



HAL
open science

Substrats cérébraux de la production du langage écrit

Samuel Planton, Sonia Kandel

► **To cite this version:**

Samuel Planton, Sonia Kandel. Substrats cérébraux de la production du langage écrit. Serge Pinto; Marc Sato. Traité de neurolinguistique: du cerveau au langage, De Boeck Supérieur, 2016, 9782353273393. <hal-03576281>

HAL Id: hal-03576281

<https://hal.science/hal-03576281v1>

Submitted on 15 Feb 2022

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.



HAL Authorization

Substrats cérébraux de la production du langage écrit

Samuel Planton (Laboratoire Parole & Langage, CNRS UMR 7309, Aix-en-Provence) et
Sonia Kandel (GIPSA-lab, CNRS UMR 5216, Grenoble)

Une grande partie des études sur la production du langage portent sur la production de la parole plutôt que sur l'écriture. De plus, la grande majorité des études sur le langage écrit portent sur la lecture. En effet, l'écriture a longtemps été négligée dans la recherche en neuropsychologie et en psycholinguistique, et même dans le domaine des sciences de l'éducation, où elle trouve toute sa place du fait de son usage quotidien et soutenu dans la vie scolaire. Bien que sa forme évolue, l'usage du clavier semblant progressivement remplacer l'écriture manuscrite avec une feuille et un stylo, l'écriture, définie comme la production orthographique du langage via un ensemble de gestes manuels, prend en réalité une place de plus en plus importante dans nos sociétés du fait du développement des communications électroniques. La compréhension des mécanismes cognitifs et cérébraux mis en œuvre par cette habileté, depuis la période d'apprentissage jusqu'au haut degré d'expertise que la plupart d'entre nous atteignons, revêt donc une importance majeure. L'étude de la neuroanatomie de l'écriture est en outre l'occasion de mieux comprendre comment l'apprentissage d'une habileté, apparue relativement récemment dans l'histoire de l'humanité, est à même de structurer certains réseaux cérébraux de manière commune à l'ensemble des scripteurs.

L'écriture est une activité complexe mettant en œuvre des fonctions cognitives diverses. Pour écrire, nous utilisons des *compétences langagières* destinées à élaborer des textes ayant un contenu. Celui-ci est véhiculé à travers des mots ayant une signification. Les mots sont en outre combinés entre eux selon des règles syntaxiques. Dans ce chapitre nous allons porter une attention particulière à l'écriture de mots isolés, qui sont à la base des processus de production écrite. Nous allons focaliser sur les processus permettant de récupérer l'orthographe des mots que nous souhaitons écrire, sans nous attarder sur les traitements de planification, sémantiques et syntaxiques impliqués dans l'élaboration des textes. Ces derniers sont communs à d'autres mouvements linguistiques comme ceux relatifs à la production de la parole ou à la langue des signes. Pour écrire un mot, nous devons savoir quelles sont les lettres qui le composent. Pour récupérer cette information, nous activons, dans notre mémoire à long terme, sa séquence abstraite de lettres ou représentation orthographique. L'écriture

implique également des *compétences perceptivo-motrices*, dédiées à la mise en œuvre des gestes manuels que nous produisons pour tracer les lettres à l'aide d'un stylo (écriture manuscrite) ou pour taper sur les touches d'un clavier (écriture tapuscrite). Ce chapitre abordera ces deux types de processus.

La plupart des modèles de l'écriture de mots ont été élaborés à partir d'études psycholinguistiques, neuropsychologiques et neuroanatomiques. Nous allons présenter, dans la première partie de ce chapitre, les processus impliqués dans la production écrite en faisant référence à la Figure 1. Cela permettra une meilleure compréhension des descriptions que nous allons fournir sur les bases cérébrales de l'écriture, qui sont l'objectif principal de ce chapitre. Les premiers modèles de la production écrite ont été élaborés à partir d'erreurs produites par des patients agraphiques ou dysgraphiques (pour une revue des troubles agraphiques et dysgraphiques, voir Danna et al., ce volume). Des études de cas ont mis en évidence des doubles dissociations entre troubles liés à la préparation du message (sémantiques, syntaxiques, phonologiques, orthographiques) et ceux de nature motrice (allographiques, kinesthésiques, voire visuo-attentionnels). Cela a conduit la plupart des études à aborder la production écrite selon une approche dichotomique distinguant processus centraux et processus périphériques (Baxter et Warrington, 1986). La modélisation des processus centraux – i.e., les aspects orthographiques – a été réalisée sur la base des erreurs d'orthographe des patients alors que celle des processus périphériques a porté sur des erreurs de traitement moteur qui se traduisaient par des déformations spatiales du tracé produit. Cette conception a été adoptée par les études de psycholinguistique et sur le contrôle moteur de l'écriture étudiant certaines propriétés des compétences de scripteurs expérimentés (e.g., Bonin et al., 2001 et Van Galen, 1991, respectivement). Ces travaux ont constitué un avancement notable dans la compréhension des processus de production écrite car ils ont fourni des données chronométriques sur le déroulement temporel des processus impliqués. Enfin, les travaux en neuroimagerie ont été cruciaux lors de l'étude des corrélats neurologiques qui régissent la production écrite (voir les revues de Purcell et al., 2011a et de Planton et al., 2013).

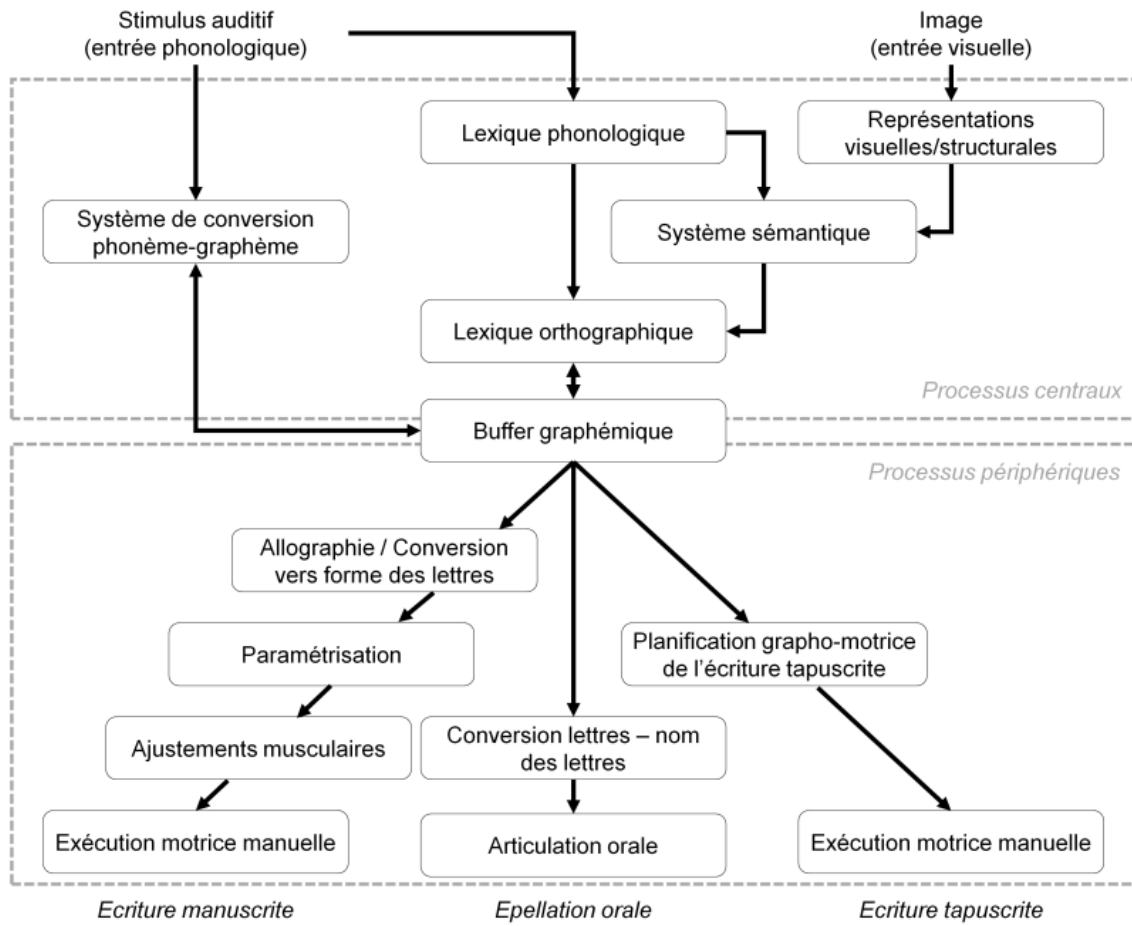


Figure 1 : Processus centraux et périphériques de la production écrite (écriture sous dictée – entrée phonologique, ou dénomination écrite d’image – entrée visuelle)

1. Les processus centraux

Les modèles de la production écrite ont été fortement influencés par les études sur la lecture et notamment par les modèles à « double voie » de la lecture (Coltheart et al., 1993; Morton et Patterson, 1980). Ces modèles de la production écrite distinguent généralement deux voies d'accès à la représentation orthographique d'un mot à écrire : la voie lexicale, récupérant l'orthographe des mots connus de manière globale, et une voie sous-lexicale (ou phonologique) qui produit celle-ci par assemblage de petites unités sur la base des correspondances entre les sons et les lettres (Caramazza et al., 1987; Ellis, 1982; Hatfield et Patterson, 1984; Rapp et al., 2002). Ces modèles conçoivent la production écrite comme étant l'opération inverse de la lecture. De manière simplifiée, la lecture permettrait ainsi de décoder une séquence de lettres en phonèmes tels que prononcés oralement, alors que l'écriture

permettrait de produire une série de lettres représentant une séquence de phonèmes. Nous présenterons cette conception de la production écrite dans les paragraphes suivants, car elle est dominante dans ce domaine d'étude, mais nous verrons à la fin de ce chapitre, qu'elle pose un certain nombre de problèmes théoriques. En effet, les processus orthographiques et moteurs interagissent et il est difficile de les étudier séparément.

1.1. Les deux voies de la production écrite

1.1.1. La voie lexicale

La notion de voie lexicale (parfois appelée voie d'adressage ou voie sémantique) vise à décrire comment nous sommes capables de produire à l'écrit, rapidement et sans effort apparent, un mot que nous connaissons. Elle présuppose ainsi que l'orthographe du mot ait été préalablement apprise et stockée en mémoire. Dans la Figure 1 cette voie est représentée par la partie centrale des processus centraux qui concerne les modules liés aux lexique phonologique, lexique orthographique et système sémantique. Ces processus nous permettent en particulier d'écrire les mots, même lorsque leur orthographe est opaque ou irrégulière (e.g., « monsieur », « femme »)¹.

Plusieurs modèles à double-voie de la production écrite ont été proposés (e.g., Caramazza, 1988; Rapp et al., 2002). Ils sont basés sur les études d'écriture de mots sous dictée et/ou épellation. Ils décrivent la voie lexicale comme une procédure de traitement impliquant plusieurs étapes (voir Figure 1, au centre). Dans le cas de l'écriture sous dictée, le mot entendu va d'abord activer les représentations phonologiques connues et stockées dans le lexique phonologique d'entrée. La représentation phonologique correspond à la forme sonore abstraite d'un mot que nous avons stockée en mémoire. Elle code des informations sur l'identité et le nombre de phonèmes du mot, ou encore sa structure syllabique. Une fois la forme phonologique du mot reconnue, l'activation pourra se transmettre vers une autre mémoire à long terme, dédiée au sens des mots : le système sémantique, qui est un lieu de

¹ En effet, il y a des mots pour lesquels l'orthographe est moins transparente que d'autres. Par exemple, pour écrire le mot « montagne », l'application des règles de conversion lettre-son que nous avons apprises à l'école nous suffisent pour l'orthographier correctement : /m/ = M, /ɔ̃/ = ON, /t/ = T, /a/ = A, /j/ = GN. Il y a d'autres mots pour lesquels cette procédure ne peut pas être appliquée, comme par exemple le mot « monsieur », parce que ces relations ne sont pas régulières : la séquence MON se prononce /mø/ et le R n'est pas prononcé.

stockage des « concepts », d'un ensemble d'informations concernant l'objet en question, parfois distinguées entre propriétés perceptives et fonctionnelles. C'est à partir du concept en mémoire sémantique que la représentation orthographique correspondante va être récupérée, au sein du lexique orthographique de sortie. Signalons toutefois que certains modèles de production écrite proposent l'existence d'une voie asémantique, faisant un lien direct entre la représentation phonologique d'entrée et le lexique orthographique de sortie (e.g., Ellis, 1988). Son existence expliquerait par exemple la production d'erreurs d'homophones hétérographes (e.g., « vingt » au lieu de « vain »), lors de la dictée chez des sujets sains ou les performances de patients capables d'écrire correctement sous dictée tout en étant incapables de dénommer, voire de comprendre la signification du mot écrit (Patterson, 1986; Rapcsak et Rubens, 1990).

La représentation orthographique consiste en une séquence abstraite de lettres qui représentent le mot graphiquement. Bien que les représentations orthographiques, stockées dans le lexique orthographique aient été initialement imaginées comme des séquences linéaires de lettres représentant un mot entier (Caramazza et al., 1987; Wing et Baddeley, 1980), certains travaux de neuropsychologie et en psycholinguistique suggèrent un encodage plus complexe et faisant intervenir plusieurs niveaux de traitement linguistique. Un patient agraphique a par exemple été décrit comme présentant un pattern d'erreurs différent selon le nombre de morphèmes du mot (Badecker et al., 1990). Un morphème est la plus petite unité de signification dans une langue : par exemple le mot « maison » a un morphème mais « maisonnette » en a deux. Cela a conduit les auteurs à avancer l'idée que les unités récupérées dans le lexique orthographique étaient les morphèmes plutôt que le mot entier. Les erreurs produites par un autre patient, décrit par Caramazza et Miceli (1990), n'apparaissaient pas au hasard et semblaient tenir compte de la structure syllabique du mot. Ces données neuropsychologiques convergent avec des données expérimentales indiquant que la structuration multi-niveaux des représentations orthographiques contraint la programmation des gestes d'écriture (e.g., Kandel et al., 2012 pour la structure morphologique et Kandel et al., 2006, 2011 pour la structure syllabique). La voie lexicale repose donc sur la récupération d'une représentation orthographique du mot stockée en mémoire. Elle est efficace pour produire des mots connus et familiers, mais ne peut permettre de produire des mots que nous entendons pour la première fois, des noms que nous ne connaissons pas ou des pseudo-mots. Les pseudo-mots sont des séquences de lettres qui n'existent pas dans une langue mais qui pourraient être des mots de cette langue car elle respecte toutes ses contraintes graphotactiques (e.g., mots produits avec des fautes de frappe comme CAMMION ou bien FLARTARE).

1.1.2. La voie phonologique

Le traitement de la voie phonologique (voie sous-lexicale, ou voie d'assemblage ou encore voie analytique) repose sur les correspondances entre les sons (les phonèmes) et les lettres (les graphèmes) que nous avons apprises à l'école lors de l'acquisition du langage écrit (module « système de conversion phonème-graphème », à gauche dans la Figure 1). La voie phonologique nous permet de « construire » une orthographe plausible d'un mot. Ainsi, en présence d'un mot nouveau, l'entrée acoustique sera segmentée en petites unités fonctionnelles qui, par le biais d'une récupération dans un inventaire phonologique, vont être identifiées en tant que phonèmes. Ces phonèmes seront ensuite convertis en leurs unités orthographiques correspondantes (e.g., /t/ → T, /u/ → OU). Des unités de taille variable ont été proposées comme servant de base à cette conversion (traits phonétiques, phonèmes, groupes de phonèmes, syllabes) mais il semble bien que le phonème soit l'unité dominante (Baxter & Warrington, 1987; Perry & Ziegler, 2004). L'assemblage des unités orthographiques obtenues permet la constitution d'une séquence abstraite de lettres correspondant à la forme phonologique perçue.

Chaque langue a son propre répertoire phonologique et un ensemble de règles de conversion phonème-graphème spécifique. Nous parlons ici des langues ayant un système orthographique qui repose sur le principe alphabétique, comme le français, l'anglais, le grec ou l'hébreu. Parmi ces langues, certaines ont un système orthographique « transparent » où les règles de conversion phonème-graphème sont très simples car l'orthographe est plutôt « phonétique » (voir Seymour et al., 2003 pour une revue des systèmes orthographiques européens). Ces langues, comme l'espagnol, contrastent avec les langues à l'orthographe opaque comme le français ou l'anglais, où plusieurs formes orthographiques peuvent correspondre à un seul phonème (e.g., /o/ → O, AU, EAU, etc.). On considère que le mécanisme de conversion phonème-graphème se base sur les correspondances les plus fréquentes dans la langue : les plus probables étant plus souvent sélectionnées. Les erreurs phonologiquement plausibles sur des mots irréguliers (e.g., « femme » écrit FAME), que l'on observe fréquemment chez l'enfant au cours de l'apprentissage, sont le signe de l'implication de ce mécanisme dans la production orthographique. Au-delà de la simple fréquence dans la langue, le choix des correspondances phonème-graphème peut s'appuyer sur des règles positionnelles ou contextuelles, liées à la position de l'unité dans le mot ou aux unités voisines (e.g., le

phonème /k/ en anglais n'est jamais transcrit ck en début de syllabe mais il peut l'être en fin de syllabe comme dans LUCK). La manière de mesurer la « prédictibilité » de l'orthographe d'un mot et son impact sur le comportement des scripteurs, en particulier au travers de la notion de *consistance*, a fait l'objet de plusieurs travaux (voir Bonin et al., 2008). Ce type d'études met notamment en évidence l'influence de la voie phonologique sur la production orthographique de mots connus, même chez des scripteurs adultes expérimentés (au travers par exemple d'une augmentation des temps de réaction lors de la production sous dictée de mots orthographiquement irréguliers). En effet, plutôt qu'optionnelle et restreinte à la production de mots nouveaux ou de pseudo-mots, la voie sous-lexicale interviendrait systématiquement, en parallèle de la voie lexicale (e.g., modèle de Rapp et al., 2002).

Les travaux en psycholinguistique ont repris l'idée des deux procédures de production écrite et les ont confirmées sur la base de données expérimentales (Bonin et al., 2001). Ces modèles ont également mis en avant la dichotomie des traitements central et périphérique (voir Bonin, 2013 pour une revue). Le modèle de production écrite de mots proposé par Bonin (2003) présente d'une part les niveaux conceptuel/sémantique et orthographique et d'autre part le niveau post-orthographique. Alors que ce dernier niveau concerne essentiellement la réalisation et le contrôle de la production grapho-motrice de l'écriture (processus périphériques), les deux premiers se rejoignent dans une étape de préparation du message (processus centraux) dont la finalité est la récupération d'une représentation orthographique. L'orthographe d'un mot peut en effet être récupérée avec succès dans différents contextes, qui varient selon l'entrée (e.g., entrée conceptuelle dans l'écriture spontanée, auditive dans l'écriture sous dictée, visuelle dans la dénomination écrite d'images), ou selon la sortie (e.g., écriture manuscrite, écriture tapuscrite, épellation orale).

1.2. Les traitements réalisés à l'issue des deux voies

Dans les modèles de production écrite à double-voie, le produit des deux voies lexicale et phonologique aboutit dans une mémoire de travail spécifique au traitement orthographique connue comme le buffer graphémique (ou « mémoire tampon graphémique » ; Figure 1). Son rôle est de maintenir active la représentation orthographique pendant l'exécution des étapes ultérieures dédiées à sa production et ceci quel que soit son format

(graphique, oral, ou tapuscrit) (Caramazza et al., 1987; Hillis et Caramazza, 1989; Miceli et Silveri, 1985). En ce sens, il est souvent inclus dans les processus centraux de l'écriture. Il peut cependant être plutôt conçu comme une interface entre les processus centraux et périphériques, le point de départ des processus post-orthographiques. Il s'agit donc d'un rôle crucial et considéré comme spécifique de la production orthographique. Là encore, son principe de fonctionnement découle de l'analyse de patterns d'erreurs spécifiques produites par des patients cérébro-lésés, souffrant du « syndrome de buffer graphémique » (syndrome qui a plutôt tendance à être classé dans les agraphies périphériques; e.g., Roeltgen, 2003).

Un déficit du buffer graphémique se traduit généralement par des omissions, des substitutions, des insertions ou des déplacements de lettres sans lien avec des facteurs lexicaux comme la fréquence lexicale du mot, ou phono-orthographiques comme sa régularité. Cela semble révéler une dégradation de l'encodage spatial de la séquence de graphèmes composant le mot, uniquement après que celle-ci ait été produite lors des étapes centrales antérieures. On observe en outre que le taux d'erreur chez ces patients augmente avec la longueur des mots (ou des pseudo-mots) produits. Cette mémoire maintient donc active la représentation orthographique mais a une capacité limitée (en quantité d'information et en durée de son maintien). L'observation minutieuse des types d'erreurs produites par ces patients a permis de mieux comprendre la nature des représentations orthographiques gérées par le buffer graphémique : comme évoqué plus haut, plutôt qu'une simple succession ordonnée de graphèmes, c'est une structure à plusieurs dimensions qui sert de base aux étapes périphériques ultérieures visant à sa réalisation graphique (incluant bien sûr l'identité et la position du graphème, mais aussi des informations comme sa catégorie consonne ou voyelle, la structure morphologique et syllabique du mot, la présence de lettres doubles ; Badecker et al., 1990; Caramazza & Miceli, 1990; McCloskey et al., 1994).

Une interprétation alternative du buffer graphémique suggère qu'il concerne uniquement le processus de maintien de l'activation de certaines informations au sein d'un *niveau graphémique* (Rapp et al., 2002), ce niveau graphémique n'étant plus une mémoire à court terme recevant de l'information en provenance des deux voies mais plutôt un lieu de stockage d'éléments graphémiques. L'intégration des deux voies se fait ainsi sous la forme d'une activation par chacune, en parallèle, des éléments graphémiques correspondants (i.e., les graphèmes issus de la récupération de la représentation orthographique et ceux issus de la conversion phonème-graphème). Ce type de modèle permet effectivement d'expliquer

certaines observations comme la persistance de la production correcte d'éléments orthographiques irréguliers chez certains patients souffrant d'une atteinte de la voie lexicale.

2. Les processus périphériques

On considère généralement que ce sont les mêmes processus de récupération de l'orthographe des mots (ou la génération d'une orthographe plausible pour des mots inconnus) qui sont à l'œuvre lors des différents types de production orthographique (écriture manuscrite, écriture tapuscrite, épellation orale). C'est à partir des processus périphériques que ces modes de production divergent, car ils sont consacrés à la mise en œuvre du geste moteur (voir Figure 1). Pour la production de l'écriture manuscrite, qui est encore aujourd'hui la mieux documentée, les modèles proposent, après les processus de nature orthographique, au moins deux niveaux de traitement : le niveau de la représentation allographique (ou sélection des allographes) et le niveau des patterns moteurs graphiques (e.g., Ellis, 1982; Ellis, 1988; Margolin, 1984). Ce dernier niveau est extrêmement flou et non-spécifié dans les modèles, notamment ceux à double voie, car ils portaient plus leur attention sur les traitements orthographiques. Le modèle de Van Galen (1991), basé essentiellement sur des données expérimentales, fournit un peu plus de détail et suggère l'existence de deux niveaux de traitement à l'issue de la sélection des allographes: le contrôle de la taille et les ajustements musculaires.

2.1. Le traitement allographique

Une lettre de l'alphabet peut prendre différentes formes graphiques, selon sa casse (majuscule ou minuscule) ou selon le style graphique (écriture en lettres d'imprimerie ou cursive). Le rôle du niveau allographique (ou « code physique des lettres » selon Margolin, 1984) est donc d'attribuer une forme spécifique à la représentation de chaque lettre (par exemple, je vais écrire le mot MAISON en minuscules script italique, soit « *maison* »). Ce niveau allographique a été introduit dans les modèles suite à l'observation de patients présentant un trouble affectant sélectivement les lettres minuscules ou majuscules (De Bastiani & Barry, 1989; Patterson & Wing, 1989) et est présent également dans les modèles basés sur des données comportementales (Van Galen et al., 1989). Les traitements allographiques vont

déterminer les caractéristiques géométriques de chaque lettre au moment de la mise en mouvement de l'écriture.

Les traitements allographiques prennent toute leur importance dans l'écriture manuscrite car ils vont déterminer le processus de sélection des programmes moteurs qui permettent la mise en mouvement pour chaque lettre (Van Galen, 1991). Les programmes moteurs contiennent des informations de nature spatiale, codant la forme de la lettre et la taille relative des traits ou *strokes* (e.g., dans un h cursif la première boucle doit être d'une hauteur double que les traits finaux) ainsi que de nature cinématique notamment sur l'ordre et la direction des *strokes* à réaliser (Van Galen & Teulings, 1983). Chaque variante d'une lettre fait référence à un programme moteur spécifique, stocké dans une mémoire à long terme. Ces programmes moteurs sont acquis au cours d'un apprentissage long et répétitif des lettres de l'alphabet au cours des premières années d'école élémentaire. Pour savoir comment produire les mouvements qui vont nous permettre d'écrire une lettre, nous activons donc le programme moteur correspondant. Selon Thomassen et Van Galen (1992) l'existence de ces programmes moteurs expliquerait la ressemblance de la forme du tracé graphique des individus (i.e., le « style d'écriture ») quel que soit le membre utilisé pour écrire. L'atteinte de cette composante se traduit chez des patients par des substitutions de lettres spatialement similaires, des tracés désorganisés, des lettres incomplètes, en l'absence de troubles praxiques (Baxter et Warrington, 1986; Ellis, 1988).

2.2. Paramétrisation et ajustements musculaires

Lorsque le programme moteur est récupéré, la forme ainsi que l'ordre et la direction des *strokes* d'une lettre « l » cursive par exemple, seront les mêmes quelle que soit la taille de la production. Pour produire la lettre nous allons adapter notre production graphique aux contraintes de la situation dans laquelle nous devons écrire. Ceci requiert la prise en compte d'un certain nombre de paramètres du contexte d'écriture (cf. Figure 1 : module de « Paramétrisation »), comme par exemple la taille à laquelle on doit produire le « l ». La taille de la production déterminera par exemple, les parties du complexe main-bras qui seront utilisées : l'écriture au tableau impliquera l'ensemble du système allant de l'épaule aux doigts, alors que l'écriture sur cahier sollicitera uniquement la main. Cela aura des conséquences sur les paramètres qui régulent la vitesse et la force du geste grapho-moteur (Viviani & Terzuolo, 1982). Ces paramètres moduleront, à leur tour, le déroulement spatio-temporel du geste

d'écriture. Le modèle de Van Galen (1991) fait référence à ces processus dans son module de « contrôle de la taille », mais dans une première version du modèle, celle de Van Galen et al. (1989), les auteurs ont appelé cette étape le niveau de « paramétrisation ».

Une fois que tous les paramètres sont spécifiés en fonction de la situation d'écriture, la dernière étape consiste à sélectionner les groupes musculaires qui permettront la mise en mouvement du geste d'écriture (Van Galen et Teulings, 1983). Cette étape, selon Van Galen (1991) est assurée dans le module des « ajustements musculaires ». Signalons enfin que la réalisation physique du tracé implique un ensemble de processus qui ne sont pas nécessairement spécifiques à l'écriture en tant que telle (on peut penser au dessin, à l'utilisation d'un instrument de musique, etc.). L'exécution motrice implique naturellement la coordination fine de l'activité musculaire du système main-bras (Zesiger et al., 1995), mais aussi des processus visuo-attentionnels dédiés à la gestion de l'espace graphique.

3. Les bases cérébrales de l'écriture : approche lésionnelle

3.1. Historique

Avant l'avènement des méthodes de neuroimagerie fonctionnelle dans les années 1980, et leur application encore plus récente à l'étude de la production écrite, l'essentiel de nos connaissances sur la neuroanatomie de l'écriture provenait de l'étude des troubles acquis de l'écriture consécutifs à une lésion cérébrale ou *agraphies*. C'est dans le contexte des travaux de Paul Broca portant sur l'organisation des processus langagiers dans le cerveau (Broca, 1861), qu'Ogle (1867), en étudiant des patients aphasiques souffrant d'agraphie, inaugure une première distinction entre deux formes d'agraphies. Il les décrit ainsi comme relevant soit d'un problème de sélection des lettres (sous-système linguistique), soit d'un problème de production des lettres (sous-système moteur). Il avance en outre que le langage oral et le langage écrit peuvent être chacun atteints à des degrés divers, et donc que les centres de l'écriture peuvent être distincts des centres de la parole.

En 1881 Sigmund Exner, en étudiant là encore les signes cliniques de patients cérébro-lésés, propose une première localisation anatomique d'un « centre de l'écriture ». Il rapporte que des lésions de la partie postérieure du gyrus frontal moyen (ou « pied de la seconde circonvolution frontale ») peuvent produire des symptômes agraphiques isolés (Exner, 1881). Tout comme les autres « centres cérébraux de l'écriture », la localisation précise de « l'aire d'Exner » et sa

contribution dans le processus d'écriture fait encore aujourd'hui l'objet de débats. Avant de se baser sur la distinction entre processus centraux et périphériques pour organiser le classement des agraphies, plusieurs types d'agrapiques ont été proposés, généralement focalisés sur le lien entre le trouble agrapique et les autres fonctions cognitives : agrapique primaire liée à l'acte moteur d'écriture et agrapique secondaire résultant d'un trouble de la parole (Goldstein, 1948), agrapique « apractique » (apraxique), aphasique ou isolée (Nielsen, 1948), auxquelles peuvent s'ajouter l'agrapique avec alexie ou l'agrapique spatiale. Dans les dernières décennies, les approches neurologiques identifiant les différents symptômes agrapiques découlant d'atteintes neurologiques (lésions cérébrales, démences, etc.) et neuropsychologiques visant plutôt à identifier les différents processus cognitifs atteints dans les agrapiques, ont permis d'aboutir à une classification des différents types d'agrapiques qui peuvent nous servir de base pour l'étude de l'anatomie fonctionnelle de l'écriture en général (voir par exemple Roeltgen, 2003 et Figure 2). Pour une description plus détaillée des tableaux cliniques relevant des différentes formes de troubles de l'écriture, se rapporter au chapitre de Danna et al. portant sur les agrapiques et dysgraphies, ce volume.

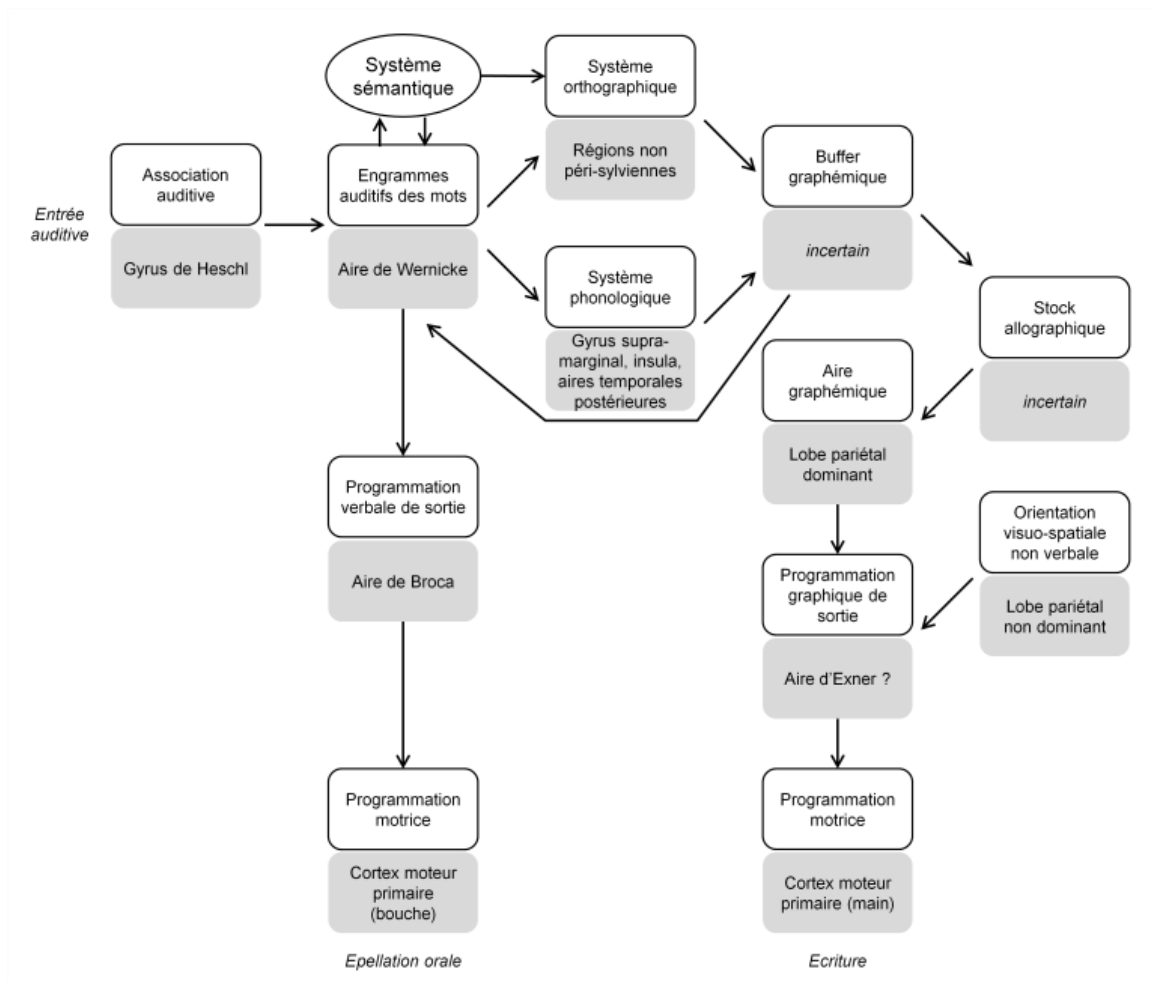


Figure 2 : Un modèle neuro-psychologique de l'écriture et de l'épellation orale (adapté de Roeltgen et al., 2003)

3.2. Les agraphies centrales

On qualifie d'agrapiques centrales les troubles de l'écriture relevant de difficultés à orthographier les mots. C'est parce qu'ils peuvent être spécifiquement affectés que l'on considère que deux systèmes distincts sont impliqués dans la production écrite (i.e. voie lexicale et voie phonologique ; voir plus haut). Ainsi l'agraphie lexicale (ou de surface) se manifeste par une perturbation de la capacité à orthographier des mots irréguliers, même familiers, avec une relative préservation de la capacité à orthographier des mots réguliers ou des pseudo-mots (Beauvois et Dérouesné, 1981; Roeltgen et Heilman, 1984). Le mécanisme de récupération des mots entiers dans le lexique orthographique est perturbé, d'où une tendance à s'appuyer sur la voie d'assemblage phonologique se traduisant par la production fréquente d'erreurs phonologiquement plausibles (e.g., "femme" écrit FAME). Les lésions

cérébrales provoquant ce type d'agraphie seraient généralement situées dans le gyrus angulaire gauche (Roeltgen et Heilman, 1984) mais ont aussi été rapportées lors de lésions dans le gyrus précentral (Rapcsak et al., 1988) ou dans le cortex temporal postérieur (Croisile et al., 1989; Rapcsak et Beeson, 2004).

A l'opposé, l'agraphie phonologique désigne une perturbation de la capacité à utiliser les règles de conversion graphème-phonème pour produire l'orthographe d'un mot (Shallice, 1981). Ainsi, bien que les mots familiers soient préservés (récupérés via le lexique orthographique), cette forme d'agraphie centrale se manifeste par une incapacité à orthographier les mots nouveaux et/ou les pseudo-mots. Le site lésionnel principal de l'agraphie phonologique serait selon Roeltgen et al. (1983) le gyrus supramarginal de l'hémisphère gauche. C'est une aire qui a en effet été associée à la boucle phonologique de la mémoire de travail, dédiée au stockage temporaire de l'information verbale (Baddeley, 2003). Des lésions dans d'autres régions telles que le gyrus temporal supérieur gauche, ou de manière générale aux alentours de la scissure de Sylvius (ou sillon latéral), sont susceptibles de provoquer des symptômes d'agraphie phonologique (e.g., Alexander, Friedman, et al., 1992; Rapcsak et al., 2009). Une double dissociation neuropsychologique a en outre été mise en avant par Henry et al. (2007) entre des lésions dites extra-sylviennes (i.e. cortex temporo-occipital inférieur gauche), provoquant un profil d'agraphie lexicale, et des lésions périssylviennes gauche (i.e., du gyrus frontal inférieur et précentral au gyrus temporal supérieur), générant plutôt un profil d'agraphie phonologique.

La désignation d'agraphie sémantique a été proposée pour un trouble dans lequel les patients perdent la capacité de donner un sens aux mots qu'ils écrivent, sans produire ni les erreurs caractéristiques de l'agraphie lexicale ni de l'agraphie phonologique (Roeltgen et al., 1986). Cette déconnexion entre l'orthographe et le sens des mots entraîne par exemple des difficultés à choisir l'orthographe du mot cohérent dans le contexte d'une phrase si celui-ci possède plusieurs homophones. La localisation anatomique des lésions pouvant conduire à l'agraphie sémantique reste vaste et incertaine : aires frontales et temporo-pariétales gauches, préservant généralement les régions périssylviennes (Rapcsak et Rubens, 1990; Roeltgen et al., 1986). Ces symptômes ont aussi été documentés dans différentes pathologies affectant la mémoire sémantique comme la maladie d'Alzheimer (Neils et al., 1995). Dans certains cas, le système sémantique est tout de même préservé, comme en atteste la performance à l'oral, mais c'est l'accès aux représentations orthographiques à partir du système sémantique qui est

affecté (Hillis et al., 1999). On parlera ainsi plutôt d'agraphie lexicale avec paraphrasies sémantiques.

3.3. Les agraphies périphériques

L'étape allographique décrite plus haut (i.e., sélection de la forme à donner aux lettres) découle notamment de l'observation de la performance de patients présentant des praxies normales, des capacités visuo-spatiales normales, produisant des lettres formées correctement mais produisant des erreurs de casse fréquentes (e.g., écriture perturbée uniquement sur les majuscules, mélange de lettres majuscules et minuscules dans un même mot ; Black et al., 1989; De Bastiani & Barry, 1989). Puisque rare, la localisation des lésions provoquant une telle agraphie allographique reste incertaine. Elle pourrait impliquer une région au carrefour entre le cortex occipital, le cortex temporal et le cortex pariétal.

Les agraphies périphériques concernent principalement les perturbations des aspects sensori-moteurs de l'écriture. Ceux-ci peuvent être spécifiquement atteints dans l'agraphie apraxique, sous la forme d'un trouble du geste de l'écriture manuscrite malgré une préservation des capacités langagières et des fonctions motrices. Elle a été décrite comme une « perte des programmes moteurs pour former les graphèmes » (Roeltgen & Heilman, 1983). On la qualifie souvent d'agraphie « pure ». Les patients présentant ce trouble sont généralement capables d'épeler ou de taper au clavier mais, lors de l'écriture manuscrite, produisent des lettres très déformées voire illisibles (Heilman et al., 1973; Heilman et al., 1974). L'hypothèse de l'existence d'une aire « graphémique », où les programmes moteurs et visuo-kinesthésiques spécifiques des lettres seraient stockés, a été proposée suite à l'observation de tels patients agraphiques conservant certaines praxies (comme la capacité à manipuler le stylo). On parle d'agraphie apraxique sans apraxie, parfois d'« agraphie idéationnelle » (Baxter et Warrington, 1986). Dans certains cas, l'écriture de lettres est affectée mais l'écriture de chiffres est préservée (Anderson et al., 1990). Les agraphies périphériques apraxiques résulteraient le plus souvent de lésions pariétales - souvent le lobule pariétal supérieur, mais aussi le gyrus supramarginal - de l'hémisphère contrôlant la main dominante (Alexander, Fischer, et al., 1992; Auerbach & Alexander, 1981; Otsuki et al., 1999; Scarone et al., 2009). Mais elles peuvent aussi provenir de lésions dans le cortex préfrontal (et concerneraient ainsi l' « aire d'Exner ») (Anderson et al., 1990), l'aire motrice supplémentaire (Watson et al., 1986), ou encore le cervelet droit (Marien et al., 2007).

3.4. Le syndrome du buffer graphémique

Le buffer graphémique est une mémoire de travail dont le rôle est de maintenir active la représentation orthographique centraux, durant la réalisation du geste d'écriture (cf., paragraphe 1.2). Les perturbations du buffer graphémique engendrent la production d'erreurs d'orthographe (omissions, substitutions, insertions, déplacements de lettres) quelle que soit le type de tâche (sous dictée, en dénomination, en copie différée, en épellation orale) et pour l'écriture de mots et pseudo-mots (Caramazza et al., 1987; Hillis et Caramazza, 1989). Ces erreurs ne sont généralement pas affectées par des facteurs lexicaux comme la fréquence du mot mais leur probabilité augmente avec le nombre de lettres composant le mot. La localisation précise des lésions conduisant à ce type de syndrome est là encore imprécise mais concernerait une région fronto-pariétale gauche (Hillis et Caramazza, 1989; Lesser, 1990; Miceli & Silveri, 1985). Un travail systématique plus récent sur un groupe de patients a associé les déficits du buffer graphémique à l'atteinte d'un ensemble de régions telles que le gyrus précentral, le gyrus postcentral et le noyau caudé (Cloutman et al., 2009).

La méthode consistant à examiner des conséquences des lésions cérébrales pour en déduire les correspondances entre un processus cognitif et une aire cérébrale (approche anatomo-clinique) comporte un certain nombre de limites. Les lésions surviennent souvent chez des sujets âgés, elles affectent rarement une seule aire de manière circonscrite, peuvent varier au cours du temps (diaschisis), des phénomènes de plasticité fonctionnelle et anatomique peuvent influencer la récupération ou la perturbation des fonctions cognitives. En outre, les fonctions langagières sont organisées en réseaux complexes et interconnectés et la lésion d'une région précise est susceptible d'affecter les régions qui lui sont connectées de sorte qu'il soit souvent difficile d'établir le lien structure-fonction.

4. Les bases cérébrales de l'écriture : apports de la neuroimagerie fonctionnelle

Le développement des techniques de neuroimagerie - telles que l'imagerie à résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) et la tomographie par émission de positons (TEP) - permettant d'observer l'activité du cerveau *pendant* la réalisation d'une tâche, a entraîné un

accroissement considérable de nos connaissances. Bien qu'appliquées relativement tardivement (et sporadiquement) à l'étude de la production écrite, ces méthodes, parfois associées aux techniques de neurostimulation modernes, ont contribué à mettre au jour le vaste réseau d'aires cérébrales mises à contribution et à en détailler les mécanismes de fonctionnement.

Du fait de la variété des processus cognitifs engagés dans une tâche d'écriture, qu'ils soient langagiers ou liés au contrôle moteur, il est nécessaire pour comprendre le rôle fonctionnel de chaque aire engagée en employant les conditions de contrôle adéquates. Lors d'une comparaison d'activations issues de deux tâches différentes en IRMf, les modèles établis peuvent ainsi être convoqués pour identifier les processus spécifiques que de telles activations sont supposées traduire. La dénomination à l'écrit d'une image présentée visuellement partage naturellement avec sa dénomination orale des processus visuels, lexico-sémantiques, voire phonologiques. Des tâches contrôles langagières (dénomination subvocale, répétition orale, écoute passive de mots, etc.) et motrices ou grapho-motrices (tapoter du doigt, tracer des cercles ou des boucles, etc.) peuvent donc être utilisées pour isoler processus centraux ou processus périphériques de l'écriture, ou combinées pour localiser les « centres de l'écriture » (i.e., aires jouant un rôle fondamental et spécifique à l'écriture, dont la lésion serait susceptible de provoquer une agraphie pure).

Au-delà de l'utilisation de tâches contrôles adaptées, la combinaison des résultats issus d'études en neuroimagerie fonctionnelle ayant utilisé des tâches de production écrite variées, comprenant des entrées visuelles (e.g., mot, image), auditives (e.g., parole), ou simplement conceptuelles (écriture spontanée) permet déjà de dissocier les processus dépendant de la tâche (qui relèvent du simple traitement perceptif et linguistique du stimulus) des processus de production écrite centraux proprement dits, indépendants du type de tâche d'écriture, dédiés à la récupération de la séquence graphémique à produire (processus lexico-orthographiques et conversion phono-graphémique).

4.1. Processus centraux

En regroupant un certain nombre de contrastes de neuroimagerie, en particulier ceux impliquant une tâche contrôle sensori-motrice (pour s'affranchir des aires impliquées dans les processus périphériques ou moteurs), les méta-analyses de Planton et al. (2013) (voir Figure

3) et Purcell et al. (2011a) ont identifié les deux principales régions semblant supporter les processus centraux. Il s'agit de la jonction frontale inférieure gauche (JFI ; à la croisée du cortex prémoteur ventral et du gyrus frontal inférieur) et du cortex temporal postérieur-inférieur gauche (CTPI, gyrus temporal inférieur et gyrus fusiforme). Il s'agit d'un réseau cortical, quasi-exclusivement distribué dans l'hémisphère gauche, et spécifiquement impliqué dans la production de l'orthographe (Beeson et al., 2003; Hsieh & Rapp, 2004; Petrides et al., 1995; Purcell et al., 2011b; Rapp & Dufor, 2011; Rapp & Lipka, 2011). Le stockage des représentations orthographiques serait assuré par le gyrus temporal inférieur postérieur (relative à l'aire 37 de Brodmann), car cette zone est sensible à la fréquence lexicale (Rapp & Dufor, 2011; Rapp & Lipka, 2011). La sélection lexicale, en revanche, serait prise en charge au niveau du gyrus frontal inférieur (Purcell et al., 2011b).

Le CTPI gauche est semble-t-il la seule région temporale retrouvée régulièrement activée lors de l'écriture. Elle a initialement été décrite comme particulièrement importante dans l'écriture du japonais Kanji (idéogrammes) (Nakamura et al., 2002; Nakamura et al., 2000). Sa lésion focale peut provoquer une agraphie sélective du Kanji (Soma et al., 1989), un trouble interprété comme un déficit dans la récupération de la mémoire visuelle-graphique. On la retrouve aussi active dans le système d'écriture alphabétique, quel que soit le type de tâche, manuscrite ou tapuscrite, avec entrée visuelle ou auditive (e.g., Beeson et al., 2003) ; sa lésion est associée à l'agraphie lexicale (Rapcsak & Beeson, 2004). Elle apparaît davantage activée en IRMf lors de l'écriture de mots rares par rapport aux mots fréquents, une autre caractéristique des régions impliquées dans la voie lexicale (Rapp & Dufor, 2011; Rapp & Lipka, 2011). Les données convergent donc pour lui attribuer un rôle dans la récupération des formes orthographiques en mémoire à long-terme (lexique orthographique).

La région du gyrus fusiforme gauche a en fait été abondamment étudiée dans les travaux portant sur la lecture et un rôle semblable lui a été attribué. L'aire de la forme visuelle des mots, ou *Visual Word Form Area* (VWFA, (Cohen et al., 2000; Dehaene et al., 2002) a en effet été décrite comme un sous-composant de la voie visuelle ventrale, spécifique de la reconnaissance des mots. Quoique la nature de sa fonction, linguistique abstraite ou visuelle, dans la lecture reste débattue (Price & Devlin, 2003; Vogel et al., 2012), on observe bien des activations superposées dans cette région lors de tâches de lecture et de production orthographique (Purcell et al., 2011b; Rapp et Dufor, 2011; Rapp et Lipka, 2011). Sa lésion affecte en outre communément lecture et écriture (Philipose et al., 2007; Tsapkini & Rapp, 2010).

Une autre étude d'imagerie cérébrale a examiné l'impact de la régularité orthographique sur la génération de l'orthographe (Norton et al., 2007). Elle a mis en évidence que la production de mots orthographiquement réguliers et irréguliers est sous-tendue par deux réseaux corticaux distincts. Grâce à un paradigme de vérification orthographique les auteurs ont observé que le degré d'implication de certaines aires était fonction de la régularité phonème-graphème. Plus précisément, le gyrus temporal supérieur gauche et le gyrus temporal inférieur postérieur gauche étaient davantage sollicités lors du traitement des mots réguliers que dans le cas de mots irréguliers. Dans la mesure où le gyrus temporal supérieur est connu pour être impliqué de manière cruciale dans les traitements phonologiques (Petitto et al., 2000; Poldrack et al., 2001; Zatorre et Belin, 2001), Norton et al. (2007) ont suggéré que l'encodage orthographique d'un mot régulier est principalement dérivé de traitements phonologiques, via une procédure de conversion son-à-lettre. À l'inverse, le gyrus frontal inférieur était davantage recruté lors du traitement de mots irréguliers que dans le cas de mots réguliers. Ce résultat suggère la mobilisation de traitements orthographiques supplémentaires nécessaires à la résolution de l'irrégularité phonème-graphème. Ces données s'accordent donc avec une conception en double-voie de la production orthographique sous dictée (e.g., Rapp et al., 2002). Toutefois, ces conclusions trouvent leurs limites dans la mesure où le paradigme utilisé ne consistait pas effectivement en une production de mots, mais en une tâche de vérification orthographique.

Les processus phonologiques impliqués dans l'écriture (principalement la conversion phonographémique) sont réputés reposer sur des régions péri-sylviennes et en particulier le gyrus supramarginal (GSM, dont la lésion conduit à une agraphie phonologique ; voir plus haut). Le GSM n'est pourtant que très rarement rapporté comme activé lors de l'écriture alphabétique en neuroimagerie fonctionnelle. Selon Higashiyama et al. (2015), qui l'identifient lors d'une tâche d'écriture tapuscrite, cela s'explique par le fait que le système d'écriture utilisé, les kanas japonais (phonogrammes), requiert une forte mobilisation de la conversion phonème-graphème, qui est de plus renforcée lors de l'utilisation du clavier (un clavier alphabétique était utilisé pour produire des kanas). Les kanas étaient aussi utilisés dans les études montrant une implication du GSM (Katanoda et al., 2001; Sugihara et al., 2006). Une autre explication réside probablement dans la variabilité et l'étendue des régions péri-sylviennes jouant un rôle phonologique dans l'écriture. Deux caractéristiques ont été mises au jour par Roux et al. (2014) en cartographiant ces régions chez un groupe de patients, via la technique de stimulation corticale directe. Les sites corticaux dont la stimulation provoquait des paraphrasies phonémiques (e.g., le patient écrit « ghaise jest tolie » pour « chaise est jolie »),

étaient à la fois très localisés (la perturbation pouvait disparaître en stimulant seulement 5 mm à côté du site-cible) et répartis dans une vaste région incluant le GSM et le gyrus temporal supérieur. Ces observations s'appliquent aussi aux sites pouvant provoquer des paraphrasies sémantiques (e.g., « pain est musique » pour « pain est tendre »), ces sites étant cependant cette fois répartis dans le cortex temporal, au-dessous de la scissure de Sylvius. Ces résultats ont conduit les auteurs à proposer l'hypothèse d'une organisation des processus centraux d'écriture sous la forme d'une distinction entre une voie lexico-sémantique ventrale et une voie phonologique dorsale (Roux et al., 2014).

Une étude visant à localiser le siège de la conversion phono-graphémique l'a pourtant plutôt identifiée dans la JFI gauche (Omura et al., 2004), une des principales aires associées aux processus centraux d'écriture dans les études de neuroimagerie, à la jonction du cortex prémoteur ventral et du gyrus frontal inférieur. Le gyrus frontal inférieur, ou aire de Broca, est connu pour supporter une grande variété de fonctions langagières (i.e., aire de Broca) et pour être impliqué dans la conversion graphème-phonème lors de la lecture (i.e., pars opercularis ; Jobard et al., 2003). Plusieurs travaux ont rapporté que des tâches de lecture et de production orthographique entraînaient des activations conjointes dans cette région (Longcamp et al., 2003; Purcell et al., 2011b; Rapp & Lipka, 2011). La JFI serait aussi sensible à la fréquence lexicale des mots écrits (Rapp & Dufor, 2011), un résultat interprété comme signe d'une contribution à la voie lexicale. Une interprétation qui contraste autant avec l'hypothèse d'un rôle purement phonologique qu'avec celui, proposé par Longcamp et al., du stockage des représentations motrices des lettres (Longcamp et al., 2003, 2005). Cet ensemble de données supporte toutefois l'idée d'une zone de convergence d'informations de nature linguistique dans la JFI gauche en vue de leur transformation en commandes motrices (via des connexions avec le cortex prémoteur supérieur et le cortex moteur primaire). Le cortex prémoteur ventral a déjà été décrit dans la production de parole comme faisant partie d'un réseau de coordination auditive-motrice (Vigneau et al., 2006).

4.2. Processus périphériques

Les premiers chercheurs ayant utilisé des tâches d'écriture en neuroimagerie n'avaient pas pour objectif premier d'appuyer les modèles neuropsychologiques des agraphies ni d'identifier les différentes aires cérébrales jouant un rôle dans la production écrite du langage (e.g., Petrides et al., 1995; Seitz et al., 1997). Leurs travaux procurent cependant des

observations tout à fait conformes à ce qui sera montré plus en détail par la suite. Ainsi, écrire un mot sous dictée - par comparaison à une autre tâche langagière comme sa répétition à l'oral - entraîne principalement des activations des cortex moteur et somatosensoriel primaires (aires de Brodmann 4 et 3), du cortex prémoteur (BA6), du cortex pariétal supérieur (BA7), du cervelet ou encore du cortex temporal postérieur (BA37). Ces activations sont le plus souvent restreintes à l'hémisphère gauche chez des sujets droitiers (à l'exception du cervelet), cette latéralisation pouvant refléter tant l'activité motrice du membre supérieur droit que la latéralisation fonctionnelle du langage (voir le chapitre de Perrone-Bertolotti et al. sur la latéralisation des fonctions langagières, ce volume).

C'est par une telle approche, combinant une tâche de dénomination écrite d'images, une tâche de dénomination subvocale (i.e. « nommer en silence ») et une tâche motrice manuelle simple (« finger tapping »), que les japonais Katanoda et al. (2001) ont identifié trois « centres de l'écriture » (i.e., activés lors de l'écriture mais ni dans l'une ou l'autre des tâches contrôle) : la partie antérieure du lobule pariétal supérieur gauche (LPS), la partie postérieure du gyrus frontal supérieur gauche (GFS) et le cervelet droit. Des résultats semblables ont ensuite été rapportés par Sugihara et al. (2006) en utilisant une approche légèrement différente, car ils ont considéré que les centres de l'écriture, étant indépendants de la sortie motrice, devaient être actifs de la même manière lors de l'écriture tant avec la main droite qu'avec la main gauche. Ils localisent les centres de l'écriture dans le GFS, le LPS, auquel ils ajoutent le gyrus supramarginal (GSM ; le caractère crucial pour l'écriture de cette dernière aire n'a cependant pas été reconfirmé depuis). La combinaison de données issues d'une étude en IRMf impliquant des sujets francophones droitiers et gauchers et d'un travail utilisant la stimulation corticale directe chez des patients pendant une opération chirurgicale du cerveau a par la suite permis à Roux et al. (2009) de confirmer le rôle essentiel de l'aire du GFS (plus précisément, au niveau de la partie postérieure du sillon frontal supérieur ; SFS). Cette aire, dont la perturbation par la stimulation électrique provoque des symptômes d'agraphie pure, a été proposée comme correspondant à l'aire d'Exner et « baptisée » GMFA pour « Graphemic/Motor Frontal Area » (i.e., aire graphémique/motrice frontale).

Des activations analogues lors de l'écriture sont rapportées régulièrement, dans différentes langues et en utilisant différentes tâches d'écriture. Dans une méta-analyse (travail consistant à combiner les données issues des études antérieures par une approche statistique pour en identifier les régularités), Planton et al. (2013) ont ainsi confirmé l'activation persistante quel que soit le type de tâche contrôle utilisée, de la GMFA, du LPS (partie antérieure du sillon

intrapariétal, SIP) et du cervelet droit. Au-delà de ces régions semblant jouer un rôle crucial voire spécifique de l'écriture, on observe aussi tout un ensemble d'aires mises à contribution (en comparant par exemple l'activation lors de la production écrite avec celle du repos). Ça n'est en effet pas moins de 12 aires cérébrales, à la fois corticales (GMFA, lobule pariétal supérieur, cortex prémoteur ventral, aire motrice et sensori-motrice primaire, aire motrice supplémentaire, cortex temporal postérieur-inférieur) et sous-corticales (thalamus, putamen, cervelet), concernant essentiellement l'hémisphère gauche, que Planton et al. (2013) rapportent comme retrouvées régulièrement activées lors de tâches d'écriture en neuroimagerie fonctionnelle (voir Figure 3).

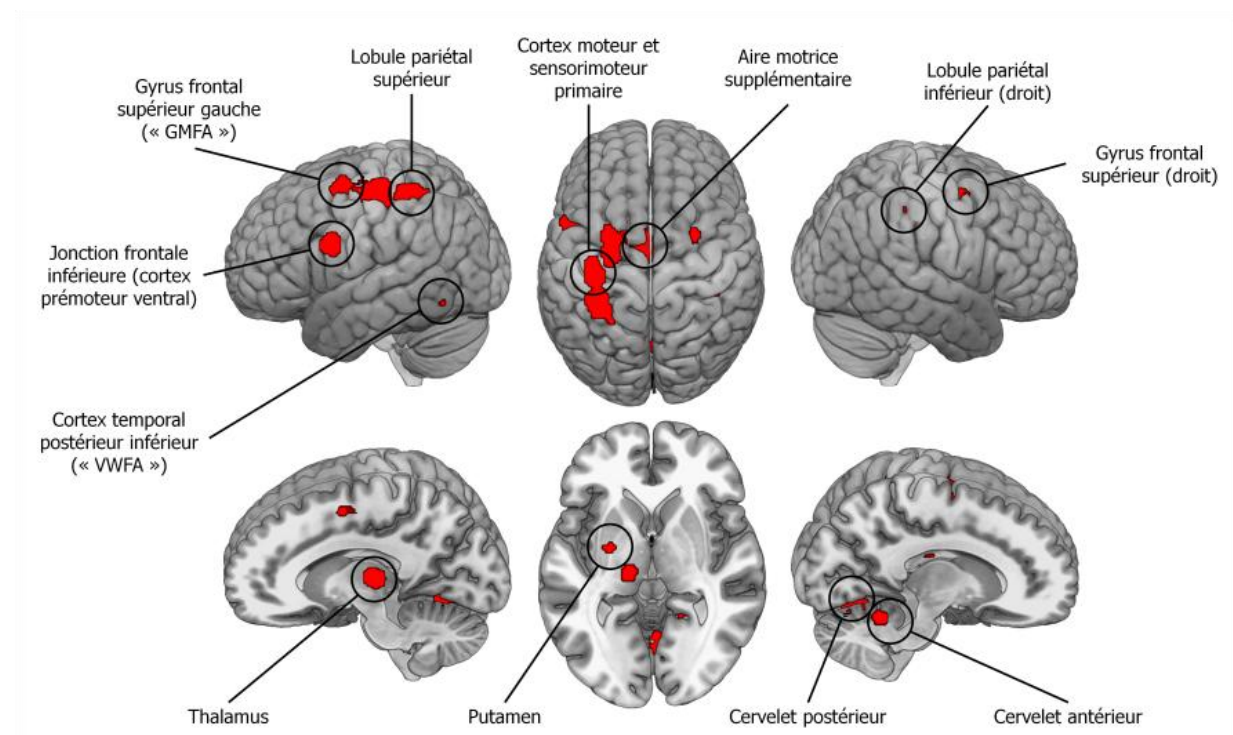


Figure 3 : Réseau de l'écriture manuscrite identifié par Planton et al. (2013) dans une méta-analyse regroupant les données issues de 18 études en neuroimagerie

4.3. Processus d'interface central/périphérique

Il n'est pas toujours aisé de concevoir des expérimentations en neuroimagerie pour isoler les différents niveaux inclus dans les processus périphériques. Après les tâches contrôles motrices très simples et répétitives utilisées lors des premiers travaux, n'impliquant qu'un réseau moteur élémentaire (en particulier l'aire motrice primaire), plusieurs auteurs se tournent aujourd'hui vers la comparaison de l'écriture avec des tâches non langagières plus proches

comme le dessin d'objets ou de formes (Potgieser et al., 2015; Yuan & Brown, 2015). Comme on pouvait s'y attendre, ces travaux révèlent que les réseaux mobilisés par des tâches graphomotrices suffisamment complexes ont beaucoup en commun avec celui observé lors de l'écriture. Un certain nombre d'aires impliquées, que l'on observe notamment lorsque l'écriture est comparée à une tâche langagière non motrice, peuvent ainsi être considérées comme principalement concernées par les processus sensori-moteurs à l'œuvre dans l'écriture. Il s'agit, dans l'hémisphère gauche, des cortex moteur et somatosensoriel primaires, de l'aire motrice supplémentaire (une région classiquement impliquée dans le planification et l'exécution des mouvements manuels volontaires), du thalamus gauche et du putamen (impliqués dans une boucle motrice sous-cortico-corticale), mais aussi du cortex prémoteur (dorsal-supérieur) et du cortex pariétal supérieur ; le cervelet droit est aussi activé (Planton et al., 2013). Bien que manifestement actives lors du dessin, ces trois dernières aires semblent jouer, on l'a vu, un rôle beaucoup plus central dans l'écriture, ni simplement moteur, ni langagier, mais vraisemblablement à l'interface entre les deux types de processus.

La GMFA ou aire d'Exner, dans le cortex prémoteur dorsal à l'intersection du sillon frontal supérieur et du gyrus précentral (SFS/GpreC, BA6) est probablement l'aire la plus fréquemment rapportée activée lors de l'écriture en neuroimagerie. Son rôle crucial dans l'écriture est par ailleurs appuyé par une variété de travaux, incluant l'étude des agraphies et la stimulation corticale directe (Exner, 1881; Katanoda et al., 2001; Lubrano et al., 2004; Roux et al., 2009; Sugihara et al., 2006; Tohgi et al., 1995). Du fait des effets de sa lésion ou de sa perturbation par stimulation électrique (i.e., de la déformation des lettres, jusqu'à l'arrêt de l'écriture), on associe sa fonction à la transformation de la représentation orthographique vers la forme des lettres de l'écriture manuscrite (i.e., processus allographiques). Sa spécificité à la production de lettres par rapport aux chiffres (Anderson et al., 1990) semble en effet confirmée par la neuroimagerie (Longcamp et al., 2014). En utilisant un protocole d'adaptation en IRMf (où plusieurs stimuli identiques sont perçus ou produits consécutivement et où l'on cherche à identifier les aires sensibles à un changement soudain d'une des propriétés du dernier stimulus) Dufor et Rapp (2013) ont de plus démontré que la GMFA était sensible à la forme de la lettre (indépendamment de son identité ou de sa casse). Pourtant, on retrouve cette aire impliquée dans une grande variété de tâches de production orthographique impliquant différents types de caractères (alphabétiques, caractères syllabiques ou idéographiques japonais) mais aussi lorsque l'écriture est simplement

« imaginée » (Harrington et al., 2007) ou lors de l'écriture au clavier (Higashiyama et al., 2015; Purcell et al., 2011b), en désaccord avec une fonction uniquement périphérique.

Une hypothèse alternative propose que la GMFA joue un rôle dans le maintien en mémoire de travail de la représentation orthographique (i.e., buffer graphémique). Rapp et Dufor (2011) ont en effet observé que son activation était sensible à la longueur du mot produit (4 vs. 8 lettres), même lorsque la durée effective du mouvement était contrôlée. De plus, le cortex prémoteur dorsal fait partie des aires dont la lésion est susceptible de provoquer un trouble du buffer graphémique (Cloutman et al., 2009). Ces résultats restent pourtant difficilement conciliables avec ceux présentés plus haut. La compréhension du ou des rôles de cette aire dans l'écriture implique probablement de concilier un rôle général d'interface entre les réseaux moteurs et cognitifs (théorisé de manière intéressante par Hanakawa, 2011), avec le rôle spécifique à l'écriture obtenu via une spécialisation progressive au cours de l'apprentissage.

La seconde aire proposée comme l'un des « centres de l'écriture » est située sur la partie antérieure du sillon intrapariétal gauche, ou plus globalement au niveau du lobule pariétal supérieur (SIP/LPS, BA7). C'est une proposition soutenue là encore tant par des études lésionnelles (Alexander, Fischer, et al., 1992; Auerbach & Alexander, 1981; Sakurai et al., 2007), de stimulation corticale directe (Magrassi et al., 2010) que de neuroimagerie fonctionnelle (Katanoda et al., 2001; Menon & Desmond, 2001; Segal & Petrides, 2012; Sugihara et al., 2006). Son rôle est considéré comme plutôt périphérique, à la fois moteur et visuo-kinesthésique, car associé à l'agraphie apraxique, dont il est le site lésionnel principal. Il s'agit en effet d'une des trois régions (avec le SFS/GpreC et le cortex moteur) identifiée dans la méta-analyse de Purcell et al. (2011a) comme supportant les processus périphériques de la production écrite.

Le lobule pariétal supérieur est effectivement souvent rapporté jouant un rôle essentiel dans des tâches manuelles plus ou moins complexes, guidées visuellement, de préhension ou de pointage (Creem-Regehr, 2009; Desmurget et al., 1999; Tunik et al., 2005). Sa contribution au processus d'écriture ne semble pourtant pas restreinte au contrôle de l'exécution du geste graphique puisque qu'on retrouve le SIP/LPS toujours davantage activé dans l'écriture que dans des tâches motrices non linguistiques (e.g., tracer des cercles), activé dans l'écriture tapuscrite (Higashiyama et al., 2015; Purcell et al., 2011b) et sa stimulation électrique est même susceptible de provoquer des erreurs orthographiques (Magrassi et al., 2010). En

étudiant la connectivité fonctionnelle de cette aire pendant l'écriture, Segal et Petrides (2012) ont observé qu'elle présentait des corrélations d'activité différentes selon la nature de la tâche réalisée: avec le gyrus supramarginal antérieur (une région associée aux traitements phonologiques) lors de la dénomination écrite d'images, ou avec le gyrus angulaire (une région associée aux processus orthographiques en lecture) pendant la copie de mots. Les auteurs en ont conclu que le SIP/LPS jouerait un rôle de contrôle moteur de haut-niveau, interagissant avec les aires du langage et les aires motrices pendant l'écriture. Une fonction qui rappelle la proposition de Tunik et al. (2007), dans une revue s'intéressant au contrôle moteur manuel dans des contextes non langagiers, plaçant le SIP antérieur au « sommet » de la hiérarchie de l'action motrice, en encodant notamment les représentations des buts d'action.

Quoique régulièrement rapportées, les activations du cervelet droit dans l'écriture n'ont pas encore été associées à une fonction précise. L'interprétation classique le lie au degré de complexité de l'activité motrice réalisée, mais la variété des fonctions cognitives non-motrices, y compris langagières, auxquelles le cervelet est aujourd'hui attaché (voir Stoodley et Schmahmann, 2009), du fait de ses connexions directes et indirectes multiples avec la plupart des autres régions du cerveau, laisse supposer une contribution plus complexe. Il apparaît qu'au moins deux territoires du cervelet sont impliqués dans l'écriture : une aire du lobe antérieur (processus moteurs et somato-sensoriels) et une aire du lobe postérieur/médian (processus plus spécifiques de la production écrite du langage ; Planton et al., 2013).

5. Conclusion

Malgré l'importance de l'écriture dans notre société, très peu d'études sont consacrées à la manière dont nous retrouvons l'orthographe d'un mot, et à la manière dont nous produisons les gestes visant à former les lettres. Les réseaux cérébraux impliqués dans l'écriture sont encore mal connus. En outre, les chercheurs ont considéré séparément les aspects orthographiques (centraux) et les aspects moteurs (périphériques). En effet, certains travaux abordent la production écrite en examinant les corrélats neurologiques des processus centraux (orthographiques et phonologiques) intervenant dans la récupération de l'orthographe mais négligent souvent les processus périphériques qui régulent la composante motrice de la production écrite. A l'inverse, d'autres travaux ont examiné les aspects liés à la production motrice sans tenir compte des composantes linguistiques (orthographiques et/ou phonologiques) de l'écriture. Cette approche dichotomique centrale-périphérique est

confirmée par les méta-analyses de Purcell et al. (2011a) et Planton et al. (2013). Des études expérimentales récentes ont pu mettre en évidence pourtant que lors de la production écrite il y aurait une interaction entre les deux types de processus (Delattre et al., 2006; Roux et al., 2013 ; Kandel et al., 2013, 2014). En effet, la production des lettres ne dépend pas uniquement de leur forme mais aussi de leur orthographe : par exemple les mouvements pour écrire MON dans un mot orthographiquement irrégulier comme MONSIEUR et dans un mot régulier comme MONTAGNE ne sont pas identiques. Ces interactions apparaissent vers 9 ans lors de l'apprentissage de l'écriture et se stabilisent au moment où l'écriture de l'enfant est complètement automatisée (Kandel & Perret, 2015). Des recherches en neuroimagerie en cours nous permettront de mieux comprendre les substrats cérébraux de cette interaction.

Références bibliographiques

- Alexander, M. P., Fischer, R. S. et Friedman, R. (1992). Lesion localization in apractic agraphia. *Archives of Neurology*, 49(3), 246-251.
- Alexander, M. P., Friedman, R. B., Loverso, F. et Fischer, R. S. (1992). Lesion localization of phonological agraphia. *Brain and Language*, 43(1), 83-95.
- Anderson, S. W., Damasio, A. R. et Damasio, H. (1990). Troubled letters but not numbers. Domain specific cognitive impairments following focal damage in frontal cortex. *Brain*, 113 (Pt 3), 749-766.
- Auerbach, S. H. et Alexander, M. P. (1981). Pure agraphia and unilateral optic ataxia associated with a left superior parietal lobule lesion. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, 44(5), 430-432.
- Baddeley, A. (2003). Working memory: looking back and looking forward. *Nature Reviews Neuroscience*, 4(10), 829-839.
- Badecker, W., Hillis, A. et Caramazza, A. (1990). Lexical morphology and its role in the writing process: Evidence from a case of acquired dysgraphia. *Cognition*, 35(3), 205-243.
- Baxter, D. M. et Warrington, E. K. (1986). Ideational agraphia: a single case study. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 49(4), 369-374.
- Baxter, D. M. et Warrington, E. K. (1987). Transcoding sound to spelling: single or multiple sound unit correspondence? *Cortex*, 23(1), 11-28.
- Beauvois, M. F. et Dérouesné, J. (1981). Lexical or orthographic agraphia. *Brain*, 104(Pt 1), 21-49.

- Beeson, P., Rapcsak, S., Plante, E., Chargualaf, J., Chung, A., Johnson, S. et Trouard, T. (2003). The neural substrates of writing: A functional magnetic resonance imaging study. *Aphasiology*, 17(6), 647-665. doi: 10.1080/02687030344000067
- Black, S. E., Behrmann, M., Bass, K. et Hacker, P. (1989). Selective writing impairment: Beyond the allographic code. *Aphasiology*, 3(3), 265-277.
- Bonin, P. (2003). *Production verbale de mots: approche cognitive*. De Boeck.
- Bonin, P. (2013). *Psychologie du langage: la fabrication des mots: approche cognitive*. De Boeck.
- Bonin, P., Collay, S. et Fayol, M. (2008). La consistance orthographique en production verbale écrite : une brève synthèse. *L'Année psychologique*, 108, 517-546.
- Bonin, P., Peereman, R. et Fayol, M. (2001). Do Phonological Codes Constrain the Selection of Orthographic Codes in Written Picture Naming? *Journal of Memory and Language*, 45(4), 688-720.
- Broca, P. (1861). Remarque sur le siege de la faculté du langage articulé, suivie d'une observation d'aphémie (perte de la parole). *Bulletin de la société anatomique de Paris*, 36, 330-356.
- Caramazza, A. (1988). Some Aspects of Language Processing Revealed through the Analysis of Acquired Aphasia - the Lexical System. *Annual Review of Neuroscience*, 11, 395-421. doi: DOI 10.1146/annurev.neuro.11.1.395
- Caramazza, A. et Miceli, G. (1990). The structure of graphemic representations. *Cognition*, 37(3), 243-297.
- Caramazza, A., Miceli, G., Villa, G. et Romani, C. (1987). The role of the Graphemic Buffer in spelling: evidence from a case of acquired dysgraphia. *Cognition*, 26(1), 59-85.
- Cloutman, L., Gingis, L., Newhart, M., Davis, C., Heidler-Gary, J., Crinion, J. et Hillis, A. E. (2009). A neural network critical for spelling. *Annals of Neurology*, 66(2), 249-253.
- Cohen, L., Dehaene, S., Naccache, L., Lehéricy, S., Dehaene-Lambertz, G., Hénaff, M. A. et Michel, F. (2000). The visual word form area: spatial and temporal characterization of an initial stage of reading in normal subjects and posterior split-brain patients. *Brain*, 123 (Pt 2), 291-307.
- Coltheart, M., Curtis, B., Atkins, P. et Haller, M. (1993). Models of reading aloud: Dual-route and parallel-distributed-processing approaches. *Psychological Review*, 100(4), 589.
- Creem-Regehr, S. H. (2009). Sensory-motor and cognitive functions of the human posterior parietal cortex involved in manual actions. *Neurobiology of learning and memory*, 91(2), 166-171.
- Croisile, B., Trillet, M., Laurent, B., Latombe, D. et Schott, B. (1989). Agraphie lexicale par hématorne temporo-pariétal gauche. *Rev Neurol (Paris)*, 145(4), 287-292.

- De Bastiani, P. et Barry, C. (1989). A cognitive analysis of an acquired dysgraphic patient with an “allographic” writing disorder. *Cognitive Neuropsychology*, 6(1), 25-41.
- Dehaene, S., Le Clec'H, G., Poline, J.-B., Le Bihan, D. et Cohen, L. (2002). The visual word form area: a prelexical representation of visual words in the fusiform gyrus. *Neuroreport*, 13(3), 321-325.
- Delattre, M., Bonin, P. et Barry, C. (2006). Written spelling to dictation: Sound-to-spelling regularity affects both writing latencies and durations. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 32(6), 1330-1340.
- Desmurget, M., Epstein, C., Turner, R., Prablanc, C., Alexander, G. et Grafton, S. (1999). Role of the posterior parietal cortex in updating reaching movements to a visual target. *Nature Neuroscience*, 2(6), 563-567.
- Dufor, O. et Rapp, B. (2013). Letter representations in writing: an fMRI adaptation approach. *Frontiers in Psychology*, 4.
- Ellis, A. W. (1982). Spelling and writing (and reading and speaking). Dans A. W. Ellis (dir.), *Normality and pathology in cognitive functions* (p. 113-146). London: Academic Press.
- Ellis, A. W. (1988). Spelling and writing. Dans A. W. Ellis & A. W. Young (dir.), *Human cognitive neuropsychology*. Hove, UK: Lawrence Erlbaum Associates Ltd.
- Exner, S. (1881). *Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen*. Braumüller.
- Goldstein, K. (1948). Language and language disturbances; aphasic symptom complexes and their significance for medicine and theory of language.
- Hanakawa, T. (2011). Rostral premotor cortex as a gateway between motor and cognitive networks. *Neuroscience research*, 70(2), 144-154.
- Harrington, G. S., Farias, D., Davis, C. H. et Buonocore, M. H. (2007). Comparison of the neural basis for imagined writing and drawing. *Human Brain Mapping*, 28(5), 450-459. doi: 10.1002/hbm.20286
- Hatfield, F. M. et Patterson, K. E. (1984). Interpretation of spelling disorders in aphasia: impact of recent developments in cognitive psychology. *Advances in neurology*, 42, 183.
- Heilman, K. M., Coyle, J. M., Gonyea, F. et Geschwind, N. (1973). Apraxia and agraphia in a left-hander. *Brain*.
- Heilman, K. M., Gonyea, E. F. et Geschwind, N. (1974). Apraxia and agraphia in a right-hander. *Cortex*, 10(3), 284-288.

- Henry, M. L., Beeson, P. M., Stark, A. J. et Rapcsak, S. Z. (2007). The role of left perisylvian cortical regions in spelling. *Brain and Language*, *100*(1), 44-52. doi: 10.1016/j.bandl.2006.06.011
- Higashiyama, Y., Takeda, K., Someya, Y., Kuroiwa, Y. et Tanaka, F. (2015). The Neural Basis of Typewriting: A Functional MRI Study. *PloS One*, *10*(7), e0134131.
- Hillis, A. E. et Caramazza, A. (1989). The graphemic buffer and attentional mechanisms. *Brain and Language*, *36*(2), 208-235.
- Hillis, A. E., Rapp, B. C. et Caramazza, A. (1999). When a rose is a rose in speech but a tulip in writing. *Cortex*, *35*(3), 337-356.
- Hsieh, L. et Rapp, B. (2004). Functional magnetic resonance imaging of the cognitive components of the spelling process. *Brain and language*, *91*(1), 40-41.
- Jobard, G., Crivello, F. et Tzourio-Mazoyer, N. (2003). Evaluation of the dual route theory of reading: a metanalysis of 35 neuroimaging studies. *NeuroImage*, *20*(2), 693-712.
- Kandel, S., Alvarez, C. J. et Vallée, N. (2006). Syllables as processing units in handwriting production. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *32*(1), 18-31.
- Kandel, S., Peereman, R., Grosjacques, G. et Fayol, M. (2011). For a psycholinguistic model of handwriting production: testing the syllable-bigram controversy. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, *37*(4), 1310-1322.
- Kandel, S. et Perret, C. (2015). How does the interaction between spelling and motor processes build up during writing acquisition? *Cognition*, *136*, 325-336.
- Kandel, S. , Peereman, R. & Ghimenton, A. (2014). How do we code the letters of a word when we have to write it ? Investigating double letter representation in French. *Acta Psychologica*, *148*, 56-62.
- Kandel, S. , Peereman, R. & Ghimenton, A. (2013). Further evidence for the interaction between central and peripheral processes : The impact of double letters in writing English words. *Frontiers in Psychology (Research Topic “Writing words : From brain to hand(s)” – Section Cognitive Science)*, *4* : 729.
- Kandel, S., Spinelli, E., Tremblay, A., Guerassimovitch, H. et Alvarez, C. J. (2012). Processing prefixes and suffixes in handwriting production. *Acta Psychologica*, *140*(3), 187-195. doi: DOI 10.1016/j.actpsy.2012.04.005
- Katanoda, K., Yoshikawa, K. et Sugishita, M. (2001). A functional MRI study on the neural substrates for writing. *Human Brain Mapping*, *13*(1), 34-42.

- Lesser, R. (1990). Superior Oral to Written Spelling - Evidence for Separate Buffers. *Cognitive Neuropsychology*, 7(4), 347-366. doi: Doi 10.1080/02643299008253448
- Longcamp, M., Anton, J.-L., Roth, M. et Velay, J.-L. (2003). Visual presentation of single letters activates a premotor area involved in writing. *NeuroImage*, 19(4), 1492-1500.
- Longcamp, M., Anton, J.-L., Roth, M. et Velay, J.-L. (2005). Premotor activations in response to visually presented single letters depend on the hand used to write: a study on left-handers. *Neuropsychologia*, 43(12), 1801-1809. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2005.01.020
- Longcamp, M., Lagarrigue, A., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Alario, F.-X. et Velay, J.-L. (2014). Functional specificity in the motor system: Evidence from coupled fMRI and kinematic recordings during letter and digit writing. *Human Brain Mapping*, 35(12), 6077-6087.
- Lubrano, V., Roux, F. E. et Demonet, J. F. (2004). Writing-specific sites in frontal areas: a cortical stimulation study. *Journal of Neurosurgery*, 101(5), 787-798. doi: 10.3171/jns.2004.101.5.0787
- Magrassi, L., Bongetta, D., Bianchini, S., Berardesca, M. et Arienta, C. (2010). Central and peripheral components of writing critically depend on a defined area of the dominant superior parietal gyrus. *Brain Research*, 1346, 145-154. doi: 10.1016/j.brainres.2010.05.046
- Margolin, D. I. (1984). The neuropsychology of writing and spelling: semantic, phonological, motor, and perceptual processes. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, 36(3), 459-489.
- Marien, P., Verhoeven, J., Brouns, R., De Witte, L., Dobbeleir, A. et De Deyn, P. P. (2007). Apraxic agraphia following a right cerebellar hemorrhage. *Neurology*, 69(9), 926-929. doi: 10.1212/01.wnl.0000267845.05041.41
- McCloskey, M., Badecker, W., Goodman-Schulman, R. A. et Aliminosa, D. (1994). The structure of graphemic representations in spelling: Evidence from a case of acquired dysgraphia. *Cognitive Neuropsychology*, 11(3), 341-392.
- Menon, V. et Desmond, J. E. (2001). Left superior parietal cortex involvement in writing: integrating fMRI with lesion evidence. *Brain Research. Cognitive Brain Research*, 12(2), 337-340.
- Miceli, G. et Silveri, M. C. (1985). Cognitive Analysis of a Case of Pure Dysgraphia. *Brain and Language*, 25(2), 187-212. doi: Doi 10.1016/0093-934x(85)90080-X
- Morton, J. et Patterson, K. (1980). A new attempt at an interpretation, or, an attempt at a new interpretation. *Deep dyslexia*, 91-118.

- Nakamura, K., Honda, M., Hirano, S., Oga, T., Sawamoto, N., Hanakawa, T., . . . Shibasaki, H. (2002). Modulation of the visual word retrieval system in writing: a functional MRI study on the Japanese orthographies. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *14*(1), 104-115. doi: 10.1162/089892902317205366
- Nakamura, K., Honda, M., Okada, T., Hanakawa, T., Toma, K., Fukuyama, H., . . . Shibasaki, H. (2000). Participation of the left posterior inferior temporal cortex in writing and mental recall of kanji orthography: A functional MRI study. *Brain*, *123* (Pt 5), 954-967.
- Neils, J., Roeltgen, D. P. et Constantinidou, F. (1995). Decline in homophone spelling associated with loss of semantic influence on spelling in Alzheimer's disease. *Brain and Language*, *49*(1), 27-49. doi: 10.1006/brln.1995.1020
- Nielsen, J. (1948). *Agnosia, Apraxia, Aphasia. Their Value in Cerebral Localization*. New York: Hoeber.
- Norton, E. S., Kovelman, I. et Petitto, L. A. (2007). Are there separate neural systems for spelling? New insights into the role of rules and memory in spelling from functional magnetic resonance imaging. *Mind, Brain, and Education*, *1*(1), 48-59.
- Ogle, W. (1867). Aphasia and agraphia. *St. George's Hospital Reports*, *2*.
- Omura, K., Tsukamoto, T., Kotani, Y., Ohgami, Y. et Yoshikawa, K. (2004). Neural correlates of phoneme-to-grapheme conversion. *Neuroreport*, *15*(6), 949-953.
- Otsuki, M., Soma, Y., Arai, T., Otsuka, A. et Tsuji, S. (1999). Pure apraxic agraphia with abnormal writing stroke sequences: report of a Japanese patient with a left superior parietal haemorrhage. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *66*(2), 233-237.
- Patterson, K. (1986). Lexical but nonsemantic spelling? *Cognitive Neuropsychology*, *3*(3), 341-367.
- Patterson, K. et Wing, A. M. (1989). Processes in handwriting: A case for case. *Cognitive Neuropsychology*, *6*(1), 1-23.
- Perry, C. et Ziegler, J. C. (2004). Beyond the two-strategy model of skilled spelling: effects of consistency, grain size, and orthographic redundancy. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, *57*(2), 325-356.
- Petitto, L. A., Zatorre, R. J., Gauna, K., Nikelski, E. J., Dostie, D. et Evans, A. C. (2000). Speech-like cerebral activity in profoundly deaf people processing signed languages: implications for the neural basis of human language. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *97*(25), 13961-13966.

- Petrides, M., Alivisatos, B. et Evans, A. C. (1995). Functional activation of the human ventrolateral frontal cortex during mnemonic retrieval of verbal information. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(13), 5803-5807.
- Philipose, L. E., Gottesman, R. F., Newhart, M., Kleinman, J. T., Herskovits, E. H., Pawlak, M. A., . . . Hillis, A. E. (2007). Neural regions essential for reading and spelling of words and pseudowords. *Annals of neurology*, 62(5), 481-492.
- Planton, S., Jucla, M., Roux, F. E. et Demonet, J. F. (2013). The "handwriting brain": A meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. *Cortex*, 49(10), 2772-2787. doi: 10.1016/j.cortex.2013.05.011
- Poldrack, R., Temple, E., Protopapas, A., Nagarajan, S., Tallal, P., Merzenich, M. M. et Gabrieli, J. D. (2001). Relations between the neural bases of dynamic auditory processing and phonological processing: evidence from fMRI. *Cognitive Neuroscience, Journal of*, 13(5), 687-697.
- Potgieser, A. R., van der Hoorn, A. et de Jong, B. M. (2015). Cerebral Activations Related to Writing and Drawing with Each Hand. *PloS One*, 10(5).
- Price, C. J. et Devlin, J. T. (2003). The myth of the visual word form area. *NeuroImage*, 19(3), 473-481.
- Purcell, J. J., Napoliello, E. M. et Eden, G. F. (2011b). A combined fMRI study of typed spelling and reading. *NeuroImage*, 55(2), 750-762. doi: 10.1016/j.neuroimage.2010.11.042
- Purcell, J. J., Turkeltaub, P. E., Eden, G. F. et Rapp, B. (2011a). Examining the central and peripheral processes of written word production through meta-analysis. *Frontiers in Psychology*, 2, 239-239. doi: 10.3389/fpsyg.2011.00239
- Rapcsak, S. Z., Arthur, S. A. et Rubens, A. B. (1988). Lexical agraphia from focal lesion of the left precentral gyrus. *Neurology*, 38(7), 1119-1123.
- Rapcsak, S. Z. et Beeson, P. M. (2004). The role of left posterior inferior temporal cortex in spelling. *Neurology*, 62(12), 2221-2229.
- Rapcsak, S. Z., Beeson, P. M., Henry, M. L., Leyden, A., Kim, E., Rising, K., . . . Cho, H. (2009). Phonological dyslexia and dysgraphia: cognitive mechanisms and neural substrates. *Cortex*, 45(5), 575-591.
- Rapcsak, S. Z. et Rubens, A. B. (1990). Disruption of semantic influence on writing following a left prefrontal lesion. *Brain and Language*, 38(2), 334-344.
- Rapp, B. et Dufor, O. (2011). The neurotopography of written word production: an FMRI investigation of the distribution of sensitivity to length and frequency. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(12), 4067-4081. doi: 10.1162/jocn_a_00109

- Rapp, B., Epstein, C. et Tainturier, M.-J. (2002). The integration of information across lexical and sublexical processes in spelling. *Cognitive Neuropsychology*, 19(1), 1-29. doi: 10.1080/0264329014300060
- Rapp, B. et Lipka, K. (2011). The literate brain: the relationship between spelling and reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(5), 1180-1197. doi: 10.1162/jocn.2010.21507
- Roeltgen, D. P. (2003). Agraphia. Dans K. M. Heilman & E. Valenstein (dir.), *Clinical Neuropsychology* (p. 126-145). Oxford: Oxford University Press.
- Roeltgen, D. P., Gonzalez Rothi, L. et Heilman, K. M. (1986). Linguistic semantic agraphia: a dissociation of the lexical spelling system from semantics. *Brain and Language*, 27(2), 257-280.
- Roeltgen, D. P. et Heilman, K. M. (1983). Apractic agraphia in a patient with normal praxis. *Brain and Language*, 18(1), 35-46.
- Roeltgen, D. P. et Heilman, K. M. (1984). Lexical agraphia. Further support for the two-system hypothesis of linguistic agraphia. *Brain*, 107 (Pt 3), 811-827.
- Roeltgen, D. P., Sevush, S. et Heilman, K. M. (1983). Phonological agraphia: writing by the lexical-semantic route. *Neurology*, 33(6), 755-765.
- Roux, F.-E., Dufor, O., Giussani, C., Wamain, Y., Draper, L., Longcamp, M. et Démonet, J.-F. (2009). The graphemic/motor frontal area Exner's area revisited. *Annals of Neurology*, 66(4), 537-545. doi: 10.1002/ana.21804
- Roux, F. E., Durand, J. B., Rehault, E., Planton, S., Draper, L. et Demonet, J. F. (2014). The neural basis for writing from dictation in the temporoparietal cortex. *Cortex*, 50, 64-75. doi: 10.1016/j.cortex.2013.09.012
- Roux, S., McKeef, T. J., Grosjacques, G., Afonso, O. et Kandel, S. (2013). The interaction between central and peripheral processes in handwriting production. *Cognition*, 127(2), 235-241. doi: DOI 10.1016/j.cognition.2012.12.009
- Sakurai, Y., Onuma, Y., Nakazawa, G., Ugawa, Y., Momose, T., Tsuji, S. et Mannen, T. (2007). Parietal dysgraphia: characterization of abnormal writing stroke sequences, character formation and character recall. *Behavioural Neurology*, 18(2), 99-114.
- Scarone, P., Gatignol, P., Guillaume, S., Denvil, D., Capelle, L. et Duffau, H. (2009). Agraphia after awake surgery for brain tumor: new insights into the anatomo-functional network of writing. *Surgical Neurology*, 72(3), 223-241. doi: 10.1016/j.surneu.2008.10.074

- Segal, E. et Petrides, M. (2012). The anterior superior parietal lobule and its interactions with language and motor areas during writing. *The European Journal of Neuroscience*, 35(2), 309-322. doi: 10.1111/j.1460-9568.2011.07937.x
- Seitz, R. J., Canavan, A. G., Yágüez, L., Herzog, H., Tellmann, L., Knorr, U., . . . Hömberg, V. (1997). Representations of graphomotor trajectories in the human parietal cortex: evidence for controlled processing and automatic performance. *The European Journal of Neuroscience*, 9(2), 378-389.
- Seymour, P. H., Aro, M. et Erskine, J. M. (2003). Foundation literacy acquisition in European orthographies. *British Journal of psychology*, 94(2), 143-174.
- Shallice, T. (1981). Phonological agraphia and the lexical route in writing. *Brain*, 104(3), 413-429.
- Soma, Y., Sugishita, M., Kitamura, K., Maruyama, S. et Imanaga, H. (1989). Lexical agraphia in the Japanese language. Pure agraphia for Kanji due to left posteroinferior temporal lesions. *Brain*, 112 (Pt 6), 1549-1561.
- Stoodley, C. J. et Schmahmann, J. D. (2009). Functional topography in the human cerebellum: a meta-analysis of neuroimaging studies. *NeuroImage*, 44(2), 489-501. doi: 10.1016/j.neuroimage.2008.08.039
- Sugihara, G., Kaminaga, T. et Sugishita, M. (2006). Interindividual uniformity and variety of the "Writing center": a functional MRI study. *NeuroImage*, 32(4), 1837-1849. doi: 10.1016/j.neuroimage.2006.05.035
- Thomassen, A. et Van Galen, G. P. (1992). Handwriting as a motor task: Experimentation, modelling, and simulation. *Approaches to the study of motor control and learning*, 113-144.
- Tohgi, H., Saitoh, K., Takahashi, S., Takahashi, H., Utsugisawa, K., Yonezawa, H., . . . Sasaki, T. (1995). Agraphia and acalculia after a left prefrontal (F1, F2) infarction. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 58(5), 629-632.
- Tsapkini, K. et Rapp, B. (2010). The orthography-specific functions of the left fusiform gyrus: Evidence of modality and category specificity. *Cortex*, 46(2), 185-205.
- Tunik, E., Frey, S. H. et Grafton, S. T. (2005). Virtual lesions of the anterior intraparietal area disrupt goal-dependent on-line adjustments of grasp. *Nature Neuroscience*, 8(4), 505-511.
- Tunik, E., Rice, N. J., Hamilton, A. et Grafton, S. T. (2007). Beyond grasping: representation of action in human anterior intraparietal sulcus. *NeuroImage*, 36, T77-T86.
- Van Galen, G. P. (1991). Handwriting: Issues for a psychomotor theory. *Human Movement Science*, 10(2-3), 165-191. doi: 10.1016/0167-9457(91)90003-G

- Van Galen, G. P., Smyth, M. M., Meulenbroek, R. et Hylkema, H. (1989). The role of short-term memory and the motor buffer in handwriting under visual and non-visual guidance. *Computer recognition and human production of handwriting*, 253-271.
- Van Galen, G. P. et Teulings, H.-L. (1983). The independent monitoring of form and scale factors in handwriting. *Acta psychologica*, 54(1-3), 9-22.
- Vigneau, M., Beaucousin, V., Hervé, P. Y., Duffau, H., Crivello, F., Houdé, O., . . . Tzourio-Mazoyer, N. (2006). Meta-analyzing left hemisphere language areas: phonology, semantics, and sentence processing. *NeuroImage*, 30(4), 1414-1432. doi: 10.1016/j.neuroimage.2005.11.002
- Viviani, P. et Terzuolo, C. (1982). Trajectory determines movement dynamics. *Neuroscience*, 7(2), 431-437.
- Vogel, A. C., Petersen, S. E. et Schlaggar, B. L. (2012). The left occipitotemporal cortex does not show preferential activity for words. *Cerebral Cortex*, 22(12), 2715-2732. doi: 10.1093/cercor/bhr295
- Watson, R. T., Fleet, W. S., Gonzalez-Rothi, L. et Heilman, K. M. (1986). Apraxia and the supplementary motor area. *Archives of Neurology*, 43(8), 787-792.
- Wing, A. M. et Baddeley, A. D. (1980). Spelling errors in handwriting: A corpus and a distributional analysis. *Cognitive processes in spelling*, 251-285.
- Yuan, Y. et Brown, S. (2015). Drawing and writing: An ALE meta-analysis of sensorimotor activations. *Brain and Cognition*, 98, 15-26.
- Zatorre, R. J. et Belin, P. (2001). Spectral and temporal processing in human auditory cortex. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, 11(10), 946-953.
- Zesiger, P., Orliaguet, J.-P., Boë, L.-J. et Mounoud, P. (1995). The influence of syllabic structure in handwriting and typing production. *Les Cahiers de l'ICP. Rapport de recherche*(4), 77-87.