

Contrôle prédictif et codage du but des actions orofaciales

Krystyna Grabski¹, Laurent Lamalle^{2,3}, Marc Sato¹

(1) Département Parole & Cognition, GIPSA-Lab, CNRS & Grenoble Université, France. (2) SFRI RMN Biomédicale et Neurosciences, CHU de Grenoble. (3) INSERM

Correspondance : Krystyna.grabski@gipsa-lab.grenoble-inp.fr

RESUME

Des études récentes démontrent l'existence de processus liés au codage du but des actions manuelles dans les cortex prémoteur et pariétal postérieur. De manière à étendre ces résultats à des actions orofaciales, nous avons utilisé un paradigme de répétition suppression lors d'une étude par imagerie par résonance magnétique fonctionnelle impliquant la réalisation répétée de mouvements supralaryngés (protrusion des lèvres, abaissement de la mâchoire, rétraction de la langue). Ce paradigme d'adaptation s'appuie sur une diminution d'activité de populations neuronales spécifiques lors de la répétition d'actes moteurs et reflète des mécanismes d'apprentissage sensorimoteur et une réduction d'erreurs de prédiction entre les conséquences sensorielles réelles et prédites des actions réalisées. Dans la présente étude, les mouvements orofaciaux impliquent un ensemble de régions cérébrales communes constituant un réseau neural minimal classiquement impliqué dans le contrôle moteur orofacial. De manière cruciale, une diminution d'activité lors de la répétition des mouvements orofaciaux a été spécifiquement observée dans l'hémisphère gauche, au sein du sulcus intrapariétal et le lobule pariétal inférieur adjacent, le lobule pariétal supérieur et le cortex prémoteur ventral. Ces résultats démontrent l'existence de mécanismes de contrôle prédictif et de codage du but des actions orofaciales intransitives et silencieuses au sein de ce circuit fronto-pariétal.

ABSTRACT

Predictive control and coding of orofacial actions

Recent studies provide evidence for action goal coding of manual actions in premotor and posterior parietal cortices. To further extend these results, we used a repetition suppression paradigm while measuring neural activity with functional magnetic resonance imaging during repeated orofacial movements (lip protrusion, jaw lowering and tongue retraction movements). In the motor domain, this adaptation paradigm refers to decreased activity in specific neural populations due to repeated motor acts and has been proposed to reflect sensorimotor learning and reduced prediction errors by means of forward motor-to-sensory predictive processes. In the present study, orofacial movements activated a set of largely overlapping, common brain areas forming a core neural network classically involved in orofacial motor control. Crucially, suppressed neural responses during repeated orofacial actions were specifically observed in the left hemisphere, within the intraparietal sulcus and adjacent inferior parietal lobule, the superior parietal lobule and the ventral premotor cortex. These results provide evidence for action goal coding and forward motor-to-somatosensory predictive control of intransitive and silent orofacial actions in this fronto-parietal circuit.

MOTS-CLES : contrôle moteur orofacial, codage du but de l'action, modèle prédictif forward, IRMf, répétition suppression.

KEYWORDS : orofacial motor control, action goal coding, forward predictive model, fMRI, repetition suppression.

1 Introduction

La réalisation d'une action est généralement considérée comme dépendante d'une organisation hiérarchique au sein du système nerveux central impliquant plusieurs niveaux de représentations motrices, depuis les représentations musculaires et cinématiques jusqu'à celles impliquées dans le codage du but des actions (pour une revue récente, Grafton & Hamilton, 2007).

En appui de cette décomposition hiérarchique des représentations d'action, des enregistrements unicellulaires dans les aires prémotrices et motrices chez les primates non humains ont démontré la sélectivité de réponse de populations neuronales pour différentes variables motrices lors de mouvements manuels (par exemple, force musculaire, vitesse, direction). A un plus haut niveau d'abstraction dans la hiérarchie motrice, une sélectivité neuronale pour le codage du but d'action des actes moteurs manuels transitifs (dirigés vers des objets) a été identifiée au niveau des aires postérieures pariétales et prémotrices ventrales (Rizzolatti et al., 1988; Fogassi et al., 2005; Bonnini et al., 2011). Chez l'homme, la méthode d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) a été récemment utilisée conjointement à un paradigme d'adaptation afin de dissocier les substrats neuronaux liés aux différents niveaux de représentation des actions manuelles. Ce paradigme IRMf d'adaptation s'appuie sur un effet de répétition suppression (RS) consistant en une réduction du signal BOLD (pour blood oxygen level-dependent) de régions cérébrales spécifiquement reliées à différents niveaux de traitements d'une action perçue ou produite, lors de la présentation de stimuli ou de l'exécution d'un acte moteur répété (Grill-Spector & Malach, 2001; Grill-Spector et al., 2006). En accord avec les études sur les primates non-humains, cette approche a révélé que les actions manuelles répétées avec un but similaire induisent un effet RS dans le sulcus intrapariétal et la partie adjacente dorsale du lobule pariétal inférieur ainsi que dans le gyrus frontal inférieur et le cortex prémoteur ventral adjacent (Dinstein et al., 2007; Hamilton & Grafton, 2009; Kilner et al., 2009).

Bien que discuté en termes de codage du but des actions, une interprétation convergente de l'effet RS dans ces aires pariétales et prémotrices est basée sur l'existence de processus prédictifs sensorimoteurs. Ces processus permettraient en effet de comparer les conséquences sensorielles d'une action réalisée avec les informations exogènes effectivement perçues et, de là, d'estimer de possibles erreurs en vue de corriger en ligne l'acte moteur (Wolpert, Ghahramani & Jordan, 1995; Kawato, 1999 ; Friston, 2011). Dans ce cadre et relativement aux études IRMf précédemment citées, il est possible que la répétition d'actes moteurs manuels impliquant un même but ait entraîné un apprentissage sensorimoteur graduel et des mises à jour des représentations motrices liées au codage du but de l'action dans les aires pariétales et frontales inférieures, avec des erreurs de prédiction réduites reflétées par une diminution du signal BOLD.

Ces processus prédictifs sont également à la base de modèles forward génératifs liés à la production de la parole dans lesquels les conséquences somatosensorielles et auditives des unités de parole produites seraient évaluées avec les retours sensorielles réels, afin de

permettre un contrôle en ligne de l'action (Guenther, 2006; Tian & Poeppel, 2010; Guenther & Vladusich, sous presse; Hickok, Houde & Rong, 2011; Price, Crinion & MacSweeney, 2011).

Face à ces résultats et hypothèses, la présente étude IRMf a pour objectif de déterminer si des actions supralyngées intransitives et silencieuses induisent également, lorsque répétées, une suppression d'activité neurale dans les aires pariétales et prémotrices. Bien que des études précédentes concernant des mouvements simples des lèvres, de la langue ou de la mandibule ont apporté des éléments en faveur d'un réseau neural minimal impliqué dans le contrôle moteur orofacial et d'une somatotopie générale (Takai, Brown & Liotti, 2010; Grabski et al., sous presse), l'existence de boucles prédictives liées aux conséquences somatosensorielles lors de l'exécution de mouvements orofaciaux reste en effet posée.

2 Méthode

2.1 Participants

11 volontaires droitiers de langue maternelle française ont participé à l'étude (11 hommes ; âge : 21-44 ans). Les participants ne présentaient aucun antécédent de troubles moteurs, du langage, d'audition, de déficit neurologique ou de pathologie psychiatrique, ni aucune contre-indication à l'IRM. Cette étude a reçu un avis favorable du Centre Hospitalier Universitaire de Grenoble, du Comité de Protection des Personnes pour la Recherche Biomédicale de Grenoble et de l'Agence Française de Sécurité Sanitaire des Produits de Santé.

2.2 Procédure

L'expérience consistait en la réalisation distincte des tâches suivantes : une protrusion des lèvres (condition "lèvres"), une rétraction arrière de la langue (condition "langue") et une ouverture mandibulaire (condition "mâchoire"). Une condition de repos (sans mouvement ni production sonore) servait de tâche de référence. Pour caractériser un possible effet de RS, chaque condition était réalisée par trains consécutifs de 6 essais. Une consigne visuelle indiquait pour chaque essai durant 1s le stimulus à produire ou la condition de repos. Chaque tâche était produite à partir d'une position initiale de repos, bouche fermée, mandibule et langue relâchées, vers laquelle le sujet retournait après la tâche. Un item était produit toutes les 10 secondes selon un ordre pseudo-aléatoire. Les participants avaient connaissance qu'ils ne devaient pas bouger afin d'éviter les artéfacts de mouvement. Ils ont été entraînés quelques jours avant la date de l'expérience et un nouvel entraînement a eu lieu le jour de l'expérience. Aucun participant n'a fait part de difficulté à réaliser les tâches.

2.3 Matériel et acquisition des données IRM

A l'aide du logiciel Presentation (Neurobehavioral Systems, Albany, EU), les consignes visuelles ont été projetées au moyen d'un vidéo projecteur sur un écran situé derrière le participant et, par réflexion, sur un miroir placé au dessus de ses yeux. Lors de l'expérience, les participants portaient des bouchons d'oreille et un casque antibruit.

Les acquisitions des images anatomiques et fonctionnelles ont été réalisées sur un imageur corps entier 3T (Bruker Medspec S300) muni d'une antenne tête émission/réception à champ de vue large. Pour les scans fonctionnels, une séquence d'acquisition en écho de

gradient pondérée en T2* a été utilisée. Pour chaque volume fonctionnel, quarante coupes axiales adjacentes ont été acquises en mode entrelacé (temps de répétition: 10s, temps d'acquisition : 2600ms, résolution: 3 mm³). Entre les conditions de perception et de production, un volume anatomique de haute résolution (1 mm³) pondérée en T1 a également été acquis. Afin de minimiser de possibles artefacts de mouvement sur les images fonctionnelles, un paradigme d'acquisition de type 'sparse sampling' a été utilisé. Cette technique d'acquisition est basée sur le délai existant entre l'activité neuronale liée à une tâche motrice ou à l'écoute d'un stimulus auditif et le délai de la réponse hémodynamique associée. Face au délai optimal estimé à 5s dans de précédentes études du pic de la réponse hémodynamique lors de la production de mouvements orofaciaux ou de séquences de parole (Gracco, Temblay & Pike, 2005 ; Grabski et al., sous presse), l'intervalle de temps séparant la perception ou la production d'une voyelle et l'acquisition du volume fonctionnel correspondant variait aléatoirement pour chaque essai entre 4s, 5s et 6s. Les trois tâches motrices et la condition de repos ont été répétées chacune 18 fois dans un ordre pseudo-aléatoire. De manière à caractériser un possible effet de RS, chaque condition était réalisée par train consécutifs de 6 essais. En tout, 72 scans fonctionnels ont ainsi été acquis (4 tâches x 3 trains x 6 répétitions) pour une durée totale d'environ 13 minutes. 3 scans ont été ajoutés au début de la session pour équilibrer le signal IRM et ont ensuite été supprimés des analyses.

2.4 Prétraitements et analyses statistiques

Les données ont été analysées à l'aide du logiciel SPM5 (Statistical Parametric Mapping; Wellcome Department of Cognitive Neurology, Londres, RU) sous environnement Matlab (Mathworks, Natick, MA). En plus d'une analyse visant à déterminer un possible effet de RS global aux trois articulateurs supralaryngés, une analyse supplémentaire des corrélats neuronaux des différents articulateurs a également été réalisée afin de comparer et vérifier la robustesse des résultats présents avec ceux obtenus lors d'une précédente étude, identique en tous points mais sans paradigme d'adaptation (Grabski et al., sous presse).

Prétraitements : Pour chacun des participants, les images fonctionnelles ont été réalignées, normalisées dans l'espace commun du Montreal Neurological Institute (repère MNI) et lissées via un filtre gaussien passe-bas de 6 mm³.

Analyses individuelles : Pour chaque participant, les corrélats neuronaux reliés aux 3 tâches motrices ou aux 6 répétitions ont été analysés selon un modèle linéaire général (GLM ; Friston et al., 1995). Les modèles incluaient des régresseurs d'intérêt reliés soit aux 3 tâches (chacune représentée par 18 images fonctionnelles) soit indépendamment des trois tâches aux 6 répétitions (chacune représentée par 9 images fonctionnelles) et des régresseurs de non-intérêt liés aux paramètres de réalignement ; les tâches de repos formant une ligne de base. Pour les deux modèles, la réponse de type hémodynamique associée à chaque événement a été modélisée par une réponse impulsionnelle finie de type impulsion unique (FIR) pour chaque scan fonctionnel. Avant l'estimation du modèle, un filtrage des basses fréquences *a priori* non-reliées aux conditions expérimentales (variations lentes d'origine physiologique) a été appliqué (passe-haut de fréquence de coupure de 1/128 Hz). Des cartes d'analyse statistique individuelles ont été calculées pour chaque participant, pour chacune des trois tâches motrices dans le premier modèle et pour chacune des 6 répétitions dans le second modèle.

Analyses de groupe :

Une première ANOVA à mesures répétées a été effectuée afin de déterminer les corrélats neuronaux de chaque tâche motrice, indépendamment des répétitions. Trois contrastes t ont été calculés pour déterminer les régions cérébrales spécifiquement activées pour chacune des conditions (versus la condition de repos). Les activations communes à ces tâches ont été mises en évidence via une analyse de conjonction. Un contraste 'F' a été calculé pour mettre en évidence l'effet principal des tâches et les régions cérébrales présentant une variation d'activité significative entre les tâches. Les activations correspondantes aux tâches motrices ainsi qu'à l'analyse de conjonction sont reportées à un seuil corrigé de $p < 0.05$ et une taille de cluster minimale de 30 voxels. L'analyse de l'effet principal du geste est reporté à un seuil non corrigé de $p < .001$ et une taille de cluster minimale de 30 voxels.

Une seconde ANOVA à mesures répétées a été effectuée afin de déterminer de possibles effets de RS en fonction des six mouvements consécutifs de toutes les tâches orofaciales. Six contrastes t ont été calculés pour déterminer les régions cérébrales activées de manière spécifiques pour chacune des six occurrences en comparaison avec la condition contrôle de repos (seuil corrigé de $p < .05$, taille de cluster minimale de 30 voxels). Afin d'identifier les régions cérébrales montrant une baisse linéaire du signal BOLD au fur à mesure des 6 occurrences répétées, un contraste t supplémentaire a été calculé (seuil non corrigé de $p < .001$, taille de cluster minimale de 30 voxels).

Pour chaque analyse, les pics d'activation ont été d'abord déterminés pour chaque cluster et ont été ensuite labélisés selon les cartes probabilistes cytoarchitectoniques (Eickhoff et al., 2005), telles qu'implémentées dans la toolbox SPM Anatomy (Eickhoff et al., 2005). Si une région cérébrale était assignée avec une probabilité inférieure à 50% ou si elle n'était pas spécifiée, les coordonnées des pics d'activation ont été converties de l'espace MNI à l'espace stéréotaxique standard de Talairach & Tournoux (1988) et les régions cérébrales déterminées avec le logiciel Talairach Daemon (Lancaster et al., 2000). Pour la visualisation, les cartes d'activation ont été superposées sur un template standard d'un cerveau en utilisant le logiciel MRICRON (<http://www.sph.sc.edu/comd/rorden/mricron/>).

3 Résultats et discussion

3.1 Tâches motrices

Les projections des activations cérébrales observées pour les trois tâches motrices, pour les analyses de conjonction et de différences entre tâches sont présentées dans la Figure 1.

Les résultats de l'analyse de groupe montrent des régions largement communes aux trois tâches motrices. L'analyse de conjonction révèle en effet un réseau neuroanatomique fonctionnel commun incluant un ensemble de régions bilatérales typiquement impliquées dans le contrôle moteur orofacial. Ce réseau orofacial 'minimal' implique: des activations bilatérales de l'aire motrice supplémentaire, qui s'étend latéralement aux cortex prémoteur et sensorimoteur (incluant l'opercule pariétal). Des activations sont également observées dans l'hémisphère gauche, au niveau de l'insula et du claustrum, du striatum dorsal des ganglions de la base (putamen), du gyrus temporal transverse et du cortex pariétal inférieur, et dans la partie supérieure du cervelet (région déclive du néocervelet).

De plus, des différences d'activations entre les trois tâches motrices sont observées au niveau des cortex prémoteur ventral et sensorimoteur primaire. Ces différences proviennent d'une activation plus importante pour les mouvements de la langue et moindre pour les mouvements de lèvres. De manière générale, cette analyse confirme les résultats de notre précédente étude (Grabski et al., sous presse).

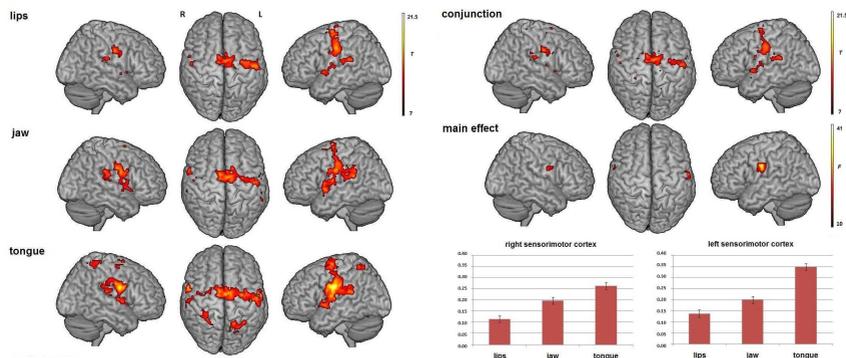


Figure 1. Gauche : Vue surfacique des régions cérébrales activées lors des mouvements labiaux, mandibulaire et linguaux. Droit – haut : Réseau minimal des mouvements orofaciaux tel que révélé par l'analyse de conjonction. Droit-bas : Estimations des contrastes β , reflétant les différences d'activations observées entre les trois tâches.

3.2 Effets de RS

Les projections des activations cérébrales observées pour les six répétitions ainsi que l'effet de RS sont présentés dans la Figure 2. Les principales régions montrant un effet de RS (diminution du signal BOLD en fonction des répétitions) sont observées dans l'hémisphère gauche au niveau du lobule pariétal inférieur (le gyrus supramarginal, BA 40) et du sulcus intrapariétal ainsi que dans le lobule pariétal supérieur (précuneus, BA 7) et la partie la plus dorsale du cortex prémoteur ventral (BA 6). Ces résultats sont cohérents avec les précédentes études montrant l'encodage dans ces régions des buts d'actions manuelles, actions avec retours sensoriels somatosensoriels et visuels. En effet, le lobule pariétal supérieur est impliqué dans le traitement visuo-spatial et l'imagerie visuelle (Lamm et al., 2007) et dans le codage proprioceptif de l'action (Lestou, Pollick & Kourtzi, 2008). Comme les gestes orofaciaux n'impliquent pas de retours visuels, nos résultats suggèrent un encodage des buts d'actions multimodal au sein de ces régions, en l'absence de modalité visuelle pouvant impliquer des représentations motrices et somatosensorielles. D'autres régions supplémentaires montrent une sensibilité à la répétition de mouvements (le sulcus intrapariétal et le précuneus droit, le gyrus cingulaire antérieure, le gyrus frontal moyen gauche et des régions visuelles gauches, comme le gyrus fusiforme et le cortex extra strié), sans avoir cependant survécues à un seuil corrigé au niveau du cluster.

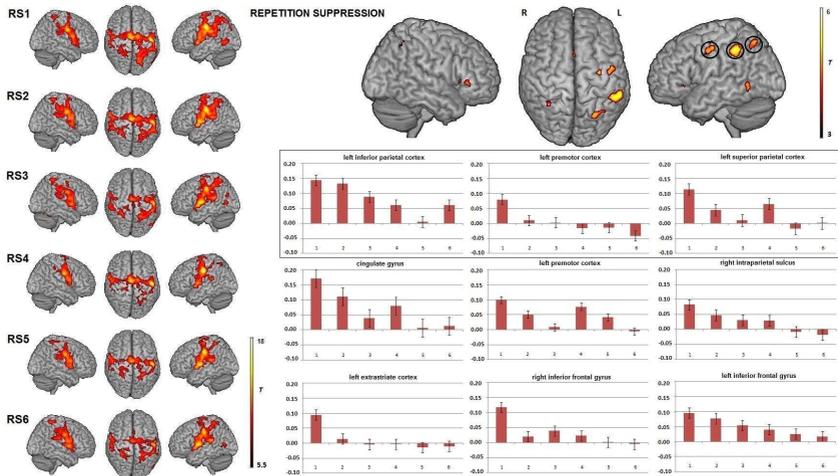


Figure 2. Gauche : Vues surfaciques des régions cérébrales activées lors de chacune des six répétitions d'un même geste orofacial (tous gestes labial, mandibulaire et lingual confondus). Droite : Régions cérébrales sensibles à un effet RS et estimations des contrastes β , reflétant les différences d'activations observées entre les six répétitions.

4 Conclusions

Dans la présente étude, les mouvements orofaciaux impliquent un ensemble de régions cérébrales communes constituant un réseau neural minimal classiquement impliqué dans le contrôle moteur orofacial. De manière cruciale, une diminution d'activité lors de la répétition des mouvements orofaciaux a été spécifiquement observée dans l'hémisphère gauche, au sein du sulcus intrapariétal et le lobule pariétal inférieur adjacent, le lobule pariétal supérieur et le cortex prémoteur ventral. Ces résultats appuient l'existence de mécanismes de contrôle prédictif et de codage du but des actions orofaciales intransitives et silencieuses au sein de ce circuit fronto-pariétal.

Références

- BONNINI, L., SERVENTI, F.U., SIMONE, L., ROZZI, S., FERRARI, P.F. & FOGASSI, L. (2011). Grasping neurons of monkey parietal and premotor cortices encode action goals at distinct levels of abstraction during complex action sequences. *Journal of Neuroscience*, 31(15): 5876–5887.
- DINSTEIN, I., HASSON, U., RUBIN, N. & HEEGER, D.J. (2007). Brain areas selective for both observed and executed movements. *J Neurophysiol*, 98(3): 1415-27.
- EICKHOFF, S.B., STEPHAN, K.E., MOHLBERG, H., GREFKES, C., FINK, G.R., AMUNTS, K. & ZILLES, K. (2005). A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data. *NeuroImage*, 25, 1325-1335.
- FOGASSI, L., FERRARI, P.F., GESIERICH, B., ROZZI, S., CHERSI, F. & RIZZOLATTI, G. (2005). Parietal lobe: from action

organization to intention understanding. *Science*, 308: 662-667.

FRISTON, K. (2011). What Is Optimal about Motor Control? *Neuron*, 72: 488-498.

FRISTON, K.J., HOLMES, A.P., POLINE, J.B., GRASBY, P.J., WILLIAMS, S.C., FRACKOWIAK, R.S. & TURNER, R. (1995). Analysis of fMRI time-series revisited. *NeuroImage*, 2, 45-53.

GRABSKI, K., LAMALLE, L., VILAIN, C., SCHWARTZ, J.-L., VALLÉE, N., TROPRES, I., BACIU, M., LE BAS, J.-F. & SATO, M. (IN PRESS). Functional MRI assessment of orofacial articulators: neural correlates of lip, jaw, larynx and tongue movements. *Human Brain Mapping*.

GRACCO, V.L., TREMBLAY, P. & PIKE, G.B. (2005). Imaging speech production. *NeuroImage*, 26: 294-301.

GRAFTON, S.T. & HAMILTON, A.F. (2007). Evidence for a distributed hierarchy of action representation in the brain. *Hum Mov Sci*, 26(4): 590-616.

GRILL-SPECTOR, K. & MALACH, R. (2001). fMRI-adaptation: a tool for studying the functional properties of human cortical neurons. *Acta Psychol (Amst)*, 107(1-3): 293-321.

GRILL-SPECTOR, K., HENSON, R. & MARTIN, A. (2006). Repetition and the brain: neural models of stimulus-specific effects. *Trends Cogn Sci*, 10(1): 14-23.

GUENTHER, F.H. & VLADUSICH, T. (IN PRESS). A neural theory of speech acquisition and production. *Journal of Neurolinguistics*.

GUENTHER, F.H. (2006). Cortical interactions underlying the production of speech sounds. *Journal of Communication Disorders*, 39:350-365.

HAMILTON, A.F. & GRAFTON, S.T. (2009). Repetition suppression for performed hand gestures revealed by fMRI. *Human Brain Mapping*, 30(9): 2898-906.

HICKOK, G., HOUE, J. & RONG, F. (2011). Sensorimotor integration in speech processing: computational basis and neural organization. *Neuron*, 69(3): 407-22.

KAWATO, M. (1999). Internal models for motor control and trajectory planning. *Curr Opin Neurobiol*, 9(6): 718-27.

KILNER, J.M., NEAL, A., WEISKOPF, N., FRISTON, K.J. & FRITH, C.D. (2009). Evidence of mirror neurons in human inferior frontal gyrus. *J Neurosci*, 29(32): 10153-9.

LAMM, C., FISCHER, M.H., DECETY, J. (2007). Predicting the actions of others taps into one's own somatosensory representations - An fMRI study. *Neuropsychologia*, 45: 2480-2491

LANCASTER, J.L., WOLDORFF, M.G., PARSONS, L.M., LIOTTI, M., FREITAS, C.S., RAINEY, L., KOCHUNOV, P.V., NICKERSON, D., MIKITEN, S.A. & FOX, P.T. (2000). Automated Talairach atlas labels for functional brain mapping. *Human Brain Mapping*, 10, 120-131.

LESTOU V., POLLICK F.E. & KOURTZI Z. (2008) Neural Substrates for Action Understanding at Different Description Levels in the Human Brain, *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20: 324-341

PRICE, C.J., CRINION, J.T. & MACSWENNEY, M. (2011). A generative model of speech production in Broca's and Wernicke's areas. *Frontiers in Psychology*, 2: 237.

RIZZOLATTI, G., CAMARDA, R., FOGASSI, L., GENTILUCCI, M., LUPPINO, G. & MATELLI, M. (1988). Functional organization of inferior area 6 in the macaque monkey. II. Area F5 and the control of distal movements. *Exp Brain Res*, 71: 491-507.

TAKAI, O., BROWN, S. & LIOTTI, M. (2010). Representation of the speech effectors in the human motor cortex: somatotopy or overlap? *Brain and Language*, 113: 39-44.

TALAIRACH, J. & TOURNOUX, P. (1988). Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. Thieme, New York.

TIAN, X., POEPEL, D. (2010). Mental imagery of speech and movement implicates the dynamics of internal forward models. *Front.Psychol*, 1: 166.

WOLPERT, D.M., GHAHRAMANI, Z. & JORDAN, M.I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, 269:1880-1882.