991).

2.3.3.4 Proposition de scénario concernant l'apparition des précurseurs du langage

Après avoir parlé de l'importance du geste dans la communication humaine, j'ai montré qu'une asymétrie de la surface du planum temporal en faveur de l'hémisphère gauche chez les babouins peut être reliée à une préférence manuelle à droite pour des gestes de communication, le handslapping. Dans un deuxième temps j'ai rapporté une préférence manuelle plus forte lors de l'association de ces gestes communicatifs chez les chimpanzés mais pas chez les babouins. Dans le cadre de cette étude portant sur les origines phylogénétiques du langage, les observations précédentes permettent de proposer un scénario hypothétique sur la manière dont s'est développé le langage à partir de la structure du cerveau de l'ancêtre commun entre certaines espèces de primates et notre espèce.

Il y a 30 à 40 millions d'années chez l'ancêtre commun entre le babouin et le chimpanzé le développement des neurones miroirs dans la zone F5 et la spécialisation hémisphérique à gauche de l'encéphale a permis l'utilisation d'outils et la communication gestuelle. Dans un deuxième temps ce système de communication serait devenu bimodal avec l'évolution du câblage main - bouche après l'apparition de notre ancêtre commun avec le chimpanzé il y a environ 5 à 7 millions d'années. Pour finir, Au sein de la lignée humaine la communication vocale aurait pris le pas sur la communication gestuelle grâce aux avantages sélectifs d'une communication qui puisse être produite sans l'utilisation des mains et qui puisse être efficace dans la nuit. Ce scénario reflète l'apprentissage du langage chez le jeune *Homo sapiens* ainsi qu'avec l'existence d'un système bimodal intégré dans l'hémisphère gauche.

2.3.4 Conclusion et perspectives

Dans cette thèse j'ai pu étudier des caractéristiques de la communication des primates en me basant sur le modèle du babouin olive. J'ai mis en évidence l'existence d'une préférence manuelle à droite pour des gestes communicatifs ainsi qu'une asymétrie anatomique du planum temporal pour l'hémisphère gauche. Ces études montrant une spécialisation hémisphérique à gauche, sont des arguments supplémentaires à la théorie de l'origine gestuelle du langage. Elles nous permettent aussi d'émettre l'hypothèse que l'asymétrie hémisphérique des aires du langage de l'espèce humaine n'est pas apparue avec l'évolution du langage dans l'espèce humaine il y a 150 000 ans. Elle tiendrait son origine dans un passé beaucoup plus ancien, possiblement lors de l'existence de notre ancêtre commun avec le babouin, il y a 30 à 40 millions d'années. L'asymétrie cérébrale des aires homologues aux aires de fonctionnement du langage dans notre espèce serait le substrat à partir duquel se serait développé un système de communication dans un premier temps gestuel, puis dans un deuxième temps à cette communication gestuelle se serait ajoutée une communication vocale lors de l'apparition de la lignée humaine.

Lors de ma présence au centre de Primatologie de Rousset-sur-arc j'ai pu réaliser une banque de 106 images IRM de cerveau de babouin consistant ainsi la plus grosse banque d'images au monde concernant cette espèce. L'article portant sur l'asymétrie du planum temporal est pour le moment, en révision (Marie et al. à paraître). D'autres études en cours et à venir portent sur l'étude des images IRM acquises. Parmi elles, la réalisation d'un modèle, ou Template de cerveau du babouin vient d'être achevée. Il consistera un modèle mis à la disposition de communauté scientifique idéale pour les chercheurs voulant travailler sur cette espèce. L'étude de la profondeur des sillons donne également des résultats intéressants. En effet les résultats préliminaires de l'étude de la profondeur du sillon central, siège de l'aire motrice de la main, ont mis en évidence une asymétrie liée de façon contralatérale aux préférences manuelles individuelles chez les mêmes sujets. La spécialisation hémisphérique pourrait ainsi être apparue pour des actions de manipulations. A ce système se seraient ajoutées des fonctions de communication d'abord gestuelle puis vocale jusqu'à donner le langage comme nous le connaissons.

Bibliographie

- Aboitiz, F., A. B. Scheibel, R. S. Fisher, and E. Zaidel. 1992. "Fiber Composition of the Human Corpus Callosum." *Brain Research* 598 (1-2): 143–53.
- Annett, M. 1985. *Left, Right, Hand and Brain: The Right Shift Theory*. Vol. 25.
- Arbib, Michael A. 2005. "From Monkey-like Action Recognition to Human Language: An Evolutionary Framework for Neurolinguistics." *The Behavioral and Brain Sciences* 28 (2): 105–24; discussion 125–67.
- Bates, E. 1976. *Language and Context: The Acquisition of Pragmatics*. Academic Press.
- Bauer, Prisca R., Johannes B. Reitsma, Bernard M. Houweling, Cyrille H. Ferrier, and Nick F. Ramsey. 2014. "Can fMRI Safely Replace the Wada Test for Preoperative Assessment of Language Lateralisation? A Meta-Analysis and Systematic Review." *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry* 85 (5): 581–88.
doi:10.1136/jnnp-2013-305659.
- Bear, Mark F., Barry W. Connors, and Michael A. Paradiso. 2007. "LANGUAGE." In *Bear Neuroscience Exploring the Brain*, 3eme ed., 657–80. Lippincott Williams & Wilkins.
- Bellugi, U. 2004. "The Link between Hand and Brain: Implications from a Visual Language." In *Advances in Cognition, Education, and Deafness*, Martin David S. Gallaudet University Press.
- Benítez-Burraco, Antonio, and Víctor Manuel Longa. 2012. "Right-Handedness, Lateralization and Language in Neanderthals: A Comment on Frayer et Al. (2010)." *Journal of Anthropological Sciences = Rivista Di Antropologia: JASS / Istituto Italiano Di Antropologia* 90: 187–92; discussion 193–97.
doi:10.4436/jass.90002.
- Bernardis, Paolo, and Maurizio Gentilucci. 2006. "Speech and Gesture Share the Same Communication System." *Neuropsychologia* 44 (2): 178–90.
doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.05.007.
- Bickerton, Derek. 2007. "Language Evolution: A Brief Guide for Linguists." *Lingua, The Evolution of Language*, 117 (3): 510–26.
doi:10.1016/j.lingua.2005.02.006.
- Binder, Jeffrey R., Julie A. Frost, Thomas A. Hammeke, Robert W. Cox, Stephen M. Rao, and Thomas Prieto. 1997. "Human Brain Language Areas Identified by Functional Magnetic Resonance

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

Imaging.” *The Journal of Neuroscience* 17 (1): 353–62.

Bishop, Dorothy V.M., Helen Watt, and Marietta Papadatou-Pastou. 2009. “An Efficient and Reliable Method for Measuring Cerebral Lateralization during Speech with Functional Transcranial Doppler Ultrasound.” *Neuropsychologia* 47 (2): 587–90.
doi:10.1016/j.neuropsychologia.2008.09.013.

Blake, Joanna, Paula O’Rourke, and Grace Borzellino. 1994. “Form and Function in the Development of Pointing and Reaching Gestures.” *Infant Behavior and Development* 17 (2): 195–203.
doi:10.1016/0163-6383(94)90055-8.

Bonvillian, John D., Herbert C. Richards, and Tracy T. Dooley. 1997. “Early Sign Language Acquisition and the Development of Hand Preference in Young Children.” *Brain and Language* 58 (1): 1–22.
doi:10.1006/brln.1997.1754.

Bookheimer, Susan. 2002. “Functional MRI of Language: New Approaches to Understanding the Cortical Organization of Semantic Processing.” *Annual Review of Neuroscience* 25 (1): 151–88.
doi:10.1146/annurev.neuro.25.112701.142946.

Bradshaw, John L. 1988. “The Evolution of Human Lateral Asymmetries: New Evidence and Second Thoughts.” *Journal of Human Evolution* 17 (6): 615–37.
doi:10.1016/0047-2484(88)90088-7.

Broca. 1865. “Sur Le Siège de La Faculté Du Langage Articulé.” *Bulletins de La Société D’anthropologie de Paris* 6 (1): 377–93.
doi:10.3406/bmsap.1865.9495.

Brodmann, K. 1909. “Vergleichende Lokalisationslehre Der Grobhirnrinde.” In *In Ihren Prinzipien Dargestellt Auf Grund Des Zellenbaues*. Leipzig Verlag von Johann Ambrosius Barth.

Burling, R. 1993. “Primate Calls, Human Language, and Nonverbal Communication.” *Current Anthropology*, 34, 25-53.

Cartmill, Erica A., and Richard W. Byrne. 2007. “Orangutans Modify Their Gestural Signaling According to Their Audience’s Comprehension.” *Current Biology* 17 (15): 1345–48.
doi:10.1016/j.cub.2007.06.069.

Cashmore, Lisa, Natalie Uomini, and Amandine Chapelain. 2008. “The Evolution of Handedness in Humans and Great Apes: A Review and Current Issues.” *Journal of Anthropological Sciences = Rivista Di Antropologia: JASS / Istituto Italiano Di Antropologia* 86: 7–35.

- Cheney, Dorothy, and Robert Seyfarth. 1990. "Attending to Behaviour versus Attending to Knowledge: Examining Monkeys' Attribution of Mental States." *Animal Behaviour* 40 (4): 742–53.
doi:10.1016/S0003-3472(05)80703-1.
- Condillac, Etienne Bonnot de. 1746. "Essai Sur L'origine Des Connaissances Humaines."
<http://www.vrin.fr/book.php?code=9782711621033>.
- Cooper, David L. 2006. "Broca's Arrow: Evolution, Prediction, and Language in the Brain." *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist* 289B (1): 9–24.
doi:10.1002/ar.b.20088.
- Corballis, Michael C. 2003. "From Mouth to Hand: Gesture, Speech, and the Evolution of Right-Handedness." *The Behavioral and Brain Sciences* 26 (2): 199–208; discussion 208–60.
- Corballis, Michael C. 2009. "Language as Gesture." *Human Movement Science, Disruptions of Handwriting 13th Conference of the International Graphonomics Society*, 28 (5): 556–65.
doi:10.1016/j.humov.2009.07.003.
- Corballis, Michael C. 2010. "Did Language Evolve before Speech?" In *The Evolution of Human Language. Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge University Press
<http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511817755.008>.
- Coussement, Alain. 1986. *Le chant des protons: (l'I.R.M sans peine?). A.R.E.D.E.R*
- Decety, J., J. Grèzes, N. Costes, D. Perani, M. Jeannerod, E. Procyk, F. Grassi, and F. Fazio. 1997. "Brain Activity during Observation of Actions. Influence of Action Content and Subject's Strategy." *Brain: A Journal of Neurology* 120 (Pt 10) (October): 1763–77.
- Dym, R. Joshua, Judah Burns, Katherine Freeman, and Michael L. Lipton. 2011. "Is Functional MR Imaging Assessment of Hemispheric Language Dominance as Good as the Wada Test?: A Meta-Analysis." *Radiology* 261 (2): 446–55.
doi:10.1148/radiol.11101344.
- Eckert, Mark A., Linda J. Lombardino, and Christiana M. Leonard. 2001. "Planar Asymmetry Tips the Phonological Playground and Environment Raises the Bar." *Child Development* 72 (4): 988–1002.
doi:10.1111/1467-8624.00330.
- Egnor, S. E. Roian, and Marc D. Hauser. 2004. "A Paradox in the Evolution of Primate Vocal Learning." *Trends in Neurosciences* 27 (11): 649–54.

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

doi:10.1016/j.tins.2004.08.009.

Emmorey, Karen. 2001. *Language, Cognition, and the Brain: Insights From Sign Language Research*. Psychology Press.

Fadiga, Luciano, Laila Craighero, Maddalena Fabbri Destro, Livio Finos, Nathalie Cotillon-Williams, Andrew T. Smith, and Umberto Castiello. 2006. "Language in Shadow." *Social Neuroscience* 1 (2): 77–89.

doi:10.1080/17470910600976430.

Fagot, Joël, and Jacques Vauclair. 1988. "Handedness and Bimanual Coordination in the Lowland Gorilla." *Brain, Behavior and Evolution* 32 (2): 89–95.

doi:10.1159/000116536.

Fagot, Joël, and Jacques Vauclair. 1991. "Manual Laterality in Nonhuman Primates: A Distinction between Handedness and Manual Specialization." *Psychological Bulletin* 109 (1): 76–89.

doi:10.1037/0033-2909.109.1.76.

Ferrari, Pier Francesco, Vittorio Gallese, Giacomo Rizzolatti, and Leonardo Fogassi. 2003. "Mirror Neurons Responding to the Observation of Ingestive and Communicative Mouth Actions in the Monkey Ventral Premotor Cortex." *The European Journal of Neuroscience* 17 (8): 1703–14.

Finch, G. 1941. "Chimpanzee Handedness." *Science (New York, N.Y.)* 94 (2431): 117–18.

doi:10.1126/science.94.2431.117.

Fitch, W. Tecumseh, and Stephanie N. Braccini. 2013. "Primate Laterality and the Biology and Evolution of Human Handedness: A Review and Synthesis." *Annals of the New York Academy of Sciences* 1288 (1): 70–85.

doi:10.1111/nyas.12071.

Fitch, W. Tecumseh, Marc D. Hauser, and Noam Chomsky. 2005. "The Evolution of the Language Faculty: Clarifications and Implications." *Cognition* 97 (2): 179–210; discussion 211–25.

doi:10.1016/j.cognition.2005.02.005.

Frasnelli, Elisa, Giorgio Vallortigara, and Lesley J. Rogers. 2012. "Left-Right Asymmetries of Behaviour and Nervous System in Invertebrates." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 36 (4): 1273–91.

doi:10.1016/j.neubiorev.2012.02.006.

- Friederici, Angela D. 2006. "The Neural Basis of Language Development and Its Impairment." *Neuron* 52 (6): 941–52.
doi:10.1016/j.neuron.2006.12.002.
- Friederici, Angela D. 2009. "Pathways to Language: Fiber Tracts in the Human Brain." *Trends in Cognitive Sciences* 13 (4): 175–81.
doi:10.1016/j.tics.2009.01.001.
- Galaburda, Albert M., Joan Corsiglia, Glenn D. Rosen, and Gordon F. Sherman. 1987. "Planum Temporale Asymmetry, Reappraisal since Geschwind and Levitsky." *Neuropsychologia* 25 (6): 853–68.
doi:10.1016/0028-3932(87)90091-1.
- Galaburda, A. M., F. Sanides, and N. Geschwind. 1978. "Human Brain. Cytoarchitectonic Left-Right Asymmetries in the Temporal Speech Region." *Archives of Neurology* 35 (12): 812–17.
- Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., & Rizzolatti, G. 1996. "Action Recognition in the Premotor Cortex." *Brain*, 119, 593-609.
- Gannon, Patrick J., Ralph L. Holloway, Douglas C. Broadfield, and Allen R. Braun. 1998. "Asymmetry of Chimpanzee Planum Temporale: Humanlike Pattern of Wernicke's Brain Language Area Homolog." *Science* 279 (5348): 220–22.
doi:10.1126/science.279.5348.220.
- Gannon, Patrick J., Nancy Kheck, and Patrick R. Hof. 2008. "Leftward Interhemispheric Asymmetry of Macaque Monkey Temporal Lobe Language Area Homolog Is Evident at the Cytoarchitectural, but Not Gross Anatomic Level." *Brain Research* 1199 (March): 62–73.
doi:10.1016/j.brainres.2007.12.041.
- Gardner, R. Allen, and Beatrice T. Gardner. 1969. "Teaching Sign Language to a Chimpanzee." *Science* 165 (3894): 664–72.
- Gauger, L. M., L. J. Lombardino, and C. M. Leonard. 1997. "Brain Morphology in Children with Specific Language Impairment." *Journal of Speech, Language, and Hearing Research: JSLHR* 40 (6): 1272–84.
- Geschwind, N. 1970. "The Organization of Language and the Brain." *Science (New York, N.Y.)* 170 (3961): 940–44.
- Geschwind, N., and W. Levitsky. 1968. "Human Brain: Left-Right Asymmetries in Temporal Speech Region." *Science (New York, N.Y.)* 161 (3837): 186–87.

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

- Goldin-Meadow, Susan. 1999. "The Role of Gesture in Communication and Thinking." *Trends in Cognitive Sciences* 3 (11): 419–29.
doi:10.1016/S1364-6613(99)01397-2.
- Goldin-Meadow, Susan. 2005. *The Resilience of Language: What Gesture Creation in Deaf Children Can Tell Us about How All Children Learn Language*. Psychology Press.
- Goodall, J. 1986. *The Chimpanzees of Gombe: Patterns of Behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Greenfield, P. M. 1991. "Language, Tools, and Brain: The Ontogeny and Phylogeny of Hierarchically Organized Sequential Behavior." *The Behavioral and Brain Sciences*, 14, 531-550.
- Grossi, G., C. Semenza, S. Corazza, and V. Volterra. 1996. "Hemispheric Specialization for Sign Language." *Neuropsychologia* 34 (7): 737–40.
- Harris, L. J. 1993. "Broca on Cerebral Control for Speech in Right-Handers and Left-Handers: A Note on Translation and Some Further Comments." *Brain and Language* 45 (1): 108–20.
doi:10.1006/brln.1993.1037.
- Hauser, Marc D., Noam Chomsky, and W. Tecumseh Fitch. 2002. "The Faculty of Language: What Is It, Who Has It, and How Did It Evolve?" *Science* 298 (5598): 1569–79.
doi:10.1126/science.298.5598.1569.
- Hayes, C. 1952. *The Ape in Our House*. London: Gollancz.
- Hewes, Gordon W. 1992. "Primate Communication and the Gestural Origin of Language." *Current Anthropology* 33 (1): 65–84.
- Heyes, Cecilia M., and Bennett G. Galef Jr. 1996. *Social Learning In Animals: The Roots of Culture*. Elsevier.
- Holloway, R. L. 1981. "Volumetric and Asymmetry Determinations on Recent Hominid Endocasts: Spy I and II, Djebel Ihroud I, and the Sale Homo Erectus Specimens, with Some Notes on Neanderthal Brain Size." *American Journal of Physical Anthropology* 55 (3): 385–93.
- Hopkins, W. D. 1995. "Hand Preferences for a Coordinated Bimanual Task in 110 Chimpanzees (*Pan Troglodytes*): Cross-Sectional Analysis." *Journal of Comparative Psychology* (Washington, D.C.: 1983) 109 (3): 291–97.
- Hopkins, W. D. 1996. "Chimpanzee Handedness Revisited: 55 Years since Finch (1941)." *Psychonomic Bulletin & Review* 3 (4): 449–57.

doi:10.3758/BF03214548.

Hopkins, WD. 2003. "From Hand to Mouth in the Evolution of Language: The Influence of Vocal Behavior on Lateralized Hand Use in Manual Gestures by Chimpanzees (*Pan Troglodytes*)," *Developmental Science*, .

<http://onlinelibrary.wiley.com/>

doi/10.1111/1467-7687.00254/abstract.

Hopkins, W. D., & Cantero, M. 2003. "From Hand to Mouth in the Evolution of Language: The Influence of Vocal Behaviour on Lateralized Hand Use in Manual Gestures by Chimpanzees." *Developmental Science*, 6, 55-61.

Hopkins, W. D., L. Marino, J. K. Rilling, and L. A. MacGregor. 1998. "Planum Temporale Asymmetries in Great Apes as Revealed by Magnetic Resonance Imaging (MRI)." *Neuroreport* 9 (12): 2913–18.

Hopkins, William D. 2006. "Chimpanzee Right Handedness: Internal and External Validity in the Assessment of Hand Use." *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior* 42 (1): 90–93.

Hopkins, William D., and Talia M. Nir. 2010. "Planum Temporale Surface Area and Grey Matter Asymmetries in Chimpanzees (*Pan Troglodytes*): The Effect of Handedness and Comparison with Findings in Humans." *Behavioural Brain Research* 208 (2): 436–43.

doi:10.1016/j.bbr.2009.12.012.

Hopkins, William D., Kimberley A. Phillips, Amanda Bania, Sarah E. Calcutt, Molly Gardner, Jamie Russell, Jennifer Schaeffer, Elizabeth V. Lonsdorf, Stephen R. Ross, and Steven J. Schapiro. 2011. "Hand Preferences for Coordinated Bimanual Actions in 777 Great Apes: Implications for the Evolution of Handedness in Hominins." *Journal of Human Evolution* 60 (5): 605–11.

doi:10.1016/j.jhevol.2010.12.008.

Hopkins, William D., Jamie Russell, Hani Freeman, Nicole Buehler, Elizabeth Reynolds, and Steven J. Schapiro. 2005. "The Distribution and Development of Handedness for Manual Gestures in Captive Chimpanzees (*Pan Troglodytes*)." *Psychological Science* 16 (6): 487–93.

doi:10.1111/j.0956-7976.2005.01561.x.

Hopkins, William D., Jamie L. Russell, Michelle Hook, Stephanie Braccini, and Steven J. Schapiro. 2005. "Simple Reaching Is Not So Simple: Association Between Hand Use and Grip Preferences in Captive Chimpanzees." *International Journal of Primatology* 26 (2): 259–77.

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

doi:10.1007/s10764-005-2924-y.

Hopkins, William D., Jamie L. Russell, Susan Lambeth, and Steven J. Schapiro. 2007. "Handedness and Neuroanatomical Asymmetries in Captive Chimpanzees: A Summary of 15 Years of Research." In *Special Topics in Primatology*, edited by William D. Hopkins, 5:146–81. *The Evolution of Hemispheric Specialization in Primates*. Elsevier.

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1936852607050063>.

Hopkins, William D., Jared P. Taglialatela, Adrien Meguerditchian, Talia Nir, Natalie M. Schenker, and Chet C. Sherwood. 2008. "Gray Matter Asymmetries in Chimpanzees as Revealed by Voxel-Based Morphometry." *NeuroImage* 42 (2): 491–97.

doi:10.1016/j.neuroimage.2008.05.014.

Hopkins, William D., and Michael J. Wesley. 2002. "Gestural Communication in Chimpanzees (*Pan Troglodytes*): The Influence of Experimenter Position on Gesture Type and Hand Preference." *Laterality* 7 (1): 19–30.

doi:10.1080/13576500143000113.

Horwitz, Barry, Katrin Amunts, Rajan Bhattacharyya, Debra Patkin, Keith Jeffries, Karl Zilles, and Allen R Braun. 2003. "Activation of Broca's Area during the Production of Spoken and Signed Language: A Combined Cytoarchitectonic Mapping and PET Analysis." *Neuropsychologia* 41 (14): 1868–76.

doi:10.1016/S0028-3932(03)00125-8.

Hugdahl, Kenneth, and René Westerhausen. 2010. *The Two Halves of the Brain: Information Processing in the Cerebral Hemispheres*. MIT Press.

Inoue-Nakamura, N., and T. Matsuzawa. 1997. "Development of Stone Tool Use by Wild Chimpanzees (*Pan Troglodytes*)." *Journal of Comparative Psychology* (Washington, D.C.: 1983) 111 (2): 159–73.

Iverson, Jana M., and Susan Goldin-Meadow. 2005. "Gesture Paves the Way for Language Development." *Psychological Science* 16 (5): 367–71.

doi:10.1111/j.0956-7976.2005.01542.x.

Iverson, J. M., and S. Goldin-Meadow. 1998. "Why People Gesture When They Speak." *Nature* 396 (6708): 228.

doi:10.1038/24300.

- José-María Bermúdez de Castro, Timothy G. Bromage. 1988. "Buccal Striations on Fossil Human Anterior Teeth: Evidence of Handedness in the Middle and Early Upper Pleistocene." *Journal of Human Evolution*, no. 4: 403–12.
doi:10.1016/0047-2484(88)90029-2.
- Josse, Goulven, and Nathalie Tzourio-Mazoyer. 2004. "Hemispheric Specialization for Language." *Brain Research. Brain Research Reviews* 44 (1): 1–12.
- Kim, Karl H. S., Norman R. Relkin, Kyoung-Min Lee, and Joy Hirsch. 1997. "Distinct Cortical Areas Associated with Native and Second Languages." *Nature* 388 (6638): 171–74.
doi:10.1038/40623.
- Kimura, D. 1973. "Manual Activity during Speaking. I. Right-Handers." *Neuropsychologia* 11 (1): 45–50.
- Kimura, Doreen. 1973. "Manual Activity during Speaking. II. Left-Handers." *Neuropsychologia* 11 (1): 51–55.
- Kimura, Doreen, Wilda Davidson, and C. William McCormick. 1982. "No Impairment in Sign Language after Right-Hemisphere Stroke." *Brain and Language* 17 (2): 359–62.
doi:10.1016/0093-934X(82)90026-8.
- Knecht, S., M. Deppe, A. Ebner, H. Henningsen, T. Huber, H. Jokeit, and E. B. Ringelstein. 1998. "Noninvasive Determination of Language Lateralization by Functional Transcranial Doppler Sonography: A Comparison with the Wada Test." *Stroke; a Journal of Cerebral Circulation* 29 (1): 82–86.
- Knecht, S., B. Dräger, M. Deppe, L. Bobe, H. Lohmann, A. Flöel, E.-B. Ringelstein, and H. Henningsen. 2000. "Handedness and Hemispheric Language Dominance in Healthy Humans." *Brain* 123 (12): 2512–18.
doi:10.1093/brain/123.12.2512.
- Koechlin, Etienne, and Thomas Jubault. 2006. "Broca's Area and the Hierarchical Organization of Human Behavior." *Neuron* 50 (6): 963–74.
doi:10.1016/j.neuron.2006.05.017.
- Kohler, Evelyne, Christian Keysers, M. Alessandra Umiltà, Leonardo Fogassi, Vittorio Gallese, and Giacomo Rizzolatti. 2002. "Hearing Sounds, Understanding Actions: Action Representation in Mirror Neurons." *Science (New York, N.Y.)* 297 (5582): 846–48.

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

doi:10.1126/science.1070311.

Lavergne, J., and D. Kimura. 1987. "Hand Movement Asymmetry during Speech: No Effect of Speaking Topic." *Neuropsychologia* 25 (4): 689–93.

Leavens, David A. 2004. "Manual Deixis in Apes and Humans." *Interaction Studies* 5 (3): 387–408.
doi:10.1075/is.5.3.05lea.

Leavens, David A., William D. Hopkins, and Roger K. Thomas. 2004. "Referential Communication by Chimpanzees (Pan Troglodytes)." *Journal of Comparative Psychology* 118 (1): 48–57.
doi:10.1037/0735-7036.118.1.48.

Leavens, David A, Autumn B Hostetter, Michael J Wesley, and William D Hopkins. 2004. "Tactical Use of Unimodal and Bimodal Communication by Chimpanzees, Pan Troglodytes." *Animal Behaviour* 67 (3): 467–76.
doi:10.1016/j.anbehav.2003.04.007.

Leavens, David A., Jamie L. Russell, and William D. Hopkins. 2005. "Intentionality as Measured in the Persistence and Elaboration of Communication by Chimpanzees (Pan Troglodytes)." *Child Development* 76 (1): 291–306.
doi:10.1111/j.1467-8624.2005.00845.x.

Liberman, A. M., and I. G. Mattingly. 1985. "The Motor Theory of Speech Perception Revised." *Cognition* 21 (1): 1–36.

Liebal, K., Pika, S., & Tomasello, M. 2006. "Gestural Communication of Orangutans (Pongo Pygmaeus)." *Gesture* , 6, 1-38.
http://wkprc.eva.mpg.de/pdf/2006/Liebal_Pika_Tomasello_2006.pdf.

Lieberman. 2007. "The Evolution of Human Speech, Its Anatomical and Neural Bases." Scribd. <https://www.scribd.com/doc/53667997/Lieberman-P-2007-the-Evolution-of-Human-Speech-Its-Anatom>.

Liszkowski, Ulf, Malinda Carpenter, and Michael Tomasello. 2008. "Twelve-Month-Olds Communicate Helpfully and Appropriately for Knowledgeable and Ignorant Partners." *Cognition* 108 (3): 732–39.
doi:10.1016/j.cognition.2008.06.013.

Luria, Alexander R. 1976. *Basic Problems of Neurolinguistics*. Walter de Gruyter.

- Lyn, Heidi, Peter Pierre, Allyson J. Bennett, Scott Fears, Roger Woods, and William D. Hopkins. 2011. "Planum Temporale Grey Matter Asymmetries in Chimpanzees (*Pan Troglodytes*), Vervet (*Chlorocebus Aethiops Sabaeus*), Rhesus (*Macaca Mulatta*) and Bonnet (*Macaca Radiata*) Monkeys." *Neuropsychologia* 49 (7): 2004–12.
doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.03.030.
- MacNeilage, Peter F., Michael G. Studdert-Kennedy, and Bjorn Lindblom. 1987. "Primate Handedness Reconsidered." *Behavioral and Brain Sciences* 10 (02): 247–63.
doi:10.1017/S0140525X00047695.
- Maestripiéri, Dario. 2005. "Gestural Communication in Three Species of Macaques (*Macaca Mulatta*, *M. Nemestrina*, *M. Arctoides*): Use of Signals in Relation to Dominance and Social Context." *Gesture* 5 (1-1): 57–73.
doi:10.1075/gest.5.1.06mae.
- Maille, Audrey, Lucie Engelhart, Marie Bourjade, and Catherine Blois-Heulin. 2012. "To Beg, or Not to Beg? That Is the Question: Mangabeys Modify Their Production of Requesting Gestures in Response to Human's Attentional States." *PLoS ONE* 7 (7): e41197.
doi:10.1371/journal.pone.0041197.
- Marshall, Chloë R., and Gary Morgan. 2015. "From Gesture to Sign Language: Conventionalization of Classifier Constructions by Adult Hearing Learners of British Sign Language." *Topics in Cognitive Science* 7 (1): 61–80.
doi:10.1111/tops.12118.
- Mayberry RI and Jacques J. 2000. "Gesture Production during Stuttered Speech: Insights into the Nature of Gesture-Speech Integration." In *Language and Gesture*, McNeill. Cambridge University Press.
- McGrew, W. C., and L. F. Marchant. 1997. "On the Other Hand: Current Issues in and Meta-Analysis of the Behavioral Laterality of Hand Function in Nonhuman Primates." *American Journal of Physical Anthropology* 104 (S25): 201–32.
doi:10.1002/(SICI)1096-8644(1997)25+<201::AID-AJPA8>3.0.CO;2-6.
- McNeill, David. 1992. *Hand and Mind*.
<http://www.press.uchicago.edu/ucp/books/book/chicago/H/bo3641188.html>.
- Meguerditchian, Adrien. 2009. "Latéralité et communication gestuelle chez le babouin et le chim-

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

panzé : à la recherche des précurseurs du langage.” Aix en Provence: Aix-Marseille.

Meguerditchian, Adrien [b1 b2] (analytic), and Jacques [b1] (analytic) Vauclair. 2006. “Baboons Communicate with Their Right Hand (English).” *Behav. Brain Res.* 171 (1): 170–74

Meguerditchian, Adrien, Sandra Molesti, and Jacques Vauclair. 2011. “Right-Handedness Predominance in 162 Baboons (*Papio Anubis*) for Gestural Communication: Consistency across Time and Groups.” *Behavioral Neuroscience* 125 (4): 653–60.

doi:10.1037/a0023823.

Meguerditchian, Adrien, and Jacques Vauclair. 2008. “Vocal and Gestural Communication in Non Human Primates and the Question on the Origin of Language.” In *Learning from Animals? Examining the Nature of Human Uniqueness*, 61 à 85. London : Psychology Press. L. Roska-Hardy & E.M. Neumann-Held.

Meguerditchian, Adrien, and Jacques Vauclair. 2009. “Contrast of Hand Preferences between Communicative Gestures and Non-Communicative Actions in Baboons: Implications for the Origins of Hemispheric Specialization for Language.” *Brain and Language* 108 (3): 167–74.

doi:10.1016/j.bandl.2008.10.004.

Meguerditchian, Adrien, Jacques Vauclair, and William D. Hopkins. 2010. “Captive Chimpanzees Use Their Right Hand to Communicate with Each Other: Implications for the Origin of the Cerebral Substrate for Language.” *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior* 46 (1): 40–48.

doi:10.1016/j.cortex.2009.02.013.

Miles, H. L. 1990. “The Cognitive Foundations for Reference in a Signing Orangutan.” In “Language” and Intelligence in Monkeys and Apes: Comparative Developmental Perspectives, (pp. 511–39). S.T. Parker, & K.R. Gibson (Eds.), Cambridge: Cambridge University Press.

Mitani, John C., and Toshisada Nishida. 1993. “Contexts and Social Correlates of Long-Distance Calling by Male Chimpanzees.” *Animal Behaviour* 45 (4): 735–46.

doi:10.1006/anbe.1993.1088.

Mitchell, Rachel L. C., Rebecca Elliott, Martin Barry, Alan Cruttenden, and Peter W. R. Woodruff. 2003. “The Neural Response to Emotional Prosody, as Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging.” *Neuropsychologia* 41 (10): 1410–21.

doi:10.1016/S0028-3932(03)00017-4.

- Montgomery, Kimberly J., Nancy Isenberg, and James V. Haxby. 2007. "Communicative Hand Gestures and Object-Directed Hand Movements Activated the Mirror Neuron System." *Social Cognitive and Affective Neuroscience* 2 (2): 114–22.
doi:10.1093/scan/nsm004.
- Nishitani, Nobuyuki, and Riitta Hari. 2002. "Viewing Lip Forms: Cortical Dynamics." *Neuron* 36 (6): 1211–20.
doi:10.1016/S0896-6273(02)01089-9.
- Nishitani, Nobuyuki, Martin Schürmann, Katrin Amunts, and Riitta Hari. 2005. "Broca's Region: From Action to Language." *Physiology* 20 (1): 60–69.
- Ojemann, G. A. 1991. "Cortical Organization of Language." *The Journal of Neuroscience* 11 (8): 2281–87.
- Olivares, R., J. Montiel, and F. Aboitiz. 2001. "Species Differences and Similarities in the Fine Structure of the Mammalian Corpus Callosum." *Brain, Behavior and Evolution* 57 (2): 98–105.
doi:47229.
- Oller, D. Kimbrough. 2000. *The Emergence of the Speech Capacity*. Psychology Press.
- Oztop, Erhan, Mitsuo Kawato, and Michael A. Arbib. 2013. "Mirror Neurons: Functions, Mechanisms and Models." *Neuroscience Letters, The Mirror Neuron System*, 540: 43–55.
doi:10.1016/j.neulet.2012.10.005.
- Papademetriou, Eros, Ching-Fan Sheu, and George F. Michel. 2005. "A Meta-Analysis of Primate Hand Preferences, Particularly for Reaching." *Journal of Comparative Psychology* (Washington, D.C.: 1983) 119 (1): 33–48.
doi:10.1037/0735-7036.119.1.33.
- Patterson. 1978. "Linguistic Capabilities of a Lowland Gorilla." In *Sign Language and Language Acquisition in Man and Ape. New Dimensions in Comparative Pedolinguistics*. Peng.
<http://eric.ed.gov/?id=ED172541>.
- Petitto, Laura Ann, Siobhan Holowka, Lauren E. Sergio, and David Ostry. 2001. "Language Rhythms in Baby Hand Movements." *Nature* 413 (6851): 35–36.
doi:10.1038/35092613.
- Petrides, M., Cadoret, G., & Mackey, S. 2005. "Orofacial Somatomotor Responses in the Macaque Monkey Homologue of Broca's Area." *Nature*, 435, 1235-1238.

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

- Pika, Simone, Katja Liebal, Josep Call, and Michael Tomasello. 2005. "Gestural Communication of Apes." *Gesture* 5 (1-1): 41–56.
doi:10.1075/gest.5.1.05pik.
- Pika, Simone, Katja Liebal, and Michael Tomasello. 2003. "Gestural Communication in Young Gorillas (Gorilla Gorilla): Gestural Repertoire, Learning, and Use." *American Journal of Primatology* 60 (3): 95–111.
doi:10.1002/ajp.10097.
- Pika, Simone, Katja Liebal, and Michael Tomasello. 2005. "Gestural Communication in Subadult Bonobos (Pan Paniscus): Repertoire and Use." *American Journal of Primatology* 65 (1): 39–61.
doi:10.1002/ajp.20096.
- Pika, Simone, and John Mitani. 2006. "Referential Gestural Communication in Wild Chimpanzees (Pan Troglodytes)." *Current Biology: CB* 16 (6): R191–92.
doi:10.1016/j.cub.2006.02.037.
- Pinker, Steven, and Ray Jackendoff. 2005. "The Faculty of Language: What's Special about It?" *Cognition* 95 (2): 201–36.
doi:10.1016/j.cognition.2004.08.004.
- Pollick, Amy S., and Frans B. M. de Waal. 2007. "Ape Gestures and Language Evolution." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104 (19): 8184–89.
doi:10.1073/pnas.0702624104.
- Rizzolatti, G., L. Fadiga, M. Matelli, V. Bettinardi, E. Paulesu, D. Perani, and F. Fazio. 1996. "Localization of Grasp Representations in Humans by PET: 1. Observation versus Execution." *Experimental Brain Research* 111 (2): 246–52.
- Rizzolatti, Giacomo, and Michael A. Arbib. 1998. "Language within Our Grasp." *Trends in Neurosciences* 21 (5): 188–94.
doi:10.1016/S0166-2236(98)01260-0.
- Robinson, Elva J. H., Duncan E. Jackson, Mike Holcombe, and Francis L. W. Ratnieks. 2005. "Insect Communication: 'No Entry' Signal in Ant Foraging." *Nature* 438 (7067): 442.
doi:10.1038/438442a.
- Rogers, Lesley J. 2002. "Lateralization in Vertebrates: Its Early Evolution, General Pattern, and Development." In *Advances in the Study of Behavior*, edited by Jay S. Rosenblatt, Charles T. Snowdon

and Timothy J. Roper Peter J. B. Slater, 31:107–61. Academic Press.

<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345402800079>.

Rogers, Lesley J. 2014. “Asymmetry of Brain and Behavior in Animals: Its Development, Function, and Human Relevance.” *Genesis* 52 (6): 555–71.

doi:10.1002/dvg.22741.

Rogers, and Vallortigara. 2015. *Divided Brains | Animal Behaviour | Cambridge University Press*. Accessed September 17.

<http://www.cambridge.org/us/academic/subjects/life-sciences/animal-behaviour/divided-brains-biology-and-behaviour-brain-asymmetries?format=PB>.

Roth, Muriel. 2014. “COURS DE BASE EN IRMN.”

R Salmelin, R. Hari. 1994. “Dynamics of Brain Activation during Picture Naming.” *Nature* 368 (6470): 463–65.

doi:10.1038/368463a0.

Savage-Rumbaugh, E. S. 1990. “Language Acquisition in Nonhuman Species: Implications for the Innateness Debate.” *Developmental Psychobiology* 23: 599–620.

Seyfarth, Rm, DI Cheney, and P. Marler. 1980. “Monkey Responses to 3 Different Alarm Calls - Evidence of Predator Classification and Semantic Communication.” *Science* 210 (4471): 801–3.

doi:10.1126/science.7433999.

Shafer, Dulce D. 1993. “Patterns of Handedness: Comparative Study of Nursery School Children and Captive Gorillas.” In *Primate Laterality*, edited by Jeannette P. Ward and William D. Hopkins, 267–83. *Recent Research in Psychology*. Springer New York.

http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-4370-0_12.

Shapleske, J, S. L Rossell, P. W. R Woodruff, and A. S David. 1999. “The Planum Temporale: A Systematic, Quantitative Review of Its Structural, Functional and Clinical Significance.” *Brain Research Reviews* 29 (1): 26–49.

doi:10.1016/S0165-0173(98)00047-2.

Smith, E. E., and J. Jonides. 1999. “Storage and Executive Processes in the Frontal Lobes.” *Science* (New York, N.Y.) 283 (5408): 1657–61.

Spocter, Muhammad A., William D. Hopkins, Amy R. Garrison, Amy L. Bauernfeind, Cheryl D. Stimpson, Patrick R. Hof, and Chet C. Sherwood. 2010. “Wernicke’s Area Homologue in Chim-

CHAPITRE 2. PARTIE EXPERIMENTALE

panzees (Pan Troglodytes) and Its Relation to the Appearance of Modern Human Language.” Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society 277 (1691): 2165–74.
doi:10.1098/rspb.2010.0011.

Tagliatalata, Jared P., Jamie L. Russell, Jennifer A. Schaeffer, and William D. Hopkins. 2008. “Communicative Signaling Activates ‘Broca’s’ Homolog in Chimpanzees.” Current Biology: CB 18 (5): 343–48.
doi:10.1016/j.cub.2008.01.049.

Terrace, H. S. 1979. Nim . New York: Knopf.

Tomasello, Michael, Josep Call, Katherine Nagell, Raquel Olguin, and Malinda Carpenter. 1994. “The Learning and Use of Gestural Signals by Young Chimpanzees: A Trans-Generational Study.” Primates 35 (2): 137–54.
doi:10.1007/BF02382050.

Uomini, Natalie T. 2009. “The Prehistory of Handedness: Archaeological Data and Comparative Ethology.” Journal of Human Evolution 57 (4): 411–19.
doi:10.1016/j.jhevol.2009.02.012.

Vaid, J., U. Bellugi, and H. Poizner. 1989. “Hand Dominance for Signing: Clues to Brain Lateralization of Language.” Neuropsychologia 27 (7): 949–60.

Vallortigara, Giorgio. 2002. “How Ancient Is Brain Lateralization.” In Comparative Vertebrate Lateralization.
<http://www.cambridge.org/us/academic/subjects/life-sciences/neuroscience/comparative-vertebrate-lateralization>.

Vauclair, Jacques, and Adrien Meguerditchian. n.d. “L’origine Gestuelle Du Langage et Sa Latéralisation.” In .

Versace, Elisabetta, and Giorgio Vallortigara. 2015. “Forelimb Preferences in Human Beings and Other Species: Multiple Models for Testing Hypotheses on Lateralization.” Frontiers in Psychology 6 (March).
doi:10.3389/fpsyg.2015.00233.

Warren, J. M. 1953. “Handedness in the Rhesus Monkey.” Science (New York, N.Y.) 118 (3073): 622–23.

Watkins, K. E., T. Paus, J. P. Lerch, A. Zijdenbos, D. L. Collins, P. Neelin, J. Taylor, K. J. Worsley, and A.

C. Evans. 2001. "Structural Asymmetries in the Human Brain: A Voxel-Based Statistical Analysis of 142 MRI Scans." *Cerebral Cortex* 11 (9): 868–77.

doi:10.1093/cercor/11.9.868.

Wernicke, Dr Carl. 1974. "Der aphasische Symptomenkomplex." In *Der aphasische Symptomenkomplex*, 1–70. Springer Berlin Heidelberg.

http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-65950-8_1.

Westergaard, G. C., H. E. Kuhn, and S. J. Suomi. 1998. "Bipedal Posture and Hand Preference in Humans and Other Primates." *Journal of Comparative Psychology* (Washington, D.C.: 1983) 112 (1): 55–64.

Wheatcroft, David, and Trevor D. Price. 2013. "Learning and Signal Copying Facilitate Communication among Bird Species." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280 (1757).

doi:10.1098/rspb.2012.3070.

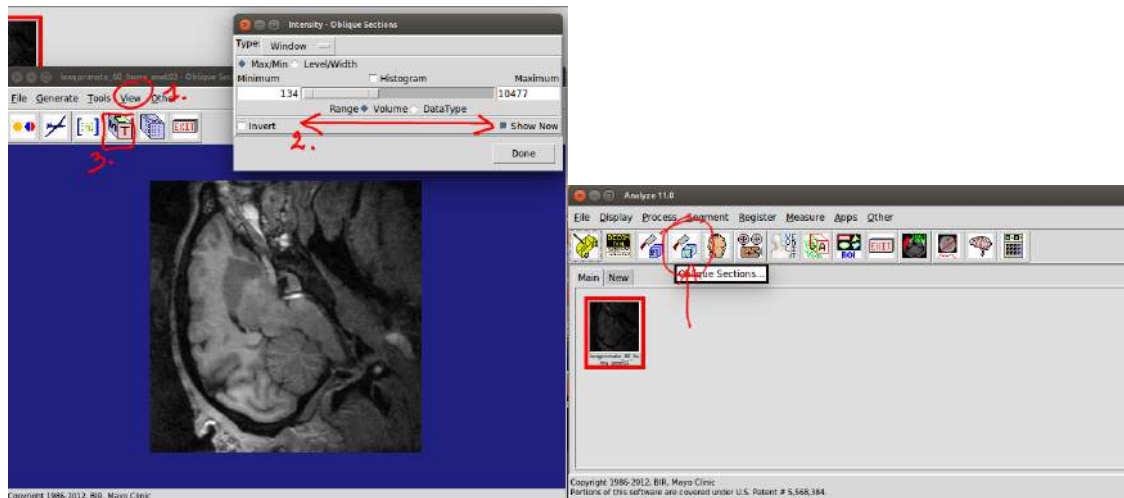
ANNEXES

3.1 Réorienter les IRM anatomiques avec ANALYZE

1. Créer un nouveau dossier Nom_Process dans le dossier : media/adminlangprimate/DATAPART1/IRM_INV
2. Lancer Analyze
 - File > Load As...
 - /media/adminlangprimate/DATAPART1/raw_images/
 - Choisir l'image moyenne parmi les acquis, de meilleure qualité, en général anat03 mais il faut vérifier sur le fichier Liste Images Anat. IRM (dossier Planning IRM de la drop-box)
 - Exemple général : /media/adminlangprimate/DATAPART1/raw_images/nom/anat03/langprimate_s
 - Ouvrir > calculate it >resize >voxel size
 - Vérifier que les voxels sont isotropes (même numéro dans chaque case, 0.6 ou 0.7) > Load

La coupe de préorientation

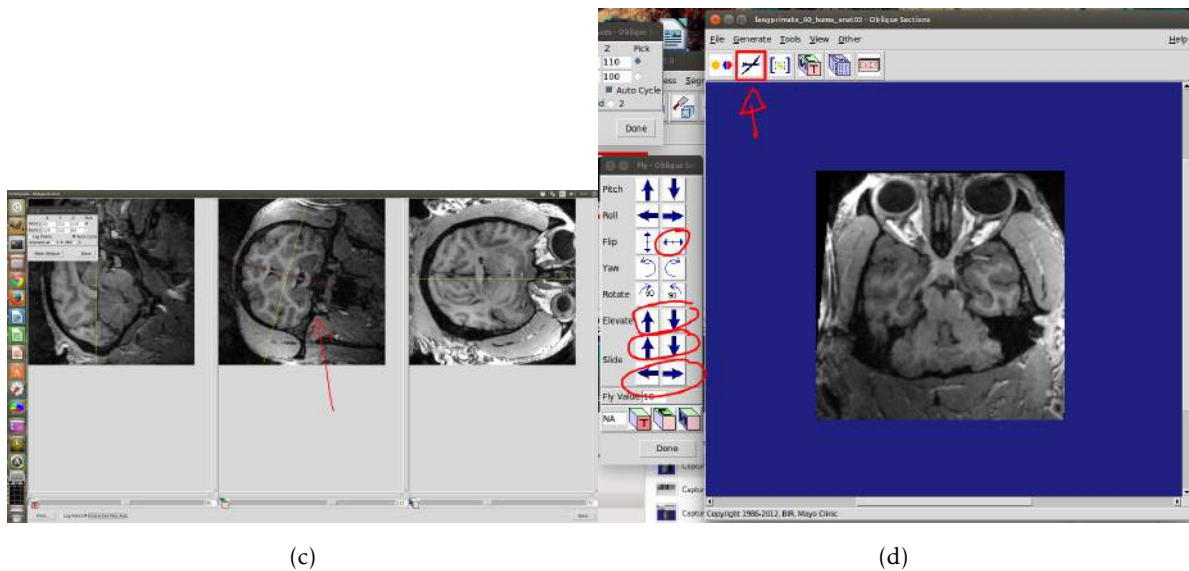
1. Cliquer sur l'outil « oblique section »
2. Régler l'affichage de l'intensité et ouvrir l'outil Orthogonals
 - View>intensity> »régler histogramme »> done



- Une fenêtre avec les 3 incidences axial, coronal et saggitale appelée « Orthogonals – Oblique Sections » s'ouvre. On va l'utiliser plusieurs fois, le but est d'effectuer une série de coupes selon certains repères anatomiques (plan commissure antérieure-commissure postérieure et plan scissure inter-hémisphérique) pour réorienter l'image
- Clic droit > size > triple (sur les trois coupes) + cocher « Interactive Perp Axis»

Première coupe, « préorientation » :

1. On se place sur la coronale et on trace un trait qui suit la scissure inter-hémisphérique, cela produit une axiale dans la fenêtre « Oblique sections »
2. Ouvrir l'outil Fly et effectuer des rotations/déplacements (+ un flip parfois) pour remettre l'image dans le bon sens, on peut faire varier la force des déplacements/rotations en modifiant la Fly value qui est à 10 mm par défaut

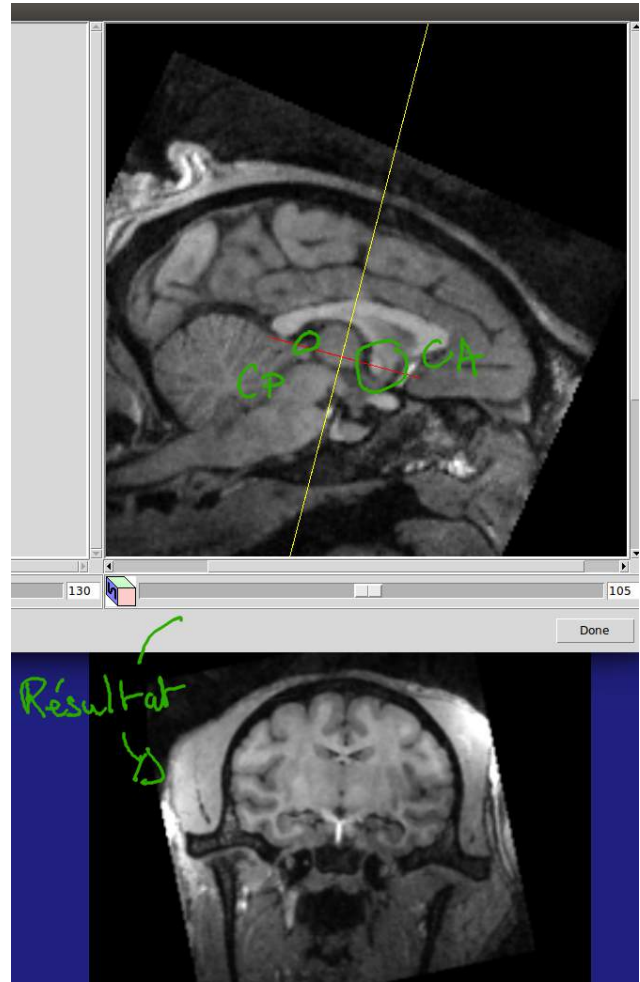


La coupe axiale orientée selon le plan CA-CP (C : commissure, A : antérieure, P : postérieure)

Note : de même que le corps calleux, les commissures relient les deux hémisphères

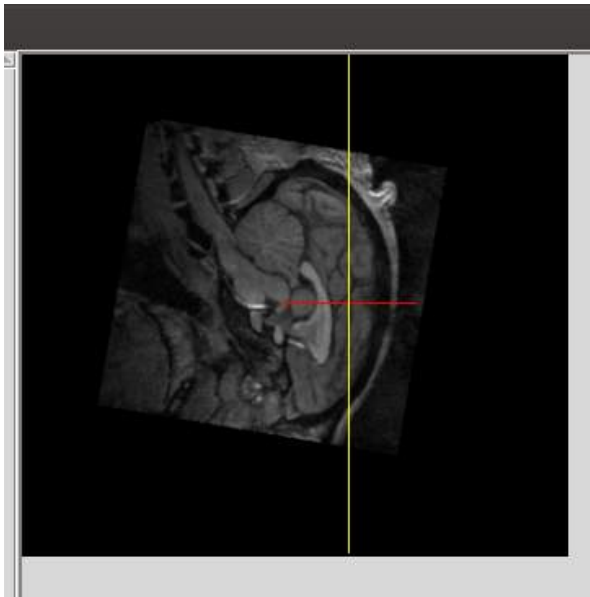
3. File > Output > Renommer la coupe , Method : Reformat entire volume > Generate Slices

4. Fermer cette première coupe de pré-orientation
5. Sélectionner la coupe précédemment générée dans l'espace de travail et l'ouvrir avec le même outil que précédemment « Oblique sections ». Régler l'intensité. Cliquer sur l'outil « Orthogonals », cocher « Interactive Perp Axis » et zoomer sur les coupes, au moins sur la sagittale.
6. Se déplacer légèrement en sagittale afin que la coupe soit placée au niveau de la scissure inter-hémisphérique et des deux commissures (la commissure antérieure se repère facilement, c'est une petite boule sous la partie avant du corps calleux).
7. Tracé une coupe suivant le plan à un plan fictif entre les deux commissures, l'objectif est d'obtenir une coupe coronale orientée selon ce plan.
8. Dans la fenêtre bleue « Oblique sections » *La coupe axiale orientée selon le plan CA-CP (C : commissure, A : antérieure, P : postérieure)*
> Grid align
9. Une grille jaune apparaît, la déplacer et la faire tourner pour remettre la coronale droite l'axe verticale central de la grille doit suivre la scissure inter-hémisphérique.
10. File > Output, on renomme Nomdusujet_coronal_CACP, Method > Reformat Entire Volume
> Generate Slices



La coupe axiale suivant la scissure inter-hémisphérique

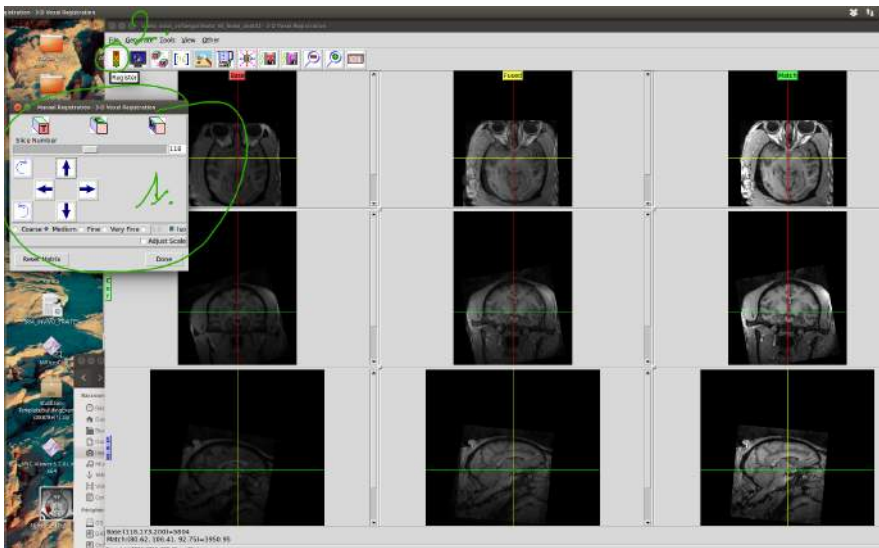
1. Ouvrir la coupe précédemment générée avec « Oblique Sections », régler l'intensité.
2. Orthogonals, on effectue une coupe perpendiculaire au plan CACP (il suffit de faire un trait droit)



3. Retour à oblique sections, fly on remet l'image droite et on se place en haut du cerveau via Elevate et flèche du haut. Si quand on clique sur ce bouton, on va vers le bat du cerveau cliquer sur flip, flèche de gauche à droite. Une fois en haut du cerveau vérifier que l'on voit la pastille de vitamine E à gauche de l'image.
4. Generate > Grid Align, l'axe vertical central de la grille doit suivre la scissure inter-hémisphérique. File > Output, renommer en « nomdusujet_axial_IH » , Method « reformat entire volume « > Generate Slices

La coupe axiale sur CACP, centrée sur CA

1. Sélectionnée la coupe axial_IH précédente dans l'espace de travail > Oblique sections
2. Régler l'intensité, cliquer sur Fly, se déplacer vers le bas jusqu'à la commissure antérieure
3. Generate > Grid align, aligner le centre de la grille sur CA pour que ce point devienne le $x,y,z = 0$ de l'espace.
4. File > Output, renommer en « nomdusujet_axial_or » , Method « reformat entire volume « > Generate Slices
5. Enregistrer la coupe sur le scan initial
6. Appuyer sur CTRL et laisser la touche enfoncé+ clic sur « Uhma_axial_or » + clic sur l'image brute « langprimate_ xxxx » + clic sur 3-D Voxel Registration
7. Dans la fenêtre 3-D Voxel Registration : Tools > Manual
8. Effectuer rotations et déplacements pour que les deux images se superposent approximativement.
9. Astuce : commencer par cliquer sur C (coronale) et la faire tourner.
10. Puis cliquer sur le feu de signalisation (superpose automatiquement les deux images)

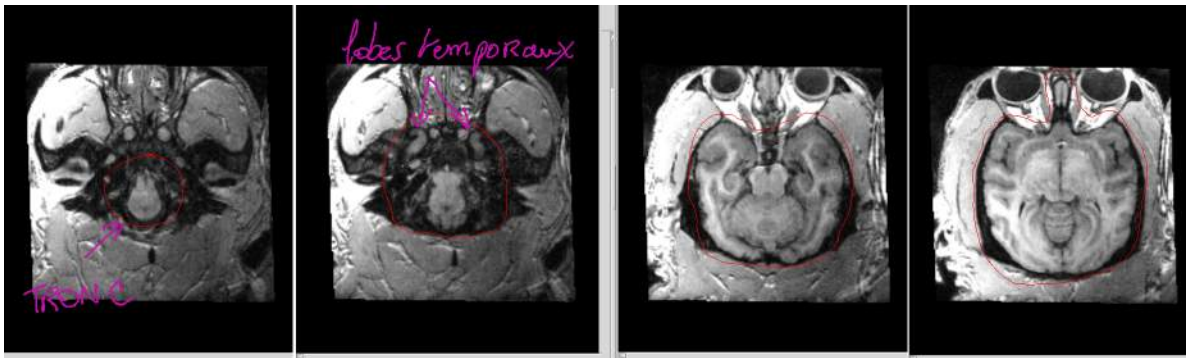


11. File > Save Transformed
12. Dir : /media/adminlangprimate/DATAPART1/IRM_INVIVO_TRAITES/
13. Renommer en nomdusujet_axial_oriented, Format AnalyzeImage(7.5)

14. Cliquer sur Transform and Save
15. -Sélectionner les coupes intermédiaires (preorientation, coronal_CACP, axia_IH) , File > Save as , Format AnalyzeImage(7,5) et les enregistrer dans le dossier que l'on a créé au début :
16. /media/adminlangprimate/DATAPART1/IRM_INVIVO_TRAITES/nomdusujet_Process

3.2 Le « Skull Strip »

1. Ouvrir l'image réorientée dans Analyze : File > Load as...
2. Sélectionner l'image dans l'espace de travail
3. Outil « Image Edit »
4. On utilisera l'axial pour exclure ce qui n'appartient pas au cerveau. On commence par le côté inférieur de l'image, on efface tout jusqu'à voir le tronc cérébral que l'on va retenir, puis apparaît la partie inférieure des lobes temporaux (semblable à des haricots) à prendre en compte également, et on remonte jusqu'à la partie supérieur de la tête
5. Exemple grossier :

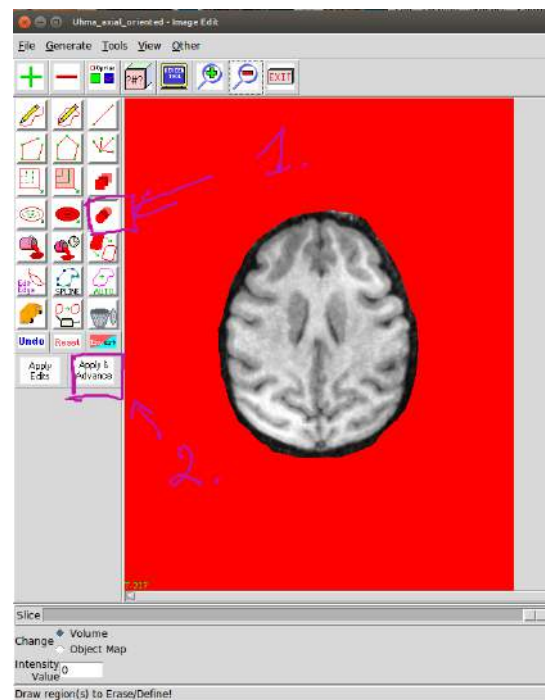


Il y a plusieurs façon de de procéder :

1. Closed trace : on trace une forme > clic sur « Delayed Flood Fill » et on pose un marqueur en dehors du cercle puis « Apply and advance » → cela supprime tout ce qui est en dehors du cercle
 2. Many Filled Ovals trace : on peint la zone à supprimer puis « Apply and advance » → cela supprime tout ce qui est peint
- Astuces : la touche invert inverse la zone peinte / non peinte, cela permet de retoucher rapidement au fur et à mesure que l'on avance dans les coupes sans tout repeindre. Le clic molette de la souris permet aussi d'agrandir ou diminuer la taille du pinceau



(e) Méthode 1



(f) Méthode 2

3. Auto trace : on pose un marqueur (seed) sur la zone que l'on veut conserver, on coche off edge et on ajuste le seuil

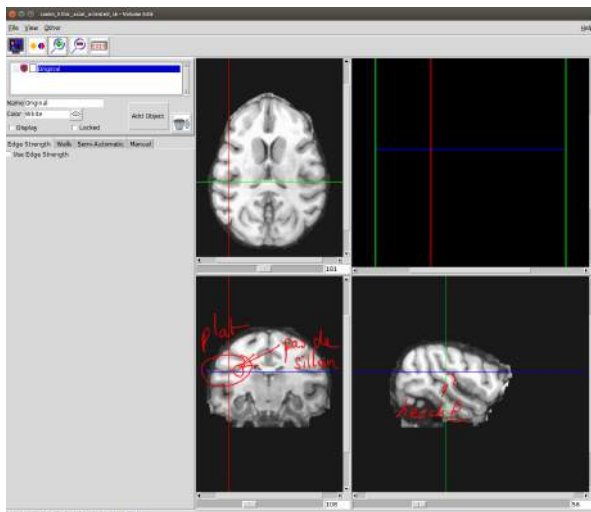
CHAPITRE 3. ANNEXES



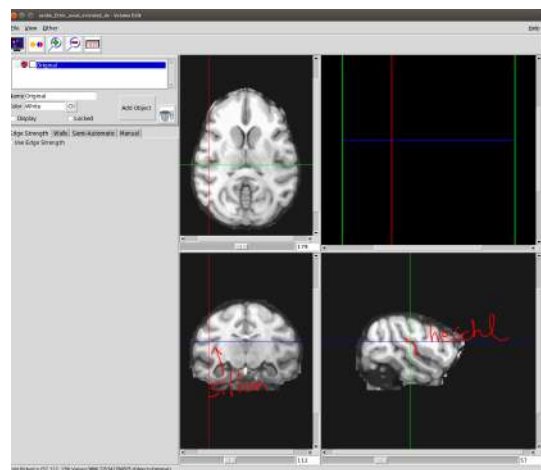
3.3 Délimitations manuelle du planum temporal

Logiciel utilisé : *Analyze, outil Volume Edit*

1. Ouvrir *Analyze*, ajouter une image dans l'espace de travail
2. Sélectionner l'image et cliquer sur *Volume Edit*, zoom x1, *View > Intensities*
3. Se déplacer en coronale jusqu'à disparition du sillon en interne et apparition d'une structure plane
4. Quand la structure est plane en coronale on doit être juste derrière heschl sur la sagittale, si ce n'est pas le cas continuer à reculer un peu vers l'arrière du cerveau avant de tracer. Ici par exemple ce n'est pas bon il faut reculer un peu :



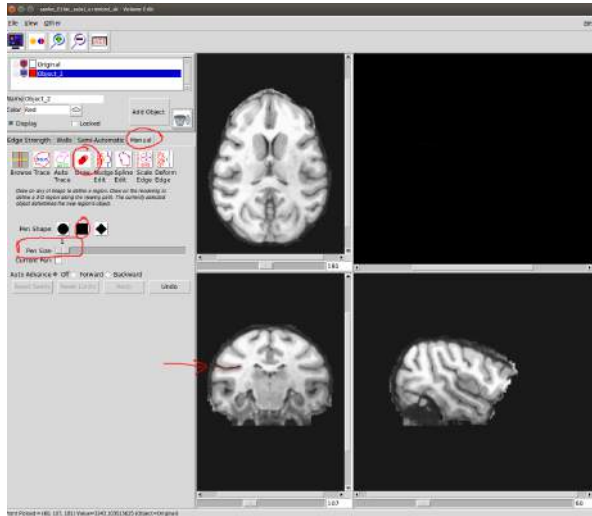
(g)



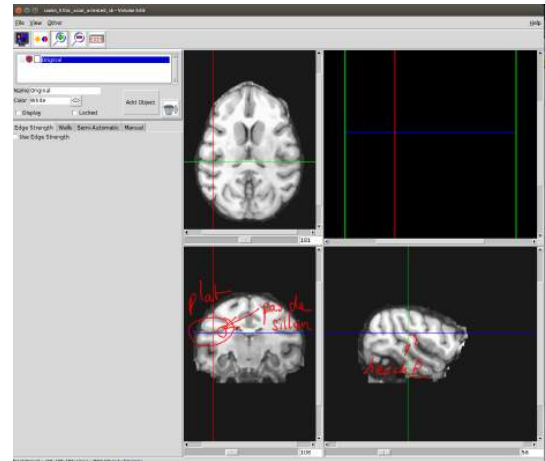
(h)

5. Cliquer sur l'onglet « *Manual* à gauche », outil « *Draw* », *Pen Shape* « carré » et *Pen Size* = 1. Nous allons tracer coronale par coronale (en allant vers la partie postérieure du cerveau) la distance entre le point le plus interne du PT et son point le plus externe. Coupe 107 :

CHAPITRE 3. ANNEXES

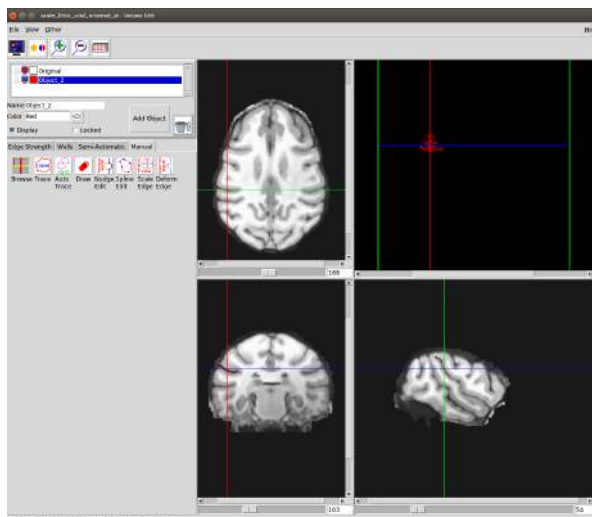


(i)

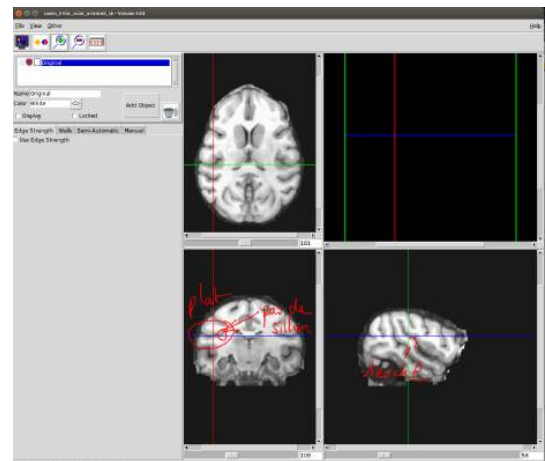


(j)

6. La coupe suivante, 106, et ainsi de suite. Une fois le tracé réalisé on sauvegarde le .obj : File > Save Object Map dans le dossier Planum temporale Alice > Coupes obliques et ROI
7. On prend un imprim écran que l'on met dans le dossier « Cahier »



(k)



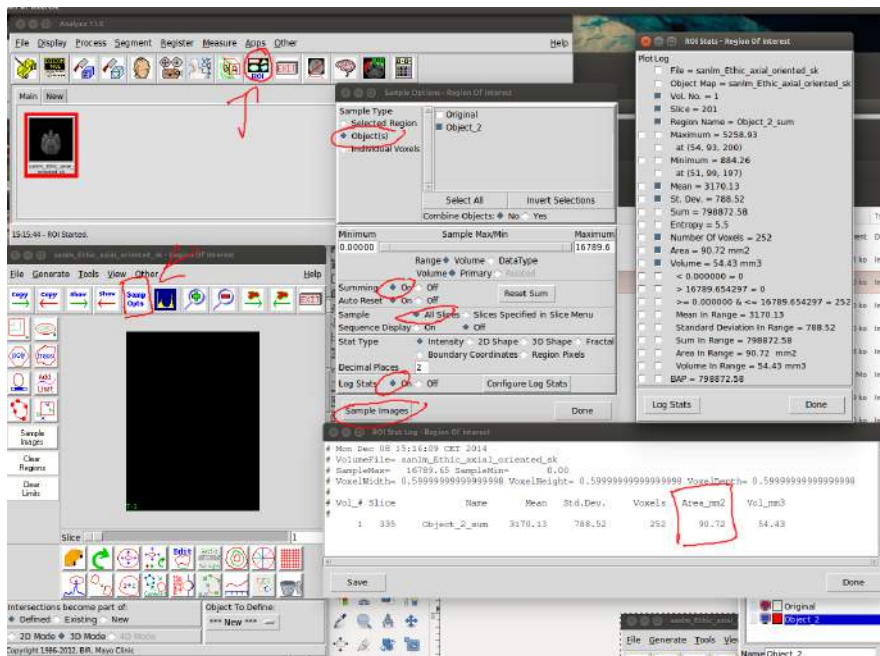
(l)

8. Pour récupérer la surface, on ouvre l'image dans ROI puis le .obj
 - File > Load Object Map
9. On clique sur Sample options, on coche plusieurs options :
 - Objects
 - Summing : on

Spécialisation Hémisphérique et Communication chez le babouin *Papio anubis*

- Sample : all slices
- Sequence display : off, Log Stats : On

10. Et on clique sur sample image, on copie colle la valeur de surface dans le fichier excel.



Bertello Alice

Spécialisation hémisphérique et communication chez le babouin *Papio anubis*

Mots clés : latéralité, IRM, babouin, langage, spécialisation hémisphérique, planum temporal

La question de l'origine du langage fait débat depuis des décennies. Le but de cette thèse est d'étudier la communication gestuelle des singes de l'ancien monde et son substrat neuronal sur un échantillon de 96 babouins *Papio anubis*.

Dans une première partie la surface des planum temporaux droit et gauche des babouins a été mesurée grâce à l'acquisition in vivo d'images IRM. L'asymétrie mise en évidence de cette zone clé du langage chez l'homme a révélé les mêmes résultats que chez l'homme et le chimpanzé.

Dans un second temps les préférences manuelles pour des actions de communication ou de manipulation d'objets ont été comparées chez les mêmes sujets. Les résultats obtenus sont en faveur d'un biais à droite significativement plus fort pour les gestes communicatifs que pour les actions de manipulations.

Ces résultats sont discutés dans le cadre de l'hypothèse d'une origine gestuelle du langage. Ils suggèrent que l'asymétrie anatomique de cette région clé du langage n'est pas spécifique de l'espèce humaine mais est partagée par d'autres espèces de primates. Ainsi les prérequis à la spécialisation hémisphérique à gauche pour le langage chez l'homme pourrait dater de l'ancêtre commun des Hominidés et des singes de l'ancien monde il y a 30-40 millions d'années.

Hemispheric specialization and communication in baboons *Papio anubis*

Key words: Laterality, MRI, baboons, language, hemispheric specialization, planum temporale

The question about phylogenetic roots of language has been a matter of debate for decades. The aim of this work is to study gestural communication of old world monkeys and its neuronal substrate in a sample of 96 baboons *Papio anubis*.

In a first part the planum temporal area in both hemisphere has been measured in vivo MRI images. The asymmetry showed in this key region of language in human has revealed the same results than in humans and chimpanzees.

In a second time handedness for communication gesture and objects manipulation has been compared in the same sample. The results showed right bias stronger for communicative gesture than for manipulative ones.

These results are discussed in the frame of gestural hypothesis of language. These show that the anatomical brain asymmetry for this key region for language is not a specificity of human being but it is shared with other non-human primates species. Finally the prerequisites of hemispheric specialisation of the left hemisphere of the brain in human could appeared in the common ancestor between our species and baboons 30 – 40 years ago.