THÈSE

En vue de l'obtention du grade universitaire de Docteur en Neurosciences de l'université d'Aix-Marseille

Préparée au sein du Laboratoire de Neurosciences Cognitives UMR 7291, CNRS
Equipe : Music Language and Writing (MuLaW)
Ecole Doctorale des sciences de la vie et de la santé (ED 62)

Bases cérébrales de l'écriture manuscrite chez l'adulte et l'enfant : de l'orthographe au geste.

Présentée et soutenue publiquement par : Sarah Palmis

Le 13 Décembre 2019

Devant le jury composé de :

Denis Alamargot **Rapporteur**	Professeur des universités à l'université Paris-Est Créteil, France
Laurent Cohen **Rapporteur**	Professeur des universités à l'université de la Sorbonne, Paris, France
Mélanie Jucla **Examinatrice**	Maitre de conférences à l'université Jean Jaurès, Toulouse, France
Marieke Longcamp **Directrice de thèse**	Maitre de conférences à l'université d'Aix-Marseille, France

Remerciements

Je souhaite en premier lieu, remercier Marieke Longcamp pour m'avoir donné la chance de réaliser cette thèse. Je la remercie pour sa confiance tout au long de ces quatre années et pour m'avoir laissé la liberté de m'approprier ce travail de recherche. Merci de m'avoir initié aux joies de l'IRMf, merci pour les conseils et pour tous les bons moments en congrès ou aux retraites de laboratoire.

Je tiens à remercier le Pr. Denis Alamargot, le Pr. Laurent Cohen ainsi que le Dr. Mélanie Jucla d'avoir accepté d'évaluer ce travail de recherche et de participer au jury de ma soutenance de thèse.

Je souhaite remercier les chercheurs du Laboratoire de Neurosciences Cognitives pour m'avoir accompagné tout au long de cette aventure dans la recherche et dans l'enseignement. Je souhaite également remercier le personnel technique et administratif et en particulier Luciana qui a toujours fait en sorte que tout se passe miraculeusement pour le mieux.

Je tiens à remercier les ingénieurs du centre IRM de Marseille : Bruno Nazarian, Jean-Luc Anton et Julien Sein pour leur aide précieuse et leurs conseils.

Je souhaite remercier les membres de l'équipe Mulaw : Jean-Luc, Jeremy, Mireille et Aline pour leur aide, leurs conseils, leur constante bonne humeur et pour nous faire sentir comme à la maison.

Je tiens à remercier tout particulièrement les doctorants (et post-doc) du labo : Alexis, Alia, Aurélie, Céleste, Elie, Eva, Gabriel, Gerome, Lauriane, Marie, Mathieu, Mehdi, Morgane, Mylène et les nouveaux arrivants, sans qui ces quatre années n'auraient pas été aussi belles. Merci pour vos (beaucoup trop) nombreuses pauses au PMU, pour ces discussions loin d'être scientifiques, ces rires, ces soirées, vos dramas, votre folie et votre soutien… qui m'ont presque fait venir tous les jours avec hâte au labo. Un merci particulier, à ma co-bureau, co-papiers et co-posters, Elie pour son aide, son soutien mais avant tout pour ces rires et ces séances de ragots.
Merci également aux anciens et actuels docs et post-docs du LNSC et de l'INT et personnes associées (Jimmy).

Je souhaite remercier Anne-Caroline, Caroline, Clémentine, Florent et Jennifer pour ces années de master, de thèse et pour les années qui vont suivre.

Un merci à Alice, Angélique, Clara et Gabrielle pour leur présence (même de loin) depuis toutes ces années.

Je tiens à remercier mes parents pour avoir toujours cru en moi, pour leur soutien indéfectible, merci de m'avoir fait ressentir votre fierté. Un merci à mon frère, j'espère que tu liras cette thèse qui te prouvera que je n'ai pas seulement passé ces dernières années à t'envoyer des blagues et histoires drôles.

Enfin, je tiens à remercier James pour m'avoir supporté (dans tous les sens du terme) tout au long de cette thèse, merci pour ta patience et ta capacité à tout relativiser.

Table des matières

Remerciements 4
Préambule 14

Partie 1 - Introduction Générale

Chapitre 1 : Modèle de l'écriture experte : du comportement aux bases cérébrales 19

1.1 - L'apport des études en neuropsychologie : double dissociation des processus linguistiques et moteurs 20

- Point méthodologique : *L'étude de l'écriture en neuropsychologie* ... 20

- 1.1.1 Les agraphies centrales 21
- 1.1.2 Les agraphies périphériques 24

1.2 – Caractéristiques comportementales de l'écriture experte et modèles associés 28

- 1.2.1 Caractéristiques comportementales de l'écriture experte 28
  - La cinématique de l'écriture 28
  - Le contrôle de l'écriture 32
- 1.2.2 Les modèles de l'écriture 35
  - Modèles de la récupération orthographique à double voie 35
  - Modèles de la production du geste d'écriture 42

1.3 – L'appui des études en neuroimagerie : substrat neuronal de l'écriture manuscrite 48

- 1.3.1 Corrélats neuronaux des processus orthographiques 49
- 1.3.2 Corrélats neuronaux des processus moteurs 54
- 1.3.3 Le réseau étendu de l'écriture manuscrite 60

Chapitre 2 : Indépendance des processus orthographiques et moteurs : remise en question 65

2.1 – Des processus sériels et indépendants versus parallèles et interactifs..... 67

- 2.1.1 Relation entre processus linguistiques et moteurs 67
- 2.1.2 Mise en évidence des effets de régularité en production d'écriture 69

2.2 – La consistance orthographique 72

- 2.2.1 Définition de la consistance et méthode de calcul 72
- 2.2.2 Effet de la consistance orthographique sur la production motrice 73
  - CPO et modèle de la double voie..... 73
  - Etude comportementale de Roux et al 2013 74

- 2.2.3 Corrélats cérébraux de la consistance orthographique..... 77

Chapitre 3 : L'apprentissage de l'écriture 81

3.1 – L'évolution des paramètres comportementaux de l'écriture 83

- 3.1.1 L'acquisition de l'orthographe 83
  - Phases précoces 83
  - Théorie des stades 85
  - Théorie de l'IMP « Integration of Multiple Patterns » 87
  - Point méthodologique : *Mesure du niveau d'orthographe : Le petit Poucet* 88
  - Modification de l'activité cérébrale sous-jacente à l'acquisition de l'orthographe 89

- 3.1.2 L'apprentissage moteur de l'écriture : Evolution des paramètres cinématiques et contrôle du geste 92
  - Stades d'acquisition du geste d'écriture 92
  - Point méthodologique : *Mesure de la graphomotricité : Le BHK* 94
  - Changement dans la cinématique de l'écriture 95
  - Le contrôle de l'écriture 98

3.2 – Bases neurales de l'écriture chez l'enfant 102

- 3.2.1 Corrélats cérébraux de l'acquisition de l'écriture 103
  - Comparaison de bons et mauvais scripteurs 103

- 3.2.2 Contribution des études sur l'apprentissage moteur 106
  - Corrélats neuronaux de l'apprentissage moteur 106
  - Corrélats neuronaux de l'expertise motrice : exemple des apprentissages de longue durée.....112

Chapitre 4 : Objectifs des études 117

4.1 – Première étude expérimentale: "The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study" 118

4.2 – Deuxième étude expérimentale: "Development of the handwriting network in middle-age children: A coupled fMRI and kinematics study" 124

4.3 – Deuxième étude expérimentale (suite): "Interaction between orthographic and motor process of handwriting in middle-age children: A coupled fMRI and kinematics study" 127

- Participants 127
- Matériel et Méthode.....128

Partie 2 – Résultats expérimentaux

Première étude expérimentale : "The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study" 132

- Synthèse en français 132
- Article.....133
- Résultats complémentaires.....151

Deuxième étude expérimentale : "Development of the handwriting network in middle-age children: A coupled fMRI and kinematics study" 155

- Synthèse en français 155
- Encart Méthodologique 156
- Article.....159
- Résultats complémentaires.....200

Partie 3 – Discussion

1. Brève synthèse des résultats et discussion générale 210

1.1 Synthèse des résultats 210

1.2 L'écriture : orthographe, contrôle moteur et contrôle cognitif 213

- Organisation cognitive et cérébrale peandant l'écriture 213
- Absence de retour visuel : contrôle du geste de l'écriture et de l'orthographe 217

1.3 Absence de différences massives entre adultes et enfants au sein du réseau clé de l'écriture : rôle du niveau d'acquisistion 220

- Absence de différences de focalisation, latéralisation et/ou de force d'activation au sein du gyrus fusiforme et du cortex prémoteur dorsal. 220
- Limite méthodologique : absence d'une mesure du profil de vitesse..... 226

1.4 Hypothèses sur l'effet de l'irrégularité orthographique chez l'enfant 227

2. Perspectives :

2.1 L'étude de l'écriture manuscrite et de la frappe au clavier en MEG 231

- La frappe au clavier 231
- L'étude de l'écriture manuscrite et tapuscrite en IRMf et en MEG 234

2.2 L'étude de la dysgraphie développementale 235

3. Conclusion 240

Partie 4 – Articles de revue

Premier article de revue : “Motor control of handwriting in the developing brain: A review” 244

Deuxième article de revue : “Bases Cérébrales de l’écriture et de son apprentissage” 264

Troisième article de revue : “Bases cérébrales de l’écriture : orthographe et contrôle moteur de la production” 270

Bibliographie 281

Annexes **:**

4. Stimuli utilisés, seconde partie de la deuxième étude expérimentale 303
5. Matériel supplémentaire de la première étude.....304

Résumé / Abstract 310

Préambule

Saisir un stylo pour griffonner rapidement une note, un geste simple que l'on réalise presque sans y penser. Même si l'on utilise aujourd'hui de moins en moins la feuille et le stylo pour écrire, au profit des claviers, la production reste pour autant tout aussi efficace. La tâche est si facile qu'on en oublierait presque la multitude d'heures passées, dès l'âge de 4 ans, à apprendre à bien former les lettres et à les associer correctement selon les règles d'orthographe d'usage.

Cette thèse s'intéresse à l'écriture manuscrite tant d'un point de vue orthographique que moteur. Elle vise à décrire les bases cérébrales qui sous-tendent l'architecture cognitive de l'écriture, décrite dans les théories développées depuis les années 80.

Ce travail s'est articulé autour de deux grandes études expérimentales, réalisées sous la direction du Dr. Marieke Longcamp au sein du Laboratoire de Neurosciences Cognitives de l'Université d'Aix-Marseille. Ce travail a pu être effectué grâce à une collaboration avec le centre d'IRM fonctionnelle de Marseille : Le centre IRM@CERIMED de l'Institut des Neurosciences de la Timone. L'originalité de ces études est que nous avons combiné les enregistrements du signal BOLD, obtenu à l'aide de l'imagerie par résonnance magnétique fonctionnelle (IRMf), aux enregistrements des paramètres cinématiques de l'écriture enregistrés sur une tablette graphique amagnétique.

Dans la première étude, l'enjeu était d'étudier chez l'adulte expert comment la régularité orthographique (correspondance phonème/graphème) était traitée au niveau

cérébral. Nous avons tenté de contribuer au débat sur une possible interaction entre processus linguistiques et processus moteurs au cours de l'écriture.

La seconde étude avait, quant à elle, l'objectif plus général de décrire le réseau cérébral de l'écriture manuscrite chez l'enfant typique en cours d'apprentissage, et de le comparer à celui de l'adulte expert. Cette seconde étude fait partie d'un projet plus large visant à comprendre la relation entre processus orthographiques et moteurs au niveau cérébral chez l'enfant. Bien que le traitement des données de ce projet ne soit pas encore finalisé, nous en décrirons le protocole. Avant de pouvoir étudier des processus aussi fins que l'interaction entre processus linguistiques et moteurs chez l'enfant nous voulions avoir une première vue d'ensemble des bases cérébrales sous-tendant l'acquisition de l'écriture car actuellement, cette question n'a jamais été explorée et on ne sait pas encore comment le réseau de l'écriture est organisé chez l'enfant.

1ere partie

Introduction Générale

Chapitre 1 : Modèle de l'écriture experte du comportement aux bases cérébrales 19

Chapitre 2 : Indépendance des processus orthographiques et moteurs : remise en question..... 65

Chapitre 3 : L'apprentissage de l'écriture..... 81

Chapitre 4 : Objectifs des études..... 117

Chapitre 1

Modèle de l'écriture experte : du comportement aux bases cérébrales

Articles liés :

- Palmis, S., Velay, J. L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J. L., Habib, M., & Longcamp, M. (2019). **The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study**. *Cortex*, *113*, 111-127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024 132

- Palmis S., Fabiani E., Longcamp M. (2019) **Bases cérébrales de l'écriture : Orthographe et contrôle moteur de la production**. *Revue de Neuropsychologie*, 11(3) 168-175 https://10.1684/nrp.2019.0514..... 270

L'étude de l'écriture, tant d'un point de vue comportemental que cérébral, n'a pas été le centre des plus vives attentions. En effet, alors qu'une multitude d'études neuropsychologiques, linguistiques et en neuroimagerie se sont intéressées à la lecture ou à la production du langage oral, très peu se sont penchées sur la production du langage écrit.

Les premiers éléments qui ont permis d'esquisser un aperçu des bases neurales sous-tendant la production écrite ont été apportés par des investigations neuropsychologiques s'intéressant à des cas d'agraphies acquises. Par la suite, quelques études en neuroimagerie ont permis d'étayer ces premières observations.

1.1 L'apport des études en neuropsychologie : double dissociation entre processus linguistiques et moteurs

L'activité d'écriture est constituée de deux grandes composantes. D'une part, des processus linguistiques (ou centraux) et notamment orthographiques. Ces processus permettent la récupération de chacune des lettres du mot et de leur position relative. D'autre part, l'écriture est composée de processus moteurs (ou périphériques), permettant la coordination et la réalisation du geste fin d'écriture nécessaire à la production de la trace écrite.

L'étude de cas d'agraphies acquises suite à des lésions cérébrales a permis de dissocier ces deux types de processus (Lorch, 2013; Lorch & Barrière, 2003; Ogle, 1867; Pitres, 1884; Ullrich & Roeltgen, 2012). L'agraphie pure acquise peut être définie par la difficulté, voire l'impossibilité à réaliser une production écrite correcte, suite à une lésion cérébrale. Ce trouble spécifique de l'écriture, ne résultant pas de troubles sensorimoteurs, visuels, d'un déficit intellectuel…, ne touche donc pas d'autres fonctions motrices.

Parmi les agraphies pures acquises, on distingue les agraphies centrales impactant les processus linguistiques des agraphies périphériques impactant les processus moteurs.

Point Méthodologique

L'étude de l'écriture en neuropsychologie

L'approche de la neuropsychologie cognitive a été primordiale pour la définition des mécanismes neuronaux sous-jacents à l'écriture. L'étude de patients cérébrolésés a permis la description de divers cas d'agraphies, et a mené à la constitution de théories de l'architecture cognitive sous-tendant l'écrit. Plusieurs postulats de bases ont été établis afin de pouvoir faire des inférences quant au fonctionnement cognitif normal (Caramazza, 1984, 1986; Coltheart, 2017).

- L'hypothèse de fractionnement postule qu'une lésion cérébrale peut entraîner une perturbation sélective de composantes d'un traitement cognitif.
- Selon l'hypothèse de modularité les processus cognitifs complexes vont être organisés sous la forme de différents modules. Ce sont ces modules fonctionnels qui vont être altérés lors de lésions.
- Selon l'hypothèse de transparence une lésion va affecter une ou plusieurs composantes d'un système cognitif préexistant. La neuropsychologie cognitive a donc pour but d'étudier un système préexistant altéré et non pas un tout nouveau système. Ce postulat a ses limites lors de la mise en jeu de phénomène de plasticité cérébrale.
- Selon l'hypothèse d'universalité, tous les systèmes cognitifs à l'état normal sont basiquement les mêmes. Ainsi des observations sur un individu ou un groupe d'individus peuvent être généralisées à toute la population.

La logique méthodologique développée par cette approche est que si une lésion cause l'altération d'un processus mais pas d'un autre alors ces deux processus sont dissociés et donc indépendants (simple dissociation). Ces faits sont d'autant plus avérés lors de l'observation de double dissociation (deux simples dissociations aux profils complémentaires).

C'est de cette manière que plusieurs auteurs ont pu mettre en évidence une indépendance des deux types d'agraphies centrales (Beauvois & Dérouesné, 1981; Roeltgen & Heilman, 1984; Shallice, 1981) ainsi qu'une dissociation des agraphies d'origines centrales ou périphériques (Ogle, 1867; Pitres, 1884; Roeltgen, 1983). Ces observations sont à l'origine des modèles décrivant l'architecture cognitive mise en jeu durant l'écriture.

1.1.1 Les Agraphies centrales

On peut distinguer deux grands types d'agraphie centrale qui atteignent différents aspects de la récupération de l'orthographe : les agraphies phonologiques et les agraphies lexicales (Henry, Beeson, Stark, & Rapcsak, 2007; Roeltgen & Heilman, 1984).

L'agraphie phonologique ou sous-lexicale se définit comme un trouble de la conversion phonème/graphème (correspondance entre une unité sonore et la lettre ou le groupe de lettres permettant de retranscrire le son à l'écrit).

Les patients souffrant de ce désordre neurologique, incapables de faire cette conversion simple, présentent des difficultés à écrire des pseudo-mots ou de vrais mots non-connus. Ici, est conservée la capacité à écrire les mots familiers (Rapcsak et al., 2009; Rapp & Fisher-Baum, 2015; Rapp, Epstein, & Tainturier, 2002; Shallice, 1981). Ces troubles phonologiques ont été associés à des lésions situées dans la région périsylvienne gauche s'étendant antérieurement au niveau de l'insula, du gyrus frontal inférieur/ operculum, en passant par les régions précentrales et le gyrus temporal supérieur, et incluant des régions plus postérieures autours du gyrus supramarginal (Alexander, Fischer, & Friedman, 1992; Henry et al., 2007; Rapcsak et al., 2009; Roeltgen & Heilman, 1984; Roeltgen, Sevush, & Heilman, 1983, Figure 1). Ces régions se trouvent également impliquées dans les processus de correspondance entre représentations phonologiques et mouvement articulatoire, en production orale (Hickok & Poeppel, 2007).

L'agraphie lexicale quant à elle, se présente comme un trouble de l'écriture des mots familiers et orthographiquement irréguliers, pour lesquels la correspondance phonème/graphème est multiple (par exemple, le phonème/o/ peut s'écrire : « o », « au », « eau », « ot » …) ou n'est pas évidente (pour plus d'information sur la correspondance phonème/graphème ou « consistance orthographique » voir chapitre 3.2).

La capacité à écrire des pseudo-mots ou des mots réguliers est conservée grâce à l'utilisation de la voie phonologique. Cette dernière étant utilisée afin de compenser les déficits de la voie lexicale, des erreurs « phonologiquement plausibles » vont être

observées chez ces patients (par exemple : FAUTEUIL est écrit FOTEUIL, par le patient de Beauvois & Dérouesné, 1981).

A l'opposé des lésions caractéristiques de l'agraphie phonologique, les lésions à l'origine des agraphies lexicales sont considérées comme étant extra-sylviennes (Henry et al., 2007). Les lésions sont le plus souvent décrites comme étant situées au sein du gyrus angulaire gauche (Dejerine, 1891; Roeltgen & Heilman, 1984), dans la région extra sylvienne temporo-pariétale et occipitale gauche (Beauvois & Dérouesné, 1981; Roeltgen & Heilman, 1984), au niveau du gyrus précentral gauche (Rapcsak, Arthur, & Rubens, 1988) et également du cortex temporal postérieur inférieur et du gyrus fusiforme gauche (Croisile, Trillet, Laurent, Latombe, & Schott, 1989; Patterson & Kay, 1982; Rapcsak, Rubens, & Laguna, 1990; Rapcsak & Beeson, 2004; Rapp, Purcell, Hillis, Capasso, & Miceli, 2016; Tsapkini & Rapp, 2010).

Enfin, nous pouvons rapidement citer un dernier type d'agraphie, l'agraphie du buffer graphémique. Ce buffer qui est à l'interface entre processus centraux et périphériques est en fait une mémoire de travail qui va permettre de maintenir les graphèmes sélectionnés dans le bon ordre le temps qu'ils soient écrits. Les patients produiront des erreurs de types insertion, substitution ou omission de lettres et seront sensibles à la longueur des mots (Caramazza & Miceli, 1990; Caramazza, Miceli, Villa, & Romani, 1987).

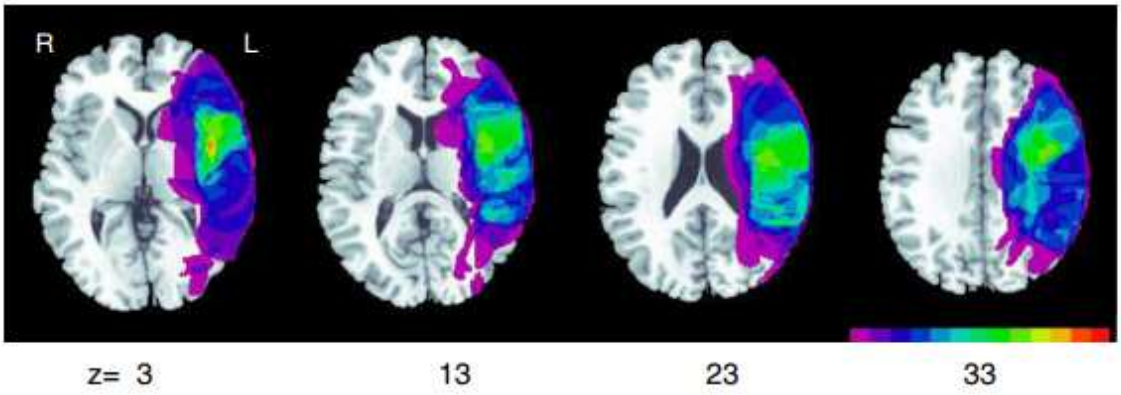


Figure 1: Représentation de la position des lésions périsylviennes de treize patients atteints de dysgraphie phonologique. La barre colorée indique le nombre de sujet présentant une lésion dans une aire neuroanatomique donnée : fuchsia : 1 patient, rouge 13 patients (Henry, Beeson, Stark, & Rapcsak, 2007). On voit ici, que la localisation des lésions est très variable d'un patient à l'autre.

1.1.2 Les agraphies périphériques

Les premières observations de patients agraphiques apraxiques, pour lesquels les processus moteurs vont être détériorés sans perte des capacités sensorimotrices et d'épellation orale, ont permis l'élaboration de modèles de l'écriture (Ellis, 1982; Margolin, 1984; Rapcsak & Beeson, 2000; Rapcsak, 1997; Roeltgen, 1993).

L'écriture lente, coûteuse et difficilement lisible a été interprétée comme étant le résultat de la détérioration des représentations de gestes moteurs parfaitement appris. C'est à partir de ces observations que la notion de « patrons moteurs graphiques » ou « d'engramme moteur » a été définie. Cette notion, similaire à celle de programme moteur (voir chapitre 1.2 & revue Palmis, Danna, Velay, & Longcamp, 2017), correspond à l'unité motrice de base stockée en mémoire à long-terme qui code les traits composant une lettre ainsi que leurs relations spatiales. Ce codage est indépendant de l'effecteur et est donc

utilisé quels que soient les groupes neuromusculaires mis en jeux. Il a en effet été montré une invariance de la production écrite : un mouvement parfaitement appris avec la main droite est réalisable sous une forme très similaire avec un autre membre, par exemple le pied, et activera les mêmes régions sensorimotrices (cortex pariétal, cortex prémoteur dorsal et cervelet) (Equivalence motrice, Bernstein, 1947; Raibert, 1977; Rijntjes et al., 1999; Sugihara, Kaminaga, & Sugishita, 2006).

Suite à l'observation de troubles de l'écriture successifs à une lésion du cortex prémoteur dorsal, Exner définit cette région localisée à la jonction entre le gyrus frontal médian et le gyrus précentral, comme étant « le centre des images motrices graphiques ». Également connue sous le nom « d'aire d'Exner », elle a donc longtemps été considérée comme étant le centre de l'écriture, codant l'implémentation des patrons moteurs (Anderson, Damasio, & Damasio, 1990; Hodges, 1991, Figure 2).

Son rôle d'unique centre de l'écriture a par la suite été quelque peu nuancé. En effet, de nombreux cas d'agraphies apraxiques qui ont été recensés par la suite résultaient de lésions localisées au niveau du lobe pariétal supérieur plus précisément au niveau du sulcus intrapariétal (Alexander et al., 1992; Auerbach & Alexander, 1981; Basso, Taborelli, & Vignolo, 1978; Beeson, Rising, & Volk, 2003; Kinsbourne & Rosenfield, 1974; Magrassi, Bongetta, Bianchini, Berardesca, & Arienta, 2010; Menon & Desmond, 2001; Otsuki, Soma, Arai, Otsuka, & Tsuji, 1999; Rapcsak & Beeson, 2000; Roeltgen & Heilman, 1983). Des cas d'agraphies ont également été reportés suite à des lésions au niveau de l'aire motrice supplémentaire (SMA) (Watson, Fleet, Gonzalez-Rothi, & Heilman, 1986) et du cervelet droit (Marien et al., 2007) mettant en avant l'importance capitale de ces deux régions et du réseau cortico-cérébelleux dans les processus moteurs de l'écriture manuscrite (Figure 3).

Il est légitime de penser que le réseau moteur dédié au contrôle de la main dominante a peu à peu acquis un rôle crucial dans le contrôle du geste d'écriture dû à une pratique intensive dès le plus jeune âge. De manière intéressante, une étude de cas d'un patient gaucher présentant une agraphie suite à une déconnexion callosale a montré que le patient était capable de former des lettres correctement avec sa main gauche bien que l'écriture fût vide de sens. Le patient présentait également une agraphie apraxique lorsqu'il écrivait avec la main droite, suggérant que chez les gauchers les programmes moteurs sont stockés au niveau de l'hémisphère cérébral droit, contrôlant la main dominante (Varley, Cowell, Gibson, & Romanowski, 2005).

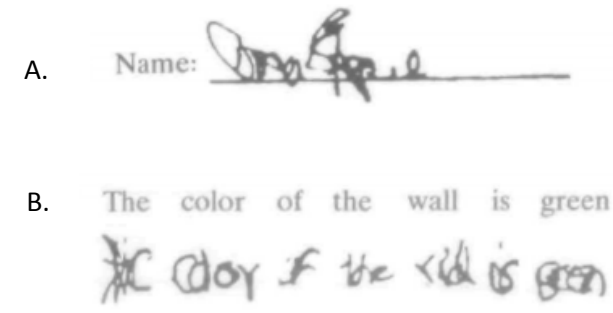


Figure 2: Cas d'une patiente atteinte d'agraphie apraxique consécutive à une lésion du cortex prémoteur dorsal gauche. A- Ecriture de son prénom. B- Ecriture en copie (Anderson et al., 1990).

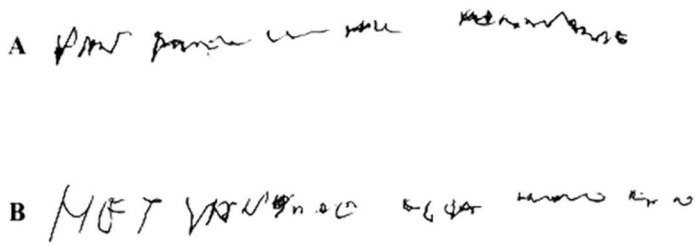


Figure 3: Cas d'un patient atteint d'agraphie apraxique consécutive à une lésion du cervelet droit. A- Ecriture sous dictée en minuscule. B- Ecriture sous dictée en majuscule (Marien et al., 2007).

Malgré l'importante contribution des études neuropsychologiques, l'approche lésionnelle pose plusieurs questions. D'abord, les troubles observés et leurs associations

à des régions fonctionnelles peuvent souvent être assez incertains, dû à l'étendue et l'extrême variabilité des lésions d'un sujet à l'autre (Figure1).

Le deuxième problème est que bien souvent les cas décrits n'étaient pas des cas d'agraphies pures. Ainsi d'autres fonctions langagières (épellation orale, production orale…) pouvaient également être détériorées. Cette comorbidité des symptômes peut également rendre difficile l'interprétation du rôle d'une région cérébrale dans les processus d'écriture.

Enfin, bien souvent les patients sont testés tardivement. Les processus de neuroplasticité alors mis en jeu rendent difficile la caractérisation de la pathologie et du fonctionnement normal. L'approche des études en neuroimagerie a permis d'apporter des clarifications et des arguments additionnels à ces études de patients.

Toutefois, il résulte des études neuropsychologiques de grands modèles caractérisant l'écriture aussi bien d'un point de vue linguistique que moteur. Ces modèles, bien que pour la plupart anciens mais toujours actuels, décrivent les différents processus cognitifs qui vont permettre la récupération de l'orthographe et la production du geste.

1.2 Caractéristiques comportementales de l'écriture experte et modèles associés

On peut considérer que chez l'adulte, l'écriture est totalement automatisée. Dans ce cas, la séquence des lettres composant un mot est produite en respectant deux contraintes : réaliser la bonne forme des lettres « la morphocinétique » (agencement des traits entre eux, Paillard, 1990) et des contraintes spatiales « la topocinétique » (écrire sur une ligne, respecter l'espacement entre les lettres et les mots…, Paillard, 1990).

Dans cette partie nous nous attacherons à décrire les caractéristiques comportementales définissant une écriture experte. Nous verrons comment les études en neuropsychologie et celles issues du domaine du control moteur ont permis d'établir des modèles précis de l'écriture.

1.2.1 Caractéristiques comportementales de l'écriture experte

La cinématique de l'écriture

Un des principaux objectifs de la recherche consacrée à l'écriture manuscrite était de pouvoir évaluer sa qualité. Le premier critère à avoir été utilisé et à avoir donné lieu à un grand nombre de tests standardisés est le niveau de lisibilité (Rosenblum, Weiss, & Parush, 2003). C'est alors la forme, la taille des lettres, leurs espacements… ainsi que la vitesse d'écriture qui sont analysés (Freeman, 1959). Bien que le critère de lisibilité soit un point crucial, ce type d'évaluation était sujet à un grand nombre de problèmes méthodologiques (variabilité des instructions données et des matériels utilisés entre les

différents tests, variabilité du style d'écriture pour une même personne, variabilité de la méthode utilisée pour mesurer la vitesse d'écriture… ; Rosenblum et al., 2003).

La caractérisation de l'écriture a connu un nouvel essor avec l'utilisation de tablettes graphiques. En plus de rendre le travail d'acquisition automatique et donc de permettre le traitement d'un nombre de données plus important, l'utilisation de tablettes a facilité et rendu plus précise l'étude des paramètres cinématiques du geste d'écriture et l'analyse de la trace écrite (Rosenblum et al., 2003; Tucha, Tucha, & Lange, 2008) dans un repère (x, y) prédéfini. En effet, l'utilisation de tablettes permet de reconstituer la dynamique de la production de l'écriture manuscrite dans l'espace et en temps réel (Teulings & Maarse, 1984; Teulings & Thomassen, 1979).

Afin de quantifier la fluidité de l'écriture, trois paramètres sont pris en compte : le nombre et la durée des levers de stylo et des pauses (période pendant laquelle le stylo est immobile et en contact avec la feuille ou en l'occurrence la tablette) ainsi que les variations du profil de vitesse (Danna, Paz-Villagrán, & Velay, 2013; Palmis et al., 2017; Paz-Villagrán, Danna, & Velay, 2014).

Pour Medwell & Wray, (2007) et Tucha et al., (2008) et comme pour beaucoup d'auteurs le paramètre le plus précis afin de caractériser la fluidité de l'écriture est le profil de vitesse. Ce n'est pas la vitesse, en tant que telle qui est importante mais plutôt le décours du profil de vitesse (Tucha et al., 2008). C'est donc le nombre d'inversions sur la courbe de vitesse, représentant le « point de transition » entre accélération et décélération, qui va être pertinent. Un trait ou « stroke », est l'unité de base de l'écriture manuscrite, et est défini comme la portion entre deux minima de vitesses. Une écriture automatisée ne devrait produire pour un trait qu'une seule inversion sur le profil de vitesse soit deux minimas de vitesses. Par exemple la lettre « *l* » minuscule étant composée de deux traits,

sa production écrite sera constituée de deux inversions de la courbe de vitesse. Ainsi, plus le profil de vitesse sera lisse et contenant un nombre minimal d'accélération et de décélération plus le mouvement sera fluide et automatisé (Tucha et al., 2008, Figure 4 & 12). Ce profil de vitesse a la particularité de rester invariant, Tucha et collaborateurs (2008) l'ont notamment démontré en faisant écrire plusieurs fois la même lettre au même participant. Bien que les tracés de la lettre ne soient pas complètement superposables d'un essai à l'autre (légère différence de taille et d'inclinaison mais même forme) le profil de vitesse, lui, reste identique. Par ailleurs, une écriture automatisée l'est à différentes vitesses de production, le profil de vitesse reste constant peu importe la rapidité du mouvement (Tucha et al., 2008, Figure 4)

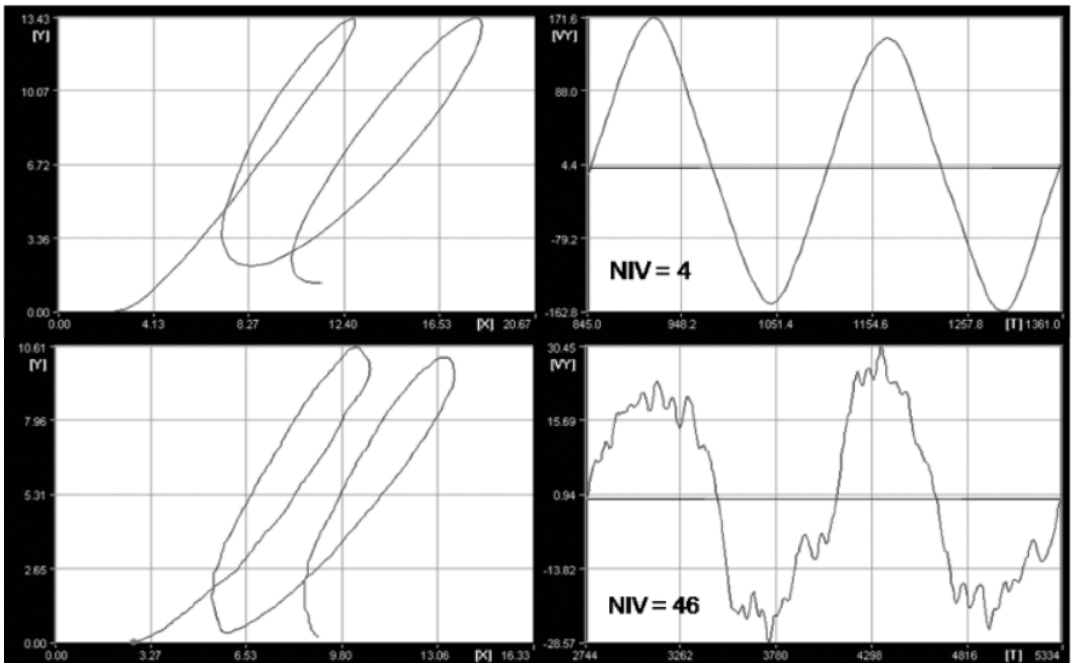


Figure 4 : Tracé de l'écriture d'un double « l » (gauche) sous différentes conditions et les profils de vitesses correspondants (droite). Haut : écriture en condition normale. On observe sur le profil de vitesse un nombre minimal d'inversions sur la courbe de vitesse démontrant une écriture fluide. Bas : écriture tout en suivant visuellement la pointe du stylo. On observe un grand nombre d'inversions sur la courbe de vitesse, mettant en évidence une dysfluence de l'écriture dans cette condition. NIV : nombre d'inversions sur la courbe de vitesse (Tucha et al., 2008)

Les levers de stylo et les pauses sont également de bons indicateurs du niveau d'automaticité du geste d'écriture. Les tablettes actuelles, ayant un bon échantillonnage, permettent de les dénombrer et de mesurer leurs durées avec précision. Avec les tablettes actuelles il est aussi possible d'enregistrer les mouvements en l'air lorsqu'ils sont faits à moins d'un centimètre de distance de la surface. Ceci permet de savoir précisément si les levers ont été faits dans le but de relier deux points distants. Les levers au sein d'un mot lorsque l'écriture est automatisée sont considérés comme étant des sauts normaux permettant notamment de joindre la fin d'une lettre au début de la suivante quand le style ne permet pas de les lier sans lever le stylo. Ils permettent également de tracer certains traits qui nécessitent un lever au sein même de la lettre, telle que la barre horizontale du « t » (Paz-Villagrán et al., 2014).

Une écriture parfaitement automatisée contient donc un minimum, voire aucune pause ou lever selon le mot à écrire, et la durée de ces pauses doit être très courte (Palmis et al., 2017a; Paz-Villagrán et al., 2014).

Outre ces paramètres cinématiques, les tablettes graphiques nous donnent accès à d'autres mesures couramment utilisées dans les études en psycholinguistique qui, comme nous le verrons, reflètent également l'apprentissage. Tout d'abord, la durée du temps de réaction (ou temps de latence) qui est le temps compris entre la présentation d'un stimulus et le début de la réponse motrice, nous donne une indication de l'effet d'une variable sur les processus cognitifs mis en jeu en amont du geste (Bonin, 2007; Bonin & Meot, 2002). Puis la durée de l'écriture totale ou de certaines portions du tracé (lettres, traits), nous informe sur l'effet d'une variable sur la production motrice ainsi que sur son décours temporel (Delattre, Bonin, & Barry, 2006; Roux, McKeeff, Grosjacques, Afonso, & Kandel, 2013). Ce sont essentiellement sur ces deux derniers indices que les analyses

comportementales de nos études se sont basées. La première s'intéressant aux effets des processus linguistiques sur les processus moteurs chez l'adulte, il était important d'évaluer ces effets au niveau comportemental avant de passer à un niveau cérébral. Notre deuxième étude ayant pour ambition de comparer les réseaux cérébraux de l'écriture de l'adulte et de l'enfant, il était nécessaire d'être au clair sur ce qui différenciait leurs écritures.

Le contrôle de l'écriture

L'écriture est une activité rythmique qui peut atteindre une fréquence de 5 Hz si l'on prend en compte tous les traits qui se succèdent (Michel, 1971; Teulings & Maarse, 1984). Elle est caractérisée par un enchainement de mouvements courts, exécutés en moyenne en 100ms et dont la direction change rapidement (Michel, 1971; Teulings & Maarse, 1984; Zesiger, 1995). Cette haute fréquence limite la possibilité d'un contrôle rétroactif en ligne de l'écriture basé sur le retour des informations sensorielles. De cette manière, le contrôle dit proactif est rendu obligatoire. Le contrôle proactif est, à l'inverse du contrôle rétroactif, basé sur l'exécution des programmes moteurs ou sur la génération d'un modèle interne (Schmidt & Lee, 2005; Van Galen, Teulings, & Sanders, 1994; Wolpert, Diedrichsen, & Flanagan, 2011; Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995). Ce contrôle proactif est mis en jeu uniquement lorsque l'écriture est automatisée et donc que les programmes moteurs sont mémorisés. Ce type de contrôle, où le mouvement est préparé en amont, permet de diminuer l'attention portée sur la tâche d'écriture, et donc d'allouer des ressources à d'autres processus pouvant se dérouler en parallèle (processus orthographiques, composition…) (Berninger & Swanson, 1994; Chanquoy & Alamargot, 2001, 2002; Hasher & Zacks, 1979; Jones & Christensen, 1999; Tucha et al., 2008). Jones

et Christensen, (1999) ont par exemple montré que le niveau d'automaticité de l'écriture manuscrite était positivement corrélé au niveau d'expression écrite.

Le rôle de l'attention visuelle a notamment été étudié par Marquardt, Gentz, et Mai, (1999) qui ont mis en évidence une perturbation de l'écriture automatisée lorsque trop d'attention y était portée. Ils ont demandé à des participants dont l'écriture est automatisée d'écrire tout en portant leur attention visuelle spécifiquement sur la pointe du stylo. Le profil de vitesse, enregistré sur tablette graphique, comportait alors de nombreuses inversions, révélant un geste perturbé et peu fluide contrairement à la condition d'écriture normale. Ces données sont compatibles avec l'idée que le retour visuel n'est pas nécessaire au contrôle du geste d'écriture lorsqu'il est automatisé et qu'il pourrait même être désavantageux si trop d'attention lui est alloué.

Bien que l'écriture adulte repose sur un contrôle proactif, les retours visuel et kinesthésique sont également requis. Ces deux systèmes sensoriels jouent un rôle complémentaire dans l'intégration des informations spatiales (Lajoie et al., (vision et proprioception) 1992; Smyth, 1989(vision)) et des informations sur la trace écrite et la vitesse du geste (Viviani & Stucchi, 1989 (vision) ; pour une revue voir Danna & Velay, (2015).

Smyth et collaborateurs (1989) se sont penchés sur le rôle du retour visuel, en évaluant la qualité de l'écriture d'adultes en condition « aveugle » (pas de visualisation de la main ni de la trace écrite). Ils ont pu effectuer deux types d'évaluations : une mesure de l'orientation de l'écriture sur la feuille ainsi qu'une mesure du nombre d'erreurs et leurs types. Ils ont alors observé que l'orientation des mots sur la feuille était affectée par l'absence de retour visuel (Figure 5). Au contraire, la forme des lettres ainsi que leur lisibilité étaient très peu détériorées à l'exception d'omissions ou d'additions de traits ou

de lettres (n → m et u → w) (Figure 5). Étaient aussi impactés le point du « i » et la barre horizontale du « t ». Pour les auteurs, ces observations suggèrent que la vision jouerait à la fois un rôle dans le contrôle de l'agencement spatial de l'écriture ainsi qu'un rôle dans la mise à jour du buffer contenant les traits de chaque lettre qui doivent être produits. Le retour visuel va ainsi pouvoir contrôler le déroulement de la séquence qui a été programmée via le contrôle proactif. Ces résultats sont en accord avec ceux de Van Galen, Smyth, Meulenbroeck, & Hylkema, (1989) qui ont mis en évidence une augmentation des erreurs de répétition d'un même trait ou d'une même lettre en l'absence de retour visuel, suggérant l'importance de la vision dans le « rafraichissement » de la mémoire tampon motrice.

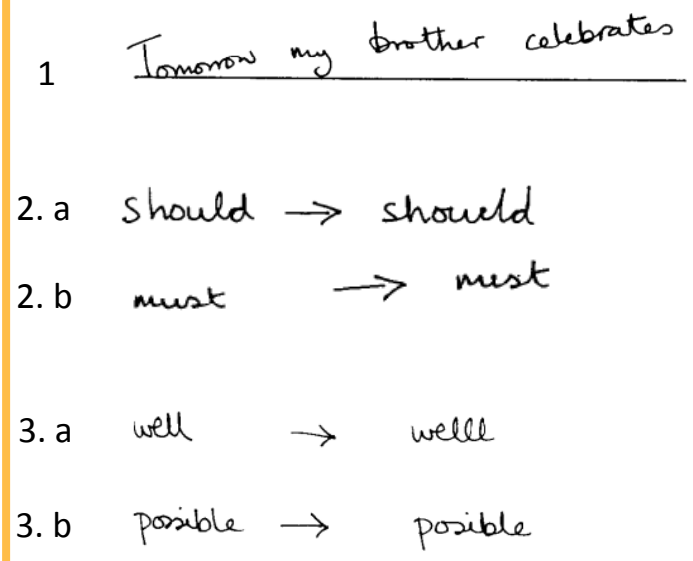


Figure 5 : Exemple d'erreur produite lors de l'écriture sans retour visuel. (1) Perturbation de l'orientation de l'écriture a- addition ; b- omission. (3) Erreur au niveau de la lettre : a- addition ; b- omission. (Smyth et al., 1989)

Bien qu'il soit difficile d'évaluer l'effet du retour proprioceptif chez des adultes sains, son rôle a été étudié dans le cadre de plusieurs études qui se sont intéressées à la comparaison de l'écriture de patients désafférentés à ceux de participants contrôles (Hepp-Reymond, Chakarov, Schulte-Mönting, Huethe, & Kristeva, 2009; Teasdale et al., 1993).

Les auteurs de ces études ont pu mettre en évidence que bien que la forme des lettres et la lisibilité ne soient que très peu atteintes, la cinématique du geste et l'orientation dans l'espace étaient détériorées. En effet, les patients semblaient ralentir leur production motrice afin de compenser visuellement le manque de proprioception.

De cette manière, il semble clair que les informations visuelles et proprioceptives sont utilisées afin d'ajuster la sortie motrice au niveau du trait, mais ont un effet négligeable sur la formation des lettres.

Enfin, une dernière caractéristique comportementale de l'écriture manuscrite est son invariance spatiale (ou homothétie spatiale). La forme des caractères est conservée quel que soit le contexte (variation de taille ou de vitesse d'exécution ou d'effecteur (main gauche, orteil…) (Bernstein, 1967; Kadmon Harpaz et al., 2014; Viviani & Terzuolo, 1980)), ce qui suggère que des informations spatiales sont représentées de manière abstraite dans les programmes moteurs (Schomaker, Thomassen, & Teulings, 1989; Teulings & Schomaker, 1993; Teulings, Thomassen, & van Galen, 1986; Van der Plaats & Van Galen, 1991).

1.2.2 Les modèles de l'écriture

L'étude de patients agraphiques ainsi que l'analyse des erreurs produites par des participants sains ont permis l'élaboration des premiers modèles de l'écriture.

Modèles de la récupération orthographique à double voies

Ecrire un mot c'est en partie implémenter des processus linguistiques. Celui qui nous a particulièrement intéressé durant ce travail de thèse est l'orthographe. Selon la plupart des modèles, l'architecture cognitive des processus linguistiques dans la

production écrite, c'est-à-dire les différents modules impliqués et leurs relations, se fait selon une double voie de traitement, chaque voie opérant sur des représentations différentes (Bonin, Peereman, & Fayol, 2001; Ellis, 1982; Ellis, 1988; Houghton & Zorzi, 2003; Margolin, 1984; Rapp, 2002; Rapp, Epstein, & Tainturier, 2002; Tainturier & Rapp, 2001). Les études neuropsychologiques décrites plus haut ont montré que deux procédures de récupération de l'orthographe pouvaient être perturbées de manière indépendante dans des cas d'agraphies. On distingue donc la voie lexicale (ou « directe ») touchée lors d'agraphies orthographiques, de la voie sous-lexicale (ou « indirecte ») déficitaire lors d'agraphies phonologiques (Figure 6). De cette manière la voie lexicale correspond à l'orthographe des mots qui ont été appris et stockés en mémoire à long terme, l'unité y étant le mot. Elle permet la récupération directe de la séquence de graphèmes composant le mot. La voie sous-lexicale correspond quant à elle à la conversion des sons composant le mot directement en graphèmes (lettre ou ensemble de lettres), l'unité d'entrée étant le phonème. Par ailleurs, il est à noter que ces modèles, et notamment celui décrit par Rapp et al., (2002) auquel nous allons nous intéresser, considèrent que cette architecture fonctionnelle est commune à l'épellation orale et écrite.

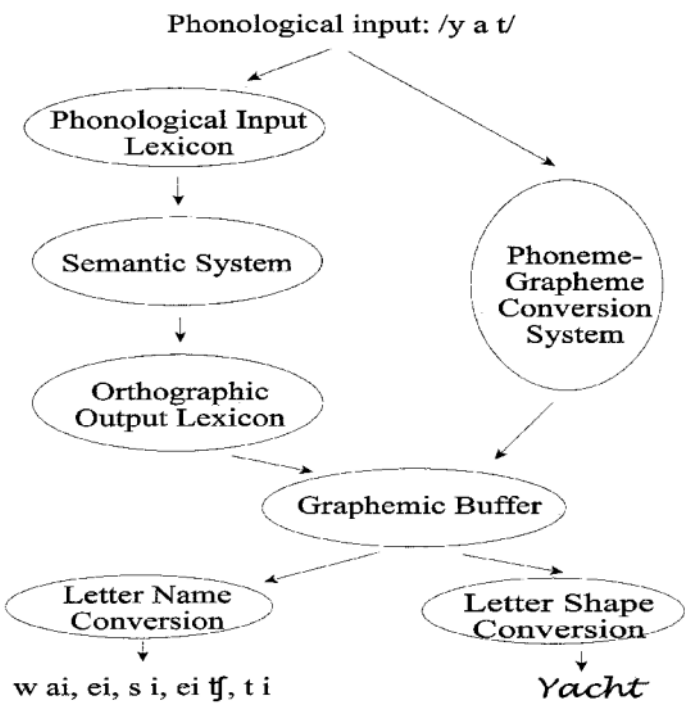


Figure 6 : Représentation schématique de l'architecture fonctionnelle du système d'épellation selon Rapp et al., (2002).

Dans le modèle proposé par Rapp et al., (2002), un stimulus auditif (cas de l'écriture sous dictée) va être le point d'entrée et également le point de divergence des deux voies. La première étape mise en jeu au sein de la voie lexicale est l'activation d'un lexique phonologique (« Phonological input lexicon »). Ce lexique est un répertoire dans lequel est stockée la représentation phonologique des mots connus. Cette étape permet de comparer et d'associer les sons entendus à des sons mis en mémoire. Lorsque la représentation phonologique est récupérée, la représentation sémantique devient accessible « semantic system ». Ce module fonctionnel permet d'attribuer un sens à un mot et d'activer des concepts connexes. Enfin la représentation sémantique permet d'accéder à la représentation orthographique du mot stocké au sein du lexique orthographique (« Orthographique Output Lexicon »). Par ailleurs, certains auteurs considèrent que la médiation sémantique n'est pas nécessaire à l'activation

orthographique (voie non sémantique, Patterson, 1986; Roeltgen, Rothi, & Heilman, 1986). En effet ils ont observé des cas de patients agraphiques capables d'écrire des mots très irréguliers sans en comprendre le sens.

La seconde voie dite « sous-lexicale » permet de convertir directement les phonèmes en graphèmes. Pour les langues opaques comme le français ou l'anglais cette conversion peut donner lieu à plusieurs possibilités. Le graphème le plus plausible dans le contexte donné est alors sélectionné en se basant notamment sur sa fréquence d'apparition dans la langue à une position donnée au sein du mot (Rapp & Fisher-Baum, 2015).

Les sorties de ces deux voies sont stockées de manière temporaire et se rejoignent au sein de la mémoire de travail orthographique, aussi connu sous le nom de « buffer graphémique ». Cette étape permet de maintenir active la représentation des graphèmes sélectionnés ainsi que leur ordre le temps qu'ils soient épelés à l'oral ou écrits (voir sous-partie suivante pour les étapes menant à la production du geste d'écriture). Ce buffer dans lequel les graphèmes vont être codés sous forme abstraite et amodale joue le rôle d'interface entre processus linguistiques et moteurs (Rapp & Fisher-Baum, 2015).

Il est très probable que ces deux voies soient activées de manière parallèle (Afonso & Alvarez, 2011; Bonin, 2007; Bonin, Collay, Payola, & Méot, 2005; Bonin, Peereman, & Fayol, 2001; Rapp, Epstein, & Tainturier, 2002). Ainsi, même si le mot et son orthographe sont parfaitement connus la voie phonologique sera également activée. Cette particularité peut conduire dans certains cas à un conflit au niveau du buffer graphémique, là où les sorties des deux voies se rejoignent. En effet, dans le cas où un mot irrégulier comme « **Ph**araon » doit être écrit, la voie lexicale va donner la bonne série de graphèmes « ph – a – r – a – on » qui a été mémorisée. A l'inverse la voie sous lexicale va sélectionner les graphèmes les plus fréquents c'est-à-dire : « f – a – r – a – on ». Cette

différence de sélection pour le phonème /f/ va donner lieu à un conflit débouchant, entre autre, sur une augmentation du temps de latence avant le début de l'écriture (Bonin, 2007; Delattre et al., 2006).

Les irrégularités orthographiques et la consistance orthographique sont détaillées dans le chapitre 2.2.

De manière intéressante, les mots irréguliers vont la plupart du temps être correctement orthographiés. C'est-à-dire que la voie lexicale prévaut sur la voie sous lexicale. Une explication est donnée par Rapp et al., (2002). En effet, les auteurs suggèrent l'existence de liens bidirectionnels au sein de l'architecture fonctionnelle, entre la représentation des graphèmes (buffer graphémique/ graphemes) et la représentation orthographique (lexique orthographique / orthographic lexemes) (Figure 7). Ces boucles de rétroaction vont permettre de renforcer les graphèmes sélectionnés par la voie lexicale soit les bons graphèmes.

Dans un souci d'homogénéité du vocabulaire utilisé, nous utiliserons à présent « mémoire à long terme » en référence au lexique orthographique et « mémoire de travail» en référence au buffer ou tampon graphémique.

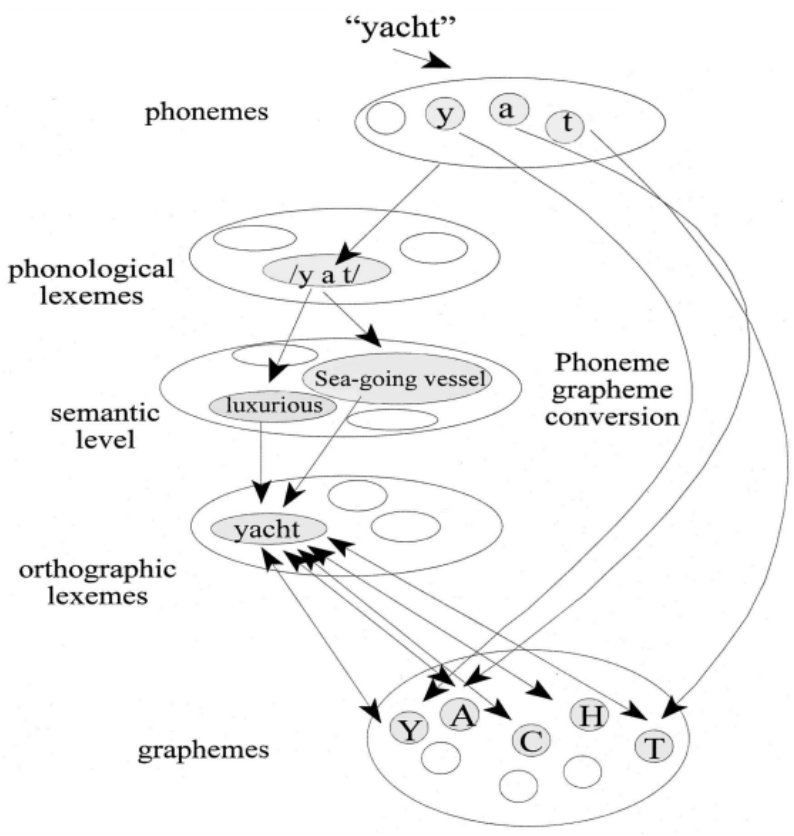


Figure 7 : Représentation schématique de l'architecture fonctionnelle de l'épellation permettant la prévalence de la voie lexicale plutôt que sous-lexicale. Lexèmes : unité du lexique représentée en mémoire à long terme Rapp et al., (2002)

Des modèles connexionnistes se sont également attachés à définir l'organisation fonctionnelle de la récupération de l'orthographe. Ce type de modèle à une approche en réseau d'unités (représentations) interconnectées, organisées en couches et qui vont permettre de simuler le comportement normal et pathologique (ici les cas d'agraphies). Trois types de couches sont classiquement utilisées dans les modèles connexionnistes : la couche d'entrée, la couche de sortie et la/les couches intermédiaire(s) appelée(s) couches cachée(s) (Figure 8). Il n'y a donc plus de modules indépendants (lexique orthographique, phonologique…) organisés de manière hiérarchique, toutes les représentations sont activées de manière simultanée.

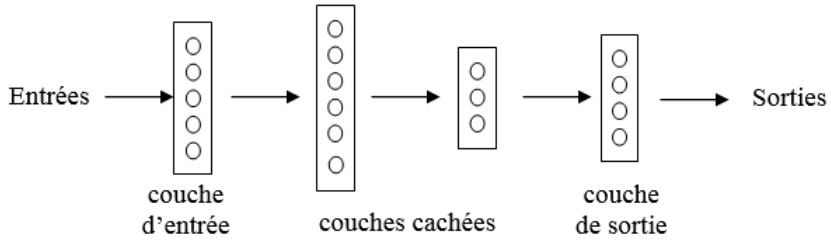


Figure 8 : Exemple simple de modèle connexionniste multicouches

C'est notamment le cas du modèle avancé par (Houghton & Zorzi, 2003) qui conserve tout de même la notion de double voie. Houghton & Zorzi, (2003) postulent que les couches d'entrée phonologique et de sortie orthographique sont reliées par deux voies qui sont activées de manière parallèle. Une première voie directe (pas de couche cachée) qui est la voie sous-lexicale et la deuxième voie prédominante indirecte (avec couche cachée contenant toutes les représentations de tous les mots : assimilable à la médiation phonologique) qui est la voie lexicale. Les deux voies vont se rejoindre au niveau de la couche de sortie où il y aura compétition (mot irrégulier) ou coopération (mot régulier). La particularité de ce modèle par rapport aux autres modèles de la récupération orthographique est qu'ici le codage est syllabo-graphémique et non phono-graphémique. Aujourd'hui, ce modèle connexionniste est celui qui correspond le mieux aux comportements observés chez les personnes sans trouble de l'écriture, ainsi que chez les patients agraphiques.

Ces modèles à double voie sont un point crucial de la réflexion menée au sein de ce travail de thèse. En effet, nous nous sommes questionnés sur l'effet de la compétition entre ces deux voies (lors de l'écriture de mots irréguliers) lorsque leurs sorties se rejoignent au niveau de la mémoire de travail. Si des effets ont été montrés à un niveau comportemental (voir chapitre 2.2) nous voulions, lors de notre première étude,

investiguer les corrélats neuronaux du traitement de l'irrégularité orthographique et ses possibles répercutions sur le reste du réseau de l'écriture (voir Partie 2 : Résultats expérimentaux, 1er article).

Modèles de la production du geste d'écriture

Les différents types d'agraphies périphériques ont permis la distinction des différentes sous étapes permettant la production motrice (Ellis, 1982; Ellis, 1988; Margolin, 1984). Dans un premier temps, trois niveaux différents ont été définis : le niveau du graphème, le niveau allographique et le niveau des programmes moteurs (voir figure 9, (Ellis, 1982; Ellis, 1988; Margolin, 1984)). Dans ces modèles les processus centraux ou linguistiques permettant la récupération orthographique d'un mot vont tous converger au niveau graphémique. Les lettres y sont stockées sous une forme abstraite (Rothlein & Rapp, 2014a), également appelée représentation graphémique, et pourra être transcrite dans différentes modalités : épellation orale, écrite ou frappée (clavier). Ainsi, les processus en amont de ce niveau graphémique sont communs aux différents modes de production d'orthographe. Une altération à cette étape engendrera donc des difficultés d'épellation orale, écrite ou frappée (Caramazza, Miceli, Villa, & Romani, 1987; Ellis, 1988; Miceli, Silveri, & Caramazza, 1985).

La deuxième étape, qui elle, est propre à l'écriture manuscrite, est le niveau allographique. Lors de ce stade, la sélection de l'allographe approprié de la lettre est faite, c'est-à-dire la forme et le style de la lettre : cursive « *a* » ou script « a », minuscule « *a*, a » ou majuscule « A, *A* ». En outre, des cas d'agraphies allographiques ont été décrits. Dans ce type d'agraphie il est courant que le patient écrive en combinant des casses différentes ou

en passant du script au cursif (Bastiani & Barry, 1989; Ingles, Fisk, Fleetwood, Burrell, & Darvesh, 2014; Hanley & Peters, 2001).

Enfin, vient l'étape des programmes moteurs qui correspondent à sélection de la séquence de traits (pour rappel, le trait est l'unité de base pouvant être définit comme la portion entre deux minima de vitesse (Meulenbroek & Van Galen, 1988)) composant les lettres ainsi que leurs relations spatiales (direction, taille, position et ordre) (Ellis, 1988). Lorsque les programmes moteurs ont été récupérés, le geste d'écriture peut être produit.

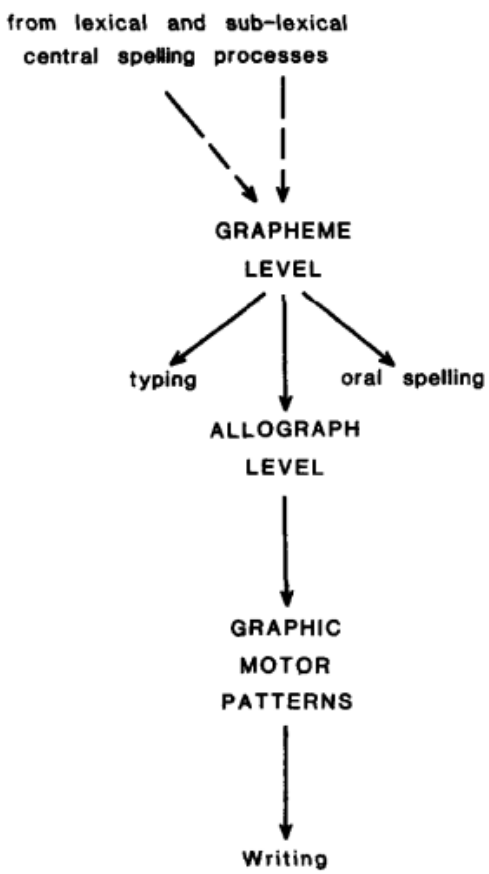


Figure 9 : Architecture fonctionnelle des processus périphériques de l'écriture selon Ellis, (1988).

Des études dans le domaine du contrôle moteur ont également donné lieu à plusieurs modèles. Le modèle le plus complet est celui décrit par Van Galen, (1991)

(Figure 10 & 11). Ce modèle distingue les processus centraux de « haut-niveau » et les processus périphériques ou de « bas-niveau ». Pour ce qui est des processus centraux l'auteur s'est inspiré des travaux sur la production orale de Levelt, (1989) et suppose tout comme Ellis, (1988) qu'ils vont converger vers une mémoire de travail orthographique. En plus de présenter les différents types de processus (sélection des allographes, contrôle de la taille et ajustement musculaire), Van Galen renseigne la nature de la représentation sur laquelle opère le processus. Il suppose également que chaque processus est associé à une mémoire de travail ou « buffer » qui lui est spécifique, dans lequel les représentations sont stockées de manière temporaire.

Le modèle proposé par Van Galen, (1991) est basé sur 5 postulats :

«

1- L'écriture manuscrite est le résultat de multiples processus qui vont chacun traiter une partie spécifique du message.

2- Le modèle est construit de manière hiérarchique (la sortie de chaque étape est l'entrée de l'étape suivante).

3- Plus on descend dans la hiérarchie (périphérie) plus la taille de l'unité décroit.

4- Tous les modules sont engagés de manière parallèle. Cependant les modules supérieurs sont en avance dans le temps par rapport à la sortie motrice.

5- Afin de s'accommoder des différences de traitement temporel entre les modules, des mémoires tampons existent à chaque niveau.

»

Lorsque nous voulons écrire, nous devons donc dans un premier temps sélectionner les allographes correspondant aux lettres du mot stockés dans la mémoire de travail orthographique. Cette sélection des allographes se fait au niveau du graphème et est temporairement stockée en mémoire de travail motrice. Contrairement au modèle d'Ellis, (1988), la sélection des allographes correspond à la fois à la sélection du style d'écriture

(cursive, script, majuscule, minuscule,…) et à l'activation des programmes moteurs. Cette séparation entre sélection du style d'écriture et activation du programme moteur présentée par Ellis, (1988) a été sujette à débat.

Lors de l'étape suivante la taille et la vitesse de l'exécution sont paramétrées. Cette sélection qui se fait au niveau de l'allographe, c'est-à-dire de la lettre (et non du trait car il est trop difficile de faire varier la vitesse trait après trait dans une même lettre (Pick & Teulings, 1983)) va être stockée dans le « tampon moteur ». Enfin la dernière étape avant la sortie motrice est celle de l'ajustement des groupes musculaires requis, au niveau du trait.

Un point crucial du modèle de Van Galen est que contrairement aux autres modèles avancés jusqu'alors, celui-ci suppose que les différents modules vont être actifs en parallèle. En effet, bien que celui-ci soit composé de modules organisés de manière hiérarchique, c'est-à-dire que le module n+1 dépend du module n, Van Galen exprime l'idée d'un traitement en parallèle. De cette manière les traitements peuvent commencer à se dérouler dans le module n+1 avant même que les traitements dans les modules précédents ne soient terminés.

Ainsi, une première partie du traitement va être réalisée durant le temps de latence et le traitement des segments suivants au cours de l'exécution motrice.

Cette hypothèse est primordiale pour notre première étude qui questionne le caractère sériel ou parallèle des processus orthographiques et moteurs de l'écriture manuscrite. Cette hypothèse, ouvre également la voie à une réflexion quant à une potentielle interaction entre ces deux processus, bien que cette interaction ne soit jamais évoquée par Van Galen.

Modules de traitement	Taille des unités	Type de mémoire
activation d'intentions	idées	mémoire épisodique
↓	↓	
rappel sémantique	concepts	lexique verbal
↓	↓	
construction syntaxique	phrases	mémoire à court terme
↓	↓	
orthographe	mots	tampon orthographique
↓	↓	
sélection des allographes	graphèmes	mémoire motrice
↓	↓	
contrôle de la taille	allographe	tampon moteur
↓	↓	
ajustement musculaire	traits	
↓	↓	
formation de la trajectoire en temps réel		

Figure 10 : Architecture fonctionnelle des processus de l'écriture selon Van Galen et al., (1991)

Le modèle de Van Galen et al., (1991) tout comme les modèles neuropsychologiques, n'explique cependant pas comment cette représentation des programmes moteurs est implémentée au niveau neuromusculaire. Aujourd'hui le modèle cinématique des gestes rapides de Plamondon, (1995a, 1995b) est celui qui explique le mieux la production motrice experte. Selon Plamondon, (1995a, 1995b) chaque trait est défini par un vecteur de vitesse résultant de la coordination fine du système musculaire. Ce serait alors l'orientation et l'amplitude de chacun de ces vecteurs de vitesse qui seraient codées au niveau du système nerveux.

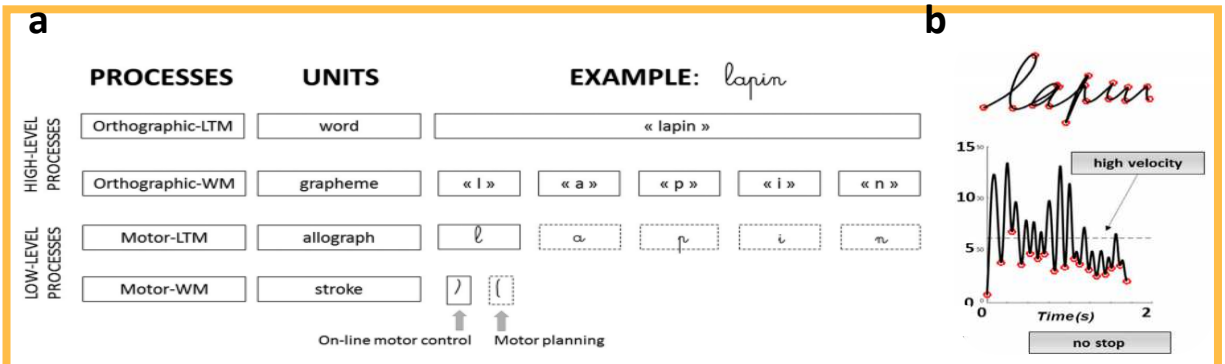


Figure 11 : Schéma récapitulatif de l'architecture cognitive de la production de mot et trace écrite qui en résulte. (a) Processus clés et unités mis en jeu lors de l'écriture du premier trait du mot « lapin », (b) du profil de vitesse d'un adulte lors de l'écriture du mot « lapin », les minima de vitesse sont indiqués par les cercles rouges (Palmis et al., 2017a). Inspiré du modèle de Van Galen, (1991)

Ces différents modèles ainsi que les paramètres comportementaux de l'écriture manuscrite ont par la suite servi de cadre théorique à des études en neuroimagerie, qui avaient pour but de comprendre comment les différents modules sont implémentés au niveau cérébral. Elles avaient également pour objectif d'associer des processus ou des déficits comportementaux à des processus cérébraux.

1.3 L'appui des études en neuroimagerie : substrats cérébraux de l'écriture manuscrite

La dissociation des substrats neuronaux permettant la mise en jeu de ces processus orthographiques et moteurs a également pu être mise en évidence dans les études de neuroimagerie. Il a donc pu être défini un ensemble de régions activées de manière spécifique pour l'écriture, et préférentiellement pour l'un des deux types de processus. Ces études ont pour la plupart été intégrées dans deux méta-analyses : celle de Planton, Jucla, Roux, & Démonet, (2013) et celle de Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, (2011).

Les premières études en neuroimagerie qui se sont intéressées à l'écriture (en anglais ou japonais) l'ont fait en adoptant une démarche très générale (Petrides, Alivisatos, & Evans, 1995; Seitz et al., 1997; Tokunaga et al., 1999), dans laquelle les tâches d'écriture ont été comparées à des tâches contrôles n'ayant pas pour but de dissocier les processus linguistiques et moteurs. Dans ces études, l'écriture sous dictée a été comparée à de la production orale, l'écriture de lettres à de l'observation passive de l'espace dédié à l'écriture (tablette) et l'écriture imaginée sous dictée (imagerie mentale) à de l'écoute passive de mots.

Ces trois études réalisées à l'aide de la technique de Tomographie par Emission de Positions (TEP), ont mis en évidence le recrutement d'un ensemble de régions cérébrales correspondant à celles impliquées dans les différents cas d'agraphies (régions sensorimotrice et prémotrice gauches, le réseau pariétaux-frontal, la région temporale postérieure inférieure gauche et le cervelet droit) étaient préférentiellement recrutés

pour les tâches d'écriture par rapport aux tâches contrôles (voir partie précédente chapitre 1.1.1).

Par la suite d'autres études se sont plus spécifiquement penchées sur l'investigation d'un des deux types de processus en créant des tâches plus ciblées.

1.3.1 Corrélats neuronaux des processus orthographiques :

Deux régions, les gyri fusiforme et frontal inférieur gauches, sont systématiquement retrouvées lors de l'étude des processus orthographiques mis en jeu durant l'écriture et plus largement durant l'épellation de mots (Planton, Jucla, Roux, & Démonet, 2013; Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, 2011, Figure13).

Le gyrus fusiforme (FuG) est situé dans le lobe temporal inférieur, proche de la jonction occipito-temporale. Il est admis qu'une partie du gyrus fusiforme (maxima situé aux alentours des coordonnées [-46, -56, -16] sur 132 études impliquant des tâches orthographiques, https://www.neurosynth.org/, Figure 12), joue un rôle primordial dans la mémoire orthographique à long terme, à la fois dans l'accès et le stockage de la forme orthographique des mots (Nakamura et al., 2000; Petrides et al., 1995; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011; Ueki et al., 2006). Déjà en 1995, Petrides et al. ont mis en évidence une plus grande activation du gyrus temporal postérieur lors de la comparaison d'une tâche d'écriture de mots à des tâches de production orale, suggérant un rôle de cette région dans la récupération orthographique.

Les équipes de Nakamura et al., (2000) et de Ueki et al., (2006) se sont intéressées à des tâches requérant la représentation graphique visuelle des kanji (rappel mental du kanji

et transcription écrite du kana[1] au kanji[2]) en utilisant respectivement l'IRM fonctionnelle et la Stimulation Magnétique Transcrânienne (TMS). Lors de ces tâches, les premiers ont observé une activation sélective du cortex temporal inférieur (PITC) (Figure 12). Ueki et al., 2006, ont quant à eux observé une augmentation significative du temps de réaction lors de la stimulation répétitive à basse fréquence et donc de la désactivation du PITC. Ces données suggèrent également le rôle primordial de cette région dans la représentation logographique visuelle et la transcription d'une forme syllabique (phonologie) en une forme logographique (lexique). Néanmoins, l'activation observée par l'équipe de Nakamura étant plus ventrale que celle décrite par Petrides et al., (1995), ils ont suggéré une différence de localisation liée à la différence entre l'écriture en Kanji et l'écriture avec l'alphabet latin utilisé dans l'étude de Petrides et al. Les deux systèmes d'écriture pourraient donc peut-être reposer sur deux sous régions différentes du cortex temporal postérieur.

[1] Système d'écriture syllabique composé de 46 caractères, un caractère représente un seul son.
[2] Système d'écriture logographique composé de 8000 caractères chacun représentant un concept, un mot ou un nom. Un caractère peu avoir différentes significations selon le contexte ou différentes prononciations.

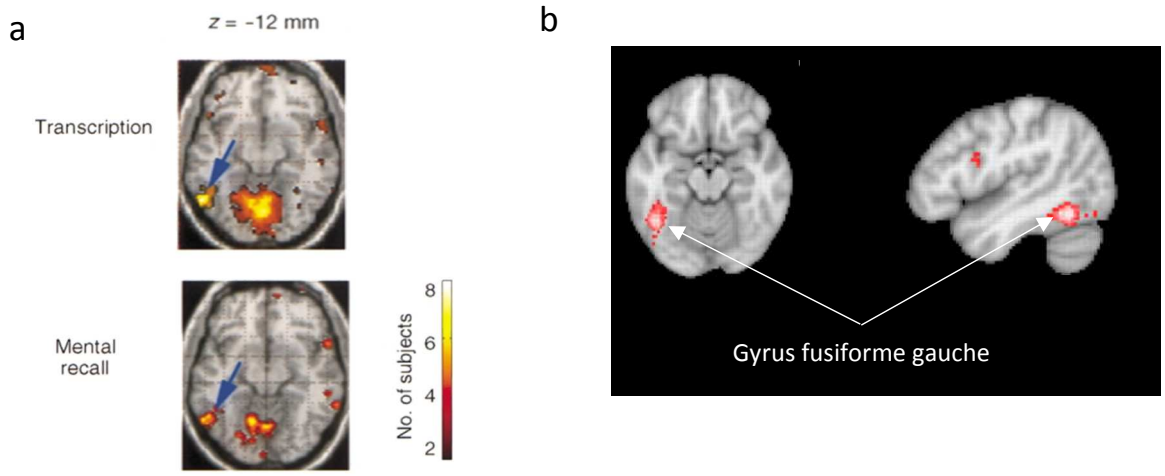


Figure 12 : Localisation de la zone du lobe temporal inférieur impliquée dans les processus orthographiques. (a) Position du PITC activé dans les conditions transcription écrite de caractères kanji (haut) et rappel mental de caractères Kanji à partir de Kana (bas). La barre de couleur indique la superposition des activations (nombre de sujet), tiré de Nakamura et al., (2000). (b) Postions de la partie du gyrus fusiforme activée dans 132 études impliquant des tâches orthographiques sur une coupe axiale (gauche) et une coupe sagittale (droite), obtenue à partir de la plateforme internet Neurosynth (https://www.neurosynth.org/)

Enfin, Beeson et al. (2003) ont dissocié pour la première fois les processus orthographiques et moteurs. En contrastant l'écriture de mots à du dessin et à l'écriture de lettres, ces auteurs ont pu observer l'activation de la partie postérieure du gyrus temporal inferieur et lui attribuer une fonction dans la récupération orthographique (Beeson et al., 2003).

Selon certains auteurs cette région est le siège de la mémoire orthographique à long terme. En effet, il a été rapporté des cas de patients présentant des déficits de cette mémoire consécutivement à une lésion de la partie ventrale du cortex temporal gauche (Rapcsak & Beeson, 2004; Rapp et al., 2016).

L'implication du gyrus fusiforme gauche dans les processus d'accès ou de stockage des représentations orthographiques à long-terme est compatible avec les travaux de Rapp & Dufor, (2011) qui ont montré une sensibilité de cette région à la fréquence lexicale. En

effet, dans cette étude le gyrus fusiforme était plus fortement activé pour des mots peu fréquents (peu familiers) que pour des mots fréquents. De plus, il a été montré qu'en plus de traiter les processus orthographiques, le FuG avait une activité corrélée positivement aux performances lexicales (tâche de jugement cross-modale d'épellation ou de rythme pour des mots présentés visuellement ou auditivement) (Booth et al., 2002, 2003).

Cette région semble être anatomiquement et fonctionnellement très proche de celle activée en lecture. Dans des tâches de lecture et d'épellation réalisées par les mêmes participants, la même région (gyrus fusiforme médian gauche) est activée, suggérant des substrats neuronaux partagés par la compréhension (lecture) et la production (épellation) écrites (Ellenblum, Purcell, Song, & Rapp, 2019; Purcell, Jiang, & Eden, 2017; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011; Rapp & Lipka, 2011). Le gyrus fusiforme impliqué dans l'écriture semble donc très proche (voire identique à) de l'aire visuelle de la forme des mots « Visual Word Form Area - VWFA » impliquée dans les processus de lecture (Cohen et al., 2000; Dehaene, Cohen, Morais, & Kolinsky, 2015), et semble coder les mêmes représentations orthographiques (Tsapkini & Rapp, 2010).

La VWFA a été largement décrite pour son implication critique dans la lecture (Cohen et al., 2000; Tsapkini & Rapp, 2010) et en particulier pour sa sensibilité à la présentation visuelle des lettres. Par ailleurs, le FuG médian gauche semble être impliqué dans le codage de la représentation abstraite des lettres isolées (Dehaene et al., 2004; Grainger, Rey, & Dufau, 2008; Polk et al., 2002a; Rothlein & Rapp, 2014a). Il a notamment été démontré que cette région présentait une activité, en réponse à la présentation visuelle d'une lettre, similaire quelque soit sa forme ("a" = "A") (Rothlein & Rapp, 2014a). Ces

données suggèrent que le gyrus fusiforme gauche est impliqué dans le codage de l'identité des lettres sous forme abstraite.

Si l'activation du gyrus frontal inférieur (IFG) est retrouvée de manière assez fiable dans des tâches impliquant la récupération orthographique (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011) son rôle exact est encore débattu. Cette région est par exemple connue pour son implication dans le traitement phonologique (Henry et al., 2007). Cependant d'autre études rapportent des déficits liés à l'accès à la mémoire orthographique à long terme survenant après une lésion de l'IFG (Hillis et al., 2002; Hillis & Rapp, 2004). En accord avec ces études, l'IFG démontre aussi une sensibilité à la fréquence lexicale, montrant une plus forte activité pour les mots peu fréquents que pour les mots fréquents (Rapp & Dufor, 2011). En outre, comme le gyrus fusiforme, le gyrus frontal inférieur est également activé dans des tâches de lecture (Fiez & Petersen, 1998; Price, 2000; Turkeltaub, Eden, Jones, & Zeffiro, 2002), et à la fois par des tâches de lecture et des tâches d'épellation pour les mêmes participants (Rapp & Lipka, 2011). Toutefois, dans l'étude de Beeson et al., (2003) présentée plus haut le gyrus frontal inférieur n'était pas activé dans la comparaison « écriture de mots vs écriture de lettres », suggérant qu'il n'est pas préférentiellement activé lors de tâche d'écriture nécessitant un traitement orthographique (mots).

Une dernière hypothèse qui a été avancée est son potentiel rôle dans des processus de contrôles plus généraux. Le gyrus frontal inférieur pourrait effectivement prendre part au contrôle cognitif et à la sélection lexicale (Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). Cette idée émerge tout d'abord des études de Brass & von Cramon, (2002, 2004) et de Derrfuss, Brass, Neumann, & von Cramon, (2005) qui lui confère un rôle dans le contrôle cognitif et

plus spécifiquement dans la mise à jour des représentations des tâches. Ainsi le basculement d'une condition à une autre impliquerait l'activité de cette région. De plus, l'activité du gyrus frontal inférieur étant associée à la sélection lexicale dans des tâches de production orale (Martin, Dell, Saffran, & Schwartz, 1994; Thompson-Schill, D'Esposito, Aguirre, & Farah, 1997), il permettrait la sélection lexicale dans des contextes de compétition entre représentations orthographiques, lexicales, conceptuelles et/ou phonologiques (Purcell, Turkeltaub, et al., 2011).

1.3.2 Corrélats neuronaux des processus moteurs

L'écriture manuscrite s'organise autour de trois régions qui permettent l'organisation des processus moteurs. Le cortex prémoteur dorsal gauche, le lobule pariétal supérieur gauche et le cervelet droit sont activés de manière fiable et systématique pendant l'écriture (Planton et al., 2013; Purcell et al., 2011, Figure 13).

Le cortex prémoteur dorsal (PMd) situé au niveau du gyrus frontal supérieur (partie postérieure du gyrus frontal médian) est plus connu sous le nom d'aire d'Exner. Le rôle fonctionnel de cette région dans l'écriture a été mis en évidence par de nombreuses études neuropsychologiques et n'est pas à débattre (Anderson et al., 1990; Exner, 1881; Hodges, 1991). Elle est retrouvée de manière fiable dans toutes les études comprenant des tâches d'écritures (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011).

Sugihara et al., (2006) ont exploré les substrats neuronaux de l'écriture, avec l'idée que les aires communes aux réseaux activés lors de l'écriture avec la main droite et avec la main gauche, refléteraient les représentations de l'écriture manuscrites abstraites,

indépendantes de l'effecteur. Ils ont mis en évidence l'activation du cortex prémoteur dorsal gauche à la fois dans l'analyse de groupe mais également individuellement chez chacun des 20 participants. Son activation interindividuelle constante ainsi que la régularité dans la position spatiale des clusters (à la jonction entre le sillon précentral et le sillon frontal supérieur) confirment son rôle crucial dans l'écriture. Néanmoins, Sugihara et al., (2006) ont noté que cette région est plus dorsale et plus postérieure que celle décrite initialement par Exner (1881).

Un fait intéressant est que le cortex prémoteur dorsal gauche est activé préférentiellement lors de tâches d'écriture par rapport à des tâches contrôles, qu'elles soient linguistiques ou motrices. Par exemple, il est activé lorsque l'écriture est contrastée à des taches linguistiques ne requérant pas de mouvement (ex : dénomination orale) suggérant qu'il est très peu activé pour des tâches langagières n'impliquant pas de geste de la main (Longcamp, Hupé, Ruiz, Vayssière, & Sato, 2019; Purcell et al., 2011; Sugihara et al., 2006). De plus, il est systématiquement retrouvé lorsque les tâches d'écriture sont contrastées avec des conditions contrôles graphomotrices, par exemple lors de tracé de boucles, cercles,… (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). Le groupe de Longcamp et al., (2014) a par ailleurs démontré qu'il était préférentiellement activé lors de l'écriture de lettres par rapport à l'écriture de chiffres (Longcamp et al., 2014).

Ces observations sont en accord avec la redéfinition fonctionnelle de l'aire d'Exner apportée par Roux et al., (2009). Douze patients (sans troubles du langage) opérés pour une résection tumorale ont été stimulés au niveau cortical afin d'établir une cartographie des régions impliquées dans le langage oral (lecture et dénomination) et écrit. Douze participants contrôles ont quant à eux passé un examen en IRM fonctionnelle tout en réalisant des tâches d'écriture, de tracé de boucles ou de répétition de syllabes. La

stimulation du cortex prémoteur dorsal gauche causait de manière sélective des symptômes d'agraphie pure s'exprimant par une déformation des graphèmes ainsi que par une lenteur voire un arrêt de la production motrice. Aucun trouble n'était constaté lors des conditions de lecture et de dénomination. En ce qui concerne les données IRMf, de plus fortes activations du PMd lors de l'écriture de mots étaient observées. La convergence de ces résultats les a conduits à considérer le cortex prémoteur dorsal gauche comme étant une interface entre la représentation orthographique et les programmes moteurs spécifiques à l'écriture.

L'ensemble de ces études tendent donc à montrer que le PMd jouerait un rôle crucial dans l'instanciation des commandes motrices produisant les lettres (Longcamp et al., 2003; Longcamp et al., 2014; Roux et al., 2009; Sugihara et al., 2006)

Enfin, une dernière fonction qui pourrait lui être attribuée, est un rôle dans la mémoire de travail orthographique (Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). Rapp & Dufor, (2011) ont montré que le cortex prémoteur dorsal démontrait une sensibilité à la longueur des mots (plus d'activation pour les mots longs). Ce résultat est en accord avec des cas particuliers d'agraphies dans lesquels des lésions du PMd vont altérer la mémoire orthographique à court terme (Cloutman et al., 2009).

Comme nous l'avons vu précédemment avec les études de neuropsychologie, le lobule pariétal supérieur (SPL) est également considéré comme jouant un rôle clé dans le contrôle moteur de l'écriture. De nombreuses études de neuroimagerie ont confirmé son implication (Beeson et al., 2003; Brownsett & Wise, 2010; Nakamura et al., 2000; Petrides et al., 1995; Planton et al., 2017; Purcell et al., 2011; Sugihara et al., 2006) en montrant

qu'il était, tout comme le PMd, retrouvé de manière robuste et dans une position homogène chez tous les sujets durant l'écriture (Sugihara et al., 2006).

Menon & Desmond, (2001) ont combiné des informations provenant de résultats d'IRMf de sujets sains et de l'étude de patients cérébrolésés lors d'une tâche d'écriture sous dictée (vs repos), et ont confirmé l'implication du SPL grâce à ces deux approches. Leurs données IRMf ont notamment pointé le rôle crucial du SPL dans le contrôle et la planification du geste d'écriture, coïncidant avec leurs données lésionnelles indiquant que le lobule pariétal supérieur gauche était à l'origine des agraphies observées.

En 1997, Seitz et al. ont été les premiers à combiner neuroimagerie (PET) et utilisation de tablette graphique. Ils se sont intéressés aux corrélats cérébraux sous-tendant l'écriture de nouveaux idéogrammes ou d'idéogrammes hautement pratiqués. Ils ont observé une activation du lobule pariétal supérieur selon la tâche. Il y aurait donc selon eux deux sous-systèmes au sein du cortex pariétal supérieur, l'un impliqué dans les processus de contrôles et l'autre dans les performances automatisées. Ces résultats suggèrent que le cortex pariétal supérieur coderait les représentations cinématiques des trajectoires graphomotrices. Ces trajectoires sont probablement représentées de manière indépendante de l'effecteur, car l'activité du SPL est invariante quelle que soit la taille de l'écriture, et donc quels que soient les muscles recrutés (Kadmon Harpaz et al., 2014).

Par ailleurs, les fonctions du lobule pariétal supérieur ne se limitent pas seulement à du contrôle moteur. Une étude de stimulation corticale chez des patients opérés pour une résection de tumeurs à montrer que lors de l'écriture la stimulation du SPL entrainait des erreurs graphomotrices mais également des erreurs d'ordre orthographiques (Magrassi et al., 2010). Selon Magrassi et al., (2010) cette région est un point de convergence ayant une connectivité idéale lui permettant d'interagir à la fois avec le

réseau contrôlant la production des gestes fin de la main et avec le réseau contrôlant le langage.

Compte tenu de toutes ces études, il semblerait qu'en plus de jouer un rôle critique dans les processus moteurs permettant la production de la séquence et la forme des lettres, le SPL aurait une fonction d'interface entre processus moteurs et orthographiques.

Le cervelet droit, antérieur (lobule V) et postérieur (lobule VI), est depuis peu considéré comme étant un des centres de l'écriture (Planton et al., 2013). Retrouvé de manière consistante et spécifique durant l'écriture lorsqu'elle est contrastée à des tâches linguistiques et des tâches manuelles (Beeson et al., 2003; Planton et al., 2013; Purcell et al., 2011), son rôle exacte est cependant encore débattu.

Une première étude de cas d'un patient présentant une lésion au niveau du cervelet droit, a montré qu'un tel dommage provoquait entre autres des déficits de production des lettres. Ce déficit était dû à une impossibilité d'utiliser l'information proprioceptive provenant de son bras droit pour ajuster sa performance, ainsi qu'à un manque de coordination spatiale (Haggard, Jenner, & Wing, 1994). Ces données suggèrent que l'altération du contrôle proactif primordial à la réalisation d'un geste d'écriture précis et fluide dépend fortement de la boucle de rétroaction en partie sous-tendue par le cervelet.

Par ailleurs, son rôle dans le contrôle proactif et son implication dans les modèles internes (modèle prédictif de la sortie motrice) du contrôle du mouvement volontaire est une des théories émergentes (Manto et al., 2012).

Ainsi son implication systématique dans l'écriture pourrait être liée à un rôle initial dans les premières étapes de l'apprentissage et par la suite dans la rétention des habiletés graphomotrices acquises.

Enfin, cette région avant tout connue pour son implication dans le contrôle de la motricité fine en générale et dans l'apprentissage moteur (Doyon, Penhune, & Ungerleider, 2003; Hardwick, Rottschy, Miall, & Eickhoff, 2013; Manto et al., 2012) est maintenant reconnue pour son implication dans d'autres domaines tels que le langage. En plus du cas d'agraphie apraxique décrit par Marien et al., (2007), plusieurs études ont montré son implication dans le traitement du langage tel que l'écriture, le contrôle de la parole, et la dyslexie (Manto et al., 2012; Mariën et al., 2006; Murdoch, 2010; Stoodley & Stein, 2011; Van Dun, Vandenborre, & Mariën, 2016) .

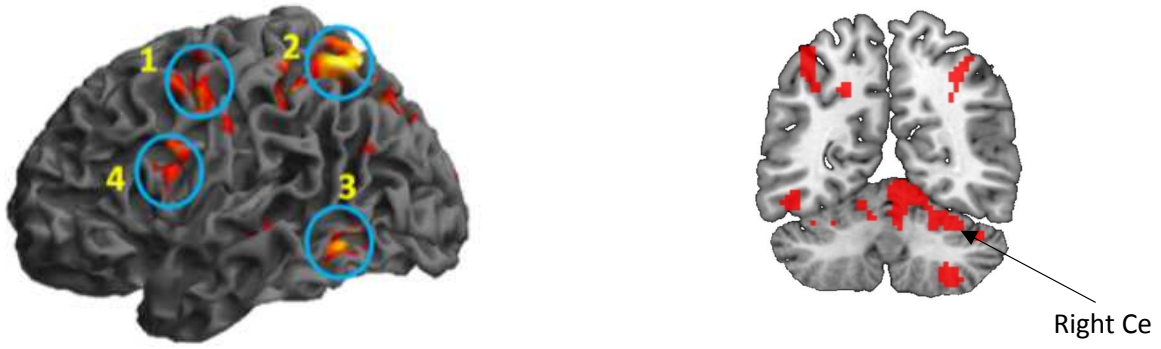


Figure 13 : (a) Hémisphère gauche d'un individu représentatif d'un groupe de jeunes adultes pendant l'écriture manuscrite de mots par rapport à une tâche de tracé de boucles. On y retrouve les éléments clés du réseau : cortex prémoteur dorsal (1); cortex pariétal supérieur (2); gyrus fusiforme (3); gyrus frontal inférieur/cortex prémoteur ventral (4). (Palmis, Fabiani, & Longcamp, 2019). (b) Coupe représentant la position du cervelet droit.

Nous avons, lors de nos deux études, considéré que les cinq régions dont nous venons de décrire les propriétés fonctionnelles, régions orthographiques (gyrus fusiforme gauche, gyrus frontal inférieur gauche) et motrices (gyrus frontal supérieur

gauche, lobule pariétal gauche et cervelet droit), formaient le réseau principal de l'écriture manuscrite. Ce sont donc ces cinq régions que nous avons utilisées comme régions d'intérêt, tout en tenant compte des analyses en cerveau entier nous apportant des informations complémentaires sur le « réseau étendu de l'écriture ».

1.3.3 Le réseau étendu de l'écriture manuscrite

D'autres régions considérées comme non spécifiques à l'écriture sont retrouvées de manière assez systématique dans les études s'intéressant aux bases neurales de l'écriture (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011).

Tout d'abord, le lobule pariétal inférieur gauche parait impliqué dans les processus centraux. En effet, sont activation est sensible à la longueur des mots (Rapp & Dufor, 2011). Ces données suggèrent qu'il pourrait être impliqué dans le maintien en mémoire de travail orthographique. Par ailleurs, chez les patients dysgraphiques, des troubles de cette mémoire de travail orthographique sont souvent associés à des lésions au niveau du sillon intrapariétal (Rapp et al., 2016).

Le cortex prémoteur ventral gauche, montre également une activité liée aux processus linguistiques. Deux hypothèses sont avancées. Longcamp, Hupé, Ruiz, Vayssière, & Sato, (2019), ont montré que son activité était commune à quatre types de tâches : à la lecture et l'écriture d'une même lettre, à sa production orale et à son écoute passive. Leurs données suggèrent que le langage écrit réactive les mêmes aires que le langage oral permettant la représentation articulatoire des phonèmes. La deuxième hypothèse, est qu'il serait impliqué dans des tâches cognitives coûteuses (Stroop, mémoire verbal) requérant des représentations verbales (Fedorenko, Behr, & Kanwisher, 2011).

Un certain nombre de régions sensorimotrices telles que le cortex moteur primaire, le cortex somatosensoriel primaire et l'aire motrice supplémentaire sont retrouvées de manière peu surprenante dans les tâches d'écriture manuscrite. Ces activations considérées comme étant non spécifiques sont notamment retrouvées lorsque la tâche principale d'écriture est contrastée à une condition n'impliquant pas de motricité manuelle (production orale…) (Beeson et al., 2003; Petrides et al., 1995; Planton et al., 2013; Seitz et al., 1997) ou impliquant un niveau de motricité moins complexe. Ces activations sont liées de manière générale à la préparation et l'exécution motrice ainsi qu'aux retours sensoriels liés notamment à la pression de la main autour du stylo ou à la pression sur la feuille. L'activité d'une partie de l'aire motrice supplémentaire est également liée à l'exécution de gestes complexes et automatisés (Gerloff, 1997; Goldberg, 1985; Picard & Strick, 2001) ce qui est le cas de l'écriture manuscrite. Toutefois, le cortex moteur primaire semble présenter une organisation interne différente entre tâche d'écriture et tâche de contrôle moteur. Kadmon Harpaz et al., (2014), ont utilisé une technique d'analyse d'IRM fonctionnelle dite de classification. Cette technique consiste à entrainer un algorithme afin de lui « apprendre » à classifier des activités cérébrales codant les mêmes représentations. Les auteurs ont ainsi mis en évidence que l'activité du cortex moteur pouvait permettre à leur algorithme de classifier les lettres écrites peu importe la taille à laquelle elles ont été écrites. Ceci suggère que l'organisation interne du cortex moteur durant l'écriture code l'identité des lettres indépendamment des groupes musculaires engagés, et donc instancie des représentations motrices abstraites des lettres.

Un dernier point concerne certaines régions qui dans les premières études d'agraphies étaient présentées comme des structures cruciales à la production d'écriture

mais qui aujourd'hui ont un rôle controversé. C'est le cas du gyrus angulaire (Dejerine, 1891; Roeltgen & Heilman, 1984) et d'un certain nombre de régions périsylviennes telles que le gyrus supramarginal (Alexander et al., 1992; Roeltgen & Heilman, 1984; Roeltgen et al., 1983). En effet, ces régions ne sont pas observées de manière systématique en neuroimagerie (Beeson et al., 2003) et ne ressortent pas significativement dans les méta-analyses (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). Une des hypothèses avancées par Purcell et al., (2011) est qu'au vu des études montrant l'implication du gyrus angulaire dans les processus sémantiques (Binder, Desai, Graves, & Conant, 2009), les tâches des études de neuroimagerie n'étant pas centrées sur cet aspect, ne permettent pas sa détection. Une autre hypothèse est que compte tenu de la grande étendue des lésions, ce serait plutôt le sillon intrapariétal postérieur (proche du gyrus angulaire) qui serait la région cruciale à la réalisation des processus orthographiques (Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). La variabilité anatomique interindividuelle du gyrus supramarginal, pourrait quant à elle rendre son observation difficile en neuroimagerie (Caspers et al., 2006; Planton et al., 2013).

Chapitre 2

Indépendance des processus orthographiques et moteurs : remise en question

Article lié :

- Palmis, S., Velay, J. L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J. L., Habib, M., & Longcamp, M. (2019). **The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study**. *Cortex*, *113*, 111-127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024 132

La remise en question de la sérialité et de l'indépendance des processus linguistiques et moteurs engagés dans la production de l'écriture est l'un des aspects importants de ce travail de thèse. En effet, le manque de consensus émergeant des études psycholinguistiques sur la nature des relations entre processus linguistiques et contrôle moteur de l'écriture nous a amenés à considérer que des données en IRM fonctionnelle, permettant de tester l'influence des paramètres orthographiques pendant l'écriture, pouvaient apporter des éléments de réponse.

Dans notre première étude nous avons fait le choix de manipuler une variable linguistique d'intérêt, la consistance orthographique. Ainsi, afin de saisir toutes les implications de notre première étude, il est primordial d'exposer ici les deux hypothèses

développées dans la littérature pour expliquer comment orthographe et geste manuel s'articulent dans l'écriture (et les conséquences comportementales qui en découlent). Nous aurons besoin de définir la notion de consistance orthographique, et de préciser sa méthode de calcul.

2.1 Des processus sériels et indépendants versus parallèles et interactifs

2.1.1 Relation entre processus linguistiques et moteurs

Il est implicitement admis que les processus orthographiques et moteurs mis en jeu durant l'écriture sont complètement distincts. En effet les cas d'agraphies présentés plus tôt ont permis de mettre en évidence une double dissociation de ces processus. Pour aller plus loin dans cette distinction, les modèles avancés par Beeson et al., (2003); Bonin et al., (2001); Ellis, (1988); Purcell et al., (2011) et Rapp, (2002), ont pour point commun de présenter le déroulement de ces processus de manière sérielle (ou discrète) et indépendante. Ainsi, selon cette conception, lorsque l'on veut écrire un mot, on va dans un premier temps retrouver son orthographe. Puis, lorsque l'on n'a plus de doute sur l'enchainement des lettres composant le mot on passera alors à la production motrice c'est-à-dire à la réalisation du geste permettant la trace écrite. Aussi bien en production d'écriture qu'en production de la parole l'hypothèse d'un traitement en phase « stage» (sériel et indépendant) considère que pour que les processus moteurs soient mis en jeu, les processus linguistiques en aval doivent être terminés (Damian, 2003; Fink, Oppenheim, & Goldrick, 2018; Kello, Plaut, & MacWhinney, 2000). Ainsi une fois que l'articulation ou le geste d'écriture est enclenché, les traitements linguistiques ne peuvent être modifiés. Fink et al., (2018) ajoutent également que dans ce cas de figure, la production motrice est conçue comme balistique, c'est-à-dire rapide et continue. De plus, cette hypothèse implique que les processus lexicaux qui se déroulent après l'initiation de la production motrice ne vont pas l'influencer.

Le caractère discret et indépendant de ces processus a été remis en question par des études comportementales (Delattre et al., 2006; Kandel & Perret, 2015; Kandel & Valdois, 2005; Planton et al., 2013; Power, 1985; Zesiger, Mounoud, & Hauert, 1993). Par ailleurs, bien que van Galen, 1991 considère également les processus linguistiques et moteurs comme indépendants, il postule tout de même l'existence d'une dynamique parallèle des traitements des unités dans les différents modules.

Ces résultats sont compatibles avec l'hypothèse selon laquelle, il y aurait, malgré une hiérarchie entre les différents modules mobilisés, un déroulement parallèle des différents processus (Alfonso Caramazza, 1997; Dell, 1986). Cela signifie que la production motrice est initiée avant même que les traitements linguistiques ne soient terminés. A cette hypothèse s'ajoute le fait que les processus peuvent être interactifs (ce qui n'est pas forcement obligatoire dans la conjecture d'un déroulement parallèle). Ainsi, les processus linguistiques étant toujours actifs durant la production motrice, une modification de ces traitements sera répercutée au niveau moteur (Damian, 2003; Fink et al., 2018; Kello et al., 2000; Olive, 2014). Cet effet a notamment été observé par Levelt, (1983) qui a noté que des personnes en train de parler pouvaient interrompre leur production orale en cas d'erreur et se reprendre correctement. Ce phénomène ne pourrait être observé si la production motrice (ici l'articulation) était de type balistique (Fink et al., 2018).

La méthode la plus fréquemment utilisée pour étudier la nature de ces relations est de manipuler un paramètre linguistique dans le but de créer un ralentissement des traitements linguistiques et de voir si cette modulation a une répercussion sur la production motrice.

Un certain nombre d'études en production de la parole, ont utilisé cette méthodologie pour contribuer à ce débat (Damian, 2003; Kawamoto, Kello, Jones, & Bame, 1998; Kello et al., 2000; Rastle, Harrington, Coltheart, & Palethorpe, 2000; Riès, Legou, Burle, Alario, & Malfait, 2012). Cependant aucun consensus n'est actuellement établi. Si par exemple, Kello et al., (2000) ont démontré une influence flexible des processus linguistiques sur l'articulation en fonction de la rapidité de traitement, Damian, (2003) lui n'a pas réussi à répliquer ces résultats et conclut donc à une organisation en stades sériels. Voyons maintenant ce qu'il en est dans le domaine de l'écriture.

2.1.2 Mise en évidence des effets de régularité en production d'écriture

Depuis une dizaine d'années, la question de la relation entre processus orthographiques et moteurs a intéressé un nombre croissant d'auteurs. De plus en plus d'études comportementales ont testé la sensibilité de l'exécution motrice à la manipulation de diverses variables linguistiques (Delattre et al., 2006; Kandel, Peereman, & Ghimenton, 2013; Kandel & Valdois, 2005; Roux et al., 2013; Sausset, Lambert, & Olive, 2013; Zhang & Feng, 2017).

L'étude de Lambert, Alamargot, Larocque, & Caporossi, (2011) a par exemple évalué l'influence de la fréquence lexicale sur les processus moteurs. La fréquence lexicale étant une variable linguistique caractérisant la fréquence d'apparition d'un mot dans la langue (corpus de films, livres…), les auteurs ont demandé aux participants d'écrire des mots plus ou moins fréquents. Ils ont pu remarquer d'une part une augmentation du temps de latence lors de l'écriture de mots peu fréquents et d'autre part une augmentation de la durée d'écriture pour ces mots. L'effet de la lexicalité (mot/pseudo mot) a elle aussi été mise en évidence par une étude en langue chinoise réalisée par Zhang & Feng, (2017). Les

auteurs ont en effet, observé une augmentation des temps de latence et de durée d'écriture pour les non-caractères par rapport aux véritables caractères. Fait intéressant, cette augmentation de la durée d'écriture (diminution de la vitesse) était localisée au niveau des premiers segments.

Par ailleurs des effets sont aussi observés en lien avec la longueur du mot ou du caractère (Van Galen, Meulenbroek, & Hylkema, 1986; Zhang & Feng, 2017).

Enfin, une variable à laquelle nous avons porté intérêt est le lien entre langage parlé et langage écrit. Kandel et al., (2013) ont par exemple relevé ces effets lors de l'écriture de mots contenant des lettres doubles. Ainsi les lettres « DIS » du mot anglais « **DIS**GRACE » mettaient moins de temps à être écrites que celles du mot « **DIS**SIPATE » ; Le temps de réaction était également accru. En outre, comme nous le verrons plus tard, l'effet d'une association phonème/graphème plus ou moins fréquente va également avoir les mêmes répercussions que les variables précédentes, c'est-à-dire une augmentation du temps de réaction et de la durée d'écriture (Delattre et al., 2006; Kandel et al., 2013; Kandel & Valdois, 2005; Planton, Jucla, Démonet, & Soum-Favaro, 2017; Roux et al., 2013).

De manière intéressante cet effet a également été retrouvé dans des études s'intéressant à la frappe au clavier (Bloemsaat, Van Galen, & Meulenbroek, 2003; Pinet et al., 2017; Scaltritti, Arfe, Torrance, & Peressotti, 2016).

Cependant, comme pour la production de la parole, ces effets sont encore débattus. L'étude de Damian & Stadthagen-Gonzalez, (2009) a démontré un effet des variables linguistiques uniquement au niveau des temps de latence. Leurs données ne sont donc pas favorables à l'hypothèse d'une interaction et d'une simultanéité des processus en production écrite.

Contribuer à ce débat avec l'imagerie cérébrale a été l'objectif de la première étude de cette thèse. Nous avons donc adapté l'étude de Roux et al., (2013) (voir partie suivante : chapitre 2.2 pour plus de détails sur cette étude) en IRMf afin de vérifier si la régularité orthographique continuait à être traitée par les régions linguistiques pendant l'écriture, et allait avoir un effet sur l'activité des régions motrices.

2.2 La consistance orthographique

2.2.1 Définition de la consistance et méthode de calcul

Un mot est irrégulier quand il peut s'écrire de différentes façons lorsqu'il est dicté. Très courant dans les langues opaques telles que le français ou l'anglais, ce phénomène découle du fait qu'un phonème du mot puisse être associé à plus d'un graphème. Par exemple, le mot « pharmacie » pourrait plausiblement s'écrire « farmacie ». La régularité orthographique est une variable catégorielle binaire, un mot sera ou non régulier. Au contraire, la consistance phono-orthographique (CPO) est un continuum, selon sa valeur un mot sera plus ou moins irrégulier (Bonin, Collay, & Fayol, 2008).

La notion d'association phonème graphème seule ne suffit cependant pas. Pour que la mesure de la CPO soit la plus juste possible il faut prendre en compte la position du phonème au sein du mot. Par exemple, si le graphème « eau » est assez couramment associé au phonème /o/ en fin de mot, il est plus rarement trouvé en début. Certaines études telles que celles de Bonin, Chalard, Méot, & Fayol, (2002), Bonin et al., (2001) et de Delattre et al., (2006) en langue française, qui ont étudié l'effet de la consistance orthographique, se sont basées sur une base de données non représentatives de la langue. En effet, la base de données LEXOP est uniquement composée de mots monosyllabiques (Peereman & Content, 1999). Pour notre calcul de consistance, nous avons donc décidé de nous baser sur une méthode de calcul plus récente élaborée par Planton, (2014) qui s'est lui-même appuyé sur les travaux de Lecours, (1996) et Soum, (1997). Cette nouvelle méthode appliquée à l'ensemble des mots contenus dans la base de données Lexique 3 contenant des mots mono- et pluri-syllabiques (New, Pallier, Brysbaert, & Ferrand, 2004; New, Pallier, Ferrand, & Matos, 2001), prend en compte le fait que le phonème soit en

début ou en fin de mot. Planton, (2014) a notamment calculé des valeurs de CPO dites par « token » qui correspondent au nombre d'occurrences d'un phonème avec une graphie précise, divisé par le nombre total d'occurrences du phonème toutes graphies confondues. Ce calcul permet d'obtenir un continuum de valeurs de CPO avec : « 0.01 » association phonème/graphème très irrégulière (très rare) et « 1 » association phonème/graphème extrêmement régulière (seule association possible).

2.2.2 Effet de la consistance orthographique sur la production motrice.

CPO et modèle de la double voie

Les effets liés à la consistance phono-orthographique découlent de l'existence de la double voie de récupération de l'orthographe (Bonin et al., 2008, 2001; Ellis, 1982; Ellis, 1988; Houghton & Zorzi, 2003; Rapp, 2002; Rapp et al., 2002; Tainturier & Rapp, 2001). Lorsqu'un mot est régulier les sorties provenant des voies lexicale et sous-lexicale, et stockées en mémoire de travail, correspondent. Le traitement linguistique se fera donc facilement et de manière rapide. Au contraire, lors de l'écriture sous dictée d'un mot irrégulier connu, la voie lexicale va produire la bonne séquence de graphèmes et la voie sous-lexicale une séquence erronée basée sur la connaissance des fréquences d'apparitions des phonèmes dans la langue, qui n'est pas pertinente dans ce cas. Vont donc se rejoindre au sein de la mémoire de travail, deux séquences de graphèmes incongruentes, engendrant donc un conflit. Selon les partisans de la théorie de l'effet de variables linguistiques sur la production motrice, ce conflit va ralentir le traitement (augmentation du temps de latence) et va s'étendre sur la production du geste moteur (augmentation de la durée d'écriture du mot).

Etude comportementale de Roux et al 2013

Une des études comportementales qui a été centrale dans l'élaboration de notre premier projet est celle de Roux et al., (2013). Les auteurs, se sont intéressés aux effets liés à l'irrégularité orthographique, chez des participants adultes typiques lors d'une tâche de copie. Au lieu d'évaluer la durée d'écriture du mot dans son ensemble, les auteurs ont proposé une méthode permettant de mesurer la durée d'écriture de chacune des lettres composant le mot. Cette méthode des durées de segments ou « stroke duration » correspond à la durée d'écriture d'une lettre divisée par le nombre de segments qui la compose (Spinelli, Kandel, Guerassimovitch, & Ferrand, 2012). Cet indice permet d'obtenir une durée d'écriture normalisée pour chaque lettre et permet donc de comparer des lettres plus ou moins complexes, afin de mesurer le décours temporel de l'effet de la présence d'une irrégularité orthographique en le comparant à celui mis en jeu lors de l'écriture de mots réguliers.

Il n'y avait pas d'effet sur les temps de latence. Par contre, la durée des traits était plus importante pour les mots inconsistants. Afin de bien observer le décours temporel de cet effet les auteurs ont séparé les mots irréguliers en deux sous-groupes : ceux pour lesquels l'irrégularité se situait sur le phonème initial et ceux pour lesquels elle était située sur le phonème final. Pour les mots avec une irrégularité au début, seule la durée de la première lettre (là où était localisée l'inconsistance) était augmentée. Les lettres suivantes avaient des durées similaires à celles des mots réguliers (Figure 14). Dans les cas où l'irrégularité se trouvait en position finale la durée des segments était augmentée pour toutes les lettres du mot en comparaison aux mots réguliers. Ces données suggèrent donc un effet de différent selon la position de l'irrégularité dans le mot. Elles démontrent bien que la production du geste d'écriture peut être initiée et réalisée alors que tous les aspects

linguistiques n'ont pas été traités. Les programmes moteurs pourraient être activés avant même que toutes les lettres soient sélectionnées. Les auteurs ont expliqué ces observations par le fait que le conflit perdure dans le temps et n'est résolu qu'au moment où les lettres correspondantes sont produites (Roux et al., 2013).

Notre première étude a eu pour objectif de reproduire ces effets de régularité orthographique modulés en fonction de leur position, dans un protocole adapté à l'IRM fonctionnelle (voir Partie résultats expérimentaux, 1er article).

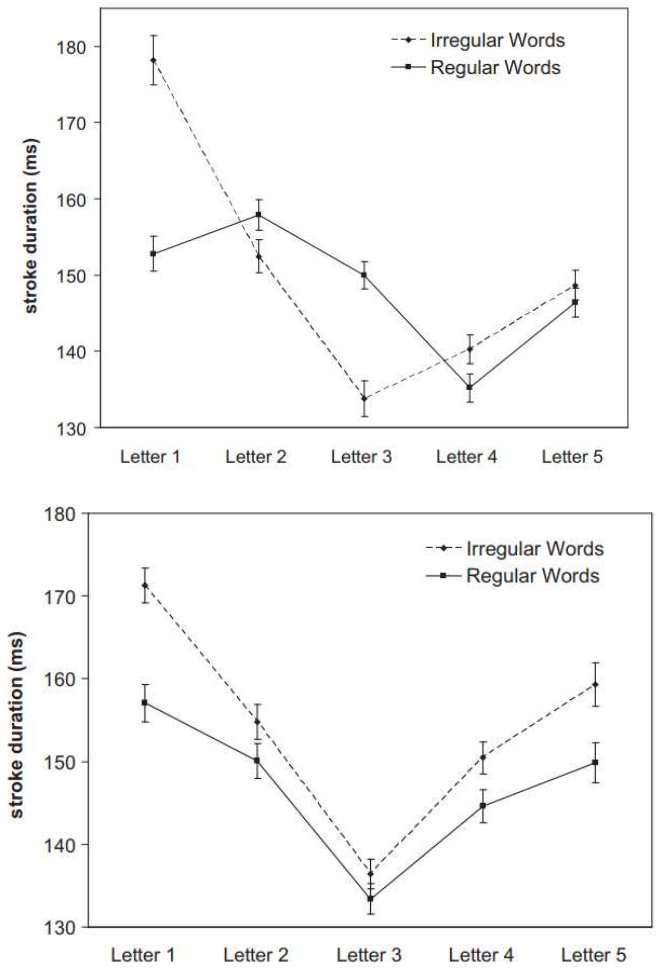


Figure 14 : Durée d'écriture des traits (ms) (a) pour les mots irréguliers au début comparés mots réguliers ; (b) pour les mots irréguliers à la fin comparés au mot réguliers. Tiré de Roux et al., (2013)

La question de l'effet de la consistance orthographique sur les processus moteurs de l'écriture s'est aussi posée d'un point de vue développemental.

Kandel & Perret, (2015) se sont notamment demandé comment cette interaction entre processus linguistiques et moteurs se mettait en place durant l'apprentissage de l'écriture. Ils ont donc constitué deux groupes d'enfant de 8 et 10 ans normaux scripteurs. Les auteurs ont fait l'hypothèse que les enfants les plus jeunes n'avaient pas automatisé leur écriture contrairement aux enfants plus âgés. Les résultats ont montré un effet de de l'irrégularité orthographique sur la production motrice plus importante chez les enfants de 10ans (effet très similaire à ce qu'on peut trouver chez l'adulte). En effet, la durée de toutes les lettres était augmentée lorsque les enfants de 10 ans écrivaient des mots irréguliers. Au contraire seule la durée des dernières lettres était augmentée chez les enfants de 8 ans. Ces observations sont expliquées par les auteurs, par le fait que l'écriture non automatisée des enfants de 8 ans était cognitivement plus couteuse. De cette manière, à 8 ans les enfants traiteraient les différents processus orthographiques et moteurs de manière plus sérielle. Enfin, à 10 ans l'écriture étant automatisée la libération de ressources cognitives permettrait à l'enfant de pouvoir effectuer des traitements parallèles, résultant en une interaction plus forte. Ainsi, d'après Kandel & Perret, (2015) l'âge de 9 ans serait un tournant dans la maitrise des processus orthographiques et moteurs (pour plus d'informations sur l'apprentissage de l'écriture voir chapitre 3). Comprendre comment la consistance orthographique affecte le geste pendant l'apprentissage est effectivement très important pour mieux appréhender l'acquisition de l'écriture chez l'enfant. L'un des objectifs initiaux de cette thèse était de tester l'effet de l'irrégularité des mots chez l'enfant. Nous présenterons le protocole de cette étude dans

la suite de ce manuscrit, mais dans le cadre de cette thèse, nous avons uniquement exploité les données permettant dans un premier temps de définir plus généralement les bases cérébrales de l'écriture chez l'enfant.

2.2.3 Corrélats cérébraux de la consistance orthographique

Si les effets de la consistance orthographique ont été au cœur d'un grand nombre d'études en psycholinguistes, presqu'aucune ne s'est intéressée aux corrélats cérébraux associés. On recense cependant un nombre très limité d'investigations s'intéressant aux bases neurales de l'effet de consistance, en lecture ou en production d'orthographe (Fiez, Balota, Raichle, & Petersen, 1999; Graves, Desai, Humphries, Seidenberg, & Binder, 2010; Ludersdorfer, Kronbichler, & Wimmer, 2015; Peng et al., 2004; Planton, Jucla, et al., 2017).

Dans le domaine de l'épellation, Ludersdorfer, Kronbichler, & Wimmer, (2015) ont présenté auditivement des mots réguliers ou irréguliers, à des participants adultes qui devaient indiquer en pressant un bouton si une lettre cible était présente dans le mot. Un ensemble de régions, comprenant le gyrus frontal inférieur gauche, le gyrus frontal supérieur/ para-cingulaire gauche et le noyau caudé droit, était plus fortement activé pour les mots irréguliers que réguliers (Figure 15). Ludersdorfer et al., (2015) explique cet effet par le rôle de ces régions dans les processus de prises de décision, de résolution de conflit.

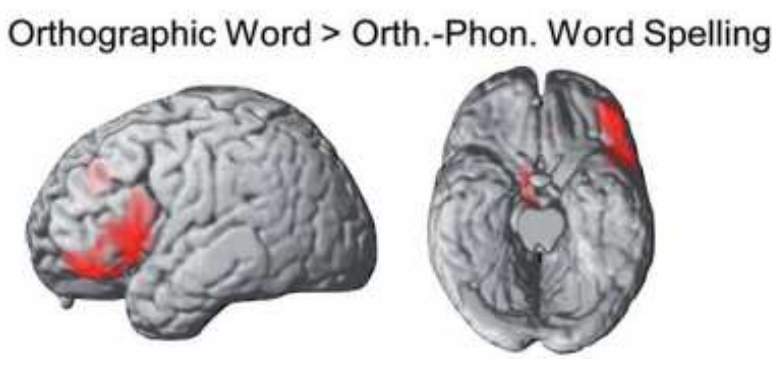


Figure 15 : Régions préférentiellement activées lors d'une tâche « d'épélation » de mot contenant un phonème irrégulier vs d'un phonème régulier. Tiré de Ludersdorfer et al., (2015)

Ces études présentent toutefois une limite importante : bien qu'elles mettent en jeu des différences dans les processus d'épellation liés à la consistance orthographique, elles n'impliquent pas directement de réponse motrice (écriture ou articulation du mot).

A notre connaissance une seule étude s'est intéressée à l'effet de la consistance phono-orthographique lors de l'écriture de mots sous dictée, d'un point de vue cérébral (Planton, Jucla, et al., 2017). Cette étude en rTMS (stimulation corticale répétée à effet inhibiteur) s'est focalisée sur le rôle du PMd dans ces processus. Dans cette étude, la position de l'inconsistance orthographique ainsi que la longueur des mots étaient des variables d'intérêts. Les auteurs ont dans un premier temps montré au niveau comportemental un effet de régularité sur les temps de latence uniquement pour les mots contenant une irrégularité initiale. Par ailleurs, une réduction de la vitesse d'écriture était observée uniquement lorsque l'irrégularité était à la fin du mot. Selon Planton, Jucla, et al., (2017), ce résultat révèle une interaction flexible ainsi qu'un déroulement parallèle entre processus centraux et périphériques.

Par la suite, l'inhibition du PMd, lors de la réalisation de la même tâche, a eu pour conséquence une augmentation des temps de latences uniquement pour les mots à la fois inconsistants et longs (trisyllabiques). Cet effet sur les latences reflèterait l'implication cruciale du PMd dans l'organisation fonctionnelle et le déroulement temporel des différents processus. Ces répercussions sur la planification graphomotrice des mots les plus « complexes », c'est-à-dire ceux pour lesquels la charge cognitive requise est la plus élevée, seraient liées au rôle du PMd comme interface entre mémoire de travail orthographique et contrôle moteur. De cette manière, cette région serait une interface permettant de gérer et d'assurer les productions motrices plus coûteuses.

Bien que l'effet des traitements linguistiques sur les processus moteurs n'ait pas été clairement mis en évidence sur l'ensemble du réseau de l'épellation orale ou écrite, ces études indiquent dans l'ensemble, un effet de la consistance phono-orthographique aussi bien au niveau de régions linguistiques (gyrus frontal inférieur, gyrus fusiforme) que motrices (GMFA ou gyrus frontal supérieur).

Chapitre 3

L'apprentissage de l'écriture

Articles liés :

- Palmis, S., Danna, J., Velay, J. L., & Longcamp, M. (2017). **Motor control of handwriting in the developing brain: A review.** ***Cognitive neuropsychology***, *34*(3-4), 187-204. http://dx.doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654 244
- Palmis, S., Danna, J., Disarbois E., Velay, J. L., & Longcamp, M. (2018). **Bases Cérébrales de l'écriture et de son apprentissage**. La lettre des neurosciences numéro 55, 25-28. 264
- Palmis S., Velay J.L., Anton J.L., Nazarian B., Sein J. & Longcamp M.. **Development of the handwriting network in middle-age children: A coupled fMRI and kinematics study.** (Soumis) 155

De nombreuses années et des centaines d'heures de pratiques sont nécessaires à l'acquisition de l'écriture. Cette habileté, qui lie à la rigueur de la langue, la rigueur d'une production motrice fine, est un prérequis à la réussite scolaire, professionnelle et sociale. La qualité de l'écriture semble en effet, prédire les performances dans des domaines cognitifs connexes. Il est par exemple montrer qu'une bonne maitrise du geste d'écriture est liée à des qualités dans la composition de texte (Connelly, Dockrell, Walter, & Critten, 2012; Graham, Berninger, Abbott, Abbot, & Whitaker, 1997; Jones & Christensen, 1999; Puranik & AlOtaiba, 2012), dans la maitrise de l'orthographe (Graham et al., 1997; Pontart et al., 2013) et dans les capacités de lecture (Guan, Perfetti, & Meng, 2015; Shatil, Share, &

Levin, 2000). De même, des enfants ayant une faible maitrise de l'écriture vont démontrer des signes d'anxiétés et une moins bonne estime de soi (Feder & Majnemer, 2007).

Les enfants apprennent l'orthographe et la production motrice de manière simultanée. Cet apprentissage est d'autant plus complexe à étudier qu'il se fait dans le contexte particulier du développement cérébral normal ayant lieu durant l'enfance.

Nous allons dans ce chapitre nous attacher à caractériser l'écriture chez l'enfant ainsi que son évolution jusqu'à l'atteinte de l'automatisation dans le contexte particulier du développement.

3.1 L'évolution des paramètres comportementaux de l'écriture

Si l'écriture chez l'adulte est un champ de recherche relativement peu étudié, l'écriture chez l'enfant est un domaine encore moins exploré.

La caractérisation des paramètres comportementaux de l'écriture représente la grande majorité des investigations qui se sont intéressées au développement de l'écriture.

Cette habileté met des années avant d'être maitrisée et nécessite des heures d'entrainements avant l'acquisition du geste et des règles orthographiques propres à la langue.

En effet, avec la production des premières formes graphiques dès l'âge de 3 ans les paramètres tant orthographiques que moteurs vont n'avoir de cesse de s'améliorer.

3.1.1 L'acquisition de l'orthographe :

Contrairement aux études chez l'adulte qui se sont attachées à décrire l'architecture cognitive (ex : modules, leurs liens et leurs organisations) permettant l'accès à l'orthographe, les études chez l'enfant en âge scolaire ont principalement pour but de décrire les différentes phases de son acquisition.

Phases précoces

Plusieurs auteurs (Ferreiro & Gomez Palacio, 1988; Ferreiro & Teberosky, 1982; Luria, 1983; Teale & Sulzby, 1986) se sont penchés sur les acquisitions préscolaires de l'orthographe, c'est-à-dire les évolutions ayant lieu avant qu'un réel apprentissage de l'écriture et de la lecture ait lieu. En effet, selon Luria, (1983), les enfants sont dès leur

plus jeune âge confrontés à l'écriture dans leur environnement. Ils acquièrent donc une certaine sensibilité à ce code graphique qui en facilitera, par la suite, l'apprentissage.

Les théories de Luria, (1983), de Ferreiro & Gomez Palacio, (1988) et de Ferreiro & Teberosky, (1982) estiment que l'enfant passerait par une première phase où il ne ferait pas de distinction entre dessin et écriture. C'est au-delà de 6 ans que les enfants vont être influencés par leurs premiers apprentissages de la lecture et de l'écriture et vont prendre conscience que l'écriture est un outil permettant de véhiculer un message. L'enfant commence à utiliser des lettres (Henderson, 1985) d'abord de manière indifférenciée (Ferreiro & Gomez Palacio, 1988; Ferreiro & Teberosky, 1982; Luria, 1983; Zesiger, 1995) puis fera varier la longueur des chaines de caractères, et utilisera des lettres différentes selon le mot. Enfin, l'enfant atteint un stade dit syllabique. Cette phase, est la première durant laquelle l'enfant va décomposer les mots en sons, en assignant une valeur phonique à une syllabe (Luria, 1983; Zesiger, 1995). Il est important de noter que l'âge indiqué peut varier en fonction des systèmes scolaires, le début de l'apprentissage de la lecture et de l'écriture ne se faisant pas toujours aux mêmes âges.

Aux prémices de ce stade syllabique, certains auteurs ont développé des théories dites d'orthographe créative ou inventée. Les enfants ont alors recours à des correspondances plus globales (Chomsky, 1976; Creuzet-Kraemer & Pasa, 2009; Read, 1986, 2018; Read & Treiman, 2012). Parmi les différents patrons, qui sont assez systématiques d'un enfant à un autre, on trouve «l' écriture par le nom des lettres » où chaque son est représenté par le nom d'une lettre (Ehri, 1986; Michel Fayol, Rieben, & Perfetti, 1997; Gentry, 1982; Henderson, 1985; Read, 1986). Cette connaissance des lettres, peut faciliter l'association phonème/graphème dans les cas où le phonème correspond au début de la lettre (ex : /b/ , b) (Fayol et al., 1997; Treiman, 1994).

Théorie des stades

D'autres théories dites de phases ou de stades, s'intéressent aux capacités de plus en plus précises de l'enfant à associer sons et lettres (Ehri, 1986; Frith, 1980, 1985; Gentry, 1982; Seymour, 2007).

La phase dite alphabétique (commune à celle du modèle de Frith, (1980, 1985) ou de (Seymour, 2007)), ou chaque son ou phonème correspond à une lettre, se réfère aux processus phonologiques décrits chez l'adulte. Elle permet d'écrire de manière assez fiable les mots réguliers. Ainsi, au début de l'apprentissage de la lecture et de l'orthographe les enfants développent leur capacité à segmenter les mots en unités sonores et vont peu à peu pouvoir associer des sons à des lettres. Cette capacité appelée conscience phonologique notamment mise en évidence par Liberman, Shankweiler, Fischer, & Carter, (1974) permet de faire un lien directe entre langage oral et langage écrit. Ces derniers auteurs ont en particulier montré une évolution des capacités de segmentation. De bonnes décompositions en syllabe sont observées chez les enfants de 5-7 ans. Cependant, la décomposition en phonèmes n'est performante qu'à partir de 7 ans, ce qui montre l'acquisition séquentielle de ces compétences.

Ces modèles ont également été confirmés par l'étude de Bryant & Bradley, (1983), qui ont mis en évidence une détérioration de l'écriture lors d'une tâche de suppression articulatoire chez des enfants de 7-8 ans (répétition d'une même syllabe pendant l'épellation écrite). Cette détérioration était d'autant plus forte pour les mots difficiles chez les enfants de 8 ans par rapport à ceux de 7 ans.

Cette interférence révèle bien la mise en jeu de processus phonologiques et suggère que les mots dont l'orthographe est facile sont déjà sous contrôle lexical.

Enfin, les enfants entrent dans une dernière phase dite orthographique, également présente dans les modèle de Frith, (1980) et Seymour, (2007) ou stades « des patrons intra-mots » selon Henderson, (1985). C'est au cours de cette phase qu'ils vont intégrer les règles orthographiques d'usages spécifiques à la langue (séquences de lettres existantes, fréquence du phonème selon sa position dans le mot…, Fayol et al., 1997). Correspondant au processus lexical décrit chez l'adulte, les unités sonores sont alors représentées comme une séquence de lettres abstraites (Alegria & Mousty, 1994; Ferreiro & Gomez Palacio, 1988; Emilia Ferreiro & Teberosky, 1982; Frith, 1980, 1985).

En plus de la constitution d'un lexique stocké en mémoire orthographique à long terme et développé via l'expérience visuelle (Ehri, 1980), les enfants se servent également de leurs connaissances morphologiques (Ehri, 1986; Sterling & Rusby, 1986; Vaca Uribe, 2003) (ou principe dérivationnel selon Henderson, 1985). Un morphème étant la plus petite unité ayant un sens, les connaissances morphologiques (préfixe, racine, suffixe) reflètent par exemple la capacité à transposer les connaissances d'un morphème simple « audible » à un morphème plus complexe qui en est dérivé « inaudible». Ils vont donc pouvoir orthographier de nouveaux mots grâce au développement de leur sensibilité à la structure linguistique propre à leur langue (Chapleau, 2013; Fayol, 2008; Sénéchal, 2000; Treiman, 2017). En effet, il est plus facile pour les enfants d'orthographier le mot « attend » avec le « d » muet s'ils savent qu'il dérive du verbe « attendre ».

Ces théories de phases rejoignent les théories des deux voies (voies lexicale et sous-lexicale), dérivées du modèle de la récupération orthographique (voir chapitre 1) sur le fait qu'il existe une hiérarchie des stratégies utilisées. La mise en place de la voie sous-lexicale (au cours de la phase syllabique et alphabétique) intervient plus tôt dans

l'apprentissage que la mise en place de voie lexicale ou la phase orthographique (Ehri, 1980; Frith, 1985; Gentry, 1982; Treiman, 2017a).

Théorie de l'IMP « Integration of Multiple Patterns »

Certains auteurs tiennent à nuancer ces hypothèses de séquences de stades d'acquisitions strictement sérielles, qui selon eux auraient plutôt tendance à être parallèles bien que certains stades soient prédominants à certains âges (Goswami, 1988; Rieben, Meyer, & Perregaux, 1989; Treiman, 1993; Zesiger, 1995).

En particulier, Treiman & Kessler, (2014) ont proposé la théorie de l'intégration de multiples patterns « IMP ». Selon eux l'apprentissage de l'orthographe est facilité lorsque plusieurs informations (patterns) sont concordantes. Ainsi, si les aspects phonologiques sont importants, les aspects non phonologiques le sont tout autant, bien qu'ils aient été négligés par les théories en stades. Selon ce modèle, l'enfant va prendre en compte plusieurs éléments, tels que la morphologie du mot ainsi que d'autres caractéristiques structurales de la langue, et pas seulement la phonologie, pour choisir l'orthographe la plus probable d'un mot dans un certain contexte (Treiman, 2017; Treiman & Kessler, 2014).

La théorie de Treiman & Kessler (2014) se base notamment sur la notion d'apprentissage statistique (statistical learning) qui se ferait très tôt, dès l'âge de 2/3 ans. Cet apprentissage spécifique suggère que les enfants tiennent compte de la fréquence d'apparition de combinaison de lettres ou de positions de lettres (la graphotactique) grâce à une exposition visuelle répétée. Cela permet d'appréhender les régularités et irrégularités propre à la langue (ex : les mots en français finissent souvent par des « e » muets, seules certaines lettres peuvent se doubler mais jamais des voyelles et jamais en début de mot…). L'apprentissage statique de ce qu'on appelle la graphotactique permet

d'orthographier un mot irrégulier inconnu (pour lequel la conversion phonème/graphème ne suffit pas) sur la base d'une analogie avec d'autres mots irréguliers connus (Borchardt, 2012; Pacton, Fayol, & Perruchet, 2005; Treiman, 2017b; Treiman & Kessler, 2006).

L'ensemble de ces théories tend à montrer que les enfants de 8-10 ans utilisent différentes modalités de récupération de l'orthographe. Les voies lexicales et sous-lexicales seraient donc fonctionnelles. Cependant, bien qu'à cet âge l'enfant soit apte à utiliser son stock lexical celui-ci sera moins fourni que celui d'un adulte et moins performant (moins bonne capacités de mémoire de travail, automatisation pas complète…. Ainsi pour certains mots, même irréguliers, l'enfant s'appuiera tout de même sur des conversions phono-graphémiques. La théorie récente de l'IMP suggère que les enfants de 8-10 ans pourront utiliser leurs connaissances de la morphologie et de la régularité de la langue. Bien entendu, ces connaissances sont variables d'un enfant et d'un âge à l'autre et moins élaborées que celles de l'adulte.

Point Méthodologique

Mesure du niveau d'orthographe : Le petit Poucet

Plusieurs tests orthophoniques permettant d'évaluer le niveau d'orthographe sont disponibles. Ces tests orthophoniques ont été conçus pour diagnostiquer des cas de dysorthographies et leurs niveaux de sévérités.

Afin de contrôler que le niveau des enfants testés dans notre seconde étude en orthographe était bien dans les limites normales, nous avons choisi la dictée du « Petit

Poucet ». Ce test est une dictée classique que les participants écoutent une première fois et qui leur est ensuite dictée à leur rythme. L'avantage que présente la dictée du « Petit Poucet » est qu'elle a été étalonnée sur un grand nombre d'enfants et présente des valeurs moyennes pour des niveaux scolaires allant du CE1 à la 3e (des moyennes par tranches d'âges sont également disponibles). De même, le test est adapté à chaque niveau scolaire (texte plus ou moins long). Ce test n'existant pas pour les adultes, leur score a été comparés à la population du niveau scolaire de 3e.

Plusieurs types de compétences sont mesurées dans ce test : le stock lexicale (orthographe d'usage), le système phonologique, le contrôle sémantique et les compétences morphosyntaxiques. Nous avons choisi de nous focaliser sur les fautes d'orthographe d'usage et les barbarismes (fautes donnant lieu à des mots n'existant pas dans la langue ex : « aubaiir » pour « obéir »

L'intérêt de ces scores est qu'ils ont par la suite été utilisés comme co-variables lors des analyses IRM de second niveau dans le but de vérifier si certaines activations cérébrales étaient liées au niveau d'orthographe.

Modifications de l'activité cérébrale avec l'acquisition de l'orthographe.

Trois études se sont intéressées aux processus linguistiques de l'écriture.

Gimenez et al., (2014) ont montré chez des enfants débutant leurs apprentissages en écriture et lecture, qu'une meilleure qualité d'écriture était liée à une activation plus faible et à une quantité de matière grise plus importante au niveau du gyrus frontal inférieur droit lors d'une tâche phonologique.

Booth et al., (2004) ont étudié le développement des mécanismes cérébraux sous-tendant les traitements orthographiques et les représentations phonologiques chez des enfants de 9-12 ans. Pour cela, ils ont comparé ces enfants à un groupe d'adultes lors de tâches d'épellation et de rythme. Trois mots étaient présentés de manière consécutive selon une modalité auditive ou visuelle. Les participants devaient indiquer avec lequel des deux premiers mots présentés, le dernier présentait la même « rime » graphémique ou la même rime phonologique.

Les auteurs ont mis en évidence une plus forte activité au niveau du réseau pariéto-frontal (gyrus angulaire, gyrus frontal inférieur) pour les adultes que pour les enfants (9-12 ans) lors de ces tâches impliquant des processus orthographiques et phonologiques. Par ailleurs les enfants présentaient des activations plus fortes au niveau du gyrus fusiforme. Booth et al., (2004) ont conclu qu'une meilleure représentation cross-modal entre les systèmes phonologique et orthographique passait par une augmentation de l'activité des gyri angulaire et frontal inférieur.

Ces deux dernières études sont compatibles avec les résultats de Richards et al., (2015) et Richards et al., (2009, 2011) qui montrent que l'acquisition des processus linguistiques est reflétée par des activations plus fortes et plus focales suggérant une meilleure mobilisation des ressources.

Enfin, une étude sur l'effet de la consistance orthographique a été menée sur des enfants âgés de 9 à 15 ans (Bolger, Hornickel, Cone, Burman, & Booth, 2008). Il était demandé aux participants de réaliser une tâche d'épellation, qui consistait à appuyer sur un bouton lorsque le premier phonème commun aux deux mots présentés visuellement s'écrivait avec les mêmes graphèmes. Les auteurs ont montré que le gyrus frontal inférieur et le gyrus frontal médian/cortex antérieur cingulaire présentaient un effet d'inconsistance

orthographique. Ces observations suggèrent l'implication de ces régions à la fois dans l'intégration d'informations orthographiques et phonologiques ; et dans les fonctions exécutives liées à une demande cognitive plus élevée, pour la région frontale médiane. A l'inverse, une consistance orthographique plus forte était associée à des activations autours du precuneus/cortex cingulaire postérieure (réseau activé par défaut « default mode network ») suggérant des besoins en ressources cognitives moins élevés.

De manière intéressante, bien que des analyses de groupes d'âge n'aient pas été effectuées, des analyses de corrélations entre activité cérébrale et niveau de performance ont permis de mettre en évidence une sensibilité croissante du gyrus fusiforme à l'inconsistance orthographique avec l'augmentation des performances. Ce résultat suggère que le gyrus fusiforme va se spécialiser et devenir une zone de la représentation orthographique au cours de l'acquisition de la lecture et des capacités d'épellation.

Les bases cérébrales de l'acquisition de la lecture peuvent également nous apporter quelques informations quant aux possibles évolutions du réseau cérébral de l'écriture durant l'apprentissage. Plusieurs auteurs ont noté une différence d'engagement d'un certain nombre de régions cérébrales avec l'acquisition de la lecture. Turkeltaub, Gareau, Flowers, Zeffiro, & Eden, 2003 ont notamment relevé un plus fort engagement de régions situées dans l'hémisphère gauche tel que les gyri frontal inférieur et temporal médian et un désengagement de celles situées dans l'hémisphère droit (précuneus, gyrus fusiforme, sulcus temporale inférieur) en corrélation avec l'augmentation des performances en lecture. Ces observations sont en accord avec une étude réalisée sur des enfants à risque de développer des troubles de la lecture, pour lesquels le patron d'activation inverse était observé (Simos et al., 2000).

Enfin, l'acquisition de l'écriture est un domaine de prédilection pour observer les phénomènes de recyclage et de réorganisation neuronaux, notamment au niveau de la région occipito-temporale ventrale (VWFA). Cette dernière région voit son activité se sensibiliser à la présentation visuelle de chaines de lettres (mots et pseudo-mots), avec l'acquisition de la lecture (Dehaene et al., 2015; Ramus, 2004; Shaywitz et al., 2002; Turkeltaub et al., 2003).

Dans le cadre de l'écriture nous pouvons supposer l'observation d'un engagement croissant de régions cérébrales impliquées dans les processus orthographiques tels que le gyrus frontal inférieur et le gyrus fusiforme en lien avec les performances en écriture. De plus, un désengagement de régions cérébrales situées dans l'hémisphère droit devrait être observé. Eventuellement un schéma similaire pourrait être relevé pour les régions motrices telles que le PMd, le SPL et le cervelet.

3.1.2 L'apprentissage moteur de l'écriture : Evolution des paramètres cinématiques et contrôle du geste

Stades d'acquisitions du geste d'écriture

C'est aux alentours de 3 ans, lors des premiers tracés de lettres, que l'enfant apprend à maintenir une posture correcte du bras par rapport à son tronc (Blote, Zielstra, & Zoetewey, 1987; Bullinger, 1988). Il apprend également à tracer les lettres selon une convention bien précise ou « grammaire de l'action », en traçant les traits de gauche à

droite, de haut en bas et les traits verticaux avant les traits horizontaux (Goodnow & Levine, 1973; Ninio & Lieblich, 1976).

Ce sont à la fois les aspects qualitatifs (forme des lettres, régularité de la production, respect de la marge et de la ligne, fluidité, profil de vitesse…) et quantitatifs (nombre de lettres produites par minute, vitesse du geste …) qui permettent de suivre l'évolution de l'acquisition du geste d'écriture (Ajuriaguerra, Auzias, & Denner, 1971) . L'une des études descriptives les plus complètes a été réalisée par Mojet, (1991) sur 300 enfants de 7 à 12 ans (CE1 à 6e) lors d'une tâche d'écriture d'un court texte que les participants pouvaient relire plusieurs fois. Chaque essai a été évalué par 14 items que l'on peut regrouper en 4 grands groupes : l'espacement, la forme, le mouvement et la vitesse. Chacun de ces items pouvait être noté de 0= très bien à 4= très mauvais. Les essais ont également été évalués par les professeurs des participants, chacun selon leurs propres critères. Les évaluations de l'écriture par les 14 items ont été corrélées avec celles des professeurs. Selon Mojet, (1991), ce sont la qualité et la fréquence de production qui sont les plus corrélées et qui sont donc, les plus pertinentes pour se rendre compte de l'acquisition du geste moteur.

D'après De Ajuriaguerra, Auzias, & Denner, (1971) il existe trois stades du développement de la graphomotricité.

Au début du stade précalligraphique de 6 à 7 ans les lettres sont mal formées (cabossées) et le tracé est incertain. Peu à peu l'enfant lie mieux les lettres, respecte de mieux en mieux la ligne, et va avoir un tracé plus sûr et moins tremblant. Cette étape atteste du début de l'acquisition d'une maturité motrice. Va suivre le stade dit de calligraphie infantile de 8 à

10 ans. A ce stade l'enfant présente une écriture soignée, se focalise sur la qualité du tracé afin de se conformer aux modèles imposés par le système scolaire.

Après 10 ans, une rupture s'opère avec la phase post calligraphique. L'écriture s'étant automatisée, l'objectif de l'enfant n'est plus de se conformer aux normes scolaires mais de gagner en vitesse. On observe donc une détérioration de la lisibilité en faveur d'une production accrue (voir aussi Freeman, 1914; Mojet, 1991; Rigal, 1976).

Ainsi lors de l'acquisition de l'écriture, on va donc observer une évolution monotone de la fréquence et de la qualité de la production ainsi qu'une évolution discontinue du paramètre de lisibilité (Zesiger, 1995) et notamment d'un déclin aux alentours de 9 ans (Graham, Berninger, Weintraub, & Schafer, 1998; Mojet, 1991).

Point méthodologique

Mesure du niveau de la graphomotricité : Le BHK

Tout comme pour le niveau d'orthographe, il était nécessaire d'évaluer le niveau graphomoteur des participants. Pour cela nous avons choisi une méthode d'évaluation rapide le « BHK », un test psychomoteur qui se réalise sur papier. Le test consiste en la copie d'un texte durant 5min, à vitesse d'écriture habituelle, sur une feuille non quadrillée. Il existe deux versions du test, qui ont été étalonnées sur de larges populations. La version « enfant » sur des niveaux scolaires allant du CP au CM2 et la version « adolescent » qui s'étend de la 6e à la 3e. Ces deux versions divergent non pas sur la nature et les conditions du texte à recopier mais sur les critères d'évaluation. Dans la version enfant, il y a en effet 13 critères de qualité de l'écriture qui ne sont évalués que sur le premier paragraphe (ex :

taille, respect de la marge et de la ligne, liaisons entre les lettres, distances entre les mots…) ainsi qu'un indice de vitesse (nombre de caractères écrits en 5 minutes). Pour l'adolescent (et par extension l'adulte), il y a 9 critères de qualité (variation de hauteur des lettres troncs, hauteur relative des lettres troncs et des lettres avec hampe et /ou jambage, lettres ambiguës, parallélisme des lignes …) qui ne sont évalués qu'à partir du deuxième paragraphe, et également un indice de vitesse (fréquence d'inscription). Une cotation très précise est rendue possible par l'utilisation de calques standardisés.

Comme pour les mesures du niveau d'orthographe, ces mesures du niveau de graphomotricité seront utilisées comme régresseurs dans certaines analyses IRM de second niveau afin de tester de possibles liens entre activités cérébrales et maîtrise du geste d'écriture.

Changement dans la cinématique de l'écriture

L'utilisation de tablette graphique dans le but d'étudier l'évolution de l'acquisition du geste d'écriture, a permis de décrire plus précisément l'évolution du geste (Palmis et al., 2017a).

A l'âge de 5 ans on observe une production motrice dysfluente caractérisée notamment par un grand nombre d'inversions sur la courbe de vitesse. A cet âge, l'écriture est constituée d'une succession de nombreux petits segments réalisés sous un fort contrôle visuel. De plus le manque de fluidité est également expliqué par un grand nombre de levers et d'arrêts très longs. Globalement, l'écriture est très lente (ex : environ 40 s pour écrire le mot « lapin », figure 15), et de grande taille.

Avec l'âge et l'apprentissage ces paramètres évoluent drastiquement. Ainsi à 7 ans, le nombre d'arrêts, de levers et d'inversions sur la courbe de vitesse a considérablement diminué. De la même façon, la vitesse d'écriture va augmenter de manière significative (ex : le « mot » lapin est écrit en environ 4 s). Enfin après 9 ans, l'écriture tend à beaucoup se rapprocher de celle de l'adulte. Lorsque l'écriture commence à être automatisée, on observe un profil de vitesse identique, c'est-à-dire avec le même nombre d'inversions sur la courbe de vitesse. Toutefois, l'écriture reste un peu moins rapide (3 s pour écrire le mot « lapin » à 7 ans contre 2 s chez l'adulte) et présente quelques arrêts supplémentaires. (Figure 16, Palmis et al., 2017)

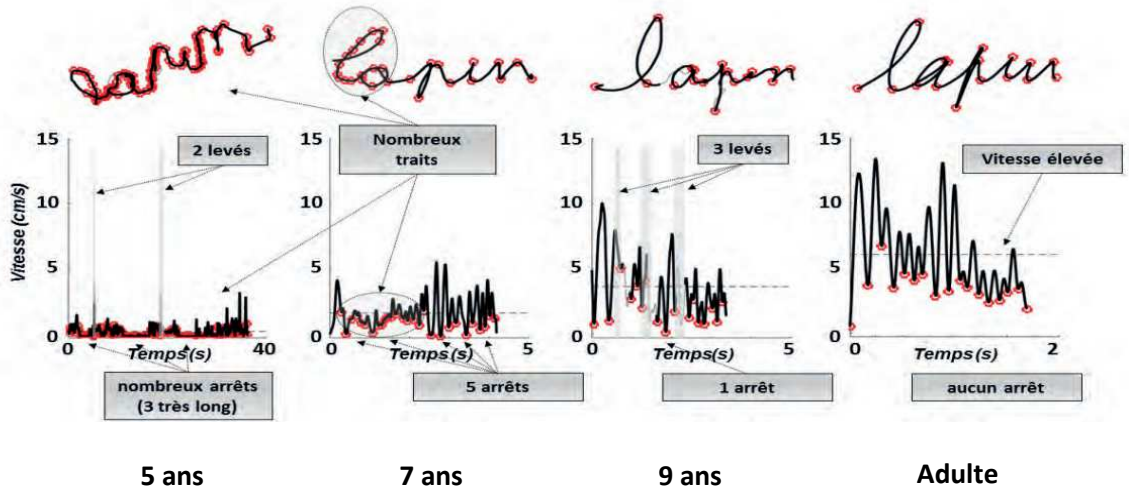


Figure 16 : Evolution des paramètres cinématiques de l'écriture en fonction de l'âge. Représentation de l'écriture du mot « lapin » et des profils de vitesse associés, chez trois enfants âgés de 5, 7 et 9 ans, ainsi que chez un adulte. Les minimas de vitesses sont indiqués par les cercles rouges. Le nombre de levers de stylo et d'arrêts sont également représentés. (Palmis et al., 2017a)

Ce profil évolutif a cependant été sujet à débat. Certains auteurs sont d'accord avec cette évolution linéaire des paramètres cinématiques de l'écriture avec l'âge (Mojet, 1991;

Zesiger et al., 1993; Zesiger, 1992), d'autres ont suggéré une évolution discontinue (Meulenbroek & van Galen, 1988; Meulenbroek & Van Galen, 1989), aussi bien lors de tâches d'écriture de lettres isolées (Meulenbroek & van Galen, 1988; Rueckriegel et al., 2008) que de bigrammes (Meulenbroek & Van Galen, 1989). Une rupture survient notamment autour de l'âge de 8-9ans durant lequel une régression des performances (fluidité, vitesse moyenne, longueur du tracé…) est observée. Selon ces auteurs les performances réaugmentent puis se stabilisent vers 11/12 ans. Selon ces observations l'âge de 8-9 ans apparait être un âge de transition important qui aurait le mérite d'être étudié pour évaluer la stabilisation des représentations motrices de l'écriture.

Ces données peuvent être rapprochées de l'étude de Hay, (1978), qui a notamment montré que lors d'une tâche mettant en jeu des mouvements de pointage, les profils de vitesse étaient bien plus saccadés autours de 7-8 ans que pour les enfants plus jeunes ou plus âgés.

A l'inverse, Mojet, (1991), n'a observé aucune discontinuité des paramètres cinématiques (excepté la pression) de l'écriture chez 219 enfants du grade 1 à 6 (CP à la 6e , environ 5/6 à 11/12 ans) écrivant des pseudo-mots et Zesiger et al., (1993) a observé une discontinuité uniquement au niveau de la variabilité des productions en fonction de l'âge chez 60 filles de 8 à 12 ans lors de l'écriture de séquences de 6 lettres (mots ou pseudo-mots). La variabilité de production de différents indices (durée d'écriture, vitesse moyenne) a en effet tendance à diminuer avec l'âge mais une augmentation temporaire est observée à l'âge de 10 ans.

En outre, quelque soit la position des auteurs sur le caractère monotone ou non de l'évolution de la maîtrise du geste d'écriture, c'est vers l'âge de 9 ans que la période de transition la plus importante survient (Meulenbroek & Van Galen, 1988; Meulenbroek &

Van Galen, 1989; Mojet, 1991; Rueckriegel et al., 2008; Zesiger, 1995; Zesiger et al., 1993; Zesiger, 1992). Ensuite, bien qu'après 10 ans, l'écriture soit automatisée pour une majorité d'enfants, les habiletés motrices continuent de se développer durant l'adolescence. En effet, des différences entre les paramètres cinématiques de l'écriture d'enfants de 12 ans et d'adultes peuvent être relevées (Zesiger, 1992).

Ces variations des paramètres cinématiques avec l'âge sont expliquées par beaucoup d'auteurs par un changement de stratégie dans le mode de contrôle de l'écriture, que nous aborderons dans la prochaine partie, avec l'apprentissage. Cependant, le modèle AVITEWRITE développé par Grossberg & Paine, (2000) et Paine, Grossberg, & Van Gemmert, (2004) propose que ce profil évolutif reflète l'apprentissage progressif de l'écriture. Au début de l'apprentissage de petits segments successifs seraient produits avec beaucoup d'erreurs et seraient hautement contrôlés. A cette étape, la différence entre la position souhaitée et réelle de la pointe du stylo est intégrée et utilisée afin d'ajuster le mouvement. L'évolution des paramètres cinématiques témoignerait donc du passage de cette stratégie à la maitrise complète des programmes moteurs et découlant sur la capacité à anticiper les traits suivants (Kandel & Perret, 2015).

Le contrôle de l'écriture

L'acquisition du geste d'écriture est rythmée par des changements dans le mode de contrôle. L'enfant, passe en effet par différentes stratégies avant d'atteindre une maîtrise égale à celle observable chez l'adulte (Chiappedi et al., 2012; Palmis et al., 2017; Zesiger, 1995; Zesiger, Deonna, & Mayor, 2000).

Aux alentours de 5 ans, l'enfant va adopter un mode de contrôle balistique. A cet âge il est incapable d'utiliser les retours sensoriels pour contrôler son geste. Cependant, les programmes moteurs n'étant pas du tout intégrés, le tracé est extrêmement saccadé et imprécis. Entre 5 et 7 ans une transition vers un mode de contrôle rétroactif commence à s'opérer. Ici l'écriture est exécutée sous un fort contrôle sensoriel notamment visuel et proprioceptif (Freeman, 1914; Meulenbroek & Van Galen, 1986; Meulenbroek & Van Galen, 1988; Palmis et al., 2017). Les programmes moteurs n'étant pas mémorisés, le retour visuel de la partie distale de la main et de la trace va permettre un contrôle et un ajustement du geste en ligne. Il est important de souligner ici le caractère différent du contrôle rétroactif observé chez l'enfant et l'adulte. Pour les premiers, il s'agit bien de contrôler le geste et d'assurer une bonne réalisation de la trace écrite. Pour les seconds (comme préciser dans le chapitre 1.2.2) il s'agit de contrôler l'agencement de l'écriture dans l'espace (respect de la ligne…) ainsi que de mettre à jour la mémoire de travail.

Enfin vers 9-10 ans les programmes moteurs étant parfaitement mémorisés, la production motrice devient complétement proactive c'est-à-dire anticipée et implémentée en s'appuyant sur un modèle interne (Copley & Ziviani, 1990; Meulenbroek & van Galen, 1986; Meulenbroek & van Galen, 1988; Palmis et al., 2017; Schmidt & Lee, 2005; Zesiger, 1995). On observe donc autours de 9 ans le passage d'un mode de contrôle orienté vers la production du tracé (le produit), à un mode de contrôle orienté vers les processus régissant le déroulement des programmes moteurs (Palmis et al., 2017a).

Cette évolution permet de libérer des ressources attentionnelles qui vont pouvoir être redirigées afin de réaliser plusieurs tâches cognitives en parallèle (Berninger & Swanson, 1994; Chanquoy & Alamargot, 2001, 2002; Hasher & Zacks, 1979; Jones & Christensen, 1999; Kandel & Perret, 2015; Tucha et al., 2008).

Quelques auteurs ont voulu évaluer le rôle des retours visuel et proprioceptif (kinesthésique) chez l'enfant en les modifiant, les supprimant ou en les entrainant. Cependant les résultats ne sont pas toujours concordants.

L'étude de Søvik, (1974) n'a pas mis en évidence d'interaction entre le type de retour visuel (normal ou distordu) et l'âge chez des enfants de 7, 9 et 11 ans durant l'écriture. Au contraire une perturbation plus importante de l'écriture chez les 8/9 ans par rapport aux 10-12 ans ou aux adultes est observée lorsque le retour visuel est supprimé (Chartrel & Vinter, 2006; et Zesiger, Mounoud Anabir et Pallay dans Zesiger, 1995).

De même, quelques études, chez l'enfants, ont montré une amélioration des performances d'écriture à la suite d'un entrainement des capacités kinesthésiques (Laszlo & Bairstow, 1984; Laszlo & Broderick, 1991; Laszlo & Bairstow, 1985) ainsi qu'une corrélation positive entre qualité de l'écriture et niveau de sensibilité kinesthésique (Copley & Ziviani, 1990), suggérant une importance des retours kinesthésiques durant l'acquisition de l'écriture manuscrite. A l'inverse d'autres études ont montré des résultats contraires (Doyle, Elliott, & Connolly, 1986; Elliot, Connolly, & Doyle, 1988 Lord & Hulme, 1987; Sudsawad, Trombly, Henderson, & Tickle-Degnen, 2002). Ainsi, bien que les retours visuel et proprioceptif soient considérés comme cruciaux pour l'acquisition du geste moteur, leurs rôles exacts sont toujours sujets à débat et demeurent flous.

Dans notre deuxième étude le rôle du retour visuel a été important à prendre en compte pour l'interprétation de nos résultats. En effet, nous avons fait le choix de supprimer ce retour pour éviter les activations cérébrales liées à la lecture et donc pour faciliter nos interprétations. Il nous a donc paru important de comprendre dans quelle

mesure ce retour visuel était important chez les enfants de 8-10 ans (pour plus d'information voir partie 3.2.2, résultats complémentaires de la 2e étude et la discussion).

3.2 Bases neurales de l'écriture chez l'enfant

Etudier les changements cérébraux sous-tendant l'acquisition de l'écriture n'est pas une tâche des plus aisées, tant d'un point de vue théorique que méthodologique. Tout d'abord l'acquisition de l'écriture se fait dans le cadre du développement cérébral, durant l'enfance et l'adolescence. Par exemple, une augmentation de la quantité de la matière grise et de la matière blanche va se produire entre 6 et 10 ans avant de diminuer durant l'adolescence (Gogtay et al., 2004; Wilke, Krägeloh-Mann, & Holland, 2007). En parallèle la densité des fibres cortico-spinales augmente de manière continue (Barnea-Goraly et al., 2005; Giedd et al., 2009; Giedd et al., 1999; Mills et al., 2016; Paus, 1999; Wilke et al., 2007). Cette évolution dynamique survient de manière concomitante à l'acquisition de l'écriture et au développement des habiletés motrices en générale. Ainsi, il peut être difficile d'interpréter ce qui attrait à l'acquisition de l'écriture ou ce qui relève du développement cérébral général.

Par ailleurs, l'étude d'enfants en IRM fonctionnelle est rendue très difficile dû à la sensibilité de cette méthode aux mouvements de la tête. Les enfants étant déjà sujets à de nombreux mouvements, une tâche motrice telle que l'écriture réalisée en position allongée rend l'analyse de données d'autant plus délicate.

Ces difficultés expliquent en partie pourquoi, à notre connaissance, aucune étude comparant le réseau de l'écriture d'enfants à celui d'adultes en IRM fonctionnelle n'a été publiée.

Cependant, quelques études comparant des enfants de différents niveaux entre eux peuvent nous aider à comprendre l'évolution des activités cérébrales accompagnant l'acquisition de l'écriture. De plus, l'écriture manuscrite est une habileté motrice dont

l'apprentissage a la particularité de s'étendre sur plusieurs années durant le développement. De cette façon, l'apprentissage moteur et en particulier l'apprentissage d'un instrument de musique qui requiert également une coordination de séquences de mouvements fins peut nous donner des éléments de réponses.

3.2.1 Corrélats cérébraux de l'acquisition de l'écriture

Comparaison de bons et mauvais scripteurs

Les travaux de Richards et al., (2015); Richards et al., (2011), sont les seuls à avoir exploré les corrélats cérébraux de la production d'écriture chez l'enfant à l'aide de l'IRM fonctionnelle, d'analyses de connectivité ou d'IRM de diffusion (connectivité cérébrale). Cependant leurs objectifs n'étaient pas de caractériser les substrats neuronaux de l'acquisition de l'écriture mais de comprendre ce qui différencie un bon d'un mauvais scripteur ou ce qui distingue des enfants dysgraphiques ou dyslexiques d'enfants typiques. Ainsi ces études n'apportent pas de description générale du réseau de l'écriture chez l'enfant. Toutefois, leurs données peuvent nous permettre d'émettre des hypothèses quant à l'évolution du réseau de l'écriture manuscrite durant son apprentissage.

Richards et al., (2011) ont fait écrire des lettres connues et hautement pratiquées ainsi que des pseudo-lettres à des enfants de 10-12 ans. Les enfants étaient séparés en deux groupes : les bons scripteurs, qui au vu de leurs âges avaient très certainement automatisé leur geste d'écriture, et les mauvais scripteurs qui étaient moins susceptibles d'avoir atteint cette automatisation. De nombreuses régions étaient activées de manière commune aux deux groupes. Cependant, le système visuel, ainsi que des régions pariétales et cérébelleuses étaient suractivés chez le groupe « mauvais scripteurs ». De

plus, il s'est avéré que les activations de ce groupe étaient plus étendues que celles des bons scripteurs (Figure 17).

En outre, des différences entre les deux groupes spécifiques aux conditions ont également été observées. Aucune différence n'était observée pour le groupe « mauvais scripteur » entre les deux conditions. En revanche, les régions prémotrice gauche, pariétale gauche, cérébelleuse droite ainsi que le gyrus fusiforme gauche étaient engagés de manière plus importante chez les enfants « bons scripteurs » lors de l'écriture de pseudo-lettres que pour l'écriture de lettres. Par ailleurs, l'activité du gyrus fusiforme gauche des enfants « bons scripteurs » était également plus fortement activée pour l'écriture de lettres comparées aux pseudo-lettres. Cette activité était individuellement significativement corrélée à des mesures de lisibilité de l'écriture de lettres et de codage orthographique. Ces données suggèrent une relation entre l'activation du gyrus fusiforme, le codage des lettres individuelles et les compétences orthographiques durant l'enfance, ainsi que l'importance des interactions entre régions cérébrales visuelles et motrices durant l'acquisition de l'écriture.

Ces données sont compatibles avec celles de Richards et al., (2015) qui ont mis en évidence, chez des enfants/adolescents de 9 à 15 ans (moyenne d'âge 12 ans), une connectivité fonctionnelle plus forte aux niveaux de 3 points : le precuneus, le cortex temporo-occipital and le gyrus frontal inferieur gauches, pour les enfants dysgraphiques que pour les enfants typiques. De plus, une meilleure intégrité des faisceaux de matières blanches chez les enfants typiques était observée.

Enfin, Richards, Berninger, & Fayol, (2009) ont comparé de bons et mauvais scripteurs âgés de 10-12 ans lors d'une tâche de mémorisation de séquences motrices réalisées avec les doigts. Ils ont pu montrer une sous activation des régions fronto-pariétales incluant le

cortex prémoteur dorsal, le cortex occipito-temporal inférieur et le cervelet chez les « mauvais scripteurs ».

Une écriture automatisée étant liée à une activation plus optimale des circuits neuronaux sous-tendant la planification de séquences de mouvements, on peut supposer qu'une écriture plus efficace se traduira (en partie) par des activations plus restreintes, par une connectivité fonctionnelle plus réduite et efficiente ainsi que par une maturation de la matière blanche. Ainsi, des enfants normo-scripteurs seront plus à même de mobiliser les régions sous-tendant l'apprentissage moteur lors de l'apprentissage de nouvelles formes graphiques, que des mauvais scripteurs ou des enfants normo-scipteurs plus jeunes.

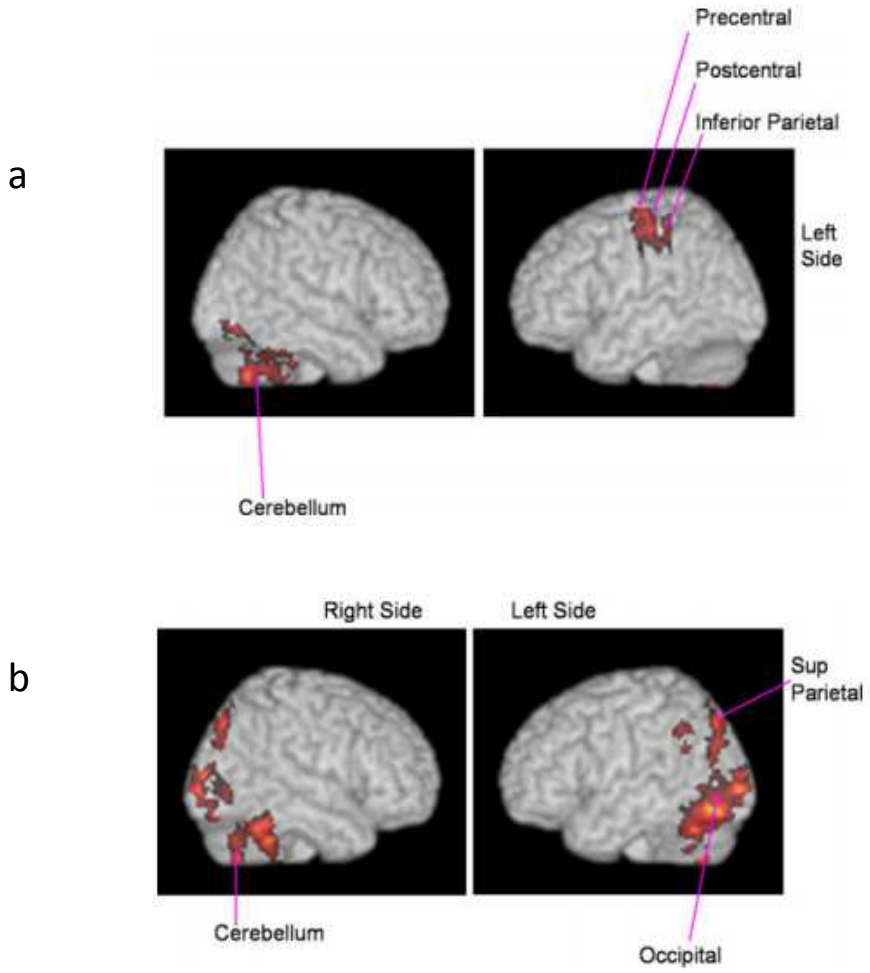


Figure 17 : Activation de groupe pour le contraste d'écriture de lettres nouvelles vs familières. (a) groupe d'enfants « bons scripteurs », (b) groupe d'enfant « mauvais scripteurs. »

3.2.2 Contribution des études sur l'apprentissage moteur

Corrélats neuronaux de l'apprentissage moteur

L'étude des bases neurales de l'apprentissage moteur en général peut nous permettre d'appréhender les changements cérébraux accompagnant l'acquisition de l'écriture. Néanmoins, pour des raisons très certainement identiques à celles avancées plus tôt aucune étude, à notre connaissance, n'a étudié l'apprentissage moteur à l'aide de

techniques d'imageries cérébrales chez l'enfant. Certaines études ont cependant montré des points communs entre apprentissage moteur chez les enfants et chez les adultes, avec notamment l'implication du réseau cortico-cérébelleux (Doyon et al., 2003; Hardwick et al., 2013; Zwicker, Missiuna, Harris, & Boyd, 2011). Il existe cependant probablement des différences. A titre d'exemple, Adi-Japha, Badir, Dorfberger, & Karni, (2014) et Ashtamker & Karni, (2013) ont montré que les enfants avaient de meilleurs capacités de consolidation de l'apprentissage d'une séquence motrice que les adultes. L'étude de l'apprentissage moteur chez l'adulte en imagerie cérébrale demeure toutefois un cadre intéressant pour comprendre les mécanismes mis en jeu chez l'enfant.

L'apprentissage moteur se fait selon deux phases avant d'atteindre l'automatisation. Ainsi, les circuits neuronaux mis en jeu durant les différentes phases d'acquisitions et lorsque le mouvement est automatisé ne seront pas les mêmes (Figure 18).

La première appelée « stade précoce, rapide ou à mémorisation à court terme », correspond, comme son nom l'indique, aux prémices de l'apprentissage. On peut supposer que les jeunes enfants qui apprennent à écrire sont à cette étape. Ce stade est caractérisé par des mouvements lents et imprécis mais par une progression très rapide. Le retour visuel y est extrêmement important. Swett, Contreras-Vidal, Birn, & Braun, (2010) ont montré, à l'aide de données d'imagerie, une très forte activation du système visuel lorsqu'ils ont contrasté les premiers essais de la réalisation d'une séquence graphomotrice à des essais plus tardifs dans l'apprentissage. Ces données concordes avec les caractéristiques comportementales décrites chez les jeunes enfants en cours d'acquisition de l'écriture. Plusieurs études de neuroimagerie et de neuropsychologie ont démontré que cette phase précoce était dans un premier temps sous-tendue par une

boucle cortico-cérébelleuse puis par des activations plus profondes (ganglions de la base dont le striatum) qui permettent la consolidation notamment durant le sommeil (Doya, 2000; Doyon, Owen, Petrides, Sziklas, & Evans, 1996; Doyon et al., 2003; Doyon & Benali, 2005; Doyon & Ungerleider, 2002; Grafton, Woods, & Tyszka, 1994; Jenkins, Brooks, Nixon, Frackowiak, & Passingham, 1994; Swett et al., 2010).

La phase qui nous a plus particulièrement intéressés pour ce travail de thèse, est la seconde dite « tardive, lente ou à mémorisation à long terme ». Le groupe d'âge 8-11 (CE2 ou CM2), sur lequel se concentre notre seconde étude se trouve dans cette seconde phase, ou à la fin de cette seconde phase pour les plus âgés. D'un point de vue comportemental, c'est une phase d'apprentissage lent durant laquelle les habiletés motrices apprises vont être consolidées. Le geste sera rapide, précis, peu variable (Krakauer & Mazzoni, 2011) et très peu dépendant des retours sensoriels (Halsband & Lange, 2006), c'est-à-dire plus proactif. Bien qu'une amélioration des performances reste possible, elle est de très faible amplitude, et va tendre vers un plateau. A la fin de cette phase de consolidation l'exécution motrice devient complètement automatisée (Doyon et al., 1996; Grafton et al., 1994). De manière générale cette phase est sous-tendue par une boucle cortico-striatale incluant les cortex moteur primaire, somatosensoriel, prémoteur dorsal, pariétal et l'aire motrice supplémentaire et des régions plus profondes telles que le thalamus et les ganglions de la base (incluant le striatum).

Comme son nom l'indique, durant la "phase de mémorisation à long terme", les capacités motrices sont durablement mémorisées et peuvent être sollicitées de manière totalement efficace même après une longue période sans pratique. D'un point de vue cérébral la transition d'un fort contrôle visuel vers une stratégie plus proactive s'accompagne d'un déplacement des activations des régions antérieures vers les régions plus postérieures du

cerveau (Floyer-Lea & Matthews, 2005). Les régions préfrontales étant connues pour leur rôle dans le contrôle exécutif, les processus attentionnels et la mémoire de travail, ce changement traduit donc le passage à une performance plus automatisée (Kelly & Garavan, 2005).

Enfin lorsque le mouvement est pleinement automatisé, ce qui correspondrait à l'écriture adulte, les processus permettant la production et la rétention du geste se trouveraient sous la régie de la boucle cortico-striatale. Etonnamment, les modèles de l'apprentissage et plus particulièrement de la dernière étape de rétention ne font pas mention du cervelet. De plus en plus d'études et de théories lui prêtent pourtant un rôle crucial dans les modèles internes directs (Koziol et al., 2014; Wolpert, Miall, & Kawato, 1998), et donc dans la rétention d'habiletés motrice acquises. Le cervelet sous-tendrait, du moins en partie, les mécanismes proactifs caractéristiques de l'écriture experte.

En plus de ces deux boucles cortico-striatale et cortico-cérébelleuse, deux autres régions, le cortex moteur primaire et le cortex prémoteur dorsal, semblent être cruciales pour l'apprentissage moteur et sont également activées de manière systématique lors de l'écriture.

Le cortex moteur primaire est impliqué dans les deux phases d'apprentissage (Doyon et al., 2003; Palmis et al., 2017) et est également activé de manière non spécifique lors de l'écriture préférentiellement à la tâche contrôle, chez l'adulte (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). Par ailleurs, il a été montré qu'une excitation du cortex moteur primaire controlatéral, à l'aide de la TMS, permettait l'amélioration de l'apprentissage moteur à la fois chez l'enfant et l'adulte lors de la phase précoce (Hollis, Zewdie, Kuo, Hilderley, & Kirton, 2019; Narayana et al., 2014). Des modifications de la plasticité cérébrale autour de cette région ont été observées entre les deux phases d'apprentissage.

Le cortex moteur primaire est plus fortement activé lors de la réalisation de la tâche motrice, et son seuil d'excitabilité est plus bas. La zone corticale ciblant les muscles utilisés s'élargit lors de la phase tardive (Galea, Vazquez, Pasricha, de Xivry, & Celnik, 2011; Halsband & Lange, 2006; Hardwick et al., 2013; Karni et al., 1995; Pascual-Leone et al., 1995a). Ces résultats suggèrent un meilleur recrutement des unités motrices avec l'apprentissage et un rôle conséquent du cortex moteur primaire dans la rétention des mouvements automatisés et donc dans le geste d'écriture (Kadmon Harpaz et al., 2014).

Le cortex prémoteur dorsal et quant à lui activé de manière consistante dans des tâches d'apprentissage moteur présentes dans la méta-analyse de Hardwick et al., (2013). Du fait de sa connectivité privilégiée (cortex moteur primaire, régions pariétales, projections spinales). Il met également en avant son rôle dans la sélection motrice et dans l'intégration des informations visuo-spatiales durant des tâches impliquant la mémoire de travail. Ces idées sont en accord avec celles avancées par Halsband & Lange, (2006) dans leur revue. Bien que ces derniers ne distinguent pas les cortex prémoteurs dorsal et ventral, ils suggèrent que le cortex prémoteur serait engagé dans les processus de représentations des associations entre des informations sensorielles (repère spatiaux) et commandes motrices durant la phase précoce. Ce contrôle visuo-moteur du mouvement est en adéquation avec l'idée que cette région (l'aire d'Exner) serait un centre de l'écriture forgé depuis l'enfance (Nielsen, 1946).

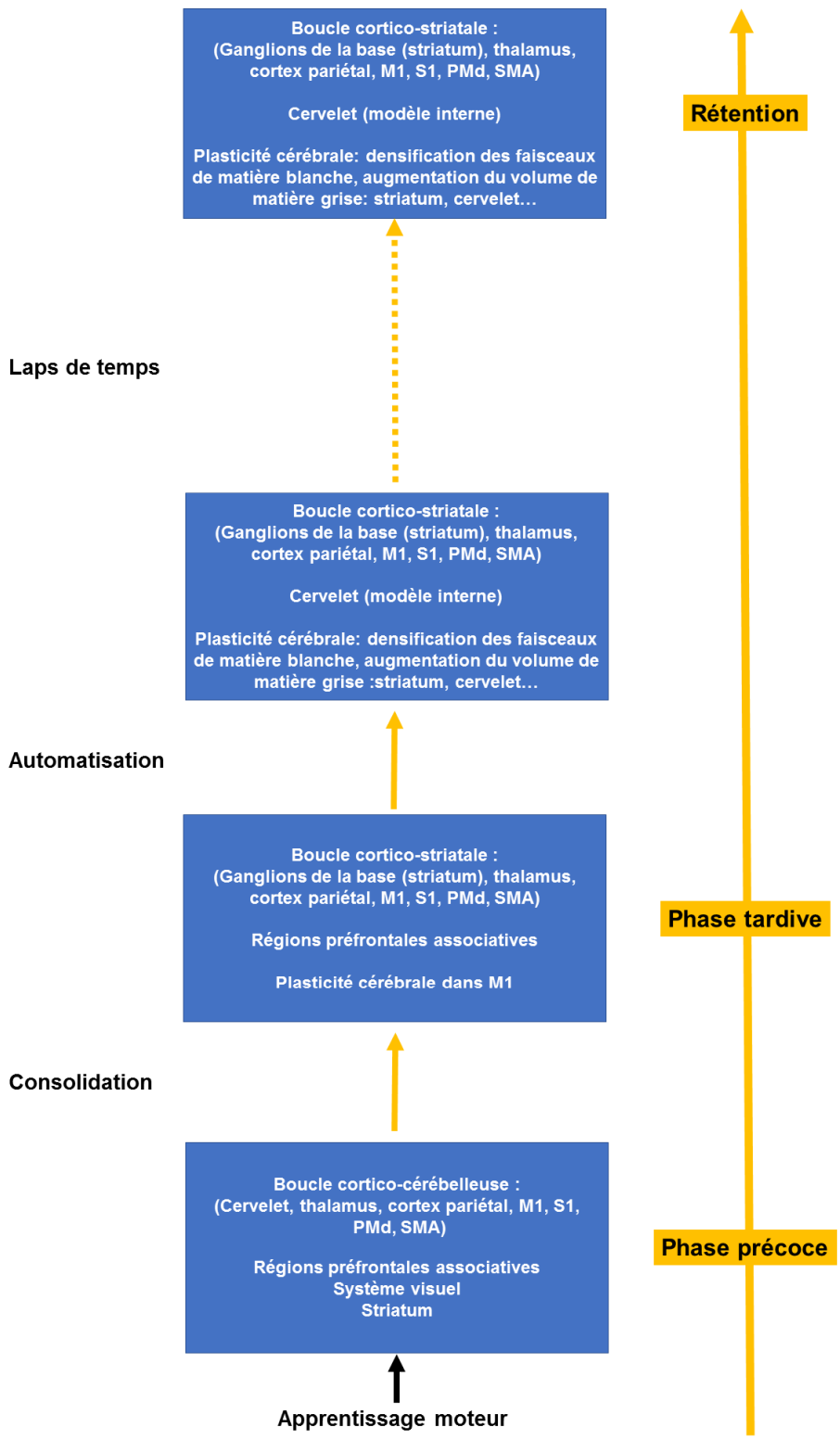


Figure 18 : Phases rythmant l'apprentissage de séquences motrices et réseaux corticaux qui leur sont associés. M1 : cortex moteur primaire, S1 : cortex somatosensoriel primaire, PMd : cortex prémoteur dorsal, SMA : aire motrice supplémentaire

Corrélats neuronaux de l'expertise motrice : exemple des apprentissages de longue durée.

L'apprentissage de la musique ou d'un sport est bien souvent commencé très jeune et a la particularité de s'étendre sur plusieurs années avant d'être complètement maîtrisé. Cette acquisition de séquences de gestes très précises se déroule alors dans le même contexte développemental que l'écriture. Les phases précoce et tardive vont donc être très étendues (Dayan & Cohen, 2011) ce qui n'est pas le cas des études classiques de l'apprentissage moteur qui dans le meilleur des cas s'étalent sur quelques semaines. Hund-Georgiadis & Von Cramon, 1999; Karni et al., 1995; Lotze, Scheler, Tan, Braun, & Birbaumer, 2003 et Milton, Solodkin, Hluštík, & Small, 2007 ont montré que la maîtrise d'un instrument de musique ou d'un sport était caractérisée par des intensités d'activations différentes (plus fortes au niveau du M1 controlatérale et le cervelet ipsilatéral, et plus faibles au niveau des PMd et SMA bilatéraux) et plus focales lors de tâches associées à leurs habiletés chez les professionnels comparés aux novices. Toutefois, certaines études ont mis en évidence le pattern inverse avec une activation moins importante des cortex moteurs primaire et secondaire pour les pianistes professionnels (Jäncke, Shah, & Peters, 2000).

Il a également été montré que les experts présentaient des activations principalement au niveau des cortex sensorimoteur et prémoteur dorsal, du cortex pariétal supérieur et du cervelet (Lotze et al., 2003; Milton et al., 2007) suggérant que les représentations motrices mémorisées sont codées par l'activité de régions impliquées directement dans le contrôle du mouvement. Par ailleurs, Milton et al., (2007) ont montré que les différences observées avait lieu durant la préparation motrice, c'est-à-dire avant même que le geste soit effectué. Suite à cette observation, ils ont suggéré que la différence de performance entre

professionnels et novices (précision, vitesse) était due à une moins bonne planification motrice chez les non experts.

D'autres études sur les musiciens (Bengtsson et al., 2005; Gaser & Schlaug, 2003; Hutchinson, Lee, Gaab, & Schlaug, 2003; Milton et al., 2007; Schmithorst & Wilke, 2002), les sportifs (Park et al., 2011, 2009) et même sur le jonglage (Draganski et al., 2004) ont montré des modifications structurales du cerveau en lien avec l'expertise. En effet, ces études ont révélé une réorganisation de la matière grise et de la matière blanche. Par exemple une pratique intensive du basketball durant plusieurs années induirait une augmentation du volume du striatum (Park et al., 2011) et du cervelet (Park et al., 2009). Des effets similaires au niveau du volume du cervelet sont observés chez les musiciens (Gaser & Schlaug, 2003; Hutchinson et al., 2003). De manière intéressante, des modifications structurales au niveau des cortex pariétaux-frontaux (lobule paracentrale) ont aussi été reportées chez des dactylographes experts (Cannonieri, Bonilha, Fernandes, Cendes, & Li, 2007). Par ailleurs, la pratique d'un instrument de musique induit une densification de la matière blanche de la capsule interne postérieure droite, en comparaison à des non-musiciens. De plus, plusieurs régions (enfants : capsule interne, corps calleux (isthmus); adolescents : faisceau arqué; adultes : corps calleux (splenium)) ont une mesure de densification (FA) corrélée au temps de pratique (Bengtsson et al., 2005).

En termes d'apprentissage moteur l'écriture non automatisée d'un enfant pourrait ressembler au dessin. Le dessin implique des performances motrices fines et précises et donc l'implémentation de patrons graphomoteurs et est de plus, réalisée avec la même main servant à écrire. Cependant, le dessin se distingue de l'écriture par le fait que chaque geste produit, aussi bien réalisés soient-ils, ne seront pas automatisés et pas mémorisés

sous la forme d'un programme moteur spécifique. On peut alors faire l'hypothèse que les différences écriture/dessin chez l'adulte seraient comparables aux différences entre écriture experte et écriture en cours d'acquisition.

Des études en neuroimagerie ont montré que dessin et écriture étaient en certains points similaires et notamment par le fait qu'ils impliquaient le même réseau fronto-pariétal ainsi que le gyrus fusiforme. Cependant, ces deux réseaux bien qu'impliquant les mêmes régions se distinguent par la topographie fine de leurs activations. On observe donc le recrutement d'une plus grande quantité de tissus neuraux (Harrington, Farias, Davis, & Buonocore, 2007; Planton, Longcamp, et al., 2017; Yuan & Brown, 2015) ainsi qu'une activation plus bilatérale au niveau du cortex prémoteur dorsal pour le dessin alors que latéralisée à gauche pour l'écriture (tâches réalisées avec la main droite, Planton et al., 2017).

Les connaissances sur les bases cérébrales de l'apprentissage de l'écriture étant limitées, cet ensemble d'études sur l'apprentissage moteur nous a permis d'élaborer des hypothèses quant aux possibles changements cérébraux qui caractérisent l'acquisition de l'écriture (voir chapitre 4.2 le deuxième article expérimental).

Chapitre 4

Objectifs des études

Articles liés :

- Palmis, S., Velay, J. L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J. L., Habib, M., & Longcamp, M. (2019). **The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study**. *Cortex*, *113*, 111-127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024 132

- Palmis S., Velay J.L., Anton J.L., Nazarian B., Sein J. & Longcamp M.. **Development of the handwriting network in middle-age children: A coupled fMRI and kinematics study.** (Soumis) 155

Lors de ce travail de thèse, nous nous sommes intéressés à l'écriture manuscrite à l'état expert chez l'adulte et en cours d'apprentissage chez l'enfant. Notre approche a été de coupler les données cinématiques de l'écriture (recueillies sur tablette graphique IRM compatible) à des enregistrements du signal BOLD, témoignant de l'activité cérébrale au cours de l'écriture. Notre objectif principal a été de mieux décrire et de mieux comprendre l'organisation des réseaux cérébraux sous-tendant l'écriture manuscrite chez l'adulte et chez l'enfant. La partie expérimentale de ce manuscrit s'articule autour de deux études, la première s'intéressant à la mise en jeu de processus fins uniquement chez l'adulte, la deuxième, à visée plus générale, s'attache à comparer les réseaux cérébraux de l'écriture de l'adulte et de l'enfant.

4.1 Première étude expérimentale : The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study

« L'impact de la régularité orthographique sur la production de l'écriture manuscrite :

Etude couplant l'IRMf aux données cinématiques »

Le réseau de l'écriture adulte étant déjà bien établi nous voulions dans cette première étude tester la sensibilité des éléments de ce réseau à la consistance phono-orthographique des mots lors de la production du geste. En effet, nous avons vu plus tôt que l'une des limites des quelques études de neuroimagerie s'intéressant aux effets de la consistance phono-orthographique est qu'elles ne mettaient pas en jeu de production motrice. Nous avons établi un protocole expérimental consistant en une tâche d'écriture sous dictée. Cette étude nous a permis de tester directement l'hypothèse d'un traitement parallèle et interactif des processus orthographiques et moteurs.

Nous avons donc demandé à des adultes normo-scripteurs d'écrire des mots isolés sur une tablette graphique pendant que nous mesurions leur activité cérébrale par IRMf. Les mots étaient divisés en trois catégories : les mots réguliers (ex : NATURE), les mots irréguliers avec une irrégularité phono-orthographique initiale (ex : PHARMACIE) et les mots irréguliers avec une irrégularité phono-orthographique finale (ex : INSTINCT). Ce protocole nous a permis d'étudier l'effet de la consistance et de sa position au sein du mot. L'utilisation d'une tablette graphique IRM compatible a permis de vérifier les effets comportementaux dans l'environnement du scanner IRM, et d'adapter les modèles statistiques individuels, essai par essai, au déroulement temporel de l'écriture, afin de cibler les variations du signal BOLD liées à l'exécution motrice.

Nos hypothèses comportementales se basent sur des travaux antérieurs qui ont étudié l'effet de régularité sur l'exécution motrice (Delattre et al., 2006; Planton, Jucla, et al., 2017; Roux et al., 2013). C'est-à- dire, que dans le cas de l'hypothèse d'un traitement sériel et indépendant nous nous attendions à observer un effet de consistance uniquement au niveau des temps de latences. Dans le cas de l'hypothèse d'un traitement parallèle et interactif nous nous attendions à observer un effet de la consistance au niveau du temps de latence et au niveau de la production écrite. En effet, la durée d'écriture des lettres serait augmentée jusqu'à l'écriture du phonème contenant l'irrégularité.

Comme dans l'étude de Roux, McKeeff, Grosjacques, Afonso, & Kandel, (2013), (voir chapitre2), en plus du temps de latence, nous avons mesuré la durée de chaque stroke afin de calculer une mesure normalisée de la durée des lettres. Ces données ont pu être implémentées dans les analyses IRM de second niveau permettant une modélisation statistique très précise au plan individuel, qui tient compte du déroulement temporel à chaque essai. Ceci nous a permis d'analyser l'effet de la consistance phono-orthographique dans les régions orthographiques (gyrus fusiforme (FuG), gyrus frontal inférieur (IFG) gauches) et motrices (gyrus frontal supérieur, lobule pariétal supérieur gauches et cervelet antérieur droit) en relation avec la perception auditive du stimulus et avec la production du geste.

Les prédictions étaient les suivantes :

Dans le cas de l'hypothèse d'un traitement sériel et indépendant nous devions observer une modulation de l'activité du FuG et de l'IFG gauche selon la condition durant le temps de latence. Afin de gérer le traitement de l'irrégularité, leurs activités devraient être augmentées. Ces effets devraient disparaitre avec l'initiation du geste. Durant la

production motrice, seules les régions motrices devraient être activées et ce de manière identique quelle que soit la condition (Figure 19).

Dans le cas de l'hypothèse d'un traitement parallèle et interactif, nous devrions également trouver un effet d'irrégularité au niveau de l'activité du FuG et de l'IFG durant le temps de latence. Mais surtout, ces deux régions devraient également être activées durant la production écrite. Selon cette hypothèse, l'effet d'irrégularité (modulation de l'activité) devrait perdurer jusqu'à l'écriture du phonème irrégulier. Ainsi, à la fin de l'écriture, l'activité de l'IFG et du FuG serait plus forte seulement lorsque les mots présentent une irrégularité finale (les seuls pour qui l'irrégularité est encore présente). Enfin si les processus orthographiques et moteurs interagissent nous devrions observer que l'activité des régions motrices est affectée par la présence d'une irrégularité (Figure 20).

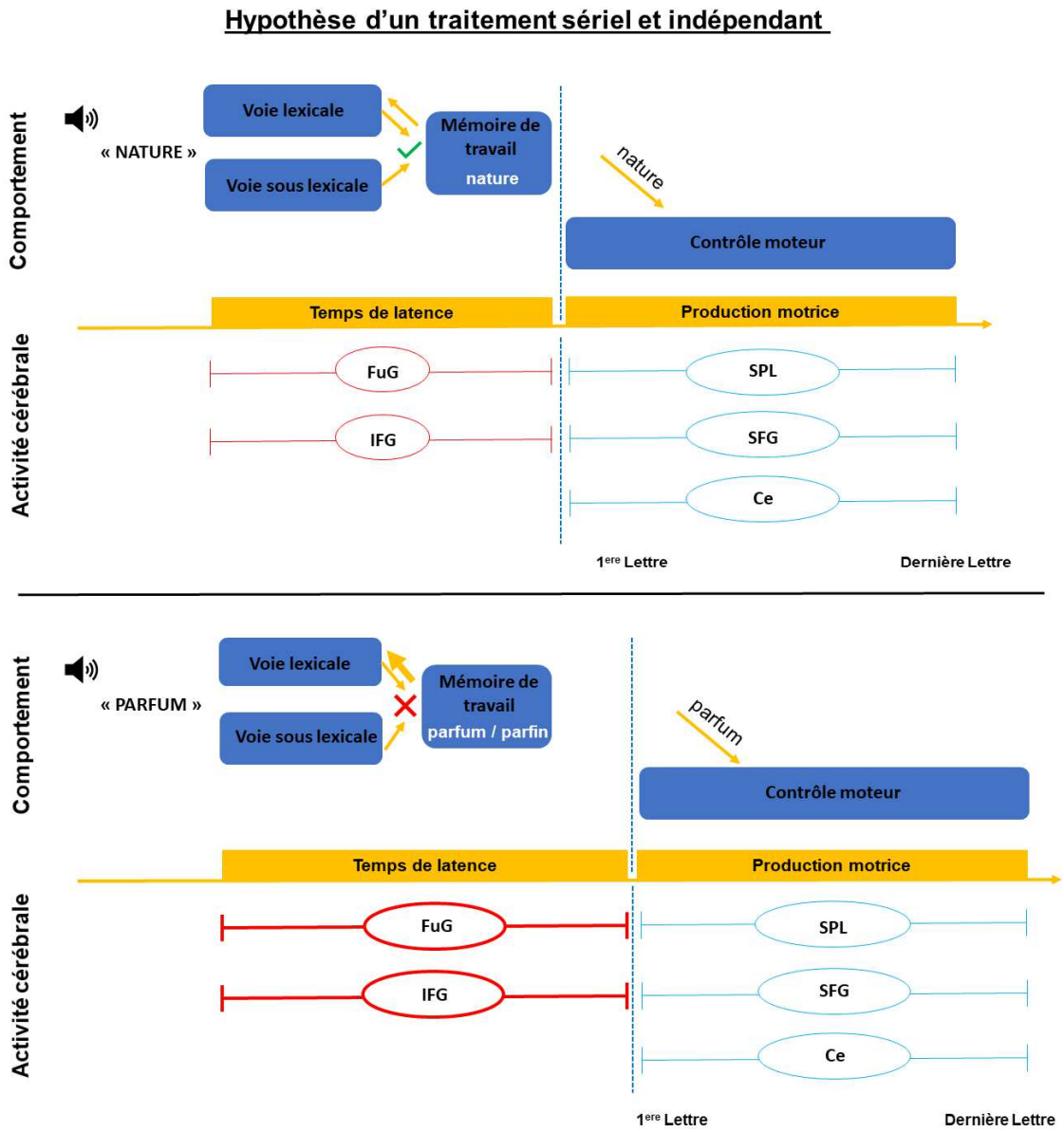


Figure 19 : Représentation de l'hypothèse d'un traitement sériel et indépendant des processus orthographiques et moteurs d'un point de vue comportemental et cérébral. (Haut) Ecriture d'un mot régulier. (Bas) écriture d'un mot irrégulier. Les différentes régions activées sont représentées dans des ovales intégrés à des segments indiquant l'étendue temporelle de l'activation. L'épaisseur des segments représente la modulation de l'activité par la variable linguistique (fine : faible activité, épaisse : forte activité). FuG : gyrus fusiforme gauche, IFG : gyrus frontal inférieur gauche, SPL : lobule pariétal supérieur gauche, SFG gyrus frontal supérieur gauche, Ce : cervelet droit.

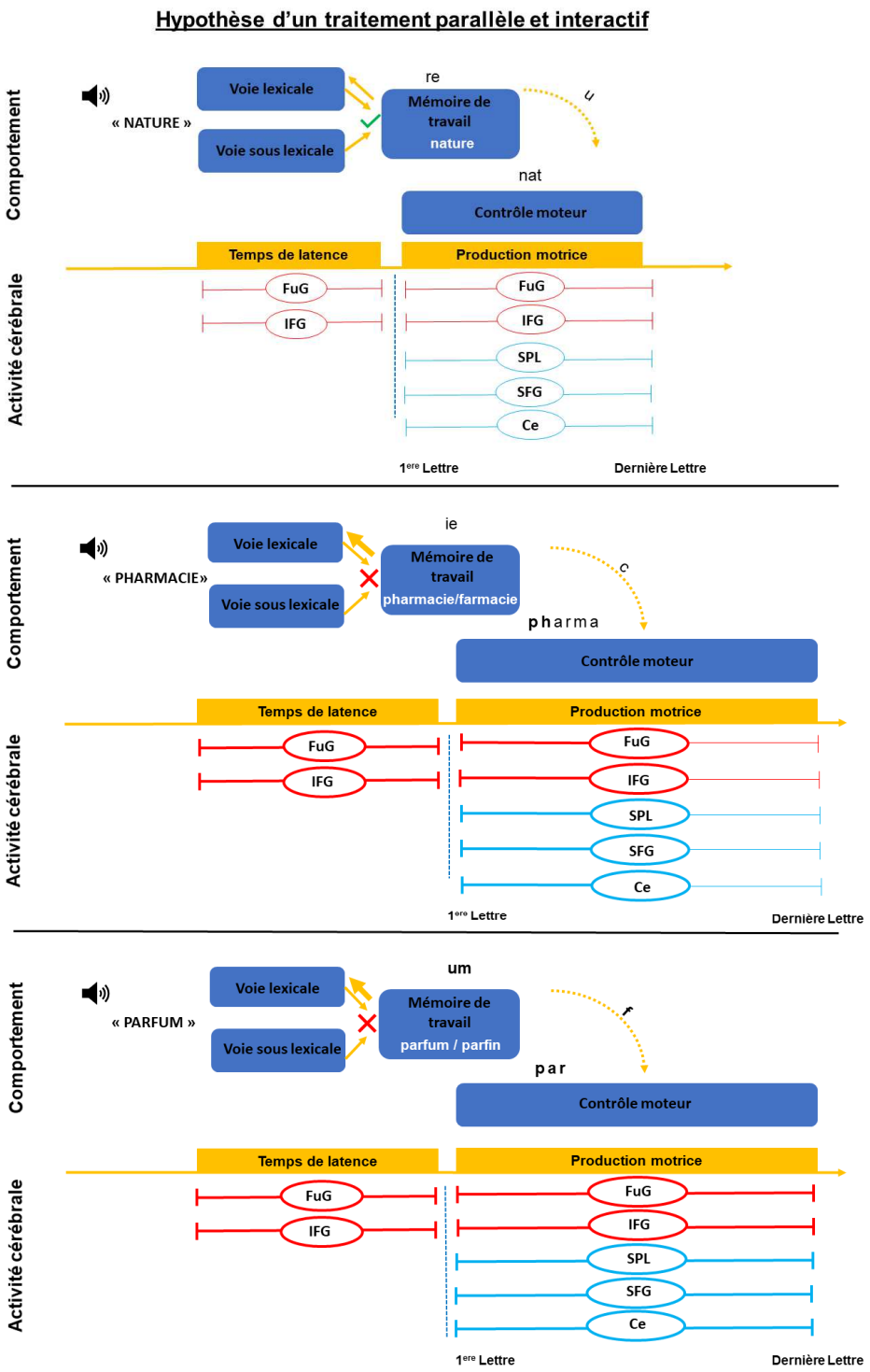


Figure 20 : Représentation de l'hypothèse d'un traitement parallèle et interactif des processus orthographiques et moteurs d'un point de vue comportemental et cérébral. (Haut) écriture d'un mot régulier. (Milieu) écriture d'un mot irrégulier au début. (Bas) écriture d'un mot irrégulier à la fin. Les différentes régions activées sont représentées dans des ovales intégrés à des segments indiquant l'étendue temporelle de l'activation. L'épaisseur des segments représente la modulation de l'activité par la variable linguistique (fine : faible activité, épaisse : forte activité). FuG : gyrus fusiforme gauche, IFG : gyrus frontal inférieur gauche, SPL : lobule pariétal supérieur gauche, SFG gyrus frontal supérieur gauche, Ce : cervelet droit. Les lettres en gras de « **parfum** » et « **ph**armacie » reflètent leurs durées d'écriture plus longues.

Des analyses en cerveau en entier et en régions d'intérêts ont été effectuées sur les 5 régions du réseau dans le but de départager ces deux hypothèses.

4.2 Deuxième étude expérimentale: The handwriting brain of middle-age children.

« Développement du réseau de l'écriture manuscrite chez l'enfant : Etude couplant l'IRMf aux données cinématiques »

Aussi bien le réseau de l'écriture que celui de l'apprentissage moteur chez l'enfant sont inconnus. Notre deuxième étude avait à l'origine l'objectif d'étudier la mise en place de l'interaction entre processus orthographiques et moteurs pendant le développement. Toutefois, il nous est paru primordial d'avoir dans un premier temps une vue d'ensemble du réseau de l'écriture durant son apprentissage et de voir sur quels points il pouvait se différencier de celui de l'adulte.

Nous avons donc exploité le localizer fonctionnel dans lequel nous avions demandé aux participants d'écrire dans des blocs de 16 secondes les jours de la semaine, les lettres de l'alphabet et de tracer des boucles. Ces trois conditions permettent d'avoir une gradation dans la complexité des processus orthographiques et moteurs. Nous nous sommes plus particulièrement penchés sur les différences d'activités cérébrales entre adultes et enfants obtenues lors du contraste (jours – boucles) vs (lettres-boucles), la condition boucles étant considérée comme un contrôle moteur.

Au vu des données de la littérature, on peut penser que le réseau de l'écriture de l'enfant engage le même réseau observé chez l'adulte ainsi que des aires associatives supplémentaires impliquées dans les processus attentionnels, le contrôle exécutif (régions préfrontales) et le contrôle visuel (système visuel, régions occipitales). Les enfants inclus dans notre première étude ont dépassé la phase précoce/lente d'apprentissage. Ainsi, leurs productions ne devraient plus reposer sur un fort contrôle visuel. Nous nous attendions à observer d'une part, chez les enfants 8-10 ans, l'activation

du réseau de l'écriture, du cortex moteur primaire, du striatum ainsi que l'activation de régions préfrontales. D'autre part nous avions prédit que chez l'adulte expert une activation plus importante, ou du moins différente, du cervelet (impliqué dans l'expertise motrice) serait observée. Des différences dans la topographie fine pourraient être notées, telles que des activations plus diffuses chez les enfants suggérant une moins bonne mobilisation des ressources, des activations bilatéralisées reflétant une moins bonne représentation motrice du geste d'écriture ou encore un changement dans l'activité du gyrus fusiforme gauche avec l'apprentissage comme il peut l'être observé dans le cas de l'acquisition de la lecture. Enfin, on pourrait relever (bien que cela ne fasse pas l'objet de notre étude) des modifications structurales similaires à celles observées avec l'expertise motrice.

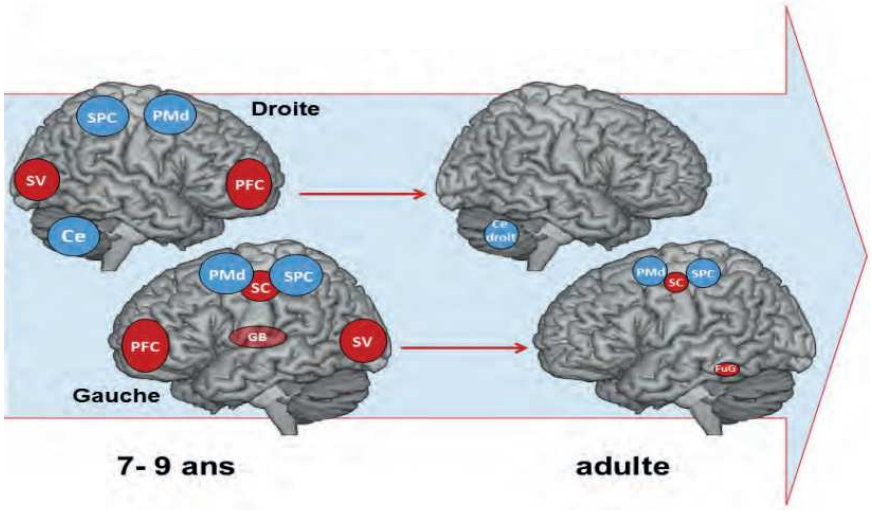


Figure 21 : Hypothèses concernant l'évolution du réseau de l'écriture manuscrite entre l'enfance et l'âge adulte. Sphères bleues : cœur du réseau moteur de l'écriture manuscrite (PMd = cortex prémoteur dorsal ; SPC = cortex pariétal supérieur ; Ce droit = cervelet droit). Sphères rouges : régions associées (CS = sillon central, position de la main au sein du cortex moteur primaire, SV= système visuel, PFC= cortex préfrontal, FuG=gyrus fusiforme (impliqué dans l'orthographe), GB= ganglions de la base. La taille des sphères correspond à l'étendue des activations.
(Palmis et al., 2017a)

Les paramètres cinématiques liés à l'écriture réalisée dans le scanner ont été enregistrés mais n'ont pas été implémentés dans nos modèles statistiques. Pour autant, ces données cinématiques (longueur et durée) nous ont permis d'évaluer les différences comportementales entre les deux groupes. Cependant le tracé étant dans certain cas imprécis nous n'avons pas pu prendre en compte le profil de vitesse. En effet, les enfants avaient tendance à diminuer la pression du stylet sur la tablette et étant plus petits la tablette se trouvait beaucoup plus proche de l'aimant, la rendant plus susceptible à présenter des artefacts.

Etant dans une phase exploratoire nous avons décidé de réaliser nos analyses au niveau du cerveau entier puis de regarder dans un deuxième temps les caractéristiques (tailles, nombre de maxima, position antéro-postérieure) des clusters activés de manière significative dans les régions d'intérêt constituant le réseau de l'écriture (gyri fusiforme, frontal inférieur et frontal supérieur gauches, lobule pariétal gauche et cervelet droit). Cette étude est un préalable permettant par la suite d'étudier et de mieux comprendre les relations entre orthographe et écriture, chez l'enfant.

4.3 Deuxième étude expérimentale (suite): Interaction between orthographic and motor process during handwriting production in middle-age children: A coupled fMRI and kinematics study.

"Interaction entre processus orthographiques et moteurs durant la production d'écriture chez l'enfant: Etude couplant enregistrement IRMf et paramètres cinématiques de l'écriture »

Nous allons ici exposer le but de la seconde partie de cette deuxième étude ainsi que le matériel expérimental utilisé. Même si les résultats ne sont pas présentés au sein de ce manuscrit, des hypothèses sont développées dans la discussion générale.

L'un des buts de notre deuxième expérimentation était de mettre en évidence les interactions entre processus orthographiques et moteurs chez l'enfant. Pour cela, nous avons décidé comme pour notre première étude, d'utiliser la consistance phono-orthographique et d'évaluer s'il existait une interaction entre processus orthographiques moteurs tant au niveau comportemental que cérébral.

Nous nous sommes notamment basés sur l'étude comportementale de (Kandel & Perret, 2015) (voir chapitre3). Pour rappel, les auteurs avaient réussi à mettre en évidence une plus forte interaction chez les enfants de 10 ans, et un effet minime chez les plus jeunes. Les auteurs ont donc suggéré que l'interaction pouvait se mettre réellement en place uniquement après l'automatisation de l'écriture.

Participants

80 participants droitiers de langue maternelle française, sans troubles du langage ont pris part à notre étude. Les participants de l'étude précédentes font également partie des participants de cette étude. Ces derniers étaient répartis en trois groupes : un groupe d'enfants de 8-9 ans (CE2), un groupe d'enfants de 10-11 ans (CM2) ainsi qu'un groupe d'adultes. Un certain nombre d'entre eux ont dû être éliminés des analyses, pour cause de

mouvements, d'abandon au cours de l'expérimentation IRM, ou de problèmes techniques. L'un des participants, qui présentait une anomalie au niveau cérébelleux, a également été exclu des analyses après avoir été pris en charge par le médecin investigateur. Finalement, 18 enfants de 8-10 ans, 25 enfants de 10-11 ans et 26 adultes ont été gardés pour les analyses.

Matériel et Méthode

Comme pour la première étude nous voulions contraster des mots réguliers avec des mots irréguliers (faible CPO) dans une tâche de dictée. Il était important de limiter le nombre de conditions, afin de limiter le temps d'acquisition IRM pour les enfants. Dans l'étude précédente chez l'adulte, la condition qui montrait les plus forts effets d'interaction était celle où l'irrégularité se trouvait à la fin du mot. Nous avons donc choisi 50 mots réguliers appariés au mieux sur les trois premières lettres et 50 mots irréguliers à la fin (ex : monsieur/montagne, crapaud/cravate, soldat/solide… voir Annexe 1). Ces mots ont été dictés isolement dans des essais de 10.27s et de manière semi-aléatoire dans 4 sessions et devaient être écrits en lettres cursives. Ces essais étaient entrecoupés d'une condition « repos » de 10.27s où le participant devaient reposer sa main tout en tenant le stylo. La fin de chaque essai était indiquée par la présentation visuelle de trois « # ». Le participant devait alors arrêter d'écrire, si ce n'était pas déjà le cas, et replacer sa main à gauche de l'écran en attendant l'essai suivant (Figure 22).

Les analyses se concentreront en grande partie sur la comparaison des paramètres cinématiques de l'écriture et du signal BOLD mesurés sur les trois premières lettres. Les mots étant appariés, la complexité orthographique et graphique de ces trois premières lettres sera la même, les différences observées seront seulement dues à la présence d'une

irrégularité. Nous avons pour cela, commencé à développer une interface Matlab visant à segmenter de manière plus « automatique » le signal d'écriture. Il est effectivement, nécessaire de développer un tel outil, lors de l'étude de l'écriture en cursive qui est complexe à segmenter.

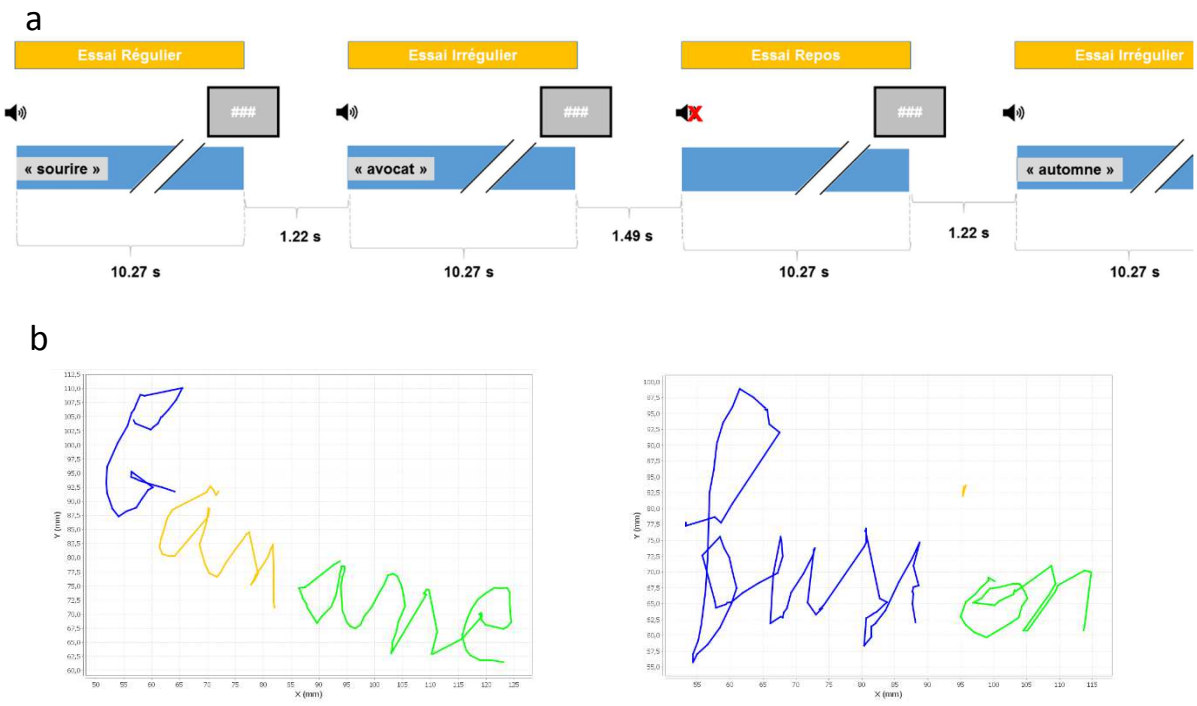


Figure 22 : Dessin expérimental et exemple d'essai enregistré sur la tablette graphique. (a) Schématisation de la structure temporelle d'un run, ici 4 essais consécutifs sont représentés. (b)Exemple d'essais d'un participant âgé de 10 ans pour lesquels les trois premières lettres sont facilement segmentables (gauche) ou difficilement segmentables (droite) du reste du mot.

2e partie

Résultats expérimentaux

1- Premier article expérimental : Palmis, S., Velay, J. L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J. L., Habib, M., & Longcamp, M. (2019). **The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study**. *Cortex*, *113*, 111-127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024 132

2- Deuxième article expérimental : Palmis, S., Velay, J.L., Anton, J.L., Nazarian, B., Sein, J. & Longcamp, M.. **The handwriting brain of middle-age children.** (Soumis) 155

1- Premier article expérimental : Palmis, S., Velay, J. L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J. L., Habib, M., & Longcamp, M. (2019). **The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study**. *Cortex*, *113*, 111-127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024

Synthèse en Français

Les modèles actuels de l'écriture supposent que les processus orthographiques impliqués dans la récupération orthographique et les processus moteurs impliqués dans le contrôle de la main sont indépendants.

Ce point de vue a été remis en question par des études comportementales qui ont montré que les variables linguistiques (fréquence lexicale, consistance…) des mots ont un impact sur l'exécution motrice pendant l'écriture manuscrite.

Nous avons conçu une expérience couplant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle à l'enregistrement des paramètres cinématiques de l'écriture manuscrite lors d'une tâche de dictée. Les participants, adultes, ont écrit des mots orthographiquement réguliers (ex : NATURE) et irréguliers au début (ex : PHARMACIE), ou à la fin (ex : RENARD) sur une tablette graphique amagnétique.

Au niveau comportemental, la présence d'une irrégularité affecte à la fois l'initiation du mouvement et également son exécution motrice fine.

Au niveau cérébral, les gyri frontal inférieur et fusiforme gauches, deux régions connues pour être impliquées dans les processus de récupération de l'orthographe lors de l'écriture, se sont révélés sensibles à la présence d'une irrégularité et à sa position dans le mot, et ce pendant l'exécution de l'écriture.

De plus, le lobule pariétal supérieur gauche, le gyrus frontal supérieur gauche et le cervelet droit, trois régions motrices, étaient plus fortement activées lors de l'écriture de mots irréguliers par rapport aux mots réguliers. De plus, le gyrus frontal supérieur gauche (ou aire d'Exner) présentait une activité plus forte liée à la présence d'irrégularités et à leur position durant leur écriture.

Ces résultats constituent une preuve directe du déroulement parallèle et interactif des processus orthographiques et moteurs pendant l'écriture.

Available online at www.sciencedirect.com

ScienceDirect

Journal homepage: www.elsevier.com/locate/cortex

Research Report

The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study

Sarah Palmis [a,*], Jean-Luc Velay [a], Elie Fabiani [a], Bruno Nazarian [b], Jean-Luc Anton [b], Michel Habib [a], Sonia Kandel [c] and Marieke Longcamp [a]

[a] Laboratoire de Neurosciences Cognitives, UMR 7291, CNRS - Aix-Marseille University, Marseille, France
[b] Institut de Neurosciences de la Timone, UMR 7289, CNRS - Aix-Marseille University, Marseille, France
[c] Univ. Grenoble Alpes, GIPSA-LAB, UMR 5216, CNRS - Saint-Martin-d'Hères, France

a r t i c l e i n f o

Article history:
Received 30 January 2018
Reviewed 6 May 2018
Revised 13 July 2018
Accepted 27 November 2018
Action editor Jean-Francois Demonet
Published online 10 December 2018

Keywords:
Writing
Orthographic processes
Fusiform gyrus Inferior frontal gyrus
Motor control

a b s t r a c t

Current models of writing assume that the orthographic processes involved in spelling retrieval and the motor processes involved in the control of the hand are independent. This view has been challenged by behavioral studies, which showed that the linguistic features of words impact motor execution during handwriting. We designed an experiment coupling functional magnetic resonance imaging and kinematic recordings during a writing to dictation task. Participants wrote orthographically regular and irregular words. The presence of an irregularity impacts both the initiation of the movement and its fine motor execution. At the brain level, the left inferior frontal and fusiform gyri, two regions belonging to the core of the written language system, were found to be sensitive to the presence of an irregularity and to its position in the word during writing execution. Moreover, the left superior parietal lobule, the left superior frontal gyrus and the right cerebellum, three motor-related regions, displayed a stronger response to irregular than regular words. These results constitute direct evidence that orthographic and motor processes occur in a continuous and interactive fashion during writing

1. Introduction

While orthographic processing and its neural correlates have been widely studied in reading tasks, the motor production of written words remains poorly understood. To write a word, we retrieve its spelling to know which letters we have to produce. These letters are traced by the execution of hand movements with a pen. Neuropsychological studies reported patients presenting impairments of the linguistic processes involved in orthographic retrieval (central agraphia). Other patients had difficulties with movement control and resulted in unreadable writing (apraxic agraphia or pure agraphia). Finally, some patients have normal spelling skills and read- able handwriting, but are specifically impaired in the selection of the motor pattern corresponding to the activated letter (Rapp & Caramazza, 1997). The clinical independence of orthographic and motor impairments led researchers to

consider the apraxic and central agraphias separately (Baxter & Warrington, 1986; Ogle, 1867; Roeltgen, 2003). This dissociation influenced writing studies and the elaboration of cognitive models (Rapp, 2002). They assumed that writing relies on so-called "central" orthographic processes common to all spelling modalities (handwriting, oral spelling, typing, etc…) and "peripheral" motor processes specific to handwriting.

Neuropsychological and neuroimaging studies have shown that these processes have distinct neural substrates. Spelling is mostly supported by the left fusiform gyrus (FuG) and the left inferior frontal gyrus (Planton, Jucla, Roux, & Dĕmonet, 2013; Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, 2011). The key role of the left FuG in accessing or storing the orthographic forms of words (orthographic long-term memory) is well acknowledged (Nakamura et al., 2000; Purcell et al., 2011; Rapp, Purcell, Hillis, Capasso, & Miceli, 2016; Ueki et al., 2006). This is consistent with the sensitivity of this region to lexical frequency in spelling tasks (Rapp & Dufor, 2011; Rapp et al., 2016). The left IFG, in the pars opercularis, is also reliably activated during tasks where spelling has to be retrieved (Planton et al., 2013; Purcell et al., 2011), but the exact functional role of this activation remains unclear. Left IFG damage can lead to impairments in phono-graphemic conversion (Henry, Beeson, Stark, & Rapcsak, 2007), but some data are also consistent with a role in the access or storage in orthographic long-term memory (Rapp & Dufor, 2011) or in lexical selection (Purcell et al., 2011). On the motor side, the control of handwriting movements is supported mainly by the left superior frontal gyrus (SFG) extending to the precentral gyrus, the left superior parietal lobule (SPL), and the right cerebellum (Ce). These regions display functional specificity for writing, as they respond more strongly to writing than to matched movements (Planton et al., 2013), and because their lesion can lead to apraxic agraphia (Anderson, Damasio, & Damasio, 1990; De Smet, Engelborghs, Paquier, De Deyn, & Mariën, 2011; Hodges,1991; Magrassi, Bongetta, Bianchini, Berardesca, & Arienta, 2010; Sakurai et al., 2007). The left SFG, often associated to the so-called Exner's area (Exner, 1881; Roux et al., 2009), seems to be crucial for the instantiation of motor commands for producing letters (Longcamp, Anton, Roth, & Velay, 2003; Longcamp et al., 2014; Rapp & Dufor, 2011; Roux et al., 2009; Sugihara, Kaminaga, & Sugishita, 2006). Some authors have given this region the label Graphemic Motor Frontal Area (GMFA) to emphasize its role as an interface between graphemic representations and motor programs specific to handwriting (Roux et al., 2009). The left SPL is involved in the representation of graphomotor trajectories (Menon & Desmond, 2001; Seitz et al., 1997). Meta-analyses showed that those regions form a network that is consistently activated in handwriting tasks (Planton et al., 2013; Purcell et al.2011).

While the dissociation of orthographic and motor processes and their neural substrates is an established fact, the nature of the relationship between the two is debated. Ac- cording to a first general perspective in language production research, motor processes can be initiated only when linguistic processes are completed (Levelt, Roelofs, & Meyer,1999; McClelland, 1979). In handwriting, an (often-implicit) assumption is that spelling must be completed before the information is sent to the motor level, which then operates independently. Orthographic and motor processes are thus conceived as discrete and independent. According to a more recent perspective, the processing flow between the ortho-graphic and motor levels is continuous. Motor representations of letters are activated before spelling retrieval is fully completed. Variations in the activation of linguistic information impact the processing at the motor level. This idea is supported by a series of behavioral studies revealing that specific orthographic features may affect the way movement production is executed (Delattre, Bonin, & Barry, 2006; Kandel & Perret, 2015; Planton, Jucla, Dĕmonet, & Soum-Favaro, 2017; Planton et al., 2013). However, such evidence for interactive and continuous processing is not always found (Damian & Stadthagen-Gonzalez, 2009; Scaltritti, Pinet, Longcamp, & Alario, 2017) (Damian & Stadthagen-Gonzalez, 2009) and there is currently no consensus.

Here the aim of the present study was to contrast these two ways of approaching the relationship between orthographic and motor processes in handwriting with an fMRI experiment. We used a writing to dictation task with single words inspired by Roux, McKeeff, Grosjacques, Afonso, and Kandel (2013). Words were either regular (REG) or irregular; with an ortho-graphic irregularity at the beginning of the word (IRB) or in the final position (IRF). Orthographic regularity refers to sound-to-letter conversion consistency. For example, in French CHA-PITRE (/ʃapitʁ/, chapter) is orthographically regular because unambiguously/ʃ/ = CH,/a/ = A,/p/ = P,/i/ = I,/t/ = T,/ʁ/ = R and silent E in final position appears by rule. Instead, CHARISME (/kaʁism/, charisma) is irregular because, according to sound-letter conversion rules/k/should be written C and not CH. When a word has to be spelled out, the irregularity induces a mismatch between the outputs of a procedure (the "sublexical route") that maps phonemes into their associated graphemes, and a procedure (the "direct or lexical route") that relies on an orthographic long-term memory (Beauvois & Dĕrouesnĕ, 1981; Ellis, 1988; Rapp, Epstein, & Tainturier, 2002; Shallice, 1981). This mismatch leads to competition between orthographic representations and to an increase in writing latencies (Bonin, Chalard, Mĕot, & Fayol, 2002; Bonin, Peereman, & Fayol, 2001; Houghton & Zorzi, 2003). Its resolution can be impaired in the case of brain lesions, leading to massive spelling errors for irregular words (Beauvois & Dĕrouesnĕ, 1981; Rapp et al., 2002). We used a ROI approach to define the orthographic and motor components of the handwriting network individually based on an independent localizer and tested whether those components were sensitive to the presence and position of an irregularity. In order to target possible differences be- tween the three types of words during writing, we recorded the kinematics of the writing movements with an MRI- compatible digitizing tablet during fMRI scanning. We con- strained the individual statistical models of the BOLD signal to account for the duration of each trial and to discriminate the variations of the hemodynamic response related to the writing of the beginning versus the end of the words. We examined whether the kinematic and neural data supported one of the two accounts of the relationships between ortho- graphic and motor processes in handwriting.

Operationally, the two accounts lead to different predictions:

If orthographic and motor processes operate in a discrete and independent fashion, we should observe an effect of orthographic regularity on reaction times. The effect of orthographic regularity should also be detected in orthographic regions at the beginning of the writing response, due to the spreading of the BOLD signal changes occurring during the latency, but not at the end of the writing response, where only the motor processes are assumed to be active. This effect should not differ as a function of the position of the irregularity because the competition between orthographic representations should only be a function of the presence/absence of the irregularity. Furthermore, the movement kinematics should be similar in the 3 conditions and the response of the motor regions should be independent of the orthographic features of the words.

If orthographic and motor processes operate in a continuous and interactive fashion, we should observe an effect of orthographic regularity on latencies and in the linguistic regions (FuG and IFG) at the beginning of the writing response. However, only the continuous account predicts that the BOLD signal measured at the end of writing will remain stronger for the words with an irregularity in final position, for which the orthographic conflict is still present, than for the words with an irregularity in initial position, for which the conflict is no longer present and for regular words. Furthermore, if ortho- graphic and motor processes interact, we should observe that both writing kinematics and the response of the motor regions are affected by the presence of an orthographic irregularity.

2. Materials and methods

2.1. Participants

Twenty-five native French speakers (ages 19 to 37, mean 24) participated in the experiment. They reported that they had never been followed by a therapist for linguistic or motor difficulties. They were all right-handed (ratios between 80 and 100, mean 90), had normal audition and normal or corrected-to-normal vision. Participants signed a written consent after the procedure was fully explained. The study received the approval of the Ethics Committee (N_ RCB 2010-A00155-34).

2.2. Procedure

The participants were instructed to write single words under dictation, as quickly and correctly as possible in a limited time. They wrote on an MRI-compatible digitizing tablet, while being scanned. As in Roux et al. (2013), the participants were instructed to write in upper-case letters and to lift the pen between letters. The goal of this instruction was to facilitate letter segmentation.

The fMRI recordings started with a session of localizer during which the participants alternated 5 writing blocks of 24.2s where they wrote the words in uppercase letters under dictation with visual feedback, and 5 blocks of rest of 26.6s where they had to hold the pen and rest their hand on the left edge of the tablet. In the writing blocks, the trials lasted 5s. Trials began with a 100 msec beep followed by the auditory word presentation 200 msec later. The participants were instructed to start to write as soon as they recognized the word and to move back to their initial resting position when they had completed the writing of the word. In each block of writing, the participants wrote the same four words presented sequentially in a random order ("renard" (fox), "brevet" (patent), "camion" (truck) and "cabane" (hut)). The four words shared several linguistic characteristics (grammatical class, lexical frequency, consistency value at the beginning and at the end of the word, number of letters, number of homo- graphs, number of homophones) and are representative of the stimuli chosen for the experiment. The written traces were displayed via a mirror positioned in front of the participant's eyes (see 'material').

After the localizer, the participants performed four sessions of word writing without visual feedback. The absence of feedback was intended to avoid effects related to reading the produced graphic trace. The blocks were composed of 48 words (16 of each condition) constructed as an event-related design semi-randomized to counterbalance an eventual effect of word length and consistency. A fixation cross was displayed in the middle of the screen throughout the whole trial. Each trial began with a 100 msec beep followed by the auditory stimulus 200 msec later. The participants were instructed to start writing once they recognized the word, and to return to their initial position (left edge of the tablet) once they had completed the word. The digitizer started recording at stimulus onset, during 8400 msec. After this period, 3 # replaced the fixation cross for 1.5s to signal the end of the trial. If the word was not completed yet, the participants had to stop and return to their initial position. The delay between the trials was randomly set to either 133 msec or 333.3 msec. We choose two different inter-trial intervals to decorrelate the beginning of the TRs from the course of the events in the trials. A variable temporal jitter between successive trials was automatically induced by the variable duration of writing execution (see below, statistical model and Fig. 1 a).

2.3. Stimuli

We used a set of 96 French words that differed in phono-orthographic consistency. There were 32 regular words (REG; e.g., NATURE /natyʁ/, nature) that had a high phono-orthographic consistency (POC). The rest of the words was irregular because they had a low phono-orthographic consistency. There were 32 words that presented the orthographic irregularity at the beginning of the word (IRB; e.g., PHARMACIE /faʁmasi/, pharmacy; the orthographic irregularity is underlined) or at the end (IRF, e.g. MANUSCRIT, /manuskʁi/, manu-script) (Table S1). The words were matched across the 3 conditions on several linguistic variables. To quantify the degree of irregularity of the first and last phoneme of each word we took their phono-orthographic consistency (POC). POC is a quantitative index based on the measured frequencies of the phoneme-to-grapheme correspondences that compose a given word (Bonin, Collay, & Fayol, 2008; Soum, 1997). Regular words present very high phono-orthographic consistency because each phoneme is represented by specific letters unambiguously. The POC calculation was based on the

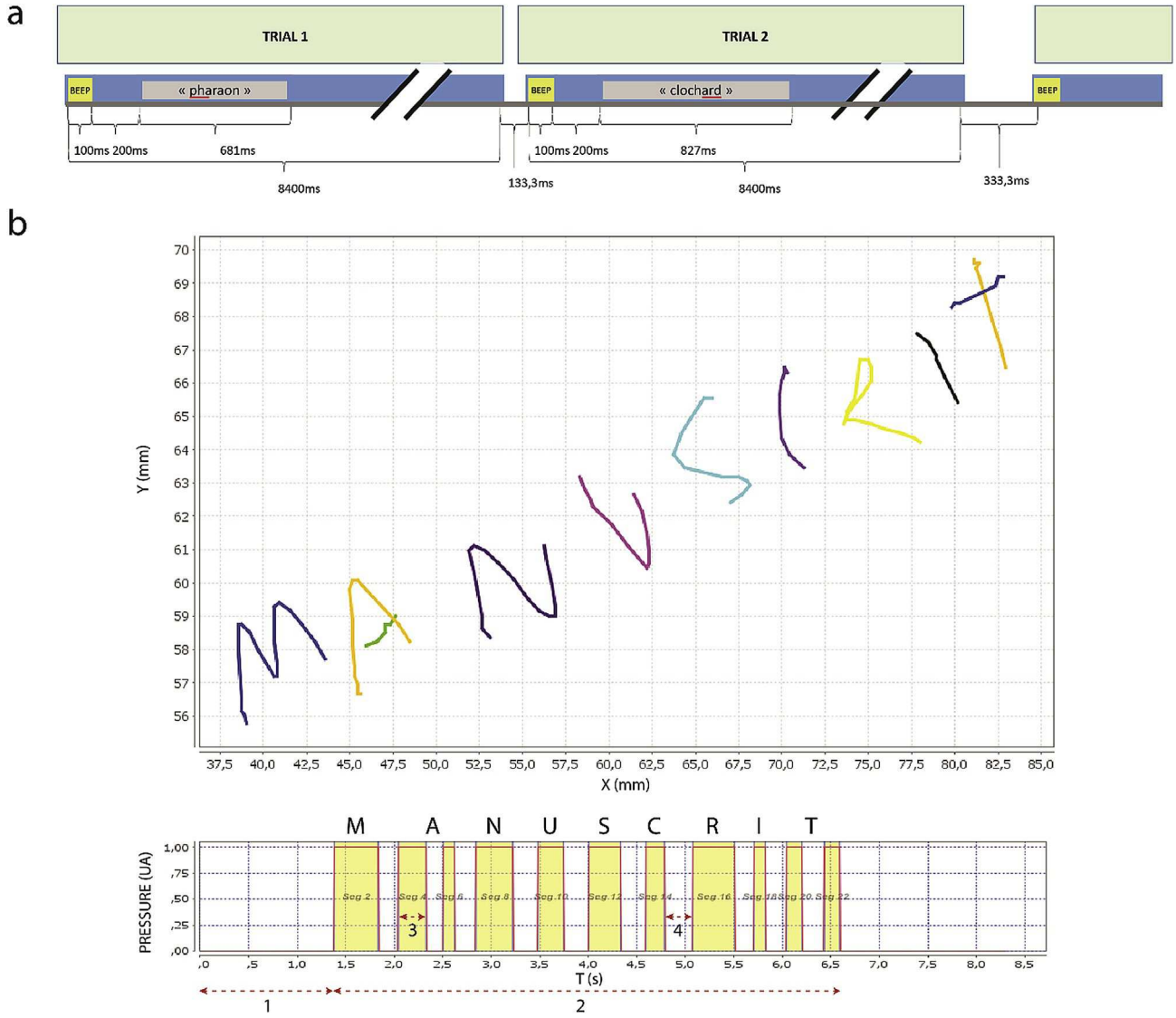


Fig. 1 – Experimental design and example of kinematic recording for one trial. (a) Example of the temporal structure of two consecutive trials. (b) Example of a trial recorded on the digitizing tablet for the word MANUSCRIT. Pressure on the tablet = 0 when the pen is in the air and 1 when it is in contact with the tablet. 1: latency, 2: total writing duration, 3 duration of a segment, 4: duration of an interval between segments.

work of Soum (1997) and Planton (2014) (Planton, 2014; Soum, 1997) and was made using the Lexique 3 database (New, Pallier, Brysbaert, & Ferrand, 2004; New, Pallier, Ferrand, & Matos, 2001) composed of more than 142000 spelling forms (of 1–25 letters); words composed of only one phoneme have been excluded. POC values were computed by dividing the number of occurrences of the phoneme with a particular spelling by the total number of occurrences of the phoneme. We used the POC value by token; i.e., weighted by the lexical frequency of words. POC can reach a value between .01 and 1, with POC = .01 (very infrequent association) and POC = 1 (one possible association). This method of calculation was applied by phoneme and took into account the position (initial or final) of the correspondence within the word. It allowed us to select bi- and tri-syllabic words. This procedure allowed us to select words of variable length, ranging between 6 and 9 letters. This is important because the only available French lexical database providing consistency information is restricted to monosyllabic words (New et al., 2001; Peereman & Content, 1999).

The words were also matched across the 3 conditions on their number of phonemes, syllables, homographs and homophones, number of phonological neighbors, phonological uniqueness point, their frequency of occurrence and the frequency of occurrence of their lemma, and the mean frequency of bigrams and trigrams (New et al., 2001; Peereman & Content, 1999). To make the motor complexity of the words comparable across the three conditions we also matched the lists as a function of the mean number of letter strokes on the entire word, the first two and the last two positions (Spinelli, Kandel, Guerassimovitch, & Ferrand, 2012).

The auditory stimuli were recorded by a French male speaker in an anechoic room. The item's acoustic durations were matched across conditions. The duration varied from 507 msec to 946 msec (mean = 720 msec).

For most of the matches, the pairwise t-tests between conditions were non-significant (all p-values > .01). The only exceptions are small differences in the number of orthographic neighbors between IRB and IRF and of initial consistency between IRF and REG, that were impossible to match completely. The difference of initial consistency between IRF and REG remains very small compared to the difference be- tween IRB and the other two conditions. The complete list of the words used in each of the 3 conditions, with their associated parameters and the t-values, is provided as supplementary materials (supplementary Table S2).

2.4. Material

We recorded the kinematic parameters of the writing movements using an fMRI compatible digitizer and a PVC pen developed in our lab (Longcamp et al., 2014). The device was composed of a touchscreen whose force range was set be- tween .1 and .8N (Apex Material Technology Corp.) and an USB controller board, that allowed a 100 Hz sampling rate (TSHARC- 10 from Hampshire Company). The touchscreen had a resolution of 1280 x 1024 pixels with a spatial accuracy of 0.3 mm and the (x,y) coordinates were recorded as a function of time. To protect the device, the screen was inserted in a PVC case and the USB controller in a shielded box. The synchronization between stimulus presentation and kinematic recording was done by a software developed using the National Instruments LabVIEW environment. The digitizer was placed on the participants' abdomen. It was slightly elevated and inclined with a cushion. The participant could adjust its position to be able to write comfortably throughout the experiment. The auditory stimuli were presented via MRI- compatible pneumatic earphones; Flat Response Over 100 Hze8 kHz Bandwidth (SENSIMETRICS S14). A mirror system in front of the participant's eyes, together with a projection screen at the back and a video projector, allowed the participants to follow online the trajectory of their writing movements during the localizer scans (Longcamp et al., 2014) and to view the visual stimuli (fixation cross and #) during the dictation task.

2.5. Kinematic data analysis

The variations in x and y positions of the pen tip were converted from pixels to millimeters (Fig. 1 b). Then, they were analyzed using a custom-made software that allows to concatenate the segments into letters (one segment is defined as a contact between the pen and the digitizer occurring between two pen lifts). Following this step, the trials containing errors were discarded from the statistical analyses. There were several kinds of errors: misspelled words, incomplete words, trials with no pen-lift between letters, unreadable or unrelated response or with no response at all. In a few cases (.6% of the trials), the digitizer did not record the data correctly.

After discarding the errors, there were in average 36 trials out of 48 per participant per session. For the correct trials we analyzed writing latencies, total writing duration, and stroke duration, which is a normalized measure of letter duration (Fig. 1 b).

- Latency: time between the onset of the auditory stimulus and the first contact of the pen with the tablet.
- Total writing duration: time elapsing between the first contact with the tablet and the last pen lift.
- Stroke duration: normalized measure of letter duration. This decreases the impact of the graphic complexity of the letters. It refers to the time taken to write a given letter divided by a theoretical standard number of strokes (Spinelli et al., 2012). The stroke number for one given letter corresponds to the average number of tangential velocity minima in the velocity profile when the letter is written in uppercase by a proficient writer. (i.e. “A” has 3 strokes, “R” has 5 strokes).

The effect of orthographic regularity on these variables was tested by participants with a one-way repeated measures ANOVA and by items with a one-way independent measures ANOVA.

2.6. fMRI acquisition and preprocessing

Structural and functional MRI data was collected on a 3-T Brucker scanner (3-T MEDSPEC 30/80 AVANCE whole-body imager; Brucker, Ettlingen, Germany). For each participant, a high resolution structural T1-weighted image was acquired first. The functional images were acquired using a T2*-weighted FID-echo planar sequence. The whole brain was covered with 36 interleaved slices 3 mm thick spaced by 1 mm in the AC-PC plane (TE = 30 msec, TR = 2400 msec, flip angle = 82°, voxel resolution 3 x 3x4 mm). 110 volumes were acquired for the localizer, and 208 volumes were acquired in each of the four experimental sessions. To correct possible geometric distortions, we created a field map using a 3D gradient echo sequence with two different echo times [3.7 and 8.252 msec].

Spatial processing and data analysis were performed using the SPM12 software, according to the General Linear Model. We discarded 4 dummy scans at the beginning of each session, to allow the magnetization to stabilize. Slice acquisition time and head motion were corrected on the remaining scans. A co-registration of each participants’ anatomical scan to the mean functional image was made and anatomical scans were segmented in 6 different types of tissue. The results of the segmentation allowed for the normalization of structural and functional images to the MNI template. Finally, the images were spatially smoothed with a 5 mm FWHM Gaussian Kernel.

2.7. fMRI analysis

2.7.1. Localizer

Writing and rest periods were modeled respectively as blocks of constant 24.2 sec and 26.6 sec duration convolved with the HRF. The 6 parameters of head movement were modeled as regressors of no interest. The difference between writing and rest was evaluated by means of a one sample t-test.

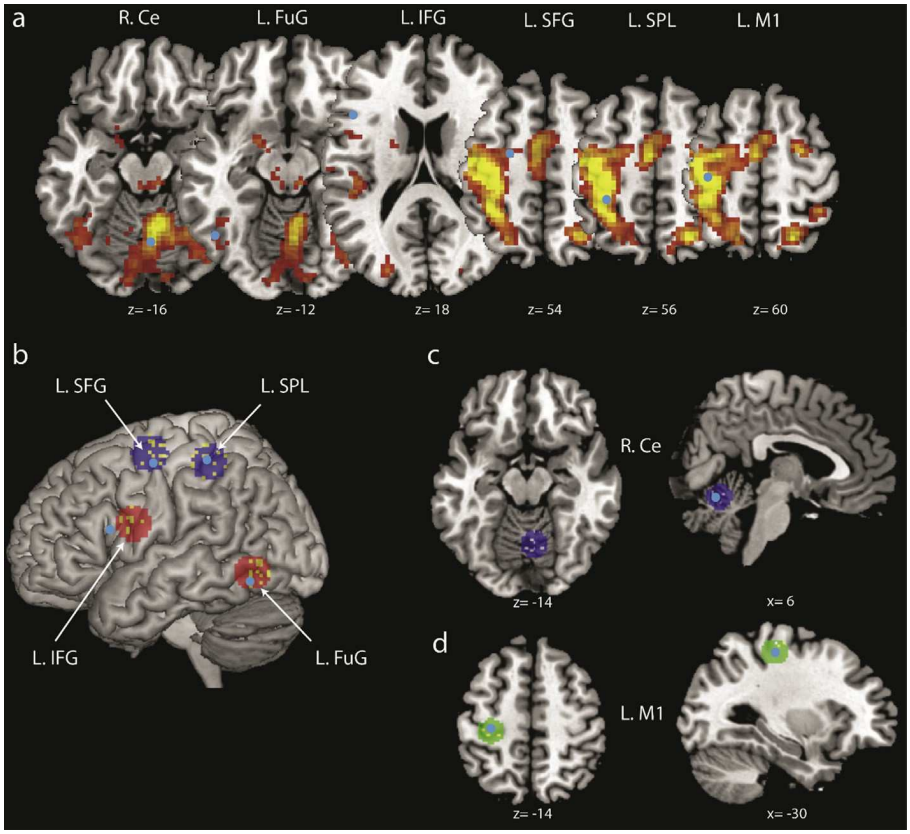


Fig. 2 – ROI definition: position of the search volumes and of the individual ROIs. a- Red/yellow scale: group activation in the localizer contrast 'writing-rest'. Cyan dots: coordinates of the regions of the handwriting network from the meta-analyses of Planton et al., 2013 and Purcell et al., 2011 that were used to define the search volumes (see methods, ROI definition); b-d: Position of the search volumes (blue, red and green spheres) and of the centers of the individual ROIs (yellow points). b-left SPL, SFG, FuG and IFG; c-right Ce; d-left M1). Blue spheres: search volumes for the motor ROIs; Red spheres: search volumes for the orthographic ROIs; Green sphere: search volume for the control ROI search group. Cyan dots: coordinates of the regions of the handwriting network from the meta-analyses of Planton et al., 2013 and Purcell et al., 2011.

2.7.2. ROIs definition

The ROI approach aimed at analyzing the dynamic response of the handwriting network to the irregularity. To this end we used the MarsBar SPM toolbox (Brett, Anton, Valbregue, & Poline, 2002) to define individual regions of interest at the vicinity of the localizations highlighted in the two meta-analysis of writing for their particular involvement in orthographic or motor stages of processing (Planton et al., 2013; Purcell et al., 2011): the left fusiform gyrus (FuG), inferior frontal gyrus (IFG), superior parietal lobule (SPL),[1] superior frontal sulcus (SFG), and the right cerebellum (Ce)[2] (Fig. 2). We also created a control ROI located in the primary motor cortex (M1). This control ROI is involved in hand movement execution but is not specific to handwriting. The position of the ROIs is displayed in Fig. 2.

The procedure for defining the individual ROIs was the following:

– Definition of the search volumes: We first created six search volumes at the group level (Fig. 2) by taking, in the group localizer contrast 'writing–rest', the coordinates of the local maximum nearest to the coordinates reported in the meta-analyses. We then defined 10 mm radius spheres centered on those local maxima coordinates. [Meta- analysis coordinates]; [our coordinates]: Left Fusiform Gyrus [−46, −62, −12]; [−48, −63, −6], left superior parietal lobule [−32, −38, 56], [−33, −39, 55], left inferior frontal gyrus [−46, 16, 18], [−42, 3, 21], left superior frontal gyrus (SFG) [−22, −8, 54], [−18, −6, 60], right cerebellum [4, −66,−16], [6, −63, −15] and primary motor cortex [−34, −24, 60], [−30, −27, 54].

– Definition of the individual ROIs: For each participant and each search volume, we selected the cluster of activation included in the search volume, whose peak coordinates were the closest to the center of the search volume as a ROI. The size of the ROI was limited by combining the individual cluster with the search volume, so that only the part of the individual cluster that fell in the search volume was selected as the ROI.

– The threshold used to localize the clusters and transform them into ROIs was set at $p < .001$, uncorrected for multiple comparisons. However, for some participants, the activations were very extended spatially and the clusters extended in neighboring areas.

[1] It should be noted that the coordinates previously labeled as SPL in meta-analyses and in the literature correspond here to actual clusters extending to the postcentral gyrus (Segal & Petrides, 2012). [2] The Ce ROI was called "posterior cerebellum" in the meta-analysis but was rather located on the anterior cerebellum.

Therefore, if the targeted cluster had a size higher than 80 voxels, the significance level was set to $p < .05$ (FWE-corrected; overall, 65 ROIs out of 150). Furthermore, if the participants presented no significant cluster or a cluster of less than 10 voxels, a ROI of 6 mm radius centered on the group coordinate was created (overall, 30 ROIs out of 150). This last procedure was applied for all the ROIs of participant 1, whose localizer data was artifacted.

The relevant information about the ROIs (individual coordinates and volumes, mean coordinates) is listed in Table S3.

2.8. fMRI statistical analysis

2.8.1. ROI analysis

An important feature of the individual statistical analysis of the BOLD signal in the experimental task is that the regressors representing each writing trial were built using the actual individual kinematic parameters: writing duration, writing latency, and the position in time of the production of the first and last letters.

Both the independent and the interactive accounts predict differences between regular and irregular words in relation to the beginning of the writing response. Only the interactive account predicts that differences would occur in relation to the writing of the last letters.

The statistical model was designed to target the beginning versus. the end of each writing trial, because those phases included the moments where the participants were writing the first and last letters of the word. We identified for each trial the times when the first letter and the last two letters were written. For each type of word (IRB, IRF and REG), we therefore created separate regressors of zero duration to model the first letter (condition beginning (b)) and the last two letters (condition end (e)). The temporal resolution of fMRI is limited and we acknowledge that the regressors could capture more than the signal variations triggered by the processing of the first and last letters. However, it remains fully possible to contrast the beginning and the end of the trial for at least two reasons. First, the writing of each word lasted several seconds. Second, there was a large variability in the duration of the responses that induced a time-jitter between the writing of the first and last letters of the different words (mean time between the onset of the first and last letters = 3.72s; SD between participants = .83; mean SD within participant = .74; min–max = 1.61–6.38s). This leads to 6 regressors of interest (IRBb, IRBe, IRFb, IRFe, REGb and REGe) where writing was modeled as events of zero duration convolved with the HRF. This procedure allows to test whether the effects of the presence and position of the irregularity vary between the beginning and the end of writing execution. The rest of the writing trials were modeled as regressors of no interest: auditory stimulation (with onset = onset of the auditory stimuli and duration = 0s) and writing execution (with onset = onset of the auditory stimulus þ latency value, and duration = writing duration of each trial), both undifferentiated for the 3 conditions. Errors and movement parameters were also modeled as regressors of no interest. The error regressors included all types of errors (mean ratio of errors: .19). The trials where the kinematic data were not recorded accurately by the digitizer (ratio: .006) were included in the pool of the correct trials, with onsets and duration estimated from the average of the participant.

To carry on ROI group statistics, we extracted the signal from the ROIs using the rfxplot SPM12 toolbox (extraction of the mean beta parameter values per condition and per participant). The values were entered in repeated measures ANOVA using JASP (jasp-stats.org) to test for the main effect of orthographic regularity (IRB, IRF and REG), and the interaction between irregularity and writing location (beginning or end of writing). Pairwise contrasts were tested with paired t-test and Bonferroni-corrected for multiple comparisons (6 ROIs). Both corrected and non-corrected t-tests are reported at the ROI level.

2.8.2. Whole-brain analysis

In addition to the ROI analysis, we also carried out a whole-brain analysis, using an ANOVA model in SPM12 with F-contrasts to test for the main effect of orthographic regularity in relation to either the processing of the auditory stimulus, or to the execution of the response (Fig. S1), and with pairwise t- tests between conditions in the clusters where the F-contrast was significant. We therefore created two distinct first-level statistical models per participant (Fig. 3).

The first statistical model ("Effect of orthographic regularity in relation to the auditory stimulus") was designed to discriminate between conditions right after the onset of the stimulus. For each trial we identified the onset of the stimulus, and the onset of writing and its duration based on the digitizer recordings. We created a regressor of interest for each condition of irregularity time-locked to the onset of the stimulus (modeled as events of zero duration convolved with the HRF). Regressors of no interest included writing execution (modeled as events whose duration corresponded to the actual writing duration, undifferentiated for the 3 conditions), errors and the corresponding stimuli, and movement parameters (6 regressors).

The second statistical model ("Effect of orthographic regularity in relation to the processing of the writing response") was designed to differentiate the conditions in the course of writing execution. We created a regressor of interest for each condition of irregularity time-locked to the onset of the writing response (trials were modeled as events whose duration corresponded to the actual writing duration convolved with the HRF). Regressors of no interest included stimulus (modeled as events of zero duration convolved with the HRF, undifferentiated for the 3 conditions), errors and the corresponding stimuli, and movement parameters (6 regressors).

Fig. 3 shows that when the auditory stimulus is modeled, the regressor correctly accounts for the variance in the bilateral auditory cortices while when motor execution is modeled, the regressor correctly accounts for the variance in left fronto- parietal regions including the primary motor cortex, and in the basal ganglia.

Significant activations were localized using a brain atlas (Duvernoy, 1999) combined to the wfu_pickatlas spm12 toolbox (Tzourio-Mazoyer et al., 2002). When a main effect of orthographic.

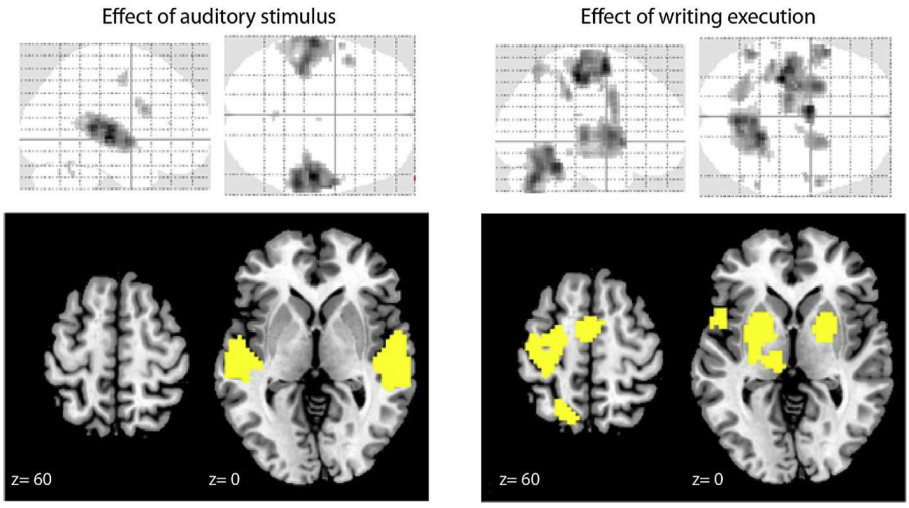


Fig. 3 – Displays of the contrasts between task and rest for the two whole-brain statistical models. Left panel: Model where the regressors of interest are defined as events of zero duration time-locked to the onset of the auditory word. Right Panel: Model where the regressors of interest are defined as blocks whose duration corresponds to the writing duration, time-locked to the onset of the writing movements. The contrasts are displayed at a threshold of $p < .05$, FWE-corrected for multiple comparisons.

3. Results

3.1. Kinematic data

Only significant main effects both by participants (F1) and items (F2) will be presented.

3.2. Latency

Orthographic regularity significantly impacted latency ($F1 (2, 48) = 22.4$, $p < .001$; $F2 (2, 93) = 7.4$, $p < .001$). IRB words yielded higher latencies (mean RT = 1.54 sec) than IRF words (mean RT = 1.48 sec; $t1 (24) = 4.1$, $p < .001$; $t2 (31) = 2.4$, $p < .05$) and, in turn, than REG words (mean RT = 1.44 sec, $t1 (24) = -5.2$, $p < .001$; $t2 (31) = -4.1$, $p < .001$). There were no significant differences between IRF and REG ($t1 (2,48) = 4.2$, $p < .001$; $t2 (31) = 1.4$, $p = .2$) (Fig. 4 a).

3.3. Stroke duration

Orthographic regularity significantly impacted stroke duration for the first letter ($F1 (2, 48) = 77.6$, $p < .001$; $F2 (2, 93) = 3.8$, $p < .05$) and last letter ($F1 (2, 48) = 58.63$, $p < .001$; $F2 (2, 93) = 8.9$, $p < .001$). The writing duration of the first letter was longer for irregular than regular words ($F1 (2, 48) = 77.6$, $p < .001$; $F2 (2, 93) = 3.8$, $p < .05$). These differences were particularly important between the IRB (mean = .22 sec) and REG conditions (mean = .17 sec, $t1 (24) = -10$, $p < .001$ and $t2 (31) = -2.4$, $p < .05$). For the last letter, stroke duration was higher for IRF (mean = .157s) than IRB (mean = .128s, $t1 (24) = 7.8$, $p < .001$; $t2 (31) = 7.4$, $p < .01$) and for REG (mean = .127s, $t1 (24) = 8.2$, $p < .001$; $t2 (31) = 8.2$, $p < .01$) (Fig. 4 b).

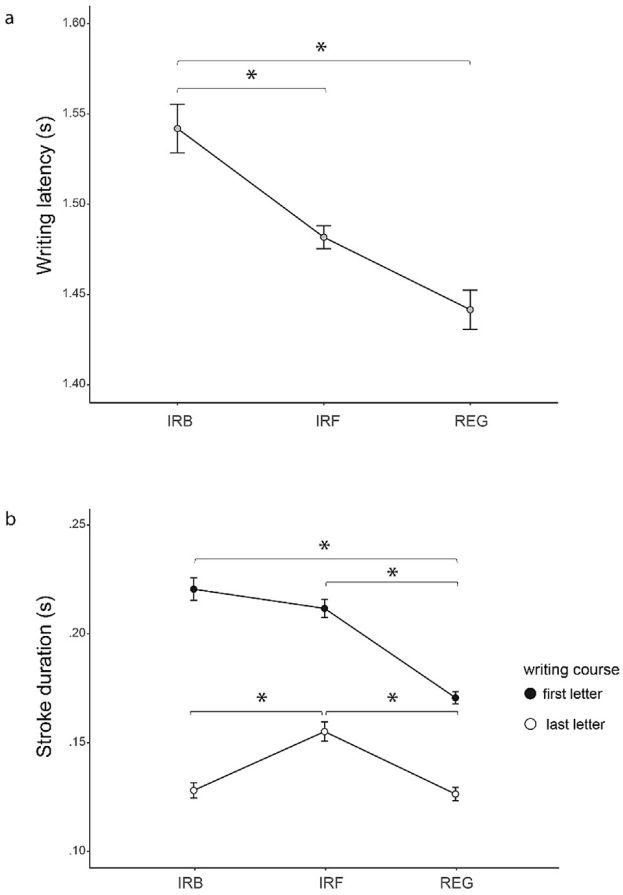


Fig. 4 – Kinematic Results. (a) Writing latency for the three conditions (from the onset of the auditory stimulus until the onset of writing). (b) Mean stroke duration of first letter (black dots) and last letter (white dots) in each condition.

3.4. Total writing duration

No significant differences in terms of overall writing duration between IRB, IRF, and REG were found ($F < 1$). However, it is noteworthy that numerically, irregular words (mean duration IRB = 4.48 sec; mean duration IRF = 4.55 sec) yielded longer writing durations than regular words (mean duration REG = 4.46 sec). The differences reached significance in the by-participants analysis ($F1 (2, 48) = 3.7$, $p < .05$; $F2 (2, 93) = .3$, $p = .72$).

3.5. Errors

The participants produced 14.5% of spelling errors and there were recording errors in 4.3% of the trials. There were significantly more errors for irregular than for regular words (mean error IRD = .05; mean error IRF = .06; mean error REG = .03; main effect of orthographic regularity, $F (2, 48) = 19.2$, $p < .001$; IRF versus REG $t (24) = 6.6$, $p < .001$; IRB versus REG $t (24) = 3.9$, $p < .001$; IRF versus IRB $t (24) = 2.1$, $p < .05$).

3.6. fMRI data

3.6.1. ROIs analysis

The values of all the pairwise contrasts between conditions are available in Table 2.

In this statistical model, the effects tested were the main effect of orthographic regularity that indicates that the level of activation differs between the three types of words in the ROIs, the interaction between writing course and regularity that indicates that the effect of orthographic regularity changes between the writing of the beginning and the end of the word, and the main effect of writing course, which indicates that the level of activation of the ROIs changes during writing. Those effects are reported in Table 1.

The left FuG, IFG, Ce and SPL displayed a main effect of orthographic regularity, with a greater activation for irregular than regular words. The left FuG and IFG displayed a significant interaction between irregularity and writing course (Fig. 5, Table 1). The activation profile of those 2 regions was similar, with greater activation for IRB and IRF than REG words during the beginning of writing, and greater activation for IRF than for IRB and REG during the end of writing. The difference between IRB and IRF therefore emerged only at the end of the writing course. This effect is in agreement with the effects observed on writing kinematics, for letters durations. The M1 control ROI, the SFG, SPL and the Ce, displayed no such interaction.

The left FuG, IFG, SFG and Ce, but not the SPL displayed a main effect of writing course, with activation decreasing strongly between the beginning and the end of writing.

3.6.2. Whole brain–main effect of orthographic regularity

The results of the analysis exploring the effect of orthographic regularity in relation to the processing of the auditory stimulus are displayed in figure S1.

In the analysis exploring the effect of orthographic regularity in relation to the writing response, we observed a network encompassing regions of the temporal, parietal and frontal cortices, mostly lateralized to the left hemisphere. Those regions were sensitive to the presence of an irregularity during writing, with a stronger response to irregular than to regular words (Fig. 6, Table 3). The significant activations were located in the left fusiform gyrus, the left superior parietal lobule extending to the inferior parietal cortex and the precuneus, in the left precentral gyrus, the supplementary motor

Table 1 – Results of ROIs analysis, for the main effect of the presence and position of an irregularity (IRB, IRF, REG), the main effect of the writing course (beginning, end) and the interaction between the two factors.

ROI	irregularity	writing course	interaction
Left fusiform gyrus	$F (2,48) = 7.4$, $p < 0.01$	$F (1,24) = 4.8$, $p < 0.05$	$F (2,48) = 4.5$, $p < 0.05$
Left superior parietal lobule	$F (2.48 = 5.2$, $p < 0.01$	N.S	N.S
Left inferior frontal gyrus	$F (2,48) = 12.9$, $p < 0.001$	$F (1.24) = 31.2$, $p < 0.001$	$F (2.48) = 4$, $p < 0.05$
Left superior frontal gyrus	$F (2,48) = 3.8$, $p < 0.05$	$F (1,24) = 5.1$, $p < 0.05$	N.S
Right cerebellum	$F (2,48) = 5.4$, $p < 0.01$	$F (1,24) = 4.3$, $p < 0.05$	N.S
Left primary cortex	N.S	N.S	N.S

Table 2 – Pairwise t-tests between the 3 types of words (IRB, IRF, REG) at the beginning and at the end of writing, in the ROIs where the interaction was significant. The t-values in bold correspond to values significant after Bonferroni-correction for multiple comparisons (6 ROIs).

ROIs	Contrast	Pairwise t-test				
Differencial effect of regularity during the writing course (beginning (b) vs. end (e))						
Left fusiform gyrus	IRBb vs. IRFb	N.S	IRB vs. IRFe	$t (24) = 3.3$, $p = .003$	IRBb vs. IRBe	$t (24) = 2.7$ $p = .011$
	IRBb vs. IRFb	$t (24) = 2.3$, $p = 0.032$	IRBe vs. REGe	N.S	IRFb vs. IRFe	N.S
	IRFb vs. REGb	$t (24) = 2.8$, $p < .011$	IRFe vs. REGe	$t (24) = 3.1$, $p = .005$	REGb vs. REGe	N.S
Left inferior frontal gyrus	IRBb vs. IRFb	N.S	IRBe vs. IRFe	$t (24) = 3$, $p = .005$	IRBb vs. IRBe	$t (24) = 5.6$, $p < 0.001$
	IRBb vs. REGb	$t (24) = 3.5$, $p = 0.002$	IRBe vs. REGe	N.S	IRFb vs. IRFe	$t (24) = 4.6$, $p < 0.001$
	IRFb vs. REGb	$t (24) = 4.3$, $p < 0.001$	IRFe vs. REGe	$t (24) = 4$, $p < 0.001$	REGb vs. REGe	$t (24) = 5.3$, $p < 0.001$

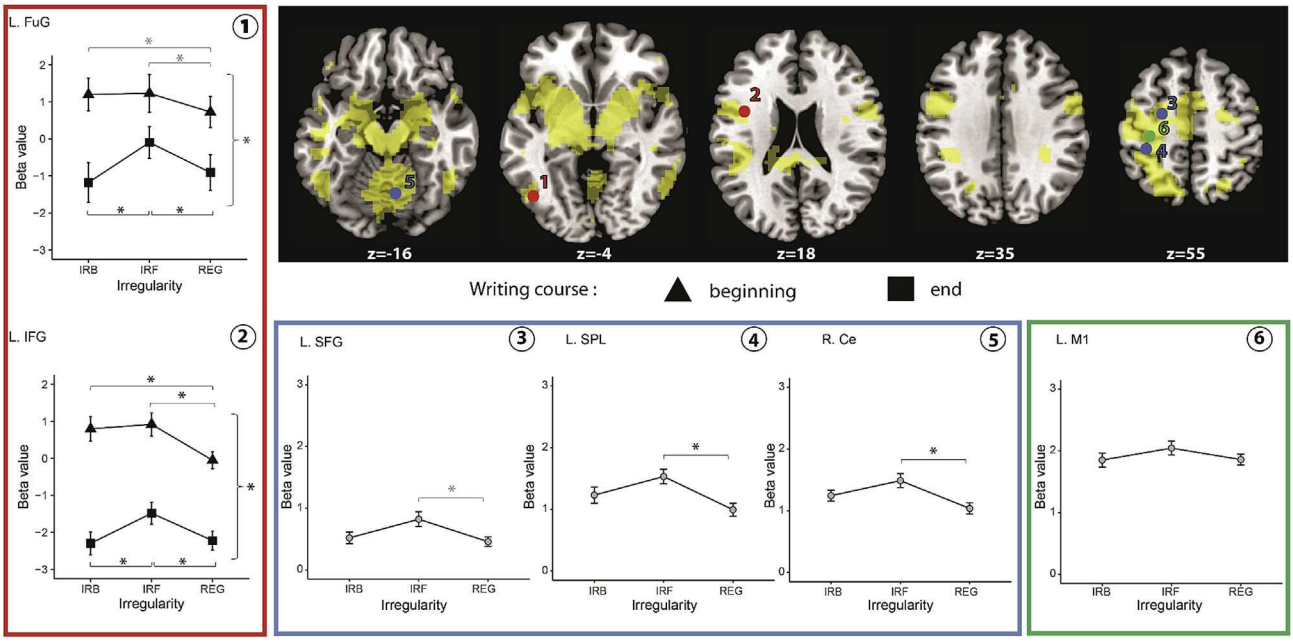


Fig. 5 – Results of ROIs analysis. Top-row: network of regions activated in response to writing execution (yellow), and mean position of the ROIs (Red dots: orthographic ROIs: left FuG and IFG; Blue dot: motor ROIs: left SFG, left SPL and right Ce; Green dot: control ROI: left M1). Red frame: ROIs activations (mean beta values) corresponding to the writing of the first letters (▲) and writing of the last two letters (■), for each type of word (IRB, IRF, REG) in the 2 orthographic ROIs. Blue and green frames: ROIs activations (mean beta values) corresponding to the writing of the three types of words (IRB, IRF and REG) in the 3 motor ROIs (blue) and the control ROI (green). The error bars represent the within-subject SEM (Morey, 2008). Black asterisks: pairwise contrasts (t-tests) significant with Bonferroni-correction for multiple comparisons; Grey asterisks: pairwise contrasts (t-tests) significant without correction for multiple comparisons.

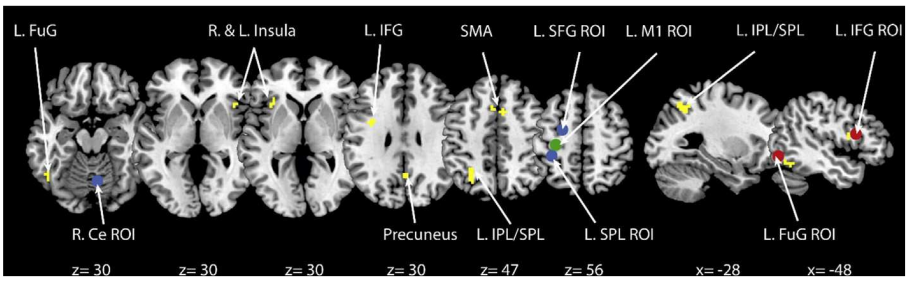


Fig. 6 – Results of the F contrast for the main effect of orthographic regularity during writing at the whole brain level displayed on axial and sagittal slices(Yellow) Red dots: mean positions of orthographic ROIs (left FuG and IFG); Blue dots: mean position of motor ROIs (left SFG, SPL and right Ce); Green dot: mean position of the control ROI (left M1).

area (SMA), the left insula, and in the right insula extending to the IFG pars orbitalis.

4. Discussion

The data are in agreement with the predictions of the continuous and interactive account of orthographic and motor processing in word writing. They indicate that orthographic processes are still active when writing movements are executed, and interact with motor processes.

Our behavioral results replicate those of Roux et al., 2013. These authors found that it took longer to write the letters that produced an orthographic irregularity. Movement time for producing CH in CH ARISME (the irregularity is underlined) was longer than in CHAPITRE. The position of the irregularity within the word also modulated writing kinematics. For the words presenting the irregularity at the end (e.g., CLIMAT,/ klima/climate) all the letters before the irregularity were longer than in regular words. The presence of an irregularity modulated the initiation of the writing movement as well as its fine motor execution, even in the specific environment of the fMRI scanner and absence of visual feedback. At the brain level, statistical models accounting for the variations of writing kinematics indicate that both orthographic and motor regions were affected by the presence of the irregularity and

Table 3 e Results of the effect of orthographic regularity during writing at the whole brain level, MNI space, FWE-corrected for multiple comparisons at the voxel and cluster level. The "Contrast" column shows significant pairwise t-tests between IRB, IRF and REG for voxels located at the local maxima ($p < .001$ uncorrected for multiple comparisons).

Location		Cluster	Z score	MINI Coordinates			Contrast
				x	y	z	
Frontal							
Left	Inferior opercularis	245	5.29	−42	6	24	IRF > REG, IRB > REG
	Precentral gyrus		5.03	−36	0	36	IRF > REG, IRB > REG
	Inferior triangularis		4.45	−45	21	30	IRF > REG, IRB > REG
Left	SMA	209	5.20	−3	15	48	IRF > REG, IRB > REG
	SFG		3.45	0	30	36	IRB > REG
Left	Insula	164	4.55	−42	15	0	IRF > REG, IRB > REG
	Inferior triangularis		4.15	−39	27	15	IRF > REG
Right	Insula	86	4.93	36	24	3	IRF > REG
	Inferior orbitalis		3.91	33	24	−9	IRF > REG, IRB > REG
Parietal							
Left	Superior lobule	182	5.84	−27	−63	48	IRF > REG, IRB > REG
Left/Right	Precuneus	257	4.92	3	−60	30	REG > IRF, REG > IRB
	Precuneus		4.60	0	−60	42	REG > IRF, REG > IRB
Temporal							
Left	Fusiform Gyrus	70	5.35	−48	−57	−18	IRF > REG

its position. None of the models yielded significant effects in the control ROI, whose activation is assumed to reflect direct input to the effector muscles for the execution of writing movements. Those results indicate that orthographic and motor processes occur in a continuous fashion during writing. They also suggest that the stability of the activation of a given orthographic representation in the linguistic system influences the selection and implementation of the constituent letters in the motor system.

4.1. Evidence for continuous flow of information between the orthographic and motor levels

In both the left IFG and FuG, the response was stronger for irregular than regular words at the beginning of writing. At the end of writing, the response remained stronger for IRF words only. The activation for IRB words dropped at the level of activation of the REG words. These results constitute a strong indication that orthographic processes remain active after the onset of writing execution, until the irregularity is actually computed. This result, combined with the observed pattern of differences in RTs, can be interpreted in the light of an interaction between the elements of the spelling system. Several studies showed that the presence of inconsistent mappings induces a conflict between the lexical and sublexical routes leading to competition between alternative orthographic representations (Bonin et al., 2002; Houghton & Zorzi, 2003), which can explain the increased activation of the orthographic regions at the beginning of writing. This in turn could lead to less robust activation of the letters corresponding to the inconsistent mappings (Buchwald & Falconer, 2014; Jones, Folk, & Rapp, 2009) due to top-down influences of the lexical system on the orthographic short-term memory where the sequence of abstract letter representations resulting from the output of the two routes is held (Sage & Ellis, 2004). In the present results, this view is also supported by the strong effect of regularity observed on the parietal cortex, at the junction between the superior and inferior parietal lobules in the whole-brain analysis. This region is thought to hold an important role in the orthographic working memory (Purcell et al., 2011; Rapp & Dufor, 2011; Rapp et al., 2016). In the literature, there is also evidence that activation from the letters held in orthographic memory can feed back to the lexical level, because the flow of information is bidirectional (McCloskey, Macaruso, & Rapp, 2006). The postulated function of this feedback is the strengthening and stabilization of the target word in the lexical system (McCloskey et al., 2006). This feedback mechanism, which may be increased when some letters are not stable in orthographic working memory, may therefore explain why the orthographic regions remain more strongly activated at the end of writing when the irregularity is located at the end of the word than in the other two conditions. It implies that the orthographic representations remain activated while the writing movements are being executed, at least when the irregularity is located at the end of the word. Overall, the results support the idea of a continuous flow of information between the orthographic and motor levels. This had in fact already been proposed in Van Galen's handwriting model (van Galen, 1991), who assumed that cognitive and motor levels of processing operate concurrently in handwriting.

In addition, our results extend the scope of the functional properties of the left IFG and FuG in spelling, (Bitan et al., 2005; Planton et al., 2013; Rapp et al., 2016; Rapp & Lipka, 2011). In reading, the left FuG is thought to represent orthographic information on a visual form (Vinckier et al., 2007), but this view remains controversial (Madec et al., 2016; Price & Delvin, 2003; Rapp & Lipka, 2011). In fact, several studies showed that the left FuG is involved in accessing or storing orthographic information during both reading and spelling (Purcell et al., 2011; Rapp & Lipka, 2011; Tsapkini & Rapp, 2010). Here, it was activated in the absence of visual stimuli, and during

handwriting. This confirms that the FuG plays another, non-visual role in word representation during spelling (Rapp et al., 2016).

A novel and important finding of the present study is the sensitivity of the FuG and left IFG to the presence of an orthographic irregularity and its position during actual spelling production. Indeed, previous studies have shown that those regions are more active when reading irregular than regular words (Fiez, Balota, Raichle, & Petersen, 1999; Graves, Desai, Humphries, Seidenberg, & Binder, 2010; Peng et al., 2004). But to our knowledge, only two studies have demonstrated an effect of orthographic regularity during spelling, in the left IFG (Bolger, Hornickel, Cone, Burman, & Booth, 2008; Norton, Beach, & Gabrieli, 2015) and left FuG (Bolger et al.,2008). There is also some evidence of effects of irregularity in spelling tasks in brain-damaged patients (Rapcsak & Beeson, 2004). However, the spelling tasks used in those studies did not involve real word writing, but only spelling judgments based on either a visual (Bolger et al., 2008) or an auditory inputs (Norton et al., 2015). Our data are the first to report an effect of orthographic regularity in the course of a handwriting production task and in the absence of visual feedback. Consistent with previous evidence in the reading domain (Fiez et al., 1999; Graves et al., 2010) the presence of an irregularity lead to increases of the BOLD signal. It has been shown that competition between representations in the linguistic system (Zhuang, Tyler, Randall, Stamatakis, & Marslen-Wilson, 2014) and increased duration of certain stages of processing (Coull, Charras, Donadieu, Droit-Volet, & Vidal, 2015) lead to increases of the BOLD signal in the regions where the relevant information is processed. In the left FuG, the increase is probably related to the competition between representations and/or lengthened processing in ortho- graphic long-term memory (Purcell et al., 2011; Purcell, Jiang,& Eden, 2017; Rapp & Dufor, 2011; Rapp et al., 2016). The left IFG showed the most reliable pattern of differences between regular and irregular words in the 3 models tested. This region possibly computes an information related to the presence of low-probability phoneme-to-grapheme correspondences (Henry et al., 2007). This hypothesis is supported by the fact that in reading, the response of the left IFG was found to be strongly modulated by spelling-to-sound consistency (Fiez et al., 1999; Graves et al., 2010). In reading, the influence of spelling-to-sound consistency on the activity of the left IFG has been interpreted either as a role of this region in the conversion between orthographic and phonological information (Fiez et al., 1999), or as a consequence of an increase of the load of semantic information (Binder, Desai, Graves, & Conant, 2009; Thompson-Schill, D'Esposito, Aguirre, & Farah, 1997). In an interesting alternative account in the spelling field, Purcell et al. (2011) suggested that the IFG could generate a signal allowing the coordination of more posterior temporal and/or parietal regions for the selection of competing linguistic information (Bitan et al., 2005). This function would be critical when retrieving the spelling of irregular words because of the conflicting outputs of the lexical and phonological routes (Norton et al., 2015; Rapp et al., 2002).

The overall activation decrease of the two orthographic regions during writing, mostly in the IFG, is noteworthy. This effect is consistent with the observed mean stroke duration, which also strongly decreases between the first and last letters. The fact that this decrease is found even for regular words suggests that this is not explained by the processing of the irregularity but rather by the processing of spelling in general. This pattern argues for a sensitivity of orthographic regions to the load of orthographic information processed and held in memory during writing, despite the fact that they are not known as typically involved in orthographic short-term memory (Cloutman et al., 2009; Rapp et al., 2016).

4.2. Evidence for interaction between the orthographic and motor levels

The confirmation of irregularity effects on writing kinematics previously evidenced by Roux et al. (2013) is a strong argument in favor of interactions between orthographic and motor levels of processing in spelling. However, the exact mechanism by which those interactions occur can only be speculated, as the articulation between the two it is never explicitly modeled in current studies of spelling (Houghton, 2018). In a fully interactive system, it could be assumed that degraded activation of the constituent letters of a given orthographic representation in orthographic short-term memory due to the presence of an irregular mapping leads to less efficient se- lection and activation of the motor programs (Delattre et al., 2006; Rapp & Caramazza, 1997). If the motor programs are not optimally activated, it is possible that their actual implementation in the effector muscles is slowed down. Those effects are probably moderate given the independence of orthographic and motor impairments in dysgraphic subjects (Roeltgen, 2003), but they could impact fine-grained stroke execution.

Despite this interpretation, some of the behavioral differences between the two conditions of irregularity remain to be clarified: if the irregularity is processed in a continuous and interactive fashion, it is straightforward to explain that both the reaction time and the duration of the first letter, but not the duration of the last letters, are increased for the IRB condition. Indeed, competition among lexical representations should slow down the emergence of the correct orthographic representation and affect the stability of the letters corresponding to the irregular mappings in orthographic short- term memory at the beginning of the sequence (Buchwald & Falconer, 2014; Jones et al., 2009). This would lead to slower activation of the motor representations and slower execution. In contrast, for the IRF condition, the RTs did not significantly differ from the RTs in the REG condition, but both the first and the last letters had increased duration compared to the REG condition. This indicates that the processes affected by the presence of the irregular spelling occur later in this case than in the IRB condition but last longer, until the irregular map- pings are actually produced (Roux et al., 2013). If this inter- pretation holds, it implies that the timing of the interactions between the subcomponents of the spelling system, and be- tween the spelling and motor systems, depends on the posi- tion of the irregularity in the words (Bonin, et al., 2001). This requires further investigation.

The pattern of graded effects of irregularity in the motor regions of the handwriting network is also consistent with

interactive processing. Statistically, only the difference between REG and IRF words was significant in the motor regions. This indicates that maximal interactions occur when the irregularity is located at the end of the word.

The right Ce and the left SPL displayed a stronger response to irregular than regular words. The implication of these two regions in the programming and control of graphic movements is well acknowledged. The left superior parietal lobule holds an important role in the sensorimotor processes that generate correct motor sequences and trajectories in hand- writing (Brownsett & Wise, 2010; Harrington, Farias, Davis, & Buonocore, 2007; Kadmon Harpaz, Flash, & Dinstein, 2014; Segal & Petrides, 2012). The cerebellum is the substrate of internal forward models allowing predictive coding of the trajectories (Wolpert, Miall, & Kawato, 1998). The sensitivity to irregularity indicates that the increase in orthographic processing, which stems from the presence of the low-probability phoneme-to-grapheme correspondence, leads to higher de- mands on these regions especially when the irregularity is located at the end of the word. The left SFG, corresponding to the so-called Exner's area, presented a marginal effect of irregularity (uncorrected for multiple comparisons). This region, also labeled Graphemic Motor Frontal Area by some authors (Roux et al., 2009) has been conceived as the interface between orthographic representations and motor programs. It would translate abstract letter representations into manual gestures (Planton et al., 2013; Roux et al., 2009). In principle, within the motor network, it should be the locus where the interaction and therefore the differences between the 3 conditions is maximal. It is noteworthy that these effects cannot be explained in terms of low-level global kinematic differences between the three conditions. The total writing duration differed only slightly between the conditions, so the amount of motor activity was equivalent. In addition, although the temporal differences between the conditions at the letter level were clearly reliable, they were too small to impact the estimation of the BOLD signal. Finally, the control ROI in M1, whose activity directly reflects the execution of writing movements (and therefore the massive kinematic variations), was not affected by the experimental manipulations. It could also be argued that what we assume as motor regions could actually be involved exclusively in computing linguistic information. However, this interpretation is unlikely given previous studies showing that these regions are almost silent in spelling tasks that do not require the implementation of manual movements (Planton, Longcamp, Pěran, Děmonet, & Jucla, 2017; Purcell et al., 2011) whereas they are strongly activated in handwriting and drawing tasks (Planton et al., 2017).

4.3. Whole brain effects

Orthographic regularity affected the whole-brain response mostly during writing execution and mostly in regions of the left hemisphere. Several of the regions activated at the whole–brain scale (ventral Premotor region, insula, SMA) play an important role in language processing, although they are not specific to spelling (Price, 2012). The pattern of response of these regions indicates a graded effect of orthographic regularity. Again, this is evidence against the account of a strict separation between orthographic and motor processing in handwriting, because the orthographic regularity effects occur during writing execution.

The activation of the parietal cortex, at the junction between the superior and inferior parietal lobules, is fully consistent with data pointing towards its important role in spelling processes, most likely in relation to orthographic working memory (Purcell et al., 2011; Rapp & Dufor, 2011; Rapp et al., 2016). This is consistent with data showing that the processing of orthographically irregular words puts a higher demand on orthographic working memory processes (Buchwald & Falconer, 2014; Jones et al., 2009; Sage & Ellis, 2004). The SMA, anterior insula and left ventral premotor cortex have often been reported in neuroimaging (Beeson, Rising, & Volk, 2003; Longcamp et al., 2014; Planton et al., 2013; Purcell et al., 2011) and neuropsychological studies of writing (Kurosaki, Hashimoto, Tatsumi, & Hadano, 2016; Roeltgen, 2003; Roeltgen & Heilman, 1983, 1984) but their contribution is considered non-specific. These regions were well identified in tasks requiring covert or overt articulation (Price, 2012) and they belong to the core of the dorsal route for speech perception and production (Hickok & Poeppel, 2007; Meister, Wilson, Deblieck, Wu, & Iacoboni, 2007). Their involvement in the present study could therefore relate to the increasing demands on phonological processing when irregular words have to be spelled out.

A final perspective for the interpretation of the present results is that of a higher general cognitive demand for irregular words (Duncan & Owen, 2000). In our study, processing irregular words can be assimilated to having to deal with a cognitive conflict, as the output of the two routes converging on orthographic working memory do not match. Accordingly, we found graded error rates between the three conditions, with more errors for IRF, followed by IRB and REG. Conflict detection in turn leads to increased task monitoring, as shown in other domains (Botvinick, Braver, Barch, Carter, & Cohen, 2001; Nozari, Dell, & Schwartz, 2011). Fedorenko, Duncan, & Kanwisher, 2013 (Fedorenko et al., 2013) demonstrated that a so-called multiple-demand network composed of a wide range of parietal and frontal regions is strongly affected by the difficulty of the cognitive task, irrespective of the task domain. We overlaid the main effect of orthographic regularity present during writing execution and the ROIs with the MD network defined by Fedorenko and collaborators on Fig. 7. Several of the regions affected by the presence of the irregularity either at the ROI or at the whole-brain level (left FuG, IPL, IFG pars orbitalis) were not defined as part of MD system, but belong to the core of the language system in the brain (Fedorenko, Behr, & Kanwisher, 2011). In addition, the motor-related ROIs were defined based on two meta-analyses that demonstrated their functional specificity for writing movements (Planton et al., 2013; Purcell et al., 2011). Nevertheless, several brain regions affected by the presence of an irregularity do belong to the MD network. It is likely that the increased monitoring required for processing irregular words impacts both the behavioral indexes as well as the brain activation, even in the absence of an interaction between orthographic and motor processes. For instance, this could impact RTs by slowing down the retrieval of the correct spelling, of the motor programs, and

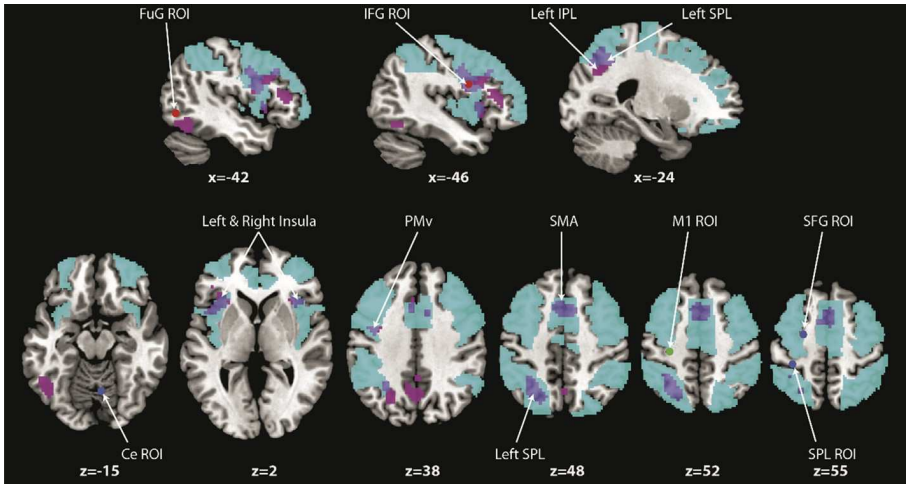


Fig. 7 – Overlap between the main effect of irregularity at the whole brain level ($p < .001$, uncorrected for multiple comparisons), and the multiple demand network (Fedorenko et al., 2013). Red dots: mean position of orthographic ROIs; blue dots: mean position of the motor ROIs; Green dots: mean position of the control ROI. Pink: main effect of irregularity; cyan: multiple demand network (courtesy of Fedorenko); purple: overlap between the main effect of irregularity and the multiple demand network.

require increased control of the movements corresponding to the irregular phoneme-grapheme mappings (thus explaining increased stroke durations). It is also possible that some of the activations we re- ported (for instance in the SMA, which is central in the MD network) can be interpreted this way. The effects linked to interactive orthographic and motor processing in the spelling system and the ones resulting from increased task monitoring must be disentangled in future research.

Writing skills have remained relatively unchanged in human societies for thousands of years. With the advent of new information technologies, they undergo a massive and extremely fast mutation. The present results help to characterize the cognitive and neural bases of writing. We demonstrated that the left IFG and FuG, two regions belonging to the core of the written language system in the brain, are sensitive to the presence and position of an orthographic irregularity in the word during writing execution. The response of the motor- related regions of the handwriting network also indicates a sensitivity to the irregularity, and in the SFG, to its position. Taken together, these results clearly support the predictions deriving from the account of interacting and parallel ortho- graphic and motor processes in writing. This new empirical evidence could help to better characterize children with developmental disorders such as dysgraphia and dysorthographia, who often display mixed linguistic and motor impairments.

Acknowledgments

This work was supported by the grant ECRIRE ANR-14-CE30-0013, and the grants ANR-16-CONV-0002 (ILCB), ANR-11-LABX-0036 (BLRI) managed by the French National Research Agency and the Excellence Initiative of Aix-Marseille University (A*MIDEX). We are grateful to Simon Morě for technical support.

Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024.

references

Anderson, S. W., Damasio, A. R., & Damasio, H. (1990). Troubled letters but not numbers: domain specific cognitive impairments following focal damage in frontal cortex. Brain, 113, 749e766.

Baxter, D. M., & Warrington, E. K. (1986). Ideational agraphia: a single case study. Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry, 49(4), 369e374. https://doi.org/10.1136/jnnp.49.4.369.

Beauvois, M. F., & Děrouesně, J. (1981). Lexical or orthographic agraphia. Brain: A Journal of Neurology, 104(Pt 1), 21e49.

Beeson, P. M., Rising, K., & Volk, J. (2003). Writing treatment for severe aphasia: who benefits? Journal of Speech, Language, and Hearing Research: JSLHR, 46(5), 1038e1060.

Binder, J. R., Desai, R. H., Graves, W. W., & Conant, L. L. (2009). Where Is the Semantic System? A Critical Review and Meta-Analysis of 120 Functional Neuroimaging Studies. Cerebral Cortex, 19(12), 2767e2796. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp055.

Bitan, T., Booth, J. R., Choy, J., Burman, D. D., Gitelman, D. R., & Mesulam, M.-M. (2005). Shifts of effective connectivity within a language network during rhyming and spelling. The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience, 25(22), 5397e5403. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0864-05.2005.

Bolger, D. J., Hornickel, J., Cone, N. E., Burman, D. D., & Booth, J. R. (2008). Neural correlates of orthographic and phonological consistency effects in children. Human Brain Mapping, 29(12), 1416e1429. https://doi.org/10.1002/hbm.20476. Bonin, P., Chalard, M., Měot, A., & Fayol, M. (2002). The determinants of spoken and written picture naming latencies.

British Journal of Psychology (London, England: 1953), 93(Pt 1), 89e114.

Bonin, P., Collay, S., & Fayol, M. (2008). La consistance orthographique en production verbale écrite : une brève synthèse. L'année Psychologique, 108(3), 517e546.

Bonin, P., Peereman, R., & Fayol, M. (2001). Do Phonological Codes Constrain the Selection of Orthographic Codes in Written Picture Naming? Journal of Memory and Language, 45(4), 688e720.

Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. Psychological Review, 108(3), 624e652.

Brett, M., Anton, J. L., Valbregue, R., & Poline, J. B. (2002). Region of interest analysis using an SPM toolbox. In Presented at the 8th International Conference on Functional Mapping of the Human Brain, June 2-6, 2002, Sendai, Japan. Available on CD-Rom in NeuroImage, 16(2).

Brownsett, S. L. E., & Wise, R. J. S. (2010). The contribution of the parietal lobes to speaking and writing. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 20(3), 517e523. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp120.

Buchwald, A., & Falconer, C. (2014). Cascading activation from lexical processing to letter-level processing in written word production. Cognitive Neuropsychology, 31(7e8), 606e621. https://doi.org/10.1080/02643294.2014.951609.

Cloutman, L., Gingis, L., Newhart, M., Davis, C., Heidler-Gary, J., Crinion, J., et al. (2009). A neural network critical for spelling. Annals of Neurology, 66(2), 249e253. https://doi.org/10.1002/ana.21693.

Coull, J. T., Charras, P., Donadieu, M., Droit-Volet, S., & Vidal, F. (2015). SMA Selectively Codes the Active Accumulation of Temporal, Not Spatial, Magnitude. Journal of Cognitive Neuroscience, 27(11), 2281e2298. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00854.

Damian, M. F., & Stadthagen-Gonzalez, H. (2009). Advance planning of form properties in the written production of single and multiple words. Language and Cognitive Processes, 24(4), 555e579. https://doi.org/10.1080/01690960802346500.

De Smet, H. J., Engelborghs, S., Paquier, P. F., De Deyn, P. P., & Marien, P. (2011). Cerebellar-induced apraxic agraphia: A review and three new cases. Brain and Cognition, 76(3), 424e434. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2010.12.006.

Delattre, M., Bonin, P., & 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), 1330e1340. https://doi.org/10.1037/0278-7393.32.6.1330.

Duncan, J., & Owen, A. M. (2000). Common regions of the human frontal lobe recruited by diverse cognitive demands. Trends in Neurosciences, 23(10), 475e483.

Duvernoy, H. M. (1999). The human brain: surface, blood supply, and three-dimensional sectional antomy (Vol. second). Wien, New York: Springer.

Ellis, A. W. (1988). Normal writing processes and peripheral acquired dysgraphias. Language and Cognitive Processes, 3(2), 99e127.

Exner, S. (1881). Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen. Wien: Wilhelm Braumüller.

Fedorenko, E., Behr, M. K., & Kanwisher, N. (2011). Functional specificity for high-level linguistic processing in the human brain. Proceedings of the National Academy of Sciences, 108(39), 16428e16433. https://doi.org/10.1073/pnas.1112937108.

Fedorenko, E., Duncan, J., & Kanwisher, N. (2013). Broad domain generality in focal regions of frontal and parietal cortex. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 110(41), 16616e16621. https://doi.org/10.1073/pnas.1315235110.

Fiez, J. A., Balota, D. A., Raichle, M. E., & Petersen, S. E. (1999). Effects of lexicality, frequency and spelling-to-sound consistency on the functional anatomy of reading. Neuron, 24, 205e218.

van Galen, G. P. (1991). Handwriting: Issues for a psychomotor theory. Human Movement Science, 10(2e3), 165e191.

Graves, W. W., Desai, R., Humphries, C., Seidenberg, M. S., & Binder, J. R. (2010). Neural systems for reading aloud: a multiparametric approach. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 20(8), 1799e1815. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp245.

Harrington, G. S., Farias, D., Davis, C. H., & Buonocore, M. H. (2007). Comparison of the neural basis for imagined writing and drawing. Human Brain Mapping, 28(5), 450e459. https://doi.org/10.1002/hbm.20286.

Henry, M. L., Beeson, P. M., Stark, A. J., & Rapcsak, S. Z. (2007). The role of left perisylvian cortical regions in spelling. Brain and Language, 100(1), 44e52. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2006.06.011.

Hickok, G., & Poeppel, D. (2007). The cortical organization of speech processing. Nature Reviews Neuroscience, 8(5), 393e402. https://doi.org/10.1038/nrn2113.

Hodges, J. R. (1991). Pure apraxic agraphia with recovery after drainage of a left frontal cyst. Cortex, 27, 469e473.

Houghton, G. (2018). Action and perception in literacy: A common-code for spelling and reading. Psychological Review, 125(1), 83e116. https://doi.org/10.1037/rev0000084.

Houghton, G., & Zorzi, M. (2003). Normal and impaired spelling in a connectionist dual-route architecture. Cognitive Neuropsychology, 20(2), 115e162. https://doi.org/10.1080/02643290242000871.

Jones, A. C., Folk, J. R., & Rapp, B. (2009). All letters are not equal: Subgraphemic texture in orthographic working memory. Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 35(6), 1389e1402. https://doi.org/10.1037/a0017042.

Kadmon Harpaz, N., Flash, T., & Dinstein, I. (2014). Scale-invariant movement encoding in the human motor system. Neuron, 81(2), 452e462. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.058.

Kandel, S., & Perret, C. (2015). How does the interaction between spelling and motor processes build up during writing acquisition? Cognition, 136, 325e336. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.11.014.

Kurosaki, Y., Hashimoto, R., Tatsumi, H., & Hadano, K. (2016). Pure agraphia after infarction in the superior and middle portions of the left precentral gyrus: Dissociation between Kanji and Kana. Journal of Clinical Neuroscience: Official Journal of the Neurosurgical Society of Australasia, 26, 150e152. https://doi.org/10.1016/j.jocn.2015.08.030.

Levelt, W. J., Roelofs, A., & Meyer, A. S. (1999). A theory of lexical access in speech production. The Behavioral and Brain Sciences, 22(1), 1e38. discussion 38-75.

Longcamp, M., Anton, J. L., Roth, M., & Velay, J. L. (2003). Visual presentation of single letters activates a premotor area involved in writing. NeuroImage, 19(4), 1492e1500.

Longcamp, M., Lagarrigue, A., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Alario, F.-X., et al. (2014). Functional specificity in the motor system: Evidence from coupled fMRI and kinematic recordings during letter and digit writing. Human Brain Mapping, 35(12), 6077e6087. https://doi.org/10.1002/hbm.22606.

Madec, S., Le Goff, K., Anton, J.-L., Longcamp, M., Velay, J.-L., Nazarian, B., et al. (2016). Brain correlates of phonological recoding of visual symbols. NeuroImage, 132, 359e372. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.010.

Magrassi, L., Bongetta, D., Bianchini, S., Berardesca, M., & Arienta, C. (2010). Central and peripheral components of writing critically depend on a defined area of the dominant superior parietal gyrus. Brain Research, 1346, 145e154. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.05.046.

McClelland, J. L. (1979). On the time relations of mental processes: An examination of systems of processes in cascade. Psychological Review, 86(4), 287e330. https://doi.org/10.1037/0033-295X.86.4.287.

McCloskey, M., Macaruso, P., & Rapp, B. (2006). Grapheme-to-lexeme feedback in the spelling system: Evidence from a dysgraphic patient. Cognitive Neuropsychology, 23(2), 278e307. https://doi.org/10.1080/02643290442000518.

Meister, I. G., Wilson, S. M., Deblieck, C., Wu, A. D., & Iacoboni, M. (2007). The essential role of premotor cortex in speech perception. Current Biology: CB, 17(19), 1692e1696. https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.08.064.

Menon, V., & Desmond, J. E. (2001). Left superior parietal cortex involvement in writing: integrating fMRI with lesion evidence. Cognitive Brain Research, 12, 337e340.

Morey, R. D. (2008). Confidence Intervals from Normalized Data: A correction to Cousineau (2005). Tutorials in Quantitative Methods for Psychology, 4(2), 61e64. https://doi.org/10.20982/tqmp.04.2.p061.

Nakamura, K., Honda, M., Okada, T., Hanakawa, T., Toma, K., Fukuyama, H., et al. (2000). Participation of the left posterior inferior temporal cortex in writing and mental recall of kanji orthography: A functional MRI study. Brain, 123(5), 954e967.

New, B., Pallier, C., Brysbaert, M., & Ferrand, L. (2004). Lexique 2 : A new French lexical database. Behavior Research Methods, Instruments, & Computers, 36(3), 516e524. https://doi.org/10.3758/BF03195598.

New, B., Pallier, C., Ferrand, L., & Matos, R. (2001). Une base de donnĕes lexicales du français contemporain sur internet: LEXIQUE™//A lexical database for contemporary french: LEXIQUE™. L'annĕe Psychologique, 101(3), 447e462.

Norton, E. S., Beach, S. D., & Gabrieli, J. D. (2015). Neurobiology of dyslexia. Current Opinion in Neurobiology, 30, 73e78. https://doi.org/10.1016/j.conb.2014.09.007.

Nozari, N., Dell, G. S., & Schwartz, M. F. (2011). Is comprehension necessary for error detection? A conflict-based account of monitoring in speech production. Cognitive Psychology, 63(1), 1e33. https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2011.05.001.

Ogle, W. (1867). Aphasia and agraphia (pp. 83e122). St. George & Apostles Hospital Report.

Peereman, R., & Content, A. (1999). LEXOP: a lexical database providing orthography-phonology statistics for French monosyllabic words. Behavior Research Methods, Instruments, & Computers: A Journal of the Psychonomic Society, Inc, 31(2), 376e379.

Peng, D., Ding, G., Perry, C., Xu, D., Jin, Z., Luo, Q., et al. (2004). fMRI evidence for the automatic phonological activation of briefly presented words. Cognitive Brain Research, 20(2), 156e164. https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.02.006.

Planton, S. (2014, October 6). Processus centraux et pĕriphĕriques en production ĕcrite de mots : ĕtudes comportementales, en neuroimagerie fonctionnelle et par stimulation magnĕtique transcrânienne. Universitĕ Toulouse 3 Paul Sabatier.

Planton, S., Jucla, M., Roux, F.-E., & Dĕmonet, J.-F. (2013). The "handwriting brain": a meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior, 49(10), 2772e2787. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.05.011.

Planton, S., Longcamp, M., Pĕran, P., Dĕmonet, J.-F., & Jucla, M. (2017). How specialized are writing-specific brain regions? An fMRI study of writing, drawing and oral spelling. Cortex, 88, 66e80. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.11.018.

Price, C. J. (2012). A review and synthesis of the first 20 years of PET and fMRI studies of heard speech, spoken language and reading. NeuroImage, 62(2), 816e847. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.04.062.

Price, C. J., & Delvin, J. T. (2003). The myth of the visual word form area. NeuroImage, 19, 473e481.

Purcell, J. J., Jiang, X., & Eden, G. F. (2017). Shared orthographic neuronal representations for spelling and reading. NeuroImage, 147, 554e567. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.12.054.

Purcell, J. J., Turkeltaub, P. E., Eden, G. F., & Rapp, B. (2011). Examining the central and peripheral processes of written word production through meta-analysis. Frontiers in Psychology, 2, 239. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00239.

Rapcsak, S. Z., & Beeson, P. M. (2004). The role of left posterior inferior temporal cortex in spelling. Neurology, 62(12), 2221e2229.

Rapp, B. (2002). Uncovering the Cognitive Architecture of Spelling. In A. E. Hillis (Ed.), The Handbook of Adult Language Disorders (pp. 47e70). New York: Argye E.Hillis.

Rapp, B., & Caramazza, A. (1997). From graphemes to abstract letter shapes: levels of representation in written spelling. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 23(4), 1130e1152.

Rapp, B., & 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), 4067e4081. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00109.

Rapp, B., Epstein, C., & Tainturier, M.-J. (2002). The integration of information across lexical and sublexical processes in spelling. Cognitive Neuropsychology, 19(1), 1e29. https://doi.org/10.1080/0264329014300060.

Rapp, B., & Lipka, K. (2011). The literate brain: the relationship between spelling and reading. Journal of Cognitive Neuroscience, 23(5), 1180e1197. https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21507. Rapp, B., Purcell, J., Hillis, A. E., Capasso, R., & Miceli, G. (2016). Neural bases of orthographic long-term memory and working memory in dysgraphia. Brain: A Journal of Neurology, 139(Pt 2), 588e604. https://doi.org/10.1093/brain/awv348.

Roeltgen, D. P. (2003). Agraphia. In Clinical Neuropsychology (pp. 126e145). Oxford University Press.

Roeltgen, D., & Heilman, K. M. (1983). Apractic agraphia in a patient with normal praxis. Brain and Language, 18, 35e46.

Roeltgen, D. P., & Heilman, K. M. (1984). Lexical agraphia. Further support for the two-system hypothesis of linguistic agraphia. Brain: A Journal of Neurology, 107(Pt 3), 811e827.

Roux, F.-E., Dufor, O., Giussani, C., Wamain, Y., Draper, L., Longcamp, M., et al. (2009). The graphemic/motor frontal area Exner's area revisited. Annals of Neurology, 66(4), 537e545. https://doi.org/10.1002/ana.21804.

Roux, S., McKeeff, T. J., Grosjacques, G., Afonso, O., & Kandel, S. (2013). The interaction between central and peripheral processes in handwriting production. Cognition, 127(2), 235e241. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.12.009. Sage, K., & Ellis, A. W. (2004). Lexical influences in graphemic buffer disorder. Cognitive Neuropsychology, 21(2e4), 381e400. https://doi.org/10.1080/02643290342000438.

Sakurai, Y., Onuma, Y., Nakazawa, G., Ugawa, Y., Momose, T., Tsuji, S., et al. (2007). Parietal dysgraphia: characterization of abnormal writing stroke sequences, character formation and character recall. Behavioural Neurology, 18(2), 99e114.

Scaltritti, M., Pinet, S., Longcamp, M., & Alario, F.-X. (2017). On the functional relationship between language and motor processing in typewriting: an EEG study. Language, Cognition and Neuroscience, 32(9), 1086e1101. https://doi.org/10.1080/23273798.2017.1283427.

Segal, E., & Petrides, M. (2012). The anterior superior parietal lobule and its interactions with language and motor areas during writing: Role of the anterior SPL in writing. European Journal of Neuroscience, 35(2), 309e322. https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2011.07937.x.

Seitz, R. J., Canavan, A. G. M., Yăgüez, L., Herzog, H., Tellmann, L., Knorr, U., et al. (1997). Representations of graphomotor

trajectories in the human parietal cortex: evidence for controlled processing and automatic performance. European Journal of Neuroscience, 9, 378e389.

Shallice, T. (1981). Phonological agraphia and the lexical route in writing. Brain: A Journal of Neurology, 104(3), 413e429.

Soum, C. (1997). L'apprentissage de l'écriture ; contraintes orthographiques ; contraintes orales. Université de Toulouse (Vol. 2). Spinelli, E., Kandel, S., Guerassimovitch, H., & Ferrand, L. (2012). Graphemic cohesion effect in reading and writing complex graphemes. Language and Cognitive Processes, 27(5), 770e791. https://doi.org/10.1080/01690965.2011.586534.

Sugihara, G., Kaminaga, T., & Sugishita, M. (2006). Interindividual uniformity and variety of the "Writing center": a functional MRI study. NeuroImage, 32(4), 1837e1849. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.035.

Thompson-Schill, S. L., D'Esposito, M., Aguirre, G. K., & Farah, M. J. (1997). Role of left inferior prefrontal cortex in retrieval of semantic knowledge: a reevaluation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94(26), 14792e14797.

Tsapkini, K., & Rapp, B. (2010). The orthography-specific functions of the left fusiform gyrus: evidence of modality and category specificity. Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior, 46(2), 185e205. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.02.025.

Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., et al. (2002). Automated Anatomical Labeling of Activations in SPM Using a Macroscopic Anatomical Parcellation of the MNI MRI Single-Subject Brain. NeuroImage, 15(1), 273e289. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0978.

Ueki, Y., Mima, T., Nakamura, K., Oga, T., Shibasaki, H., Nagamine, T., et al. (2006). Transient functional suppression and facilitation of Japanese ideogram writing induced by repetitive transcranial magnetic stimulation of posterior inferior temporal cortex. The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience, 26(33), 8523e8530. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0846-06.2006.

Vinckier, F., Dehaene, S., Jobert, A., Dubus, J. P., Sigman, M., & Cohen, L. (2007). Hierarchical coding of letter strings in the ventral stream: dissecting the inner organization of the visual word-form system. Neuron, 55(1), 143e156. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.05.031.

Wolpert, D. M., Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. Trends in Cognitive Sciences, 2(9), 338e347. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01221-2.

Zhuang, J., Tyler, L. K., Randall, B., Stamatakis, E. A., & Marslen- Wilson, W. D. (2014). Optimally Efficient Neural Systems for Processing Spoken Language. Cerebral Cortex, 24(4), 908e918. https://doi.org/10.1093/cercor/bhs366.

Résultats Complémentaires

Modulation paramétrique du signal BOLD:

Nous souhaitions savoir si l'activité cérébrale observée lors de l'écriture de mots (toutes conditions confondues) pouvait en partie être expliquée par certains paramètres intrinsèques au mot, et à son écriture. Nous avons donc choisi 5 paramètres non corrélés entre eux ; trois moteurs : la durée d'écriture, la vitesse d'écriture et une mesure de la complexité d'écriture du mot (nombre de traits dans le mot divisé par le nombre de lettres) ; et deux linguistiques : la fréquence lexicale du mot (base de donnée de mots provenant de films (freqfilms2 dans la base Lexique3)) et sa consistance phono-orthographique (addition de la CPO du premier et dernier phonème) par token calculée d'après la méthode développée par Planton, (2014).

Un modèle unique a été créé pour chaque paramètre avec 10 régresseurs : écriture, paramètres d'intérêts, erreurs, stimuli auditifs et 6 régresseurs de mouvement

Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif des paramètres de fréquence lexicale, de vitesse et de complexité d'écriture sur l'activité cérébrale.

Au contraire, la durée d'écriture ainsi que la valeur de la CPO modulaient l'activité cérébrale.

Durée d'écriture

Des activations positivement corrélées avec la durée de l'écriture ont été relevées dans les régions suivantes : ganglions de la base (putamen, pallidum, noyau caudé, substance noir) bilatéral, insula bilatérale, amygdale/gyrus rectal bilatéral, cervelet bilateral, gyrus precentral bilatéral, gyrus frontal opercularis/lobe temporal supérieur bilatéral, lobe frontal median bilatéral, gyrus frontal supérieur gauche, lobule pariétal supérieur gauche (Figure 23).

De manière intéressante ce sont essentiellement des régions impliquées dans le réseau moteur de l'écriture de mot en général qui sont modulées par ce paramètre quantifiant l'éxecution motrice. Ces résultats sont également en accord avec des données de la littérature montrant que des variations de la durée des processus mis en jeu peuvent

se traduire par une variation de l'amplitude du signal BOLD (Coull, Charras Donadieu, Droit-volet.. 2015).

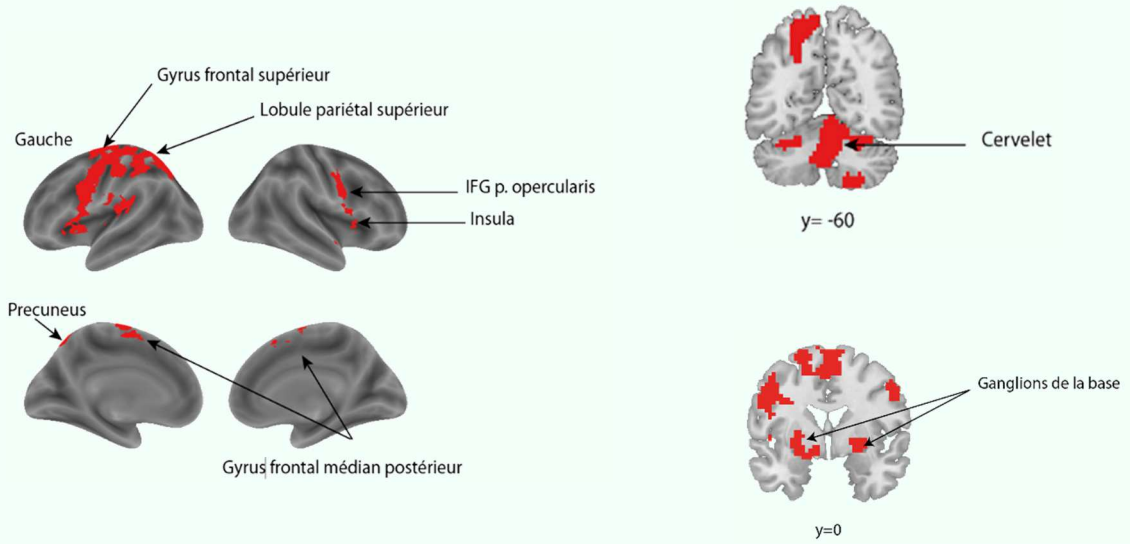


Figure 23 : Régions cérébrales dont l'activité est modulée par la durée de l'écriture du mot. (Gauche) représentation en surface, (droite) représentation sur coupes coronales.

La durée d'écriture étant augmentée pour les mots irréguliers et très certainement pour les mots plus longs. Il n'est pas surprenant que des régions linguistiques et motrices soient modulées par ce paramètre. Un effet similaire de la durée de l'écriture sur la force du signal BOLD a déjà été mis en évidence notamment par Longcamp et al., (2014).

Consistance Phono-Orthographique

Des activations corrélées négativement avec la valeure de la CPO ont été relevés dans les régions suivantes : gyrus frontal inférieur pars opercularis (IFG)/ gyrus precentral gauche, lobule pariétal supérieur (SPL)/ lobule pariétal inférieur (IPL) gauche, gyrus frontal median/ cortex cingulaire median bilatéral (MCC) (Figure 24).

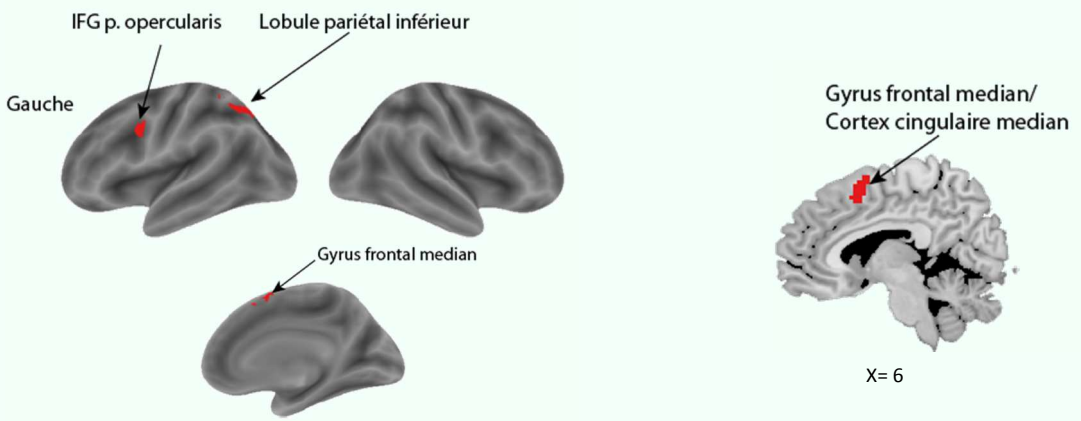


Figure 24 : Régions cérébrales dont l'activité est modulée par la consistance phono-orthographique du mot. (Gauche) représentation en surface, (droite) représentation sur une coupe sagittale.

S'il est assez logique de noter que des régions linguistiques telle que l'IFG et l'IPL (mémoire de travail orthographique (Rapp & Dufor, 2011 ; Rapp et al., 2016)) soient modulées par la CPO, il reste intéressant de pouvoir observer une modulation paramétrique par la valeur de la CPO. Ces données confirment la validité de cette variable linguistique lors d'approche d'analyse paramétrique (Graves et al., 2010).

De manière intéressante le SPL qui est de plus en plus considéré comme étant à l'interface des processus linguistiques et moteurs et le gyrus frontal médian (ventral) connu pour son implication dans le contrôle des mouvements sur-appris mais également dans les processus exécutifs (Magrassi et al., 2010; Seitz et al., 1997) sont également modulés par ce paramètre. Ces données confirment un traitement linguistique plus important et également de plus grand processus d'attention et de contrôle pour surmonter le conflit orthographique.

Voir Annexe 2 pour le matériel supplémentaire de l'article

1- Deuxième article expérimental : Palmis S., Velay J.L., Anton J.L., Nazarian B., Sein J. & Longcamp M. **The handwriting brain of middle-age children.** (Soumis)

Synthèse en Français

Bien que le réseau cérébral sous-tendant l'écriture ait déjà été défini chez l'adulte (5 régions clés : cortex prémoteur dorsal gauche, lobule pariétal supérieur, gyri frontal fusiforme et inférieur, et cervelet droit), son organisation chez l'enfant n'a jamais été étudiée. Nous avons comparé le réseau de l'écriture manuscrite de 65 droitiers de langue maternelle française (23 adultes, 42 enfants (8/11 ans)). Il était demandé aux participants d'écrire l'alphabet, les jours de la semaine et de dessiner des boucles, tout en étant scannés. Le réseau de l'écriture manuscrite précédemment décrit chez l'adulte était également fortement activé chez l'enfant. Une quantification des coordonnées des maxima locaux dans les régions clés a indiqué que les activations du cervelet droit étaient plus nombreuses chez les adultes, et que les activations du gyrus fusiforme gauche étaient plus antérieures chez les enfants. De plus, le gyrus précentral droit et le cervelet antérieur droit étaient plus fortement activés chez les adultes. Enfin, nous avons constaté que contrairement aux adultes, les enfants recrutaient plus de régions préfrontales. Ce travail constitue la première étude des bases cérébrales de l'écriture manuscrite chez l'enfant normo-scripteur. Les résultats suggèrent que le réseau sous-tendant l'écriture manuscrite est déjà établi chez l'enfant de CE2 à CM2. Les résultats mettent également en évidence le rôle majeur des régions préfrontales dans l'apprentissage de cette compétence complexe et confirment l'importance des régions précentrales droites et du cervelet dans la production de l'écriture automatisée.

Encart Méthodologique

Les données IRMf provenant d'enfants sont beaucoup plus bruitées que celles des adultes notamment à cause des mouvements. Ainsi, nous avons appliqué différentes méthodes afin de nettoyer les données à la fois des adultes et des enfants.

24 régresseurs de mouvements :

Classiquement, 6 régresseurs de mouvements générés durant les prétraitements sont utilisés lors des analyses de 2nd niveau. Friston, Williams, Howard, Frackowiak, & Turner, (1996) ont suggéré l'utilisation d'un modèle autorégressif (séries temporelles expliquées par ses valeurs passées) à 24 paramètres de mouvements de la tête afin de corriger les mouvements au niveau individuel. En effet, ces mouvements vont faire varier de manière artéfactuelle le signal BOLD Ces 24 paramètres correspondent aux 6 paramètres classiques, au carré de ces paramètres (6), à la dérivée temporelle des 6 paramètres classiques (6) et au carré de la dérivée temporelle des 6 paramètres classiques (6).

Artifact Detection Tools (ART) :

Cet outil permet de détecter les anomalies de mouvements. Pour cela nous avons fixé un seuil de 3mm de mouvement à ne pas dépasser. L'outil nous indique les anomalies et les consignes dans un fichier utilisable comme régresseur sous SPM lors des analyses de 2nd niveau (Figure 25). Le fichier prend la forme d'une matrice binaire (nombre d'image EPI x nombre d'anomalie) avec 0= pas d'anomalie, 1= anomalie de mouvement, pour chaque image EPI de la session.

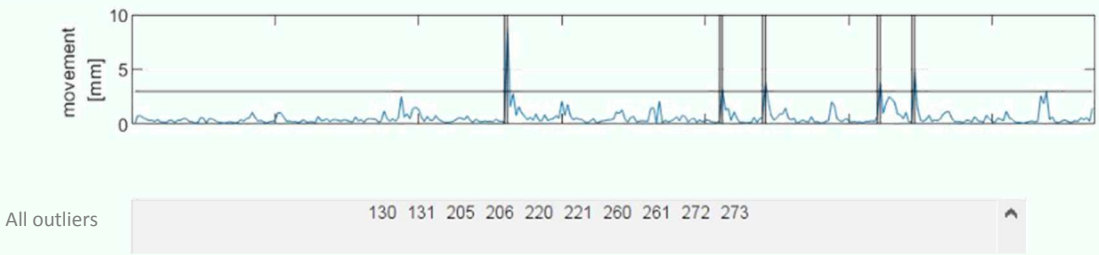


Figure 25 : Exemple de l'utilisation de l'outil ART, dans cette session 10 anomalies de mouvements supérieures à 3mm ont été détectées

PhysiO (TAPAS Toolbox): (Kasper et al., 2017)

L'outil PhysiO permet de modéliser le bruit physiologique du signal BOLD et de le corriger au niveau individuel lors des analyses de 2nd niveau. Nous avons pour notre part modélisé la variabilité du signal au niveau de la matière blanche et du liquide céphalorachidien, qui ne sont pas censés être modulés par la tâche, à l'aide d'une analyse en composante principale (PCA). Cette méthodologie permet la création de régresseurs dits de « nuisance » utilisés dans le GLM.
La première étape est de délimiter des ROIs qui correspondent à des masques de cartes de probabilité caractérisant la provenance du bruit. Nous avons choisi un seuil de probabilité de 0.98 afin qu'il soit adapté à tous les participants (Figure 27). On obtient donc deux ROIs (matière blanche & liquide céphalorachidien) qui vont être appliquées sur les EPI sur lesquelles les PCA vont être effectuées. Chacune des 12 composantes va alors expliquer une partie de la variabilité du signal. En résulte une matrice contentant les 12 composantes principales de la matière blanches et leur moyenne, les 12 composantes principales du liquide céphalorachidien et leur moyenne.

Nous avons évalué l'effet de l'ajout de ces régresseurs sur la qualité des contrastes observés au second niveau. Nous avons pu constater que l'utilisation combinée des 24 paramètres de mouvements et des outils PhysiO et ART ont permis d'améliorer la qualité des données. Ces méthodes nous ont permis de garder les résultats IRMf auparavant bruités de 12 enfants et 1 adulte de plus, nous amenant à un total de 42 enfants et 23 adultes. Les données de 2 participants du groupe enfants ont tout de même dû être éliminées. Enfin, une augmentation de la force des activations significatives observées avant l'utilisation de ces outils a été observée en particulier pour le groupe enfant.

The handwriting brain of middle-age children

Palmis Sarah[1], Velay Jean-Luc[1], Habib Michel[1], Anton Jean-Luc [2], Nazarian Bruno[2], Sein Julien[2], Longcamp Marieke.[1]

1 Laboratoire de Neurosciences Cognitives, CNRS UMR 7291, Aix-Marseille Université, Marseille 13331, France ; 2 Institut de Neurosciences de la Timone, CNRS UMR 7289, Aix-Marseille Université, Marseille 13331, France

Corresponding author : Sarah Palmis, Laboratoire de Neurosciences Cognitives, UMR 7291, CNRS - Aix-Marseille University, Marseille, 13331, France. +33 413551086, sarah.palmis@univ-amu.fr.

Keywords: Handwriting, development, children, motor learning, expertise

Abstract

While the brain network supporting handwriting has previously been defined in adults, its organization in children has never been investigated. We compared the handwriting network of 23 adults and 42 children (8/11-years-old)). Participants were instructed to write the alphabet, the days of the week and to draw loops while being scanned.

The handwriting network previously described in adults (5 key regions : left dorsal premotor cortex, superior parietal lobule, fusiform and inferior frontal gyri, and right cerebellum) was also strongly activated in children. A quantification of the coordinates of the local maxima in key regions indicated that there were more activation peaks in the right cerebellum in adults than in children, and that the left fusiform cluster was more anterior in children than in adults. In addition, the right precentral gyrus and the right anterior cerebellum were more strongly activated in adults than in children. Finally, we found that contrary to adults, children recruited prefrontal regions.

This constitutes the first investigation the neural correlates of writing in children. Our results suggest that the network supporting handwriting is already established in middle-childhood. They also highlight the major role of prefrontal regions in learning this complex skill and the importance of right precentral regions and cerebellum in the performance of automated handwriting.

1. Introduction

Handwriting is a very complex skill that requires years of practice to be mastered. The acquisition of this skill is a factor contributing to academic and professional success and to social integration. If the behavioral evolution of handwriting during learning has already been described (Palmis et al.,2017 for review), the organization of the brain network sustaining handwriting in children is currently unknown.

In skilled adults, both neuropsychological and neuroimaging studies have shown that the main network is composed of 5 regions which display functional specificity for

handwriting (for metanalysis see Planton, Jucla, Roux, & Démonet, 2013; Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, 2011). : the left inferior frontal gyrus (IFG), the left fusiform gyrus (FuG) the left superior parietal lobule (SPL), the left superior frontal gyrus or dorsal premotor cortex (SFG/PMd) and the right cerebellum (Ce).

These five regions display preferential involvement in either linguistic or motor processing. The left IFG pars opercularis and the left fusiform gyrus are consistently found in tasks requiring orthographic recall (Planton et al 2013, Purcell et al 2011). A lesion of the left IFG can lead to deficits in phono-graphemic conversion (Henry et al., 2007a). Some studies also suggested that this region mediates the access to orthographic long-term memory (Rapp & Dufor, 2011), or lexical selection (Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). The left FuG has a well acknowledged role in access to or storage in orthographic long-term memory (Nakamura et al., 2000; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011; Rapp et al., 2016; Ueki et al., 2006). Consistent with this role, the left FuG displays sensitivity to lexical frequency in tasks where participants are required to spell words (Rapp & Dufor, 2011; Rapp et al., 2016). It is in fact likely that this region overlaps with the visual word form area, previously evidenced in reading studies (Purcell et al., 2017; Rapp & Lipka, 2011). In addition, a part of the left FuG is involved in the coding of single letters in an abstract way ("a" = "A") (Grainger et al., 2008; Madec et al., 2016; Polk et al., 2002b; Rothlein & Rapp, 2014a, 2014b). This letter-sensitive region is located slightly more anteriorly than the Visual Word Form Area.

The left SPL, SFG and the right cerebellum are consistently mobilized in relation to the motor control of handwriting. Both the SPL and the SFG have been assigned a role in the manual motor representation of letters (Exner, 1881; Kadmon Harpaz et al., 2014; Seitz et al., 1997). The SPL's connectivity allows efficient interactions with networks involved in language and in the coordination of complex hand gestures (Magrassi et al., 2010). The left SFG is also known as Exner's area (Exner, 1881) . For some authors, it acts as an interface between graphemic representations and motor programs (F.-E. Roux et al., 2009). Finally, the systematic activation of the right Ce in writing tasks may be related to its known importance in the coordination of fine movements and in the retention of acquired motor skills in the form of internal models (Doyon, Penhune, & Ungerleider, 2003; Hardwick, Rottschy, Miall, & Eickhoff, 2013; Manto et al., 2012; Marien et al., 2007).

Whether the organization of this network is similar in children or not is currently a fully open question. No study to date has compared the brain activity of adults and children during a handwriting task. Middle-childhood is an ideal period to study the acquisition of handwriting. In terms of writing kinematics, middle-age children are in the course of a massive transition between a previous strategy based on sensory control of the trajectory and a strategy, similar to that of experts, based on a proactive mode of control where motor programs have been fully integrated (Palmis et al., 2017). In terms of spelling, 8-11 children are able to make use of both a lexical stock and sublexical knowledge (phono-graphic conversions) (Treiman, 2017c). However, their lexical stock is less rich and accessed less efficiently than that of adults (P Zesiger, 1995).

The aim of the present study is therefore to define the handwriting network of middle-age typical writers and to compare it to that of adults. Differences between the two groups can be predicted based on several bodies of research.

First, although there is very little data in the literature on the brain changes related to learning how to write, it is known that the organization of the sensorimotor networks is already well defined in children aged 6-7 years and varies little between age 6 and 10 (Grayson & Fair, 2017; Zielinski, Gennatas, Zhou, &

Seeley, 2010). Moreover, a preliminary study indicates that the elements of the writing network are also active in children who produce single characters (Richards et al., 2009). When comparing the brain activation patterns of good and poor middle-age writers (11-years-old), the authors reported that good writers displayed more focal activations than poor writers of the same age. This is consistent with studies on expertise showing more focal activations in experts than in novices (Lotze et al., 2003; Milton et al., 2007). In addition, poor writers displayed extra activation in regions who do not belong to the core of the handwriting network (Richards et al., 2011). From these results, we can predict that children, who are less proficient than adults, will display activations in the key regions of the handwriting network, but that those activations will be less focal. In addition, children should recruit extra regions located outside the handwriting network.

Differences between the groups may also result from more general motor learning mechanisms (Palmis et al., 2017). These brain changes between the early and late stages of motor learning reflect the behavioral shift from an performance strongly controlled based on feedback to an automatic and proactive performance (Doyon, Owen, Petrides, Sziklas, & Evans, 1996; Doyon et al., 2003; Doyon & Benali, 2005; Hardwick et al., 2013; Hiroshi Imamizu et al., 2000; Karni et al., 1995; Pascual-Leone et al., 1995). Plastic changes in the primary motor cortex are an important feature of the stabilization of a new motor skill in memory (Galea et al., 2011; Hardwick et al., 2013; Karni et al., 1995; Pascual-Leone et al., 1995b). In parallel, many studies report a consistent decrease in the mobilization of prefrontal regions with automation, due to a greater cognitive control and stronger reliance on attentional resources at earlier stages (Doyon & Benali, 2005; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Kelly & Garavan, 2005). Another typical feature of motor learning at the brain level is the variable involvement of the cortico-striatal and cortico-cerebellar loops in the different phases of the acquisition (Doyon et al., 2003; Doyon & Benali, 2005; Manto et al., 2012). It can thus be assumed that children and adults will differ in the involvement of the primary motor cortex, cortico-subcortical loops, and prefrontal regions.

As the left FuG is consistently activated during both spelling (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011) and reading tasks (A. Martin, Schurz, Kronbichler, & Richlan, 2015; Rapp & Lipka, 2011) it is possible that the changes in the functional properties of this region with writing acquisition are similar to what has been described for reading. With the acquisition of reading, the left fusiform specificity for visually presented words establishes during the early phase of learning and progressively develops with the reading skill improvement (Brem et al., 2010; Centanni, King, Eddy, Whitfield-Gabrieli, & Gabrieli, 2017; Dehaene-Lambertz, Monzalvo, & Dehaene, 2018). We therefore expect to observe a change in functional specificity of the FuG, between children and adults, as shown in developmental studies.

Finally, we expect to observe group differences in the lateralization of activations. Neuroimaging studies have shown that drawing and writing both involve the same fronto-parietal network and the fusiform gyrus (Harrington et al., 2007; Planton, Longcamp, et al., 2017; Yuan & Brown, 2015). However, the greater automation of handwriting leads to a stronger left-lateralization of some activations for writing than for drawing (Planton, Longcamp, et al., 2017). In children, since the handwriting skills are not completely mastered, the activations patterns could present with some features similar to the activations observed for adults in drawing tasks. More generally, hemispheric lateralization during language and visuospatial

tasks has been shown to reflect the level of maturation of the underlying brain networks, and be related to task performance (Everts et al., 2009). We could therefore expect differences in brain lateralization between children and adults during writing.

According to these predictions, we analyzed group effects on the whole-brain activation patterns during a writing task, and we also conducted extra analyses of the extent and position of the activations within the main writing network, and of their lateralization.

2. Material and Methods

2.1 Participants

74 native French speakers took part in the experiment: Data from 9 participants (7 children and 2 adults) had to be discarded because of MRI acquisition problems, excessive head movements within the scanner, and problems with the auditory stimulation. The final group statistics were carried out on participants: 23 adults (11 males and 12 females aged 19 to 40 years-old, mean 24.91) and 42 children (20 males and 22 females, aged 8 or 11 years-old, mean 8.88). All participants were right-handed (Edinburgh laterality test mean 81.49), had normal audition and normal or corrected-to-normal-vision. Their reading, graphomotor and spelling skills were in the normal range, as assessed by standardized tests. The detail of the tests used and the scores of the two groups for each sub-test are given in supplementary materials in section “pretest”.

Informed consent was signed by the adult participants and by the children’s parents after the experimental procedure was fully explained. The study received the approval of the Ethics committee 2017-A01789-44.

2.2 Procedure

The task was organized into 16s blocks, where participants wrote on an MRI-compatible digitizing tablet while being scanned. Three conditions were tested: the writing of the letters of the alphabet, of the days of the week, and the tracing of loops. The participants were instructed to write in cursive at their usual writing speed. This task allows each participant to write at her own pace, the imposed factor being the time spent writing (block duration). Participants wrote without visual feedback.

Participants were trained to the task in a mock scanner, right before the actual scanning. After being familiarized to the scanner environment and the writing posture, they had to produce the blocks of the 3 conditions with and visual feedback in two separate sub-sessions. The order (with vs without feedback) was counterbalanced between participants. The aim was to measure the effect of removing visual feedback on the performance (see supplementary materials, Fig S1). We found that the performance was not disturbed by the absence of visual feedback compared to when the feedback was provided on the screen. This was true for both the adult and children participants. In fact, most participants wrote faster and more accurately without visual feedback.

The fMRI data was recorded in 1 session lasting 7.30 minutes where eight blocks of each of the three conditions were semi-randomly alternated. At the beginning of each block participants were instructed to hold the pen and to rest their hand in the left edge of the tablet. Each block begun with an auditory instruction stimulus indicating the condition: “Jours” (Words), “Lettres” (Letters), “Boucles” (Loops). Participants had to start to write as soon as they recognized the instruction. A fixation cross was displayed in the middle of the screen during all the block, and at the end the cross was replaced by three #, indicating to participants to stop writing and to move back to their initial hand position (Fig.1).

2.3 Stimuli

The 3 auditory stimuli, used as auditory instructions for the 3 conditions, were recorded in an anechoic room by a French female speaker without regional accent. Stimuli were match for their acoustic duration and pitch.

2.4 Material

Writing kinematics were recorded using an MRI compatible digitizing tablet and a PVC pen developed in our lab (Longcamp et al., 2014). The tablet was composed of a touchscreen whose force range was set between 0.1 and 0.8N and an USB controller board that allowed a 100Hz sampling rate. The tablet was placed on the participants' belly, and its position could be adjusted with a foam cushion to facilitate writing. The tablet and the right arm were elevated and with cushions to ensure that participants were as comfortable as possible, and to prevent head movements. The auditory stimuli were presented via MRI compatible pneumatic earphones; Flat Response Over 100Hz - 8 kHz Bandwidth (SENSIMETRICS S14). The size of the earphones was adapted to participant's ear size particularly for children. A mirror system in front of the participant's eyes, together with a projection screen at the back and a video projector, allowed the participants to view the visual stimuli (fixation cross and #) during the task.

2.5 Behavioral data analysis

The x y position of the pen was tracked for each block and then converted from pixels to millimeters. The resulting writing traces were analyzed using a custom-made software. Trials with unreadable or unrelated response or with no response at all, were discarded from the statistical analyses. In a few cases (0.25% of the trials), the digitizer did not record the data correctly.

For each correct trial we analyzed several kinematic parameters: the total writing duration (in second): time lapse between the first and the last contact with the tablet, and the total trajectory length between the first and the last contact with the tablet (in millimeter). The length measure accounted for the trajectory when the pen was touching the tablet.

The kinematic differences between groups and between conditions on these X variables were tested using Linear Mixed Effect models (Lmer library) implemented on R software. This model allowed to account for missing values, as two participants didn't have any kinematic measures for certain conditions. This was the case for two 8 years old children who did not press enough with the pen when writing, making the written trace unreadable and unanalyzable.

A certain amount of trials was discarded from the analysis, according to several criteria.

- Empty trials due to recording issues were removed same as trials that did not have enough pressure segments (not allowing to confirm that the participant has performed the correct condition).
- Trials were "writing" duration were inferior to 2.5 standard deviation were discarded. Standard deviations were calculated separately for adults and children for the three conditions combined: Adult's inferior writing duration limit = 13.33s and Children's inferior writing duration limit = 10.24s.
- The last step was to discarded outliers' trials when considering the writing length even if the performed condition was identifiable.

After sorting out a total of 1100 trials on initially 1170 trials (94%) were kept on the final behavioral analysis. For adults 13 trials (3% of the total amount) were removed. For children 57 trials (8% of the total amount) were

removed. Since most of those trials were removed because of recording issues, they were kept for the fMRI analysis.

2.6 fMRI acquisition and preprocessing

Structural and functional MRI data were acquired on a 3-Tesla MRI Scanner (Magnetom-Prisma, Siemens, Erlangen, Germany). For each participant, we acquired a high-resolution T1 volume, a fieldmap, and BOLD images.

BOLD images were acquired using a gradient-echo EPI sequence with TR= 957 ms, TE= 30 ms, voxel size= 2.5 mm^3, multiband factor=4, slices = 56, FOV= 210 x 210 mm2, 335 volumes in a single session. Anatomical images: voxel size:1mm^3.

The quality of the data was checked manually, subject by subject and with group statistics to identify possible outliers, using the MRIqc toolbox (Esteban et al., 2017). With this procedure, the data from 2 participants were discarded from the analysis, leading to a group of 23 adults (12 females, mean age 24.91) and 42 children (22 females, mean age 8.88) Images were preprocessed using SPM12 software. Head movements were corrected, images were co-registered to the mean image and T1 image was segmented. Structural and functional images were normalized using DARTEL. DARTEL toolbox allows the optimal alignment of the cortex masks of all participants of both groups. From this normalization is creating a common template that takes to account the two groups anatomical specificity. Because the head size of a middle-age child is on average similar to that of adults, all the participants were merged into a single template (Burgund et al., 2002; Hoeft et al., 2007). The results of this normalization procedure were checked participant by participant, in order to ensure that no deformation was induced in the children's group. Finally, data were spatially smoothed (FWHM 5 mm).

2.7 fMRI Statistical analyses

2.7.1 First- and second-level statistical models:

The first-level statistical models were computed using the general linear model implemented on the SPM12 software. The models included one regressor for each of the 3 conditions, and regressors of no-interest (see below). The contrasts between the 2 writing conditions ("words" and "letters" and the graphomotor condition ("loops") were calculated for each participant and entered in the second-level analysis.

As younger participants could be more subject to head motion, we used a specific procedure to account for possible motion artifacts within the 1st level statistical models through extra regressors of non-interest. First, we included 24 motion regressors. Those regressors were generated from the 6 classical motion parameters which were then squared, derived, and both squared and derived to constitute the 18 other parameters (K.J. Friston, 1996). Second, the toolbox ART allow us to pick up scans which exceeds a 3mm motion threshold and to put them in regressor in 1st level analyses (https://www.nitrc.org/projects/artifact_detect). Finally, the toolbox "TAPAS - PhysIO" was used for taking into account physiological noise arising from white matter and cerebrospinal fluid (Kasper et al., 2017).

Second-level statistical analyses were performed using GLM flex fast 4 (http://mrtools.mgh.harvard.edu/) method to assess the whole brain activations for each group separately and to main effects of group (differences between adults and children), condition (differences between writing words and letters) and interactions between group and condition. Whole brain T contrasts for adults and children were performed in order to visualize the two group's handwriting networks separately. These contrasts correspond to the sum of the two contrast "Words vs Loops" and "Letters vs Loops". Activations were displayed and figures were created using the bspmview toolbox (http://www.bobspunt.com/bspmview/).

Activations were considered significant when they reached a threshold of p<.001 uncorrected for multiple comparisons at the voxel-level and p<.05, FWE-corrected for multiple comparisons at the cluster level.

2.7.2 Analysis in volumes Of Interest: activation extent within the main regions of the handwriting network

In order to test for possible differences of extent of the activation in the handwriting network between adults and children, we analyzed the cluster size and the number of local maxima in the 5 key regions of the handwriting network. Our analysis focused on VOIs in the left superior parietal lobule, the left premotor dorsal cortex, the right cerebellum, the left fusiform gyrus and the left Inferior frontal gyrus / premotor ventral cortex. For this purpose, we created an inclusive restriction mask, containing our five VOIs, using the intersection between the 10-mm spheres centered on the coordinates found in the literature (Planton et al., 2013) and the corresponding anatomical regions defined in the Automated Anatomical Labeling atlas (Tzourio-Mazoyer et al., 2002) (Fig.1).

Tables of activations for the 2 contrasts of interest were extracted for each VOI and each participant at an uncorrected p<0.001 threshold. Participants could display more than one cluster for a given VOI, but the clusters of less than 5 voxels were discarded. We then quantified the size of the clusters (overall number of vowels above threshold) and the number of local maxima in each VOI for each participant.

Statistical analysis was performed using the R studio software. For the cluster size, we used a mixed effect model (Lmer library, R) in order to take into consideration, the absence of activation in some VOIs for certain participants. For the number of local maxima were performed using a classical linear model (lm library, R), where a "0" indicated that participants didn't display any activation in the VOIs. Posthoc analyses were performed using Tuckey tests with the emmeans R library

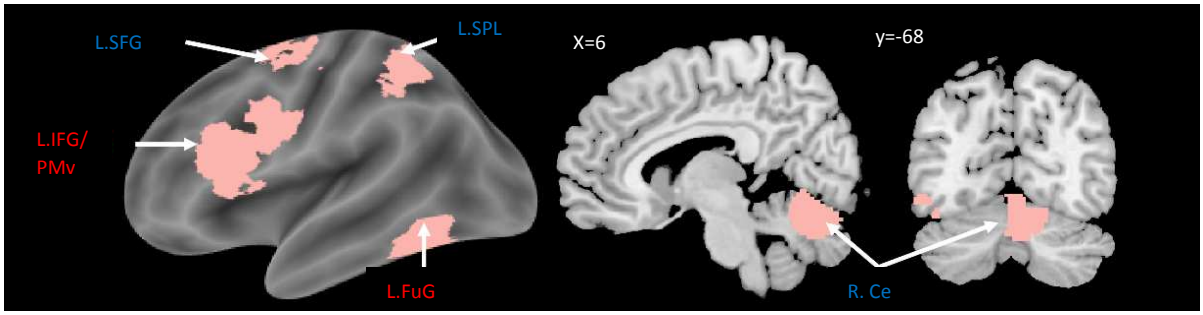


Figure 1: Position of the 5 regions used as volumes of interest. The blue labels indicate the three motor regions of the handwriting network: The left superior parietal lobule, the left dorsal premotor cortex and the right cerebellum. The red labels indicate the orthographic regions of the handwriting network: the left inferior frontal gyrus and the left fusiform gyrus. The VOIs were defined using the intersection of their coordinate found in the literature (Purcell et al. 2011 and Planton et al.2013) and those by Automated Anatomical Labeling atlas (AAL).

2.7.3 Laterality analysis

The lateralization of the activations was evaluated for the whole hemispheres. We calculated a laterality index (LI) using the method described in (Wilke & Schmithorst, 2006) and the corresponding matlab tools provided by Marko Wilke. The images used where the individual t-contrast images (Words vs Loops and Letters vs Loops), so that for each subject we obtained one LI for Words and one LI for Letters.

Briefly, this method iteratively explores the lateralization at increasing, regularly spaced, thresholds. At each threshold, a bootstrap algorithm is used to compute a large number of LIs based on the surviving voxels using the usual equation:

LI = Σ activation left – Σ activation right / Σ activation left + Σ activation right

Only the central 50% of the resulting distribution is then averaged. Finally, the values at the various thresholds are averaged, but the mean is weighted by the threshold value. This method therefore overcomes the problems of sensitivity to outliers, and of threshold dependency encountered in the usual calculation of LIs. Positive values of LIs indicate stronger activations in the left hemisphere, while negative values indicate stronger activations in the right hemisphere.

The distribution of LIs is known to be non-gaussian (Wilke & Schmithorst, 2006). We therefore used nonparametric tests to assess the differences between groups and conditions.

3.Results

3.1 Behavioral data

3.1.1 Writing Duration

The group factor significantly impacted the writing durations (t(127.6141)=-3.443, p=0.000777). Durations were higher for adults (mean= 14.91 s) than for children (mean= 14.38 s) due to increased latency for children. No main effect of condition and no interaction between condition and group were found. (Fig.2)

3.1.2 Writing Latency

The group factor significantly impacted the latency (t(124.88216)=4.917, p=2.71e^{-06}). The latencies were longer for children (mean= 1.62 s) than for adults (mean= 1.24 s). No main effect of condition and no interaction between condition and group were found. (Fig.2)

3.1.3 Trajectory length

The group factor significantly impacted the trajectory length (t(102.1)= 3.955, p=0.000142). The trajectory lengths were higher for children (mean= 1304.829 mm) than for adults (mean= 906.7748 mm). The condition factor also impacted the trajectory length with longer trajectories for Loops (mean= 1846.342 mm) than for Words (mean= 1062.582 mm) (Loops vs Words: t=9.2, p<0.001, Tuckey) and Letters (mean= 984.5437 mm) (Loops vs Letters: t=10.305, p<0.001, Tuckey). The interaction between group and condition was also significant (Children.Words vs Adults.Loops :t(121.7)= -2.647, p=0.009192; Children.Letters vs Adults.Loops: t(121.9)= -2.909, p=0.004315): the difference between Loops and the other two conditions was larger for children than for adults.

3.1.5 Errors

They were only 2 trial for which participants did not perform the right condition. Instead of being discarded, these two trials were added to the pool of the condition actually produced.

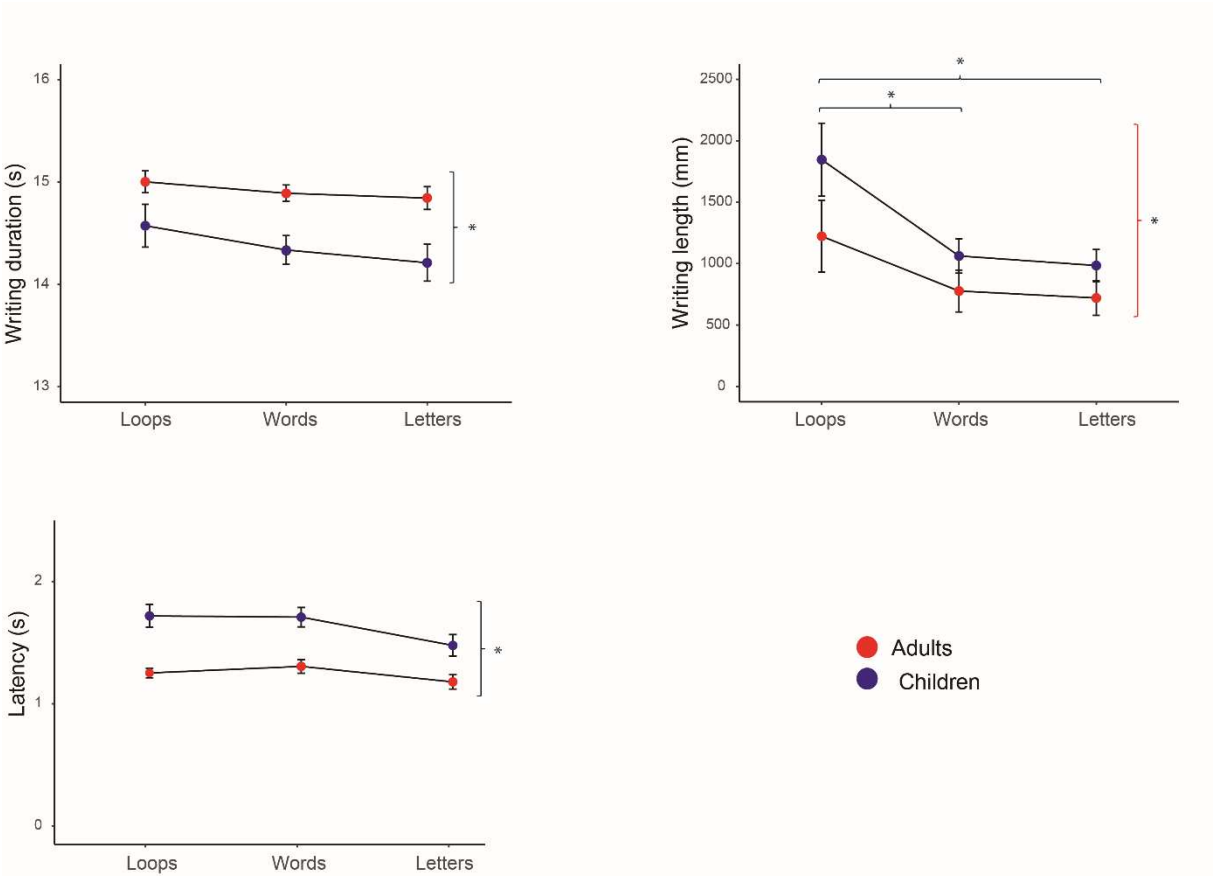


Figure 2: Behavioral results, as a function of the condition and to the group. Upper left panel: writing duration (second); Upper right panel: writing length (millimeter); Lower left panel: writing latency; for the three conditions: Loops, Words and Letters and for the two groups Adults (red dots) and Children (blue dots). Red braces indicate a significant interaction between group and condition.

3.2 fMRI data

We will focus on the main effect of group. Several regions were found to be modulated by the conditions. However, the main effect of condition did not differ between the two groups in the key regions of the handwriting network. A single interaction between group and condition was found in the middle occipital area and is reported below. The main effect of condition is therefore reported in supplementary material (Fig. S2 and Table S1).

3.2.1 Whole brain analysis:

Handwriting network of adults and children

For both groups, the contrast revealed a network composed of regions known to be reliably involved in handwriting and mostly lateralized in left hemisphere (Fig. 3). Significant activations were found in the left fusiform gyrus, the left inferior frontal gyrus pars orbitalis, left Inferior parietal lobule extending to the left superior parietal lobule, left superior frontal gyrus and at multiple locations on the right and left cerebellum (Table 1). In addition, children displayed significant activations in the left and right

insulas, the left and right superior frontal/middle frontal gyri and their activation of the posterior medial frontal gyrus extended anteriorly towards the anterior cingulate cortex. In general, the children group displayed more clusters of activation in the frontal cortex. Children therefore displayed more activation clusters than adults. The activations found for the two groups are presented in table 1.

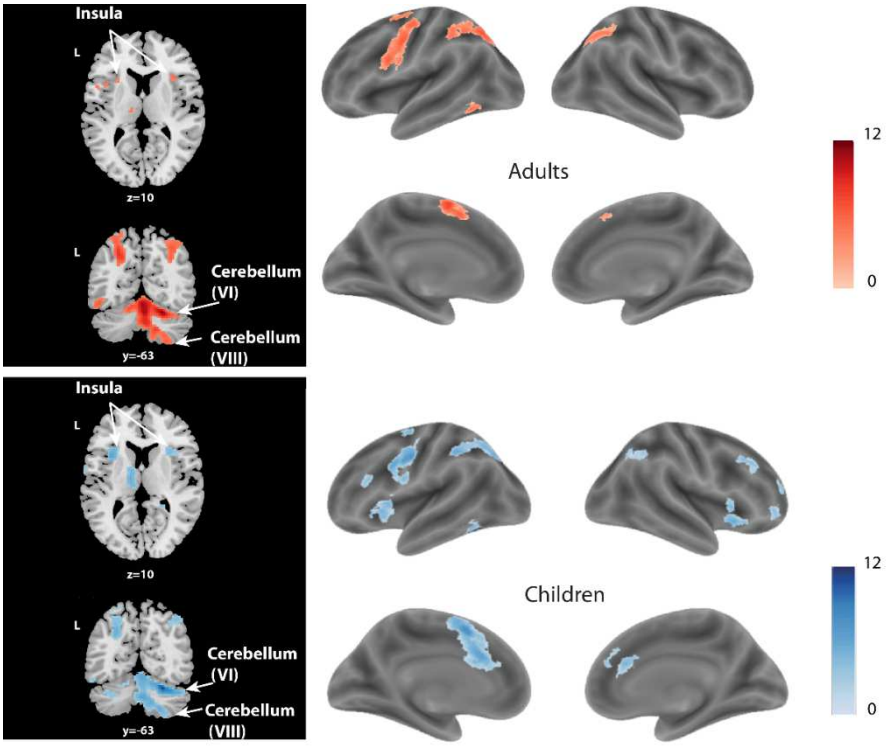


Figure 3: Results for the whole brain T contrast representing regions preferentially activated for Words and Letters than for Loops. Upper panel: Adults' handwriting network (red). Lower panel: Children handwriting network (blue). Cortical activations were represented on a surface rendering and deep activations (insula and cerebellum) are represented on axial and coronal slices. The contrasts are displayed at a threshold of $p<0.001$, uncorrected for multiple comparisons at the voxel-level and $p<.05$, FWE corrected for multiple comparisons at the cluster level.

Main effect of group:

Adults displayed stronger activations than children in the right precentral gyrus (PrCG), superior frontal gyrus and in the left and right posterior medial frontal gyrus. Two others significant differences were found in the left linual / calcarine gyrus and in the right anterior cerebellar lobule IV- V (Fig. 4a and 4b). Conversely, children displayed stronger activations in prefrontal regions, in the left Inferior frontal gyrus pars orbitalis extending to the insula and in the anterior cingulate lobule (Fig. 4a and 4c). Three other marginally significant differences were found in the right superior medial gyrus, right inferior frontal gyrus (pars orbitalis) / insula and left fusiform gyrus (Fig. 4, table 2).

Given the expected effect of group in the FuG, we explored the group difference further: visually, the activation within the FuG did not completely overlap for the two groups (activation maxima located at [-53,-55,-15] for children and at [-50,-60,-13] for adults). The cluster of children appeared to extend more anteriorly than that of adults (Fig. 5). We therefore implemented post-hoc analyses of the y-axis position of the individual clusters in

order to check whether this was reliable. For this purpose, we used the previously defined Volume of Interest in the FuG (Fig. 1) to limit the search of the individual clusters. The post-hoc tests indicated that indeed, the activation was significantly more anterior for children than for adults (t(63.47)= -29.085, p=0.01)

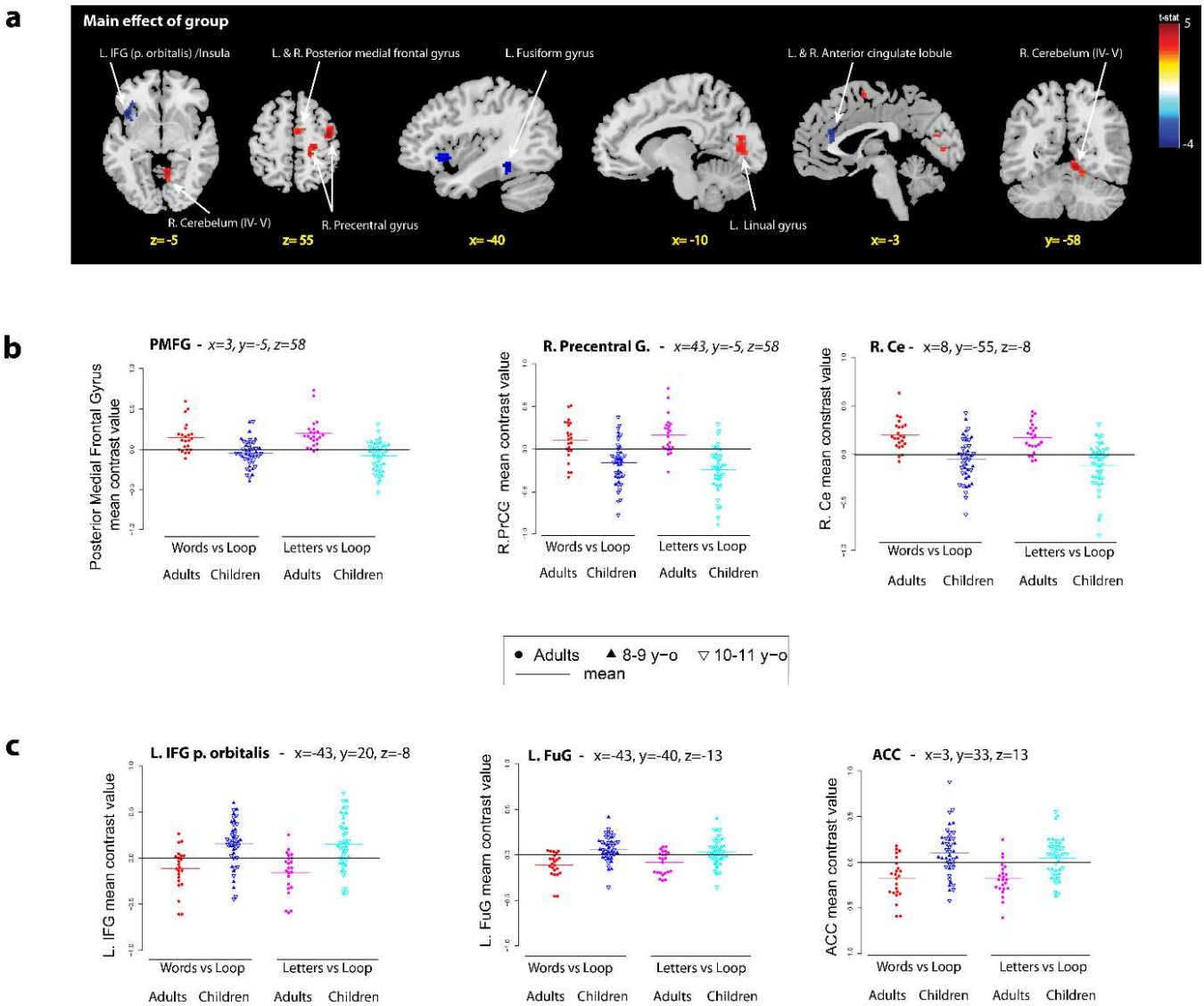


Figure 4: Results of the whole brain contrast for the main effect of group, and mean contrast values in the activated clusters. (a) Blue: regions preferentially activated for children Red: regions preferentially activated for adults, displayed on axial, sagittal and coronal slices. (b & c) Individual mean contrast value for several of the regions presenting group differences. b – Regions preferentially activated for adults and c- regions preferentially activated for children. Results are displayed for the two contrast: Words vs Loops (red and blue) and Letters vs Loops (pink and cyan) and for the two groups Adults (dots) and Children (triangle). In the Children group, 8 years-old (full triangles) are distinguished from 10 years-old (empty triangles). The mean values are for each contrast are represented by a line of the corresponding color. The contrasts are displayed at a threshold of p<0.001, uncorrected for multiple comparisons at the voxel-level and p<.05, FWE-corrected for multiple comparisons at the cluster level. Mean contrast value for each cluster have been extracted from the individual contrasts computed at the first level using the SPM12 marsbar toolbox. Abbreviations : R.: right ; L.: left; G.: gyrus IFG: inferior frontal gyrus; PMFG: posterior medial frontal gyrus, Ce: cerebellum; FuG : fusiform gyrus; ACC: anterior cingulate lobule.

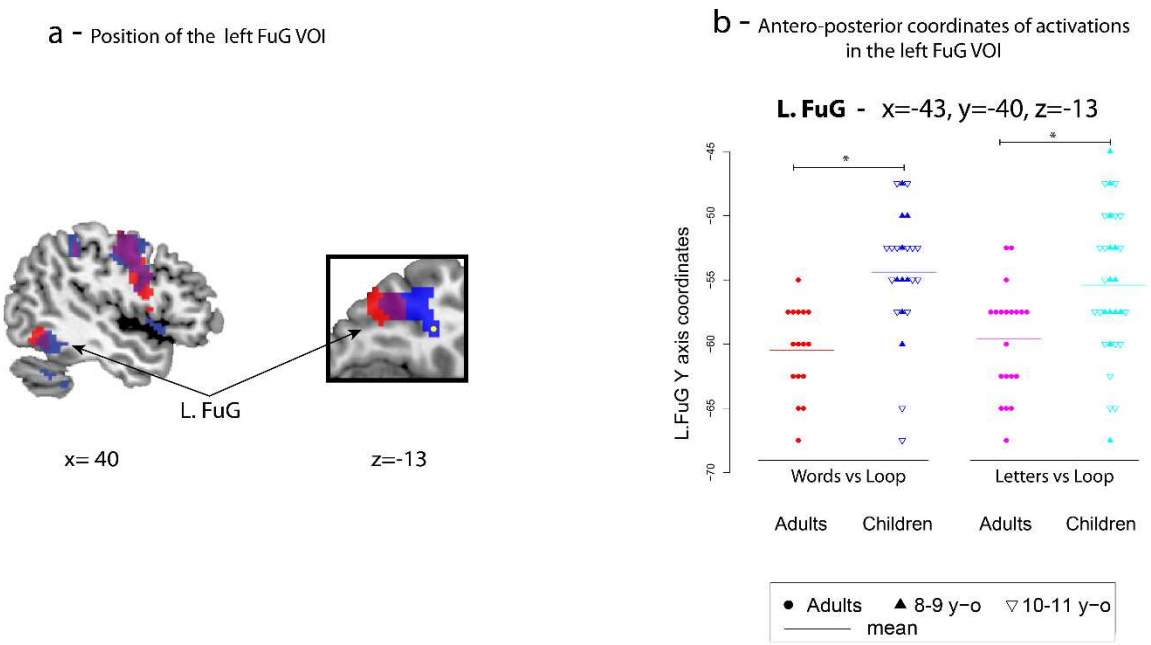


Figure 5: A- Activation of the left fusiform gyrus for the two groups, adults (red) and children (blue) on a sagittal slice (right) and on a zoom of an axial slice (left). The yellow point on the axial slice represents the position of the local maxima of the main effect of group B- Anteroposterior position of the FuG cluster for the two contrasts and the two groups. The Y coordinate of the largest cluster activated within the FuG VOI was extracted for each individual from the contrasts computed at the first level. Abbreviations : L.: left; FuG : gyrus fusiform.

Interaction:

Only the right middle occipital gyrus showed an interaction between group and condition, with a weaker activation only for the letter condition in children (Figure 6, table S1 and Fig. S2).

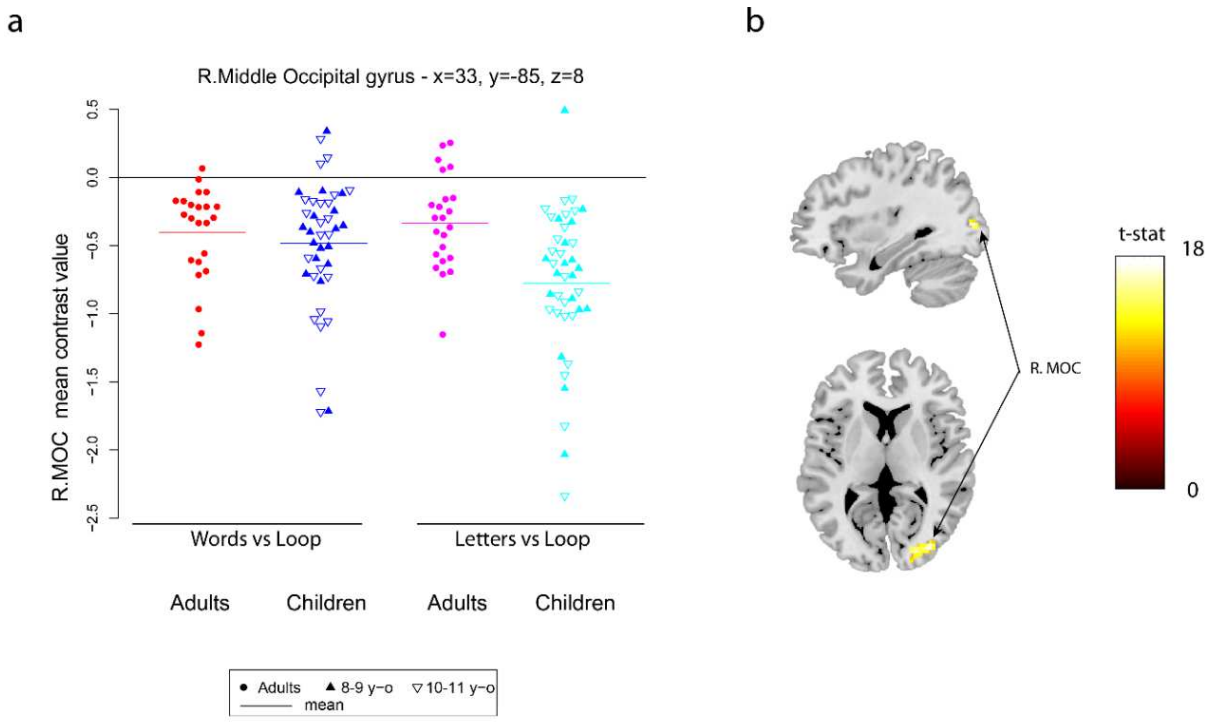


Figure 6: Interaction between Group and Condition in the right Middle occipital gyrus (a) Position and t-stat of the activation of the right middle occipital cortex on sagittal (top) and axial (bottom) slices. (b) Individual contrast values within the Middle Occipital cluster. Results are displayed for the two contrast: Words vs Loops (red and blue) and Letters vs Loops (pink and cyan) and for the two groups Adults (dots) and Children (triangle). In the Children group, 8 years-old (full triangles) are distinguished from , 10 years-old (empty triangles). The contrasts are displayed at a threshold of p<0.001, uncorrected for multiple comparisons at the voxel-level and p<.05, FWE-corrected for multiple comparisons at the cluster level. Mean contrast value for each cluster have been extracted from the individual contrasts computed at the first level using the SPM12 marsbar toolbox. Abbreviations : R.: right ; MOC: middle occipital cortex.

3.2.2 VOIs analysis

Cluster sizes in VOIs

No group differences were found on the cluster sizes within the VOIs.

Number of local maxima in VOIs

Group differences in the number of local maxima was found for the right Ce VOI. Adults (mean=2.39) displayed more local maxima than children (mean=1.20) in the right Ce (F(1)=24.1645, p= 2.698e-06). Furthermore, we can observe that left SPL also present a marginal effect of group (F(1)=6.3695, p< 0.01285 not surviving the multiple comparison correction) with more local maxima for adults (mean=2.48) than children (mean=1.92) (Fig. 7).

The other VOIs did not display any group effect on the number of local maxima.

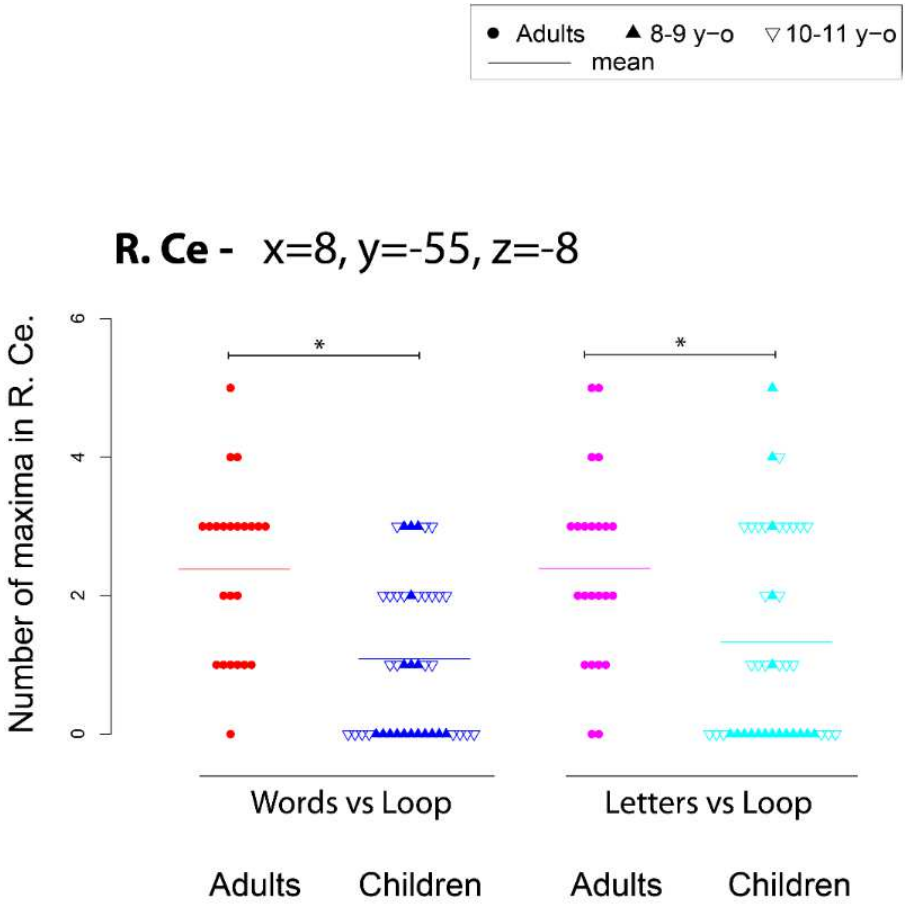


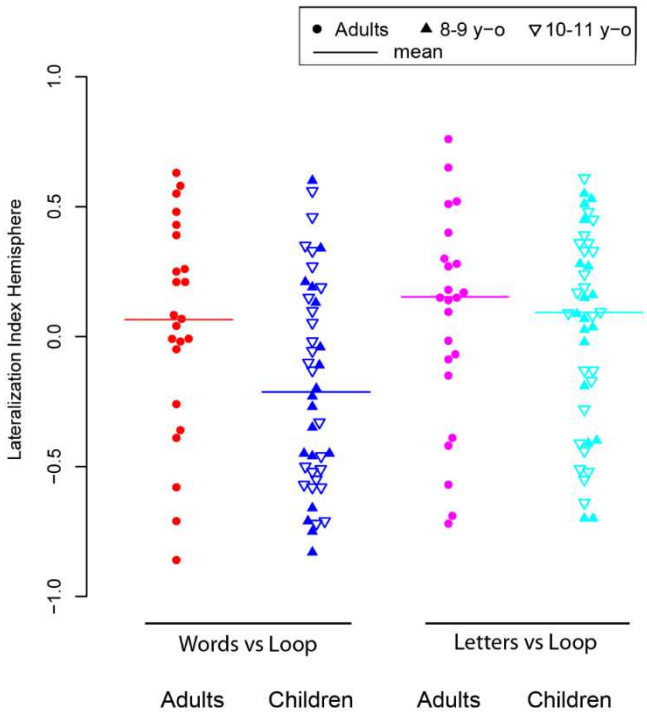
Figure 7: Results of the VOIs analysis. Only regions displaying an effect of group were represented. Graph represent the number of local maxima for the right anterior cerebellum (Ce). Results were presented for the two contrast: Words vs Loops (red and blue) and Letters vs Loops (pink and cyan) and for the two group Adults (dots) and Children (triangle). The group of age in the Children group can be distinguished: 8 years-old full triangle, 10 years-old: empty triangle. The mean values are for each contrast are represented by a line of the corresponding color. Abbreviations : R.: right ; MOC: middle occipital cortex.

Location		Cluster size	Stats t-value	MNI Coordinates x	y	z
Adults						
FRONTAL						
Left/Right	Posterior medial frontal gyrus	1314	8.8815	-3	0	60
Left	Precentral gyrus		6.5247	-55	-3	45
Left	IFG p. opercularis		6.3387	-45	3	23
TEMPORAL						
Left	Inferior temporal gyrus	75	5.6351	-50	-60	-13
PARIETAL						
Left	Superior parietal lobule	615	6.8085	-25	-65	45
Left	Inferior parietal lobule		5.9720	-30	-45	43
Right	Inferior parietal lobule	339	5.7783	35	-58	45
CEREBELLUM						
Right	Cerebellum (VI)	1991	9.4372	23	-63	-23
Right	Cerebellar lobule Vermis 6		9.3419	3	-60	-23
Right	Cerebellum (VIII)		6.1979	28	-55	-53
SUB- LOBAR						
Left	Midbrain/ Thalamus	63	4.8934	-8	-18	-10
Children						
FRONTAL						
Left	Precentral gyrus	575	10.0246	-50	-5	40
Left	IFG p. opercularis		5.1380	-58	3	23
Left	Posterior medial frontal gyrus	1006	8.8030	-8	8	50
Left	Anterior cingulum lobule		7.1821	-8	20	28
Right	Anterior Cingulate cortex		4.4394	8	40	23
Left	Insula	344	6.5768	-35	15	13
Left	IFG p. triangularis		3.4915	-53	18	-8
Right	Insula	247	5.9461	30	18	-10
Right	Insula		5.3397	33	18	13
Left	Superior Frontal gyrus	113	5.0702	-23	-10	50
Right	Middle Frontal Gyrus	88	4.9846	35	25	38
Right	Middle Orbital Gyrus	59	4.3018	38	48	0
TEMPORAL						
Left	Inferior temporal gyrus	93	5.4017	-53	-55	-15
CEREBELLUM						
Right	Cerebellum (VI)	1927	12.3139	25	-60	-25
Right	Cerebellum (X)		8.2758	30	-43	-35
Right	Cerebellar vermis 8		7.7357	3	-68	-35
Left	Cerebellum Crus 1	202	5.3455	-38	-53	-33
Left	Cerebellum (IX)		4.6707	-15	-58	-38
PARIETAL						
Left	Inferior parietal lobule /Superior parietal lobule	431	6.2417	-28	-65	40
Left	Inferior parietal lobule		6.0319	-45	-38	45
Right	Inferior parietal lobule	331	5.4119	48	-50	55
Right	Angular gyrus		4.3849	35	-68	50
SUB- LOBAR						
Left	Thalamus	265	6.6718	-13	-13	8
Left	Midbrain		3.3939	-5	-20	-20
Left	Pons	86	5.2969	-3	-40	-55

Table 1: Results of the whole brain analysis for Adults and Children, showing preferential activations for Words and Letters than for Loops, coordinates are in the MNI space. The contrasts are displayed at a threshold of $p<0.001$, uncorrected for multiple comparisons at the voxel-level and $p<.05$, FWE-corrected for multiple comparisons at the cluster level.

Location		Cluster size	Stats t-value	MNI Coordinates x	y	z	Contrasts
Main effect of group							
FRONTAL							
Right	Precentral gyrus	161	5.5472	38	-10	50	Adults vs Children
Right	Precentral gyrus	152	4.7785	20	-33	55	Adults vs Children
Right/Left	Posterior medial frontal gyrus		4.5594	3	-5	58	Adults vs Children
Right	Superior frontal gyrus		3.9558	20	-18	70	Adults vs Children
Left	Inferior frontal gyrus (pars Orbitalis) / Insula	76	4.4635	-43	18	-5	Children vs Adults
Left	Anterior Cingulate lobule	76	4.1973	-3	33	23	Children vs Adults
TEMPORAL							
Left	Fusiform gyrus (SVC)	38	4.7512	-40	-40	-13	Children vs Adults
OCCIPITAL							
Left	Linual gyrus / Calcarine	126	4.3426	-10	-78	5	Adults vs Children
CEREBELLUM							
Right	Anterior cerebellar lobule (IV –V)	134	5.1063	8	-58	-8	Adults vs Children

Table 2: Results of the main effect of group at the whole brain level, MNI space, p<.05, FWE-corrected for multiple comparisons at the voxel and cluster level. The "Contrast" column shows significant pairwise t-tests between Adults and Children for voxels located at the local maxima (p < .001).



3.2.2 LI analysis

Wilcoxon tests indicated that the LIs of children for writing Words differed from the other 3 conditions (Words for adults W = 640, p-value = 0.03176, and Letters for Children, V = 181.5, p-value = 0.0007523) (figure 8)

Figure 8: Results of Laterality analysis for the whole hemisphere. Laterality index present an effect of group. Graph represents the individual LI for each participant. Results are displayed for the two contrast: Words vs Loops (red and blue) and Letters vs Loops (pink and cyan) and for the two groups Adults (dots) and Children (triangle). In the Children group, 8 years-old (full triangles) are distinguished from , 10 years-old (empty triangles). The median values are for each contrast are represented by a line of the corresponding color.

Discussion

The aim of this study was to describe the handwriting network of typical children and to compare it to the network of adults.

Behavioral results are consistent with data of the literature (for review see Palmis et al. 2017) showing that important differences remain in the control of the movement between middle age children and adults

The fMRI results show that the same 5 key regions: the left IFG, FuG, SPL, PMd and the right Ce, are consistently activated in both Adults and Children. However, the involvement of the left FuG and the right Ce is different between the two groups. Group differences were also found in extra/other brain regions with preferential activation of prefrontal regions in children and right central regions in adults.

The handwriting network of adults and children:

A network, constituted of the five key regions (left IFG, FuG, SPL, PMd and the right Ce), preferentially activated for writing Words and Letters than Loops, was found in the adults group. Our results are consistent previous studies (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011).Those same 5 key regions were also found to be preferentially activated for Words and Letters than for Loops in 8 to 11 years-old children.

However, it is noteworthy that children displayed more sites of activations, located more anteriorly, than adults. This is consistent with studies on motor learning and expertise, who show that the acquisition of a motor skill is associated with a focalization of the activations in regions crucial for the task (Durston et al., 2006; Palmis, Danna, Velay, & Longcamp, 2017b) and a shift from anterior to posterior brain areas (J. Doyon et al., 2003; Julien Doyon & Benali, 2005; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Hardwick et al., 2013; Palmis et al., 2017b). The handwriting network of children is less focal than that of adults, which is limited to the key regions.

Regional differences between adults and children

No major differences between adults and children were observed in the organization of the handwriting network, or in the spatial extent of its components. An important result of the present study is therefore that the topography of handwriting network is already established in typical 8 to 11 years old children.

Typical differences in the spelling and motor accuracy usually found between adults and typical children may therefore not be linked to differences in the set-up of the main key regions. It is possible that most of the organization of the network occurs earlier, as in France, children learn to write their first letters and their first word (name, first name…) around the age of 4 and even earlier. Thus, younger participants of our sample, already have at least 4 years of practice, which is actually enough to implement the neural bases of the handwriting network.

Despite this generally similar organization, the two groups differed in the involvement of the right anterior cerebellum (Ce) the left fusiform gyrus (FuG). In addition, differences between the two groups were found in other brain regions. Prefrontal regions were more strongly mobilized when children wrote, whereas central regions were more strongly activated in adults than in children.

Interestingly, the effect of condition (writing words or letters) was similar for both groups. Indeed, only the middle occipital gyrus showed an interaction between group and condition.

This effect is difficult to interpret given the very aspecific function of this region. No interaction was found in the regions of the handwriting network. This might be due to the fact that both tasks are realized frequently at school: the differences in the processes allowing to write the letters of the alphabet and words corresponding to the days of the week may already be established in middle-age children. Indeed, previous studies have shown that children process orthographic sequences in the same way as adults, when these sequences are frequent (Chase & Tallal, 1990; Gibson, Gibson, Pick, & Osser, 1962; McCandliss, Cohen, & Dehaene, 2003). An interaction effect between group and task could perhaps be observed if less frequent words, pseudowords, or words with higher spelling complexity were to be produced. Further neuroimaging research comparing adults and children during the production of various orthographic sequences is necessary.

Differential cerebellar and fusiform involvement with writing expertise

A portion of the right anterior cerebellum located [8,-58,8], was more strongly activated for the adults than for the children group. The right anterior cerebellum displayed an effect of group when analyzing the focalization of activations. However, inconsistently with our prior hypothesis, more local maxima were found in adults than in children, indicating that adults rely more on the right cerebellum to perform writing task than children. This especially true when looking at the younger children subgroup, as most of them did not present any maxima of activation within the right cerebellar VOI. Both effects occurred in a portion of the right cerebellum reliably activated in studies involving writing and has been identified as specific to this task (Planton et al., 2013). Case studies have shown that lesions in the right cerebellum can induce apraxic agraphia, in which patient can no longer access to motor programs previously mastered (De Smet, Engelborghs, Paquier, De Deyn, & Mariën, 2011). More generally, researchers from the field of motor control assign to the cerebellum a role in the implementation of internal models that allow an automatic proactive movement coupled with error monitoring (Koziol et al., 2014; Manto et al., 2012; Daniel M Wolpert et al., 1998). This results therefore points towards the major role of the cerebellum in the acquisition of writing skills. This

Group differences were also found in the left fusiform gyrus with stronger activation for children than in adults. Many studies have shown that the specificity of the left occipitotemporal region for letter strings emerges with reading acquisition (Cohen, Jobert, Le Bihan, & Dehaene, 2004; Dehaene-Lambertz et al., 2018, 2018; Hannagan, Amedi, Cohen, Dehaene-Lambertz, & Dehaene, 2015) and that the strength of activation correlates with the level of acquisition (McCandliss et al., 2003). The finding of a stronger fusiform activation for children in the present study might seem counterintuitive. However, we also noticed a significant group difference in the antero-posterior position of the individual local maxima in this region with more anterior activation clusters in children. The two effects are probably related, as the main effect of group in the strength of the activation probably corresponds to the anterior part of the cluster activated in children, where it does not overlap with the activation of adults.

At least two alternative explanations are plausible to account for this unexpected group difference in the anteroposterior position of the FuG clusters. First, in relation to the reading literature: the left ventral occipitotemporal region is thought to be organized according to a posterior to anterior gradient ranging from lower-level to more abstract features of the character string being processed (Vinckier et al., 2007). In reading tasks, the differences between children and adults in the

anteroposterior position of the activations have been explained by a different organization of the backward connectivity from anterior to posterior stages of the ventral visual pathway between the two groups (A. Martin et al., 2015). We know that in fact the ventral occipitotemporal organization is probably similar in reading and spelling tasks (Purcell), and therefore the balance between forward and backward connections within the ventral pathway may also differ between children and adults, when letter strings are being written.

A second explanation is related to the function of a portion of the left FuG as specifically tuned to abstract letter representations, used both in reading and in writing (Rothlein and Rapp, 2014). For some authors, the letter specific cortex is located slightly more anteriorly than the VWFA (Grainger et al., 2008; Joseph, Cerullo, Farley, Steinmetz, & Mier, 2006). The more anterior activation of children could therefore result from a greater reliance on abstract representations during writing in children than in adults.

Other differences between adults and children

The exclusive activation of the IFG pars opercularis/insulas and of the ACC in children strongly suggests that the writing task is supported by additional cognitive control mechanisms in this group. With its ideal connection with the motor cortex, the ACC plays a prominent role in error detection and online monitoring, primordial in the early stages of learning and in complex motor control (Carter, 1998; Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann, & Blanke, 1991; Gehring, Goss, Coles, Meyer, & Donchin, 1993; MacDonald, 2000). It has been described as more activated for incongruent stimuli or stimuli leading to high risk of error. Bush, Luu, & Posner, 2000, p. 200) described the ACC as a “brain’s error and correction device” and as being part of attentional network. In children, the structural patterns of the ACC are related to cognitive control efficiency (Cachia et al., 2014). The anterior insula is also implicated in error monitoring as well as in domain general focal attention, and general awareness (Klein et al., 2007; Nelson et al., 2000). In fact, the IFG, insulas and the ACC are part of a network that computes error awareness (Klein et al., 2007; Klein, Ullsperger, & Danielmeier, 2013).

The combined stronger activation of the insulas and the ACC in children is therefore very compatible with a performance monitoring account. This feature might not be specific to children. The mobilization of this system may also occur in adults when the writing task is more prone to errors: In a previous study where adults participants, we showed for instance that bilateral insulas were more strongly activated for writing irregular than regular words (Palmis et al., 2019).

Several motor related areas (bilateral SMA, and the right precentral gyrus) were found to be preferentially activated for adults. The supplementary motor area is involved in movement control and its activation is reliably observed in writing tasks but its contribution is considered non-specific (Palmis, Velay, et al., 2019; Purcell, Napoliello, & Eden, 2011; Rapp & Dufor, 2011; Rapp et al., 2016). More generally, it is often mobilized in language production tasks (M. Longcamp et al., 2019). Is stronger activation in expert adults is consistent with studies showing is critical role in the coordination of complex and overlearned movement as playing music (Gerloff, 1997; Goldberg, 1985; Toni, Krams, Turner, & Passingham, 1998).

The ipsilateral Precentral gyrus is reliably found during unimanual tasks and seems to be the result of an inter-hemispheric balance that promotes better control the movement. Several studies have shown increasing ipsilateral BOLD activations for more complex tasks or with increased demands in precision (Buetefisch, Revill, Shuster, Hines, & Parsons, 2014; Verstynen, Diedrichsen, Albert, Aparicio,

& Ivry, 2005). BOLD signal does not discriminate neural excitation from neural inhibition, thus the exact functional role of the ipsilateral activation in unimanual tasks is not completely clear. However, TMS investigations have shown that the inhibition of motor cortex ipsilateral to the hand realizing the task allows improving the performance (Buetefisch, Hines, Shuster, Pergami, & Mathes, 2011; Dafotakis et al., 2008; Kobayashi, Hutchinson, Schlaug, & Pascual-Leone, 2003). Thus, learning to write and therefore the increase of precision of this skill could be associated with a better mobilization of the ipsilateral motor cortex. Furthermore, primary motor cortex is known for its important plastic change related to learning (Galea et al., 2011; Hardwick et al., 2013; Pascual-Leone et al., 1995b). Even if this region is not considered as being part of the core of the handwriting network, several studies underlined its preferential activity for handwriting than motor control tasks (Kadmon Harpaz et al., 2014; Planton, Longcamp, et al., 2017; Purcell, Napoliello, et al., 2011). This could suggest a greater role of the primary motor cortex in the retention of handwriting movement than usually thought

Finally, the lateralization analysis indicated that the hemispheric activations induced by the tasks were balanced differently in the two groups. More children tended to present with right-lateralized activations, especially in the word writing task. This is in line with previous data showing an evolution of lateralization patterns from late childhood to adolescence and a relationship between lateralization and task performance (Everts et al., 2009). This also confirms that proficiency in writing could be indexed by the lateralization of the networks involved in the task (Planton et al., 2017). In that perspective, the difference in lateralization between children and adults during word writing is noteworthy. It could suggest that the brain networks sustaining the production of words are not yet fully mature in middle-age children, although in terms of activation strength, no group difference specific to this task has been evidenced.

Possible confounds in the interpretation of the present results

The interpretation of the present results nonetheless has some limitations, as any brain imaging study in children.

The first possible confound is the general difference in task difficulty for the two groups. This raises a question on the nature of the activation of prefrontal regions.

Even if we made sure that the absence of visual feedback was not disabling for the performance of the two group, maybe writing while lying down in the scanner environment is source of more difficulties for children than adults (Chartrel & Vinter, 2006; van Doorn & Keuss, 1993). Thus, prefrontal activations could highlight a compensatory recruitment of regions involved in attention and monitoring due to the difficulty induced by the absence of feedback. However, it is important to point out that although there is an overall difference in performance between adults and in children, the patterns of behavioral differences between the conditions of interest and the control conditions are similar for both groups. It is therefore unlikely that the effects are related to general task difficulty differences between groups. Further investigations are necessary, to determine whether the differential implication of the ACC and inferior frontal cortices in the task for the two groups is related to a difference in the nature of the control processes implemented specifically for writing, or whether it is “artifactual” (induced by the particular conditions of writing in an unusual posture).

Another important possible confound is the difference in head movements between the two groups. Variability due to head movements in children has been counterbalanced by a larger number of participants included in this

group. In addition, careful data cleaning and verification procedures were implemented to minimize the possible effects of noise induced by head movements. It remains that possible effects of head movements are a major drawback of any brain imaging study that compares adult to children participants.

Conclusion

The same five key regions composed the handwriting network of adults and 8/11 years-old typical children. The main handwriting network of children is already established and very similar to that of adults. Despite this general similarity, our data point towards a major role of the cerebellum, primary motor cortex and prefrontal regions in the acquisition of writing skills. In addition, they highlight a complex pattern of maturation in the fusiform gyrus with writing acquisition, which could bear some similarities with the functional changes of this region observed in reading acquisition. This first study of the neural underpinning of writing in typically developing children opens important perspectives for the study of brain specificities in children with orthographic or motor learning difficulties, during writing tasks.

Acknowledgements

This work was supported by the grant ECRIRE ANR-14-CE30-0013, and the grants ANR-16-CONV-0002 (ILCB), ANR-11-LABX-0036 (BLRI) managed by the French National Research Agency and the Excellence Initiative of Aix-Marseille University (A*MIDEX). We are grateful to Elie Fabiani, Jeremy Danna, Lauriane Veron-Delor, Laura Beullier, Sixtine Omont for help in data acquisition and preprocessing, and Valerie Chanoine for support in data processing.

Bibliography

Adi-Japha, E., Badir, R., Dorfberger, S., & Karni, A. (2014). A matter of time: Rapid motor memory stabilization in childhood. *Developmental Science*, *17*(3), 424–433. https://doi.org/10.1111/desc.12132

Afonso, O., & Alvarez, C. J. (2011). Phonological effects in handwriting production: Evidence from the implicit priming paradigm. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *37*(6), 1474.

Ajuriaguerra, J. de, Auzias, M., & Denner, A. (1971). *L'Ecriture de l'Enfant (Tome 1). L'Evolution de l'Ecriture et ses Difficultés*.

Alegria, J., & Mousty, P. (1994). On the development of lexical and non-lexical spelling procedures of French-speaking, normal and disabled children. *Handbook of Spelling: Theory, Process and Intervention*, 211–226.

Alexander, M. P., Fischer, R. S., & Friedman, R. (1992). Lesion localization in apractic agraphia. *Arch. Neurol.*, *49*(3), 246–251.

Anderson, S. W., Damasio, A. R., & Damasio, H. (1990). Troubled letters but not numbers: Domain specific cognitive impairments following focal damage in frontal cortex. *Brain*, *113*, 749–766. (2213).

Ashtamker, L., & Karni, A. (2013). Motor memory in childhood: Early expression of consolidation phase gains. *Neurobiology of Learning and Memory*, *106*, 26–30. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2013.07.003

Auerbach, S. H., & 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.

Barnea-Goraly, N., Menon, V., Eckert, M., Tamm, L., Bammer, R., Karchemskiy, A., … Reiss, A. L. (2005). White matter development during childhood and adolescence: A cross-sectional diffusion tensor imaging study. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *15*(12), 1848–1854. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi062

Basso, A., Taborelli, A., & Vignolo, L. A. (1978). Dissociated disorders of speaking and writing in aphasia. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *41*(6), 556–563.

Beauregard, M., Chertkow, H., Bub, D., Murtha, S., Dixon, R., & Evans, A. (1997). The neural substrate for concrete, abstract, and emotional word lexica a positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(4), 441–461.

Beauvois, M. F., & Dérouesné, J. (1981). Lexical or orthographic agraphia. *Brain: A Journal of Neurology*, *104*(Pt 1), 21–49.

Beeson, P. M., Rising, K., & Volk, J. (2003). Writing treatment for severe aphasia: Who benefits? *Journal of Speech, Language, and Hearing Research: JSLHR*, *46*(5), 1038–1060.

Beeson, P., Rapcsak, S., Plante, E., Chargualaf, J., Chung, A., Johnson, S., & Trouard, T. (2003). The neural substrates of writing: A functional magnetic resonance imaging study.

Aphasiology, *17*(6–7), 647–665. https://doi.org/10.1080/02687030344000067

Bengtsson, S. L., Nagy, Z., Skare, S., Forsman, L., Forssberg, H., & Ullén, F. (2005). Extensive piano practicing has regionally specific effects on white matter development. *Nature Neuroscience*, *8*(9), 1148–1150. https://doi.org/10.1038/nn1516

Berninger, V., & Swanson, H. L. (1994). Children's writing: Toward a process theory of the development of skilled writing. In *Modifying Hayes and Flower's model of skilled writing to explain beginning and developing writing.* (In Butterfield E. C., Carlson J. (Eds.), pp. 57–81). London: JAI Press.

Bernstein, N. (1967). *The coordination and regulation of movements*. New York: Pergamon press.

Bernstein, N. A. (1947). *On the construction of movements.* Moscow: Medgiz (in Russian).

Binder, J. R., Desai, R. H., Graves, W. W., & Conant, L. L. (2009). Where Is the Semantic System? A Critical Review and Meta-Analysis of 120 Functional Neuroimaging Studies. *Cerebral Cortex*, *19*(12), 2767–2796. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp055

Bloemsaat, G., Van Galen, G. P., & Meulenbroek, R. G. (2003). Lateralized effects of orthographical irregularity and auditory memory load on the kinematics of transcription typewriting. *Psychological Research*, *67*(2), 123–133.

Blote, A., Zielstra, E., & Zoetewey, M. (1987). Writing posture and writing movement of children in kindergarten. *Journal of Human Movement Studies*, *13*(7), 323–341.

Bolger, D. J., Hornickel, J., Cone, N. E., Burman, D. D., & Booth, J. R. (2008). Neural correlates of orthographic and phonological consistency effects in children. *Human Brain Mapping*, *29*(12), 1416–1429. https://doi.org/10.1002/hbm.20476

Bonin, P. (2007). *Psychologie du langage. Approche cognitive de la production verbale de mots.* Bruxelles: DeBoeck.

Bonin, P., Chalard, M., Méot, A., & Fayol, M. (2002). The determinants of spoken and written picture naming latencies. *British Journal of Psychology (London, England: 1953)*, *93*(Pt 1), 89–114.

Bonin, P., Collay, S., & Fayol, M. (2008). La consistance orthographique en production verbale écrite: Une brève synthèse. *L'année Psychologique*, *108*(3), 517–546.

Bonin, P., Collay, S., Payola, M., & Méot, A. (2005). Attentional strategic control over nonlexical and lexical processing in written spelling to dictation in adults. *Memory & Cognition*, *33*(1), 59–75.

Bonin, P., & Meot, A. (2002). Writing to dictation in real time in adults: What are the determinants of written latencies. *Advances in Psychology Research*, *16*, 139–165.

Bonin, P., Peereman, R., & Fayol, M. (2001). Do Phonological Codes Constrain the Selection of Orthographic Codes in Written Picture Naming? *J Mem Lang*, *45*(4), 688–720.

Booth, J. R., Burman, D. D., Meyer, J. R., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (2002). Functional anatomy of intra- and cross-modal lexical tasks. *NeuroImage*, *16*(1), 7–22. https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1081

Booth, J. R., Burman, D. D., Meyer, J. R., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (2003). Relation between brain activation and lexical performance. *Human Brain Mapping*, *19*(3), 155–169. https://doi.org/10.1002/hbm.10111

Booth, J. R., Burman, D. D., Meyer, J. R., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (2004). Development of Brain Mechanisms for Processing Orthographic and Phonologic Representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(7), 1234–1249. https://doi.org/10.1162/0898929041920496

Borchardt, G. (2012). *L'influence des connaissances graphotactiques sur l'acquisition de l'orthographe lexicale: Étude chez l'enfant d'école élémentaire et chez l'adulte. Psychologie.* . Université René Descartes - Paris V, Paris.

Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, *108*(3), 624–652.

Brass, M., & von Cramon, D. Y. (2002). The role of the frontal cortex in task preparation. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *12*(9), 908–914. https://doi.org/10.1093/cercor/12.9.908

Brass, M., & von Cramon, D. Y. (2004). Decomposing components of task preparation with functional magnetic resonance imaging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(4), 609–620. https://doi.org/10.1162/089892904323057335

Brem, S., Bach, S., Kucian, K., Kujala, J. V., Guttorm, T. K., Martin, E., … Richardson, U. (2010). Brain sensitivity to print emerges when children learn letter–speech sound correspondences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(17), 7939–7944. https://doi.org/10.1073/pnas.0904402107

Brownsett, S. L. E., & Wise, R. J. S. (2010). The contribution of the parietal lobes to speaking and writing. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *20*(3), 517–523. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp120

Brunsdon, R., Coltheart, M., & Nickels, L. (2005). Treatment of irregular word spelling in developmental surface dysgraphia. *Cognitive Neuropsychology*, *22*(2), 213–251.

Bryant, P. E., & Bradley, L. (1983). Psychological strategies and the development of reading and writing. *The Psychology of Written Language: Developmental and Educational Perspectives*, 163–178.

Buchel, C., Price, C., & Friston, K. (1998). A multimodal language region in the ventral visual pathway. *Nature*, *394*(6690), 274–277.

Buetefisch, C. M., Hines, B., Shuster, L., Pergami, P., & Mathes, A. (2011). Motor demand-dependent improvement in accuracy following low-frequency transcranial magnetic stimulation of left motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *106*(4), 1614–1621. https://doi.org/10.1152/jn.00048.2011

Buetefisch, C. M., Revill, K. P., Shuster, L., Hines, B., & Parsons, M. (2014). Motor demand-dependent activation of ipsilateral motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *112*(4), 999–1009. https://doi.org/10.1152/jn.00110.2014

Bullinger, A. (1988). Espace du corps, espace de l'ecriture et de la lecture [Space of the body, space of writing and reading]. *Bulletin Audiophonologique Annales Scientifique. Universite Franche-Comte, IV (Numero Special, 4-5)*, 361–369.

Burgund, E. D., Kang, H. C., Kelly, J. E., Buckner, R. L., Snyder, A. Z., Petersen, S. E., & Schlaggar, B. L. (2002). The feasibility of a common stereotactic space for children and adults in fMRI studies of development. *NeuroImage*, *17*(1), 184–200.

Bush, G., Luu, P., & Posner, M. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(6), 215–222.

Cachia, A., Borst, G., Vidal, J., Fischer, C., Pineau, A., Mangin, J.-F., & Houdé, O. (2014). The Shape of the ACC Contributes to Cognitive Control Efficiency in Preschoolers. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(1), 96–106. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00459

Campbell, R., & Butterworth, B. (1985). Phonological dyslexia and dysgraphia in a highly literate subject: A developmental case with associated deficits of phonemic processing and awareness. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *37*(3), 435–475.

Cannonieri, G. C., Bonilha, L., Fernandes, P. T., Cendes, F., & Li, L. M. (2007). Practice and perfect: Length of training and structural brain changes in experienced typists. *Neuroreport*, *18*(10), 1063–1066. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3281a030e5

Cantlon, J. F., Pinel, P., Dehaene, S., & Pelphrey, K. A. (2011). Cortical Representations of Symbols, Objects, and Faces Are Pruned Back during Early Childhood. *Cerebral Cortex (New York, NY)*, *21*(1), 191–199. https://doi.org/10.1093/cercor/bhq078

Caramazza, A., & Miceli, G. (1990). The structure of graphemic representations. *Cognition*, *37*, 243–297.

Caramazza, A., Miceli, G., Villa, G., & Romani, C. (1987). The role of the Graphemic Buffer in spelling: Evidence from a case of acquired dysgraphia. *Cognition*, *26*(1), 59–85.

Caramazza, Alfonso. (1984). The logic of neuropsychological research and the problem of patient classification in aphasia. *Brain and Language*, *21*(1), 9–20.

Caramazza, Alfonso. (1986). On drawing inferences about the structure of normal cognitive systems from the analysis of patterns of impaired performance: The case for single-patient studies. *Brain and Cognition*, *5*(1), 41–66.

Caramazza, Alfonso. (1997). How many levels of processing are there in lexical access? *Cognitive Neuropsychology*, *14*(1), 177–208.

Carter, C. S. (1998). Anterior Cingulate Cortex, Error Detection, and the Online Monitoring of Performance. *Science*, *280*(5364), 747–749. https://doi.org/10.1126/science.280.5364.747

Caspers, S., Geyer, S., Schleicher, A., Mohlberg, H., Amunts, K., & Zilles, K. (2006). The human inferior parietal cortex: Cytoarchitectonic parcellation and interindividual variability. *NeuroImage*, *33*(2), 430–448. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.054

Centanni, T. M., King, L. W., Eddy, M. D., Whitfield-Gabrieli, S., & Gabrieli, J. D. E. (2017). Development of sensitivity versus specificity for print in the visual word form area. *Brain and Language*, *170*, 62–70. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2017.03.009

Chanquoy, L., & Alamargot, D. (2001). Through the Models of Writing. *Bd. von Studies In*.

Chanquoy, L., & Alamargot, D. (2002). Mémoire de travail et rédaction de textes: Évolution des modèles et bilan des premiers travaux. *L'Année Psychologique*, *102*(2), 363–398.

Chapleau, N. (2013). *Effet d'un programme d'intervention orthopédagogique sur la conscience morphologique et la production de mots écrits chez des élèves présentant une difficulté spécifique d'apprentissage de la lecture-écriture*.

Chartrel, E., & Vinter, A. (2006). Rôle des informations visuelles dans la production de lettres cursives chez l'enfant et l'adulte. *L'Année psychologique*, *106*(1), 43–63.

Chase, C. H., & Tallal, P. (1990). A developmental, interactive activation model of the word superiority effect. *Journal of Experimental Child Psychology*, *49*(3), 448–487.

Chiappedi, M., Togni, R., De Bernardi, E., Baschenis, I. M. C., Battezzato, S., Balottin, U., … Bejor, M. (2012). Arm trajectories and writing strategy in healthy children. *BMC Pediatrics*, *12*(1), 173.

Cholewa, J., Mantey, S., Heber, S., & Hollweg, W. (2010). Developmental surface and phonological dysgraphia in German 3rd graders. *Reading and Writing*, *23*(1), 97–127.

Chomsky, C. (1976). *Approaching reading through invented spelling*.

Cloutman, L., Gingis, L., Newhart, M., Davis, C., Heidler-Gary, J., Crinion, J., & Hillis, A. E. (2009). A neural network critical for spelling. *Ann. Neurol.*, *66*(2), 249–253. https://doi.org/10.1002/ana.21693

Cohen, L., Dehaene, S., Naccache, L., Lehericy, S., Dehaene-Lambertz, S., Henaff, M. A., & 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*, 291–307. (2197).

Cohen, L., Martinaud, O., Lemer, C., Lehéricy, S., Samson, Y., Obadia, M., … Dehaene, S. (2003). Visual word recognition and the left and right hemispheres: Anatomical and functional correlates of peripheral alexias. *Cerebral Cortex*, *13*, 1313–1333. (cohen2003.pdf).

Cohen, Laurent, Jobert, A., Le Bihan, D., & Dehaene, S. (2004). Distinct unimodal and multimodal regions for word processing in the left temporal cortex. *NeuroImage*, *23*(4), 1256–1270. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.07.052

Cohen, Laurent, Lehericy, S., Chochon, F., Lemer, C., Rivaud, S., & Dehaene, S. (2002). Language-specific tuning of visual cortex? Functional properties of the Visual Word Form Area. *Brain*, *125*(5), 1054–1069.

Coltheart, M. (2015). What kinds of things cause children's reading difficulties? *Australian Journal of Learning Difficulties*, *20*(2), 103–112.

Coltheart, M. (2017). The assumptions of cognitive neuropsychology: Reflections on Caramazza (1984, 1986). *Cognitive Neuropsychology*, *34*(7–8), 397–402.

Connelly, V., Dockrell, J. E., Walter, K., & Critten, S. (2012). Predicting the Quality of Composition and Written Language Bursts From Oral Language, Spelling, and Handwriting Skills in Children With and Without Specific Language Impairment. *Written Communication*, *29*(3), 278–302. https://doi.org/10.1177/0741088312451109

Cook, F. A. B., Makin, S. D., Wardlaw, J., & Dennis, M. S. (2013). Dystypia in acute stroke not attributable to aphasia or neglect. *Case Reports*, *2013*, bcr2013200257.

Copley, J., & Ziviani, J. (1990). Kinaesthetic sensitivity and handwriting ability in grade one children. *Australian Occupational Therapy Journal*, *37*(1), 39–43.

Creuzet-Kraemer, V., & Pasa, L. (2009). L'écriture inventée: Que signifie écrire une lettre pour une syllabe? *Spirale-Revue de Recherches En Éducation*, *44*(1), 31–47.

Croisile, B., Trillet, M., Laurent, B., Latombe, D., & Schott, B. (1989). [Lexical agraphia caused by left temporoparietal hematoma]. *Revue Neurologique*, *145*(4), 287–292.

Dafotakis, M., Grefkes, C., Eickhoff, S. B., Karbe, H., Fink, G. R., & Nowak, D. A. (2008). Effects of rTMS on grip force control following subcortical stroke. *Experimental Neurology*, *211*(2), 407–412. https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2008.02.018

Damian, M. F. (2003). Articulatory duration in single-word speech production. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *29*(3), 416.

Damian, M. F., & Stadthagen-Gonzalez, H. (2009). Advance planning of form properties in the written production of single and multiple words. *Language and Cognitive Processes*, *24*(4), 555–579. https://doi.org/10.1080/01690960802346500

Danna, Jeremy, & Velay, J.-L. (2015). Basic and supplementary sensory feedback in handwriting. *Frontiers in Psychology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00169

Danna, Jeremy, Paz-Villagrán, V., & Velay, J.-L. (2013). Signal-to-Noise velocity peaks difference: A new method for evaluating the handwriting movement fluency in children with dysgraphia. *Research in Developmental Disabilities*, *34*(12), 4375–4384. https://doi.org/10.1016/j.ridd.2013.09.012

Danna, Jeremy, Velay, J.-L., & Albaret, J.-M. (2016). Dysgraphies. In *Traité de Neurolinguistique* (Eds, pp. 337–346). Bruxelles: De Boeck.

Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity Subserving Motor Skill Learning. *Neuron*, *72*(3), 443–454. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008

De Bastiani, P., & Barry, C. (1989). A cognitive analysis of an acquired dysgraphic patient with an "allographic" writing disorder. *Cognitive Neuropsychology*, *6*(1), 25–41.

De Smet, H. J., Engelborghs, S., Paquier, P. F., De Deyn, P. P., & Mariën, P. (2011). Cerebellar-induced apraxic agraphia: A review and three new cases. *Brain and Cognition*, *76*(3), 424–434. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2010.12.006

Dehaene, S., Cohen, L., Morais, J., & Kolinsky, R. (2015). Illiterate to literate: Behavioural and cerebral changes induced by reading acquisition. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(4), 234–244. https://doi.org/10.1038/nrn3924

Dehaene, S., Jobert, A., Naccache, L., Ciuciu, P., Poline, J.-B., Le Bihan, D., & Cohen, L. (2004). Letter binding and invariant recognition of masked words: Behavioral and neuroimaging evidence. *Psychological Science*, *15*(5), 307–313.

Dehaene-Lambertz, G., Monzalvo, K., & Dehaene, S. (2018). The emergence of the visual word form: Longitudinal evolution of category-specific ventral visual areas during reading acquisition. *PLOS Biology*, *16*(3), e2004103. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2004103

Dejerine, J. (1891). Sur un cas de cécité verbale avec agraphie suivi d'autopsie. *Mémoires de la Société de Biologie*, *3*, 197–201.

Delattre, M., Bonin, P., & Barry, C. (2006). Written spelling to dictation: Sound-to-spelling regularity affects both writing latencies and durations. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, *32*(6), 1330–1340. https://doi.org/10.1037/0278-7393.32.6.1330

Dell, G. S. (1986). A spreading-activation theory of retrieval in sentence production. *Psychological Review*, *93*(3), 283–321.

Derrfuss, J., Brass, M., Neumann, J., & von Cramon, D. Y. (2005). Involvement of the inferior frontal junction in cognitive control: Meta-analyses of switching and Stroop studies. *Human Brain Mapping*, *25*(1), 22–34. https://doi.org/10.1002/hbm.20127

Döhla, D., & Heim, S. (2016). Developmental Dyslexia and Dysgraphia: What can We Learn from the One About the Other? *Frontiers in Psychology*, *6*, 2045. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.02045

Doya, K. (2000). Complementary roles of basal ganglia and cerebellum in learning and motor control. *Current Opinion in Neurobiology*, *10*(6), 732–739.

Doyon, J., Owen, A. M., Petrides, M., Sziklas, V., & Evans, A. C. (1996). Functional anatomy of visuomotor skill learning in human subjects examined with positron emission tomography. *The European Journal of Neuroscience*, *8*(4), 637–648.

Doyon, J., Penhune, V., & Ungerleider, L. G. (2003). Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia*, *41*, 252–262. (e).

Doyon, Julien, & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology*, *15*(2), 161–167. https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004

Doyon, Julien, & Ungerleider, L. G. (2002). Functional anatomy of motor skill learning. In *Neuropsychology of memory, 3rd ed* (pp. 225–238). New York, NY, US: The Guilford Press.

Draganski, B., Gaser, C., Busch, V., Schuierer, G., Bogdahn, U., & May, A. (2004). Neuroplasticity: Changes in grey matter induced by training. *Nature*, *427*(6972), 311–312. https://doi.org/10.1038/427311a

Duncan, J., & Owen, A. M. (2000). Common regions of the human frontal lobe recruited by diverse cognitive demands. *Trends in Neurosciences*, *23*(10), 475–483.

Durston, S., Davidson, M. C., Tottenham, N., Galvan, A., Spicer, J., Fossella, J. A., & Casey, B. J. (2006). A shift from diffuse to focal cortical activity with development. *Developmental Science*, *9*(1), 1–8. https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2005.00454.x

Ehri, L. C. (1980). The development of orthographic images. *Cognitive Processes in Spelling*, *495*, 516.

Ehri, L. C. (1986). Sources of difficulty in learning to spell and read. *Advances in Developmental & Behavioral Pediatrics*, *7*, 121–195.

Ellenblum, G., Purcell, J. J., Song, X., & Rapp, B. (2019). High-level Integrative Networks: A Resting-state fMRI Investigation of Reading and Spelling. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *31*(7), 961–977.

Ellis, Andrew W. (1982). Spelling and writing (and reading and speaking). In *A.W. Ellis (Ed.), Normality and pathology in cognitive functions.* (pp. 113–146). Academic Press.

Ellis, A.W. (1988). Normal writing processes and peripheral acquired dysgraphias. *Language and Cognitive Processes*, *3*(2), 99–127.

Esteban, O., Birman, D., Schaer, M., Koyejo, O. O., Poldrack, R. A., & Gorgolewski, K. J. (2017). MRIQC: Advancing the automatic prediction of image quality in MRI from unseen sites. *PLOS ONE*, *12*(9), e0184661. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184661

Everts, R., Lidzba, K., Wilke, M., Kiefer, C., Mordasini, M., Schroth, G., … Steinlin, M. (2009). Strengthening of laterality of verbal and visuospatial functions during childhood and adolescence. *Human Brain Mapping*, *30*(2), 473–483.

Exner, S. (1881). *Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen*. Wien: Wilhelm Braumüller.

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., & Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *78*(6), 447–455. https://doi.org/10.1016/0013-4694(91)90062-9

Fayol, M. (2008). Apprendre à orthographier la morphologie. *Orthographier*, 197–210.

Fayol, Michel, Rieben, L., & Perfetti, C. (1997). *Des orthographes et leur acquisition*. Lausanne: Delachaux et Niestlé.

Feder, K. P., & Majnemer, A. (2007). Handwriting development, competency, and intervention. *Developmental Medicine & Child Neurology*, *49*(4), 312–317. https://doi.org/10.1111/j.1469-8749.2007.00312.x

Feder, K. P., Majnemer, A., Bourbonnais, D., Platt, R., Blayney, M., & Synnes, A. (2005). Handwriting performance in preterm children compared with term peers at age 6 to 7 years. *Developmental Medicine and Child Neurology*, *47*(3), 163–170.

Fedorenko, E., Behr, M. K., & Kanwisher, N. (2011). Functional specificity for high-level linguistic processing in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(39), 16428–16433. https://doi.org/10.1073/pnas.1112937108

Fedorenko, Evelina, Duncan, J., & Kanwisher, N. (2013). Broad domain generality in focal regions of frontal and parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(41), 16616–16621. https://doi.org/10.1073/pnas.1315235110

Ferreiro, E., & Gomez Palacio, M. (1988). *Lire-écrire à l'école: Comment s'y aprennent-ils ?* Lyon: CRDP.

Ferreiro, Emilia, & Teberosky, A. (1982). *Literacy before schooling.* ERIC.

Fiez, J. A., Balota, D. A., Raichle, M. E., & Petersen, S. E. (1999). Effects of lexicality, frequency and spelling-to-sound consistency on the functional anatomy of reading. *Neuron*, *24*, 205–218. (2223).

Fiez, J. A., & Petersen, S. E. (1998). Neuroimaging studies of word reading. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *95*(3_ _), 914–921. (1910 ; e).

Fink, A., Oppenheim, G. M., & Goldrick, M. (2018). Interactions between lexical access and articulation. *Language, Cognition and Neuroscience*, *33*(1), 12–24. https://doi.org/10.1080/23273798.2017.1348529

Floyer-Lea, A., & Matthews, P. M. (2005). Distinguishable brain activation networks for short- and long-term motor skill learning. *Journal of Neurophysiology*, *94*(1), 512–518. https://doi.org/10.1152/jn.00717.2004

Freeman, Frank N. (1959). A new handwriting scale. *The Elementary School Journal*, *59*(4), 218–221.

Freeman, Frank Nugent. (1914). Experimental analysis of the writing movement. *The Psychological Monographs*, *17*(4), 1.

Friston, Karl J, Williams, S., Howard, R., Frackowiak, R. S., & Turner, R. (1996). Movement-related effects in fMRI time-series. *Magnetic Resonance in Medicine*, *35*(3), 346–355.

Friston, K.J. (1996). Imaging cognitive anatomy. *Trends Cogn Sci.* (2224).

Frith, U. (1980). *Cognitive processes in spelling.*

Frith, U. (1985). Beneath the surface of developmental dyslexia. *Surface Dyslexia*, *32*, 301–330.

Galea, J. M., Vazquez, A., Pasricha, N., de Xivry, J.-J. O., & Celnik, P. (2011). Dissociating the roles of the cerebellum and motor cortex during adaptive learning: The motor cortex retains what the cerebellum learns. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *21*(8), 1761–1770. https://doi.org/10.1093/cercor/bhq246

Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and non-musicians. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *23*(27), 9240–9245.

Gehring, W. J., Goss, B., Coles, M. G. H., Meyer, D. E., & Donchin, E. (1993). A Neural System for Error Detection and Compensation. *Psychological Science*, *4*(6), 385–390. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00586.x

Gentry, J. R. (1982). An Analysis of Developmental Spelling in "GNYS AT WRK." *The Reading Teacher*, *36*(2), 192–200.

Gerloff, C. (1997). Stimulation over the human supplementary motor area interferes with the organization of future elements in complex motor sequences. *Brain*, *120*(9), 1587–1602. https://doi.org/10.1093/brain/120.9.1587

Gibson, E. J., Gibson, J. J., Pick, A. D., & Osser, H. (1962). A developmental study of the discrimination of letter-like forms. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *55*(6), 897–906. (2875).

Giedd, Jay N., Lalonde, F. M., Celano, M. J., White, S. L., Wallace, G. L., Lee, N. R., & Lenroot, R. K. (2009). Anatomical brain magnetic resonance imaging of typically developing children and adolescents. *Journal of the American Academy of Child and Adolescent Psychiatry*, *48*(5), 465–470. https://doi.org/10.1097/CHI.0b013e31819f2715

Giedd, J.N., Blumenthal, J., Jeffries, N. O., Rajapakse, J. C., Vaituzis, A. C., Liu, H., … Castellanos, F. X. (1999). Development of the human corpus callosum during childhood and adolescence: A longitudinal MRI study. *Prog Neuro Psych Biol Psych*, *23*(4), 571–588.

Gimenez, P., Bugescu, N., Black, J. M., Hancock, R., Pugh, K., Nagamine, M., … Hoeft, F. (2014). Neuroimaging correlates of handwriting quality as children learn to read and write. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 155. https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00155

Glezer, L. S., Kim, J., Rule, J., Jiang, X., & Riesenhuber, M. (2015). Adding words to the brain's visual dictionary: Novel word learning selectively sharpens orthographic representations in the VWFA. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *35*(12), 4965–4972. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4031-14.2015

Gogtay, N., Giedd, J. N., Lusk, L., Hayashi, K. M., Greenstein, D., Vaituzis, A. C., … Thompson, P. M. (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(21), 8174–8179. https://doi.org/10.1073/pnas.0402680101

Goldberg, G. (1985). Supplementary motor area structure and function: Review and hypotheses. *Behavioral and Brain Sciences*, (8), 567–567. (2655).

Goodnow, J. J., & Levine, R. A. (1973). "The grammar of action": Sequence and syntax in children's copying. *Cognitive Psychology*, *4*, 82–98. (2164).

Gordon, A. M., Lee, J.-H., Flament, D., Ugurbil, K., & Ebner, T. J. (1998). Functional magnetic resonance imaging of motor, sensory, and posterior parietal cortical areas during performance of sequential typing movements. *Experimental Brain Research*, *121*(2), 153–166. https://doi.org/10.1007/s002210050447

Goswami, U. (1988). Children's use of analogy in learning to spell. *British Journal of Developmental Psychology*, *6*(1), 21–33.

Goulandris, N. K., & Snowling, M. (1991). Visual memory deficits: A plausible cause of developmental dyslexia? Evidence from a single case study. *Cognitive Neuropsychology*, *8*(2), 127–154.

Grafton, S. T., Woods, R. P., & Tyszka, M. (1994). Functional imaging of procedural motor learning: Relating cerebral blood flow with individual subject performance. *Hum Brain Mapp*, *1*(3), 221–234. https://doi.org/10.1002/hbm.460010307

Graham, S., Berninger, V. W., Abbott, R. D., Abbot, S., & Whitaker, D. (1997). Role of Mechanics in Composing of Elementary School Students: A New Methodological Approach. *Journal of Educational Psychology*, *89*(1), 170–182.

Graham, Steve, Berninger, V., Weintraub, N., & Schafer, W. (1998). Development of Handwriting Speed and Legibility in Grades 1–9. *The Journal of Educational Research*, *92*(1), 42–52. https://doi.org/10.1080/00220679809597574

Grainger, J., Rey, A., & Dufau, S. (2008). Letter perception: From pixels to pandemonium. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(10), 381–387. https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.06.006

Graves, W. W., Desai, R., Humphries, C., Seidenberg, M. S., & Binder, J. R. (2010). Neural systems for reading aloud: A multiparametric approach. *Cereb. Cortex*, *20*(8), 1799–1815. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp245

Grayson, D. S., & Fair, D. A. (2017). Development of large-scale functional networks from birth to adulthood: A guide to the neuroimaging literature. *NeuroImage*. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.01.079

Grossberg, S., & Paine, R. W. (2000). A neural model of cortico-cerebellar interactions during attentive imitation and predictive learning of sequential handwriting movements. *Neural Networks*, *13*(8–9), 999–1046.

Guan, C. Q., Perfetti, C. A., & Meng, W. (2015). Writing quality predicts Chinese learning. *Reading and Writing*, *28*(6), 763–795. https://doi.org/10.1007/s11145-015-9549-0

Haggard, P., Jenner, J., & Wing, A. (1994). Coordination of aimed movements in a case of unilateral cerebellar damage. *Neuropsychologia*, *32*(7), 827–846.

Halsband, U., & Lange, R. K. (2006). Motor learning in man: A review of functional and clinical studies. *Journal of Physiology-Paris*, *99*(4), 414–424. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.007

Hanley, J. R., Hastie, K., & Kay, J. (1992). Developmental surface dyslexia and dysgraphia: An orthographic processing impairment. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *44*(2), 285–319.

Hannagan, T., Amedi, A., Cohen, L., Dehaene-Lambertz, G., & Dehaene, S. (2015). Origins of the specialization for letters and numbers in ventral occipitotemporal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*(7), 374–382.

Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *NeuroImage*, *67*, 283–297. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.020

Harrington, G. S., Farias, D., Davis, C. H., & Buonocore, M. H. (2007). Comparison of the neural basis for imagined writing and drawing. *Human Brain Mapping*, *28*(5), 450–459. https://doi.org/10.1002/hbm.20286

Hasher, L., & Zacks, R. T. (1979). Automatic and effortful processes in memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, *108*(3), 356–388. https://doi.org/10.1037/0096-3445.108.3.356

Hay, L. (1978). Accuracy of children on an open-loop pointing task. *Perceptual and Motor Skills*, *47*, 1079–1082. (0074).

Henderson, E. H. (1985). *Teaching Spelling*. Houghton Mifflin.

Henry, M. L., Beeson, P. M., Stark, A. J., & Rapcsak, S. Z. (2007a). The role of left perisylvian cortical regions in spelling. *Brain and Language*, *100*(1), 44–52. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2006.06.011

Henry, M. L., Beeson, P. M., Stark, A. J., & Rapcsak, S. Z. (2007b). The role of left perisylvian cortical regions in spelling. *Brain and Language*, *100*(1), 44–52. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2006.06.011

Hepp-Reymond, M.-C., Chakarov, V., Schulte-Mönting, J., Huethe, F., & Kristeva, R. (2009). Role of proprioception and vision in handwriting. *Brain Research Bulletin*, *79*(6), 365–370. https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2009.05.013

Hickok, G., & Poeppel, D. (2007). The cortical organization of speech processing. *Nature Reviews Neuroscience*, *8*(5), 393–402.

Higashiyama, Y., Takeda, K., Someya, Y., Kuroiwa, Y., & Tanaka, F. (2015). The Neural Basis of Typewriting: A Functional MRI Study. *PLOS ONE*, *10*(7), e0134131. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134131

Hillis, A. E., Kane, A., Tuffiash, E., Beauchamp, N. J., Barker, P. B., Jacobs, M. A., & Wityk, R. J. (2002). Neural substrates of the cognitive processes underlying spelling: Evidence from MR diffusion and perfusion imaging. *Aphasiology*, *16*(4–6), 425–438.

Hillis, A., & Rapp, B. (2004). Cognitive and neural substrates of written language comprehension and production. *The New Cognitive Neurosciences*, *3*, 755–788.

Hodges, J. R. (1991). Pure apraxic agraphia with recovery after drainage of a left frontal cyst. *Cortex*, *27*, 469–473.

Hoeft, F., Ueno, T., Reiss, A. L., Meyler, A., Whitfield-Gabrieli, S., Glover, G. H., … Jo, B. (2007). Prediction of children's reading skills using behavioral, functional, and structural neuroimaging measures. *Behavioral Neuroscience*, *121*(3), 602.

Hollis, A., Zewdie, E., Kuo, H., Hilderley, A., & Kirton, A. (2019). Pediatric transcranial static magnetic field stimulation to improve motor learning: The PSTIM trial. *Brain Stimulation: Basic, Translational, and Clinical Research in Neuromodulation*, *12*(2), 526. https://doi.org/10.1016/j.brs.2018.12.732

Horn, C. C., & Manis, F. R. (1985). Normal and disabled readers' use of orthographic structure in processing print. *Journal of Reading Behavior*, *17*(2), 143–161.

Houghton, G., & Zorzi, M. (2003). Normal and impaired spelling in a connectionist dual-route architecture. *Cognitive Neuropsychology*, *20*(2), 115–162. https://doi.org/10.1080/02643290242000871

Hund-Georgiadis, M., & Von Cramon, D. Y. (1999). Motor-learning-related changes in piano players and non-musicians revealed by functional magnetic-resonance signals. *Experimental Brain Research*, *125*(4), 417–425.

Hutchinson, S., Lee, L. H.-L., Gaab, N., & Schlaug, G. (2003). Cerebellar volume of musicians. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *13*(9), 943–949.

Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Pütz, B., … Kawato, M. (2000). Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature*, *403*(6766), 192–195. https://doi.org/10.1038/35003194

Ingles, J. L., Fisk, J. D., Fleetwood, I., Burrell, S., & Darvesh, S. (2014). Peripheral dysgraphia: Dissociations of lowercase from uppercase letters and of print from cursive writing. *Cognitive and Behavioral Neurology*, *27*(1), 31–47.

Jäncke, L., Shah, N., & Peters, M. (2000). Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Cognitive Brain Research*, *10*(1–2), 177–183.

Jenkins, I. H., Brooks, D. J., Nixon, P. D., Frackowiak, R. S. J., & Passingham, R. E. (1994). Motor sequence learning: A study with positron emission tomography. *The Journal of Neuroscience*, *14*(6), 3775–3790. (1422).

Jones, D., & Christensen, C. A. (1999). Relationship between automaticity in handwriting and students' ability to generate written text. *Journal of Educational Psychology*, *91*(1), 44–49. https://doi.org/10.1037/0022-0663.91.1.44

Joseph, J. E., Cerullo, M. A., Farley, A. B., Steinmetz, N. A., & Mier, C. R. (2006). FMRI correlates of cortical specialization and generalization for letter processing. *Neuroimage*, *32*(2), 806–820.

Kadmon Harpaz, N., Flash, T., & Dinstein, I. (2014). Scale-invariant movement encoding in the human motor system. *Neuron*, *81*(2), 452–462. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.058

Kandel, S., Lassus-Sangosse, D., Grosjacques, G., & Perret, C. (2017). The impact of developmental dyslexia and dysgraphia on movement production during word writing. *Cognitive Neuropsychology*, *34*(3), 219–251. https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1389706

Kandel, S., Peereman, R., & Ghimenton, A. (2013). Further evidence for the interaction of central and peripheral processes: The impact of double letters in writing English words. *Frontiers in Psychology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00729

Kandel, S., & Perret, C. (2015). How does the interaction between spelling and motor processes build up during writing acquisition? *Cognition*, *136*, 325–336. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.11.014

Kandel, S., & Valdois, S. (2005). The effect of orthographic regularity on children's handwriting production. *Current Psychology Letters. Behaviour, Brain & Cognition*, (17, Vol. 3, 2005).

Karni, A., Meyer, G., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1995). Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*, *377*(6545), 155–158. https://doi.org/10.1038/377155a0

Kasper, L., Bollmann, S., Diaconescu, A. O., Hutton, C., Heinzle, J., Iglesias, S., … Stephan, K. E. (2017). The PhysIO Toolbox for Modeling Physiological Noise in fMRI Data. *Journal of Neuroscience Methods*, *276*, 56–72. https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2016.10.019

Kawamoto, A. H., Kello, C. T., Jones, R., & Bame, K. (1998). Initial phoneme versus whole-word criterion to initiate pronunciation: Evidence based on response latency and initial phoneme duration. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *24*(4), 862.

Kello, C. T., Plaut, D. C., & MacWhinney, B. (2000). The task dependence of staged versus cascaded processing: An empirical and computational study of Stroop interference in speech perception. *Journal of Experimental Psychology: General*, *129*(3), 340.

Kelly, A. M. C., & Garavan, H. (2005). Human functional neuroimaging of brain changes associated with practice. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *15*(8), 1089–1102. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi005

Kinsbourne, M., & Rosenfield, D. B. (1974). Agraphia selective for written spelling. *Brain and Language*, *1*(3), 215–225. https://doi.org/10.1016/0093-934X(74)90037-6

Klein, T. A., Endrass, T., Kathmann, N., Neumann, J., von Cramon, D. Y., & Ullsperger, M. (2007). Neural correlates of error awareness. *NeuroImage*, *34*(4), 1774–1781. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.11.014

Klein, T. A., Ullsperger, M., & Danielmeier, C. (2013). Error awareness and the insula: Links to neurological and psychiatric diseases. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00014

Kobayashi, M., Hutchinson, S., Schlaug, G., & Pascual-Leone, A. (2003). Ipsilateral motor cortex activation on functional magnetic resonance imaging during unilateral hand movements is related to interhemispheric interactions. *NeuroImage*, *20*(4), 2259–2270.

Koziol, L. F., Budding, D., Andreasen, N., D'Arrigo, S., Bulgheroni, S., Imamizu, H., … Yamazaki, T. (2014). Consensus Paper: The Cerebellum's Role in Movement and Cognition. *The Cerebellum*, *13*(1), 151–177. https://doi.org/10.1007/s12311-013-0511-x

Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2011). Human sensorimotor learning: Adaptation, skill, and beyond. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *21*(4), 636–644. https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.06.012

Lajoie, Y., Paillard, J., Teasdale, N., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1992). Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects: Visuoproprioceptive conflict. *Neurology*, *42*(0028–3878), 1104–1106.

Lambert, E., Alamargot, D., Larocque, D., & Caporossi, G. (2011). Dynamics of the spelling process during a copy task: Effects of regularity and frequency. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, *65*(3), 141.

Laroche, B. (2018). *Rôle du feedback visuel en production manuscrite de mots isolés: Approches comportementale et électrophysiologique*. Université de Poitiers, Poitiers.

Laszlo, J., & Bairstow, P. (1983). Kinaesthesis: Its measurement, training and relationship to motor control. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *35*(2), 411–421.

Laszlo, J.I., & Bairstow, P. J. (1984). Handwriting: Difficulties and possible solutions. *School Psychology International*, *5*, 207–213.

Laszlo, J.I., & Broderick, P. (1991). Drawing and handwriting difficulties: Reasons for and remediation of dysfunction. In J. P. Wann, A. M. Wing, & N. Sovik (Eds.), *The development of graphic skills* (pp. 259–280). London: Academic Press.

Laszlo, Judith I, & Bairstow, P. J. (1985). *Perceptual motor behaviour: Developmental assessment and therapy*. Praeger Publishers.

Lecours, A. R. (1996). *Langage écrit: Histoire, théorie et maladie*.

Levelt, W. (1983). Monitoring and self-repair in speech. *Cognition*, *14*(1), 41–104. https://doi.org/10.1016/0010-0277(83)90026-4

Levelt, W. J. M. (1989). *Speaking: From intention to articulation*. Cambridge, MA, US: The MIT Press.

Liberman, I. Y., Shankweiler, D., Fischer, F. W., & Carter, B. (1974). Explicit syllable and phoneme segmentation in the young child. *Journal of Experimental Child Psychology*, *18*(2), 201–212.

Longcamp, M., Anton, J. L., Roth, M., & Velay, J. L. (2003). Visual presentation of single letters activates a premotor area involved in writing. *NeuroImage*, *19*(4), 1492–1500.

Longcamp, M., hupé, JM., Ruiz, M., Vayssière, N., & Sato, M. (2019). Shared premotor activity in spoken and written communication. *Brain and Language*.

Longcamp, Marieke, Lagarrigue, A., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Alario, F.-X., & 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. https://doi.org/10.1002/hbm.22606

Lorch, M. (2013). Written language production disorders: Historical and recent perspectives. *Current Neurology and Neuroscience Reports*, *13*(8), 369.

Lorch, M. P., & Barrière, I. (2003). The history of written language disorders: Reexamining Pitres' case (1884) of pure agraphia. *Brain and Language*, *85*(2), 271–279.

Lotze, M., Scheler, G., Tan, H.-R. M., Braun, C., & Birbaumer, N. (2003). The musician's brain: Functional imaging of amateurs and professionals during performance and imagery. *NeuroImage*, *20*(3), 1817–1829.

Ludersdorfer, P., Kronbichler, M., & Wimmer, H. (2015). Accessing orthographic representations from speech: The role of left ventral occipitotemporal cortex in spelling. *Human Brain Mapping*, *36*(4), 1393–1406.

Luria, A. R. (1983). The development of writing in children. In *M. Martlew*. *The psychology of written language* (pp. 237–277). Chichester: John Wiley and Sons.

MacDonald, A. W. (2000). Dissociating the Role of the Dorsolateral Prefrontal and Anterior Cingulate Cortex in Cognitive Control. *Science*, *288*(5472), 1835–1838. https://doi.org/10.1126/science.288.5472.1835

Madec, S., Le Goff, K., Anton, J.-L., Longcamp, M., Velay, J.-L., Nazarian, B., … Rey, A. (2016). Brain correlates of phonological recoding of visual symbols. *NeuroImage*, *132*, 359–372. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.010

Magrassi, L., Bongetta, D., Bianchini, S., Berardesca, M., & 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. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.05.046

Manto, M., Bower, J. M., Conforto, A. B., Delgado-García, J. M., da Guarda, S. N. F., Gerwig, M., … Timmann, D. (2012). Consensus paper: Roles of the cerebellum in motor control--the diversity of ideas on cerebellar involvement in movement. *Cerebellum (London, England)*, *11*(2), 457–487. https://doi.org/10.1007/s12311-011-0331-9

Margolin, D. I. (1984). The neuropsychology of writing and spelling: Semantic, phonological, motor, and perceptual processes. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *36*(3), 459–489. https://doi.org/10.1080/14640748408402172

Marien, P., Verhoeven, J., Brouns, R., De Witte, L., Dobbeleir, A., & De Deyn, P. P. (2007). APRAXIC AGRAPHIA FOLLOWING A RIGHT CEREBELLAR HEMORRHAGE. *Neurology*, *69*(9), 926–929. https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000267845.05041.41

Mariën, P., Verhoeven, J., Engelborghs, S., Rooker, S., Pickut, B. A., & De Deyn, P. P. (2006). A role for the cerebellum in motor speech planning: Evidence from foreign accent syndrome. *Clinical Neurology and Neurosurgery*, *108*(5), 518–522.

Marquardt, C., Gentz, W., & Mai, N. (1999). Visual control of automated handwriting movements. *Exp Brain Res*, *128*(1–2), 224–228.

Martin, A., Schurz, M., Kronbichler, M., & Richlan, F. (2015). Reading in the brain of children and adults: A meta-analysis of 40 functional magnetic resonance imaging studies: Reading in the Brain of Children and Adults. *Human Brain Mapping*, *36*(5), 1963–1981. https://doi.org/10.1002/hbm.22749

Martin, N., Dell, G. S., Saffran, E. M., & Schwartz, M. F. (1994). Origins of paraphasias in deep dysphasia: Testing the consequences of a decay impairment to an interactive spreading activation model of lexical retrieval. *Brain and Language*, *47*(4), 609–660. https://doi.org/10.1006/brln.1994.1061

McCandliss, B. D., Cohen, L., & Dehaene, S. (2003). The visual word form area: Expertise for reading in the fusiform gyrus. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(7), 293–299.

McCloskey, M., & Rapp, B. (2017). Developmental dysgraphia: An overview and framework for research. *Cognitive Neuropsychology*, *34*(3–4), 65–82.

Medwell, J., & Wray, D. (2007). Handwriting: What do we know and what do we need to know? *Literacy*, *41*(1), 10–15. https://doi.org/10.1111/j.1467-9345.2007.00453.x

Menon, V., & Desmond, J. E. (2001). Left superior parietal cortex involvement in writing: Integrating fMRI with lesion evidence. *Brain Res Cogn Brain Res*, *12*(2), 337–340.

Meulenbroek, R. G., & Van Galen, G. P. (1989). The production of connecting strokes in cursive writing: Developing co-articulation in 8 to 12 year-old children. In *Computer recognition and human production of handwriting* (pp. 273–286). World Scientific.

Meulenbroek, R.G.J., & van Galen, G. P. (1986). Movement analysis of repetitive writing behavior of first, second, and third grade primary school children. In S. H. R. Kao, G. P. van Galen, & R. Hoosain (Eds.), *Graphonomics: Contemporary research in handwriting* (pp. 71–92). Amsterdam: North-Holland.

Meulenbroek, Ruud G.J., & van Galen, G. P. (1988). The Acquisition of Skilled Handwriting: Discontinuous Trends in Kinematic Variables. In *Advances in Psychology* (Vol. 55, pp. 273–281). Retrieved from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0166411508606275

Miceli, G., Silveri, M. C., & Caramazza, A. (1985). Cognitive analysis of a case of pure dysgraphia. *Brain and Language*, *25*(2), 187–212.

Michel, F. (1971). Etude experimentale de la vitesse du geste graphique. *Neuropsychologia*, *9*(1), 1–13.

Mills, K. L., Goddings, A.-L., Herting, M. M., Meuwese, R., Blakemore, S.-J., Crone, E. A., … Tamnes, C. K. (2016). Structural brain development between childhood and adulthood: Convergence across four longitudinal samples. *NeuroImage*, *141*, 273–281. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.044

Milton, J., Solodkin, A., Hluštík, P., & Small, S. L. (2007). The mind of expert motor performance is cool and focused. *NeuroImage*, *35*(2), 804–813. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.01.003

Mojet, J. (1991). Development of graphic skills. In *Characteristics of the developing handwriting skill in elementary education.* (In Wann J., Wing A. M., Sovik N. (Eds.), pp. 53–75). London: Academic Press.

Murdoch, B. E. (2010). The cerebellum and language: Historical perspective and review. *Cortex*, *46*(7), 858–868.

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*(5), 954–967. (2160).

Narayana, S., Zhang, W., Rogers, W., Strickland, C., Franklin, C., Lancaster, J. L., & Fox, P. T. (2014). Concurrent TMS to the primary motor cortex augments slow motor learning. *NeuroImage*, *85*(0 3), 971–984. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.024

Nelson, C. A., Monk, C. S., Lin, J., Carver, L. J., Thomas, K. M., & Truwit, C. L. (2000). Functional Neuroanatomy of Spatial Working Memory in Children, ,. *Developmental Psychology*, *36*(1), 109–116.

New, B., Pallier, C., Brysbaert, M., & Ferrand, L. (2004). Lexique 2: A new French lexical database. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *36*(3), 516–524. https://doi.org/10.3758/BF03195598

New, B., Pallier, C., Ferrand, L., & Matos, R. (2001). Une base de données lexicales du français contemporain sur internet: LEXIQUE™//A lexical database for contemporary french: LEXIQUE™. *L'année Psychologique*, *101*(3), 447–462.

Nielsen, J. M. (1946). *Agnosia, apraxia, aphasia: Their value in cerebral localization (2nd ed.).* New York: Paul B. Hoeber.

Ninio, A., & Lieblich, A. (1976). The grammar of action:" phrase structure" in children's copying. *Child Development*, 846–850.

Nozari, N., Dell, G. S., & Schwartz, M. F. (2011). Is comprehension necessary for error detection? A conflict-based account of monitoring in speech production. *Cognitive Psychology*, *63*(1), 1–33. https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2011.05.001

Ogle, W. (1867). Aphasia and agraphia. *St. George & Apostles Hospital Report*, pp. 83–122.

Olive, T. (2014). Toward a Parallel and Cascading Model of the Writing System: A Review of Research on Writing Processes Coordination. *Journal of Writing Research*, *6*(2).

Otsuki, M., Soma, Y., Arai, T., Otsuka, A., & 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. (e).

Otsuki, Mika, Soma, Y., Arihiro, S., Watanabe, Y., Moriwaki, H., & Naritomi, H. (2002). Dystypia: Isolated typing impairment without aphasia, apraxia or visuospatial impairment. *European Neurology*, *47*(3), 136–140.

Pacton, S., Fayol, M., & Perruchet, P. (2005). Children's implicit learning of graphotactic and morphological regularities. *Child Development*, *76*(2), 324–339.

Paillard, J. (1990a). Les bases nerveuses du contrôle visuo-manuel de l'écriture. In J. Irigouin, E. Poulle, & C. Sirat (Eds.), *L'écriture, l'oeil et la main*. Paris: Editions du CNRS. (2611).

Paillard, J. (1990b). Les bases nerveuses du contrôle visuo-manuel de l'écriture. In J. Irigouin, E. Poulle, & C. Sirat (Eds.), *L'écriture, l'oeil et la main*. Paris: Editions du CNRS.

Paine, R. W., Grossberg, S., & Van Gemmert, A. W. A. (2004). A quantitative evaluation of the AVITEWRITE model of handwriting learning. *Human Movement Science*, *23*(6), 837–860. https://doi.org/10.1016/j.humov.2004.08.024

Palmis, S., Danna, J., Velay, J.-L., & Longcamp, M. (2017a). Motor control of handwriting in the developing brain: A review. *Cognitive Neuropsychology*, 1–18. https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654

Palmis, S., Danna, J., Velay, J.-L., & Longcamp, M. (2017b). Motor control of handwriting in the developing brain: A review. *Cognitive Neuropsychology*, 1–18. https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654

Palmis, S., Fabiani, E., & Longcamp, M. (2019). Bases cérébrales de l'écriture: Orthographe et contrôle moteur de la production. *Revue de Neuropsychologie*, *11*(3), 168–175.

Palmis, S., Velay, J.-L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J.-L., Habib, M., … Longcamp, M. (2019). The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study. *Cortex*, *113*, 111–127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024

Park, I. S., Lee, K. J., Han, J. W., Lee, N. J., Lee, W. T., & Park, K. A. (2011). Basketball training increases striatum volume. *Human Movement Science*, *30*(1), 56–62.

Park, I. S., Lee, K. J., Han, J. W., Lee, N. J., Lee, W. T., Park, K. A., & Rhyu, I. J. (2009). Experience-dependent plasticity of cerebellar vermis in basketball players. *Cerebellum (London, England)*, *8*(3), 334–339. https://doi.org/10.1007/s12311-009-0100-1

Pascual-Leone, A., Nguyet, D., Cohen, L. G., Brasil-Neto, J. P., Cammarota, A., & Hallett, M. (1995a). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology*, *74*(3), 1037–1045.

Pascual-Leone, A., Nguyet, D., Cohen, L. G., Brasil-Neto, J. P., Cammarota, A., & Hallett, M. (1995b). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology*, *74*(3), 1037.

Patterson, K., & Kay, J. (1982). Letter-by-letter reading: Psychological descriptions of a neurological syndrome. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, *34*(Pt 3), 411–441.

Patterson, Karalyn. (1986). Lexical but nonsemantic spelling? *Cognitive Neuropsychology*, *3*(3), 341–367.

Paus, T. (1999). Imaging the brain before, during, and after transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, *37*(2), 219–224.

Paz-Villagrán, V., Danna, J., & Velay, J.-L. (2014). Lifts and stops in proficient and dysgraphic handwriting. *Human Movement Science*, *33*, 381–394. https://doi.org/10.1016/j.humov.2013.11.005

Peereman, R., & Content, A. (1999). LEXOP: A lexical database providing orthography-phonology statistics for French monosyllabic words. *Behav Res Methods Instrum Comput*, *31*(2), 376–379.

Peng, D., Ding, G., Perry, C., Xu, D., Jin, Z., Luo, Q., … Deng, Y. (2004). FMRI evidence for the automatic phonological activation of briefly presented words. *Cognitive Brain Research*, *20*(2), 156–164. https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.02.006

Petrides, M., Alivisatos, B., & 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 USA*, *92*, 5803–5807. (2222).

Picard, N., & Strick, P. L. (2001). Imaging the premotor areas. *Current Opinion in Neurobiology*, *11*(6), 663–672. (2842).

Pick, H. L., Jr, & Teulings, H. L. (1983). Geometric transformations of handwriting as a function of instruction and feedback. *Acta Psychologica*, *54*(1–3), 327–340.

Pinet, S., Zielinski, C., Mathôt, S., Dufau, S., Alario, F.-X., & Longcamp, M. (2017). Measuring sequences of keystrokes with jsPsych: Reliability of response times and interkeystroke intervals. *Behavior Research Methods*, *49*(3), 1163–1176. https://doi.org/10.3758/s13428-016-0776-3

Pitres, A. (1884). Considérations sur l'agraphie. A propos d'une observation nouvelle d'agraphie motrice pure. *Revue de Médecine*, *3*(3), 855–873.

Plamondon, R. (1995a). A kinematic theory of rapid human movements. Part I. Movement representation and generation. *Biological Cybernetics*, *72*(4), 295–307.

Plamondon, R. (1995b). A kinematic theory of rapid human movements. Part II. Movement time and control. *Biol Cybern*, *72*(4), 309–320.

Planton, S. (2014). *Processus centraux et périphériques en production écrite de mots: Études comportementales, en neuroimagerie fonctionnelle et par stimulation magnétique transcrânienne*. Université Toulouse 3 Paul Sabatier.

Planton, S., Jucla, M., Démonet, J.-F., & Soum-Favaro, C. (2017). Effects of orthographic consistency and word length on the

dynamics of written production in adults: Psycholinguistic and rTMS experiments. *Reading and Writing*. https://doi.org/10.1007/s11145-017-9776-7

Planton, S., Jucla, M., Roux, F.-E., & Démonet, J.-F. (2013). The "handwriting brain": A meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, *49*(10), 2772–2787. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.05.011

Planton, S., Longcamp, M., Péran, P., Démonet, J.-F., & Jucla, M. (2017). How specialized are writing-specific brain regions? An fMRI study of writing, drawing and oral spelling. *Cortex*, *88*, 66–80. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.11.018

Polk, T. A., Stallcup, M., Aguirre, G. K., Alsop, D. C., D'Esposito, M., Detre, D. A., & Farah, M. J. (2002a). Neural specialization for letter recognition. *J Cog Neurosc*, *14*(2), 145–159.

Polk, T. A., Stallcup, M., Aguirre, G. K., Alsop, D. C., D'Esposito, M., Detre, D. A., & Farah, M. J. (2002b). Neural specialization for letter recognition. *J Cog Neurosc*, *14*(2), 145–159.

Pontart, V., Bidet-Ildei, C., Lambert, E., Morisset, P., Flouret, L., & Alamargot, D. (2013). Influence of handwriting skills during spelling in primary and lower secondary grades. *Frontiers in Psychology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00818

Posner, M. I., & McCandliss, B. D. (1999). Brain circuitry during reading. *Converging Methods for Understanding Reading and Dyslexia*, 305–337.

Power, M. (1985). Sentence production and working memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *37*(3), 367–385.

Price, Cathy J. (2000). The anatomy of language: Contributions from functional neuroimaging. *The Journal of Anatomy*, *197*(3), 335–359.

Price, C.J., Wise, R. J. S., & Frackowiak, R. S. J. (1996). Demonstrating the implicit processing of visually presented words and pseudowords. *Cerebral Cortex*, *6*, 62–70. (2835).

Puranik, C. S., & AlOtaiba, S. (2012). Examining the contribution of handwriting and spelling to written expression in kindergarten children. *Reading and Writing*, *25*(7), 1523–1546. https://doi.org/10.1007/s11145-011-9331-x

Purcell, J. J., Jiang, X., & Eden, G. F. (2017). Shared orthographic neuronal representations for spelling and reading. *NeuroImage*, *147*, 554–567. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.12.054

Purcell, J. J., Napoliello, E. M., & Eden, G. F. (2011). A combined fMRI study of typed spelling and reading. *NeuroImage*, *55*(2), 750–762. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.11.042

Purcell, J. J., Turkeltaub, P. E., Eden, G. F., & Rapp, B. (2011). Examining the central and peripheral processes of written word production through meta-analysis. *Frontiers in Psychology*, *2*, 239. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00239

Raibert, M. H. (1977). *Motor control and learning by the state space model*.

Ramus, F. (2004). The neural basis of reading acquisition. *The Cognitive Neurosciences*, *3*, 815–824.

Rapcsak, S. Z., Arthur, S. A., & Rubens, A. B. (1988). Lexical agraphia from focal lesion of the left precentral gyrus. *Neurology*, *38*(7), 1119–1123. https://doi.org/10.1212/wnl.38.7.1119

Rapcsak, S. Z., & Beeson, P. (2000). Agraphia. In *Aphasia and language: Theory and practice* (In L. J. G. Rothi, B. Crosson, S. Nadeau (Eds.), pp. 184–220). New York: Guilford.

Rapcsak, S. Z., Rubens, A. B., & Laguna, J. F. (1990). From letters to words: Procedures for word recognition in letter-by-letter reading. *Brain and Language*, *38*(4), 504–514.

Rapcsak, Steven Z. (1997). Disorders of writing. *Apraxia. The Neuropsychology of Action*, 149–172.

Rapcsak, Steven Z., & Beeson, P. M. (2004). The role of left posterior inferior temporal cortex in spelling. *Neurology*, *62*(12), 2221–2229.

Rapcsak, Steven 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. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2008.04.006

Rapp, B., & Caramazza, A. (1997). From graphemes to abstract letter shapes: Levels of representation in written spelling. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *23*(4), 1130–1152. (2203).

Rapp, B, & Fisher-Baum, S. (2015). Uncovering the Cognitive Architecture of Spelling. In *The handbook of adult language disorders* (2nd ed.). Psychology Press, New York: Argue E. Hillis.

Rapp, Brenda. (2002). Uncovering the Cognitive Architecture of Spelling. In A. E. Hillis (Ed.), *The Handbook of Adult Language Disorders* (pp. 47–70). New York: Argye E.Hillis.

Rapp, Brenda, & 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. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00109

Rapp, Brenda, Epstein, C., & Tainturier, M.-J. (2002). The integration of information across lexical and sublexical processes in spelling. *Cognitive Neuropsychology*, *19*(1), 1–29. https://doi.org/10.1080/0264329014300060

Rapp, Brenda, & Lipka, K. (2011). The literate brain: The relationship between spelling and reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23*(5), 1180–1197. https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21507

Rapp, Brenda, Purcell, J., Hillis, A. E., Capasso, R., & Miceli, G. (2016). Neural bases of orthographic long-term memory and working memory in dysgraphia. *Brain: A Journal of Neurology*, *139*(Pt 2), 588–604. https://doi.org/10.1093/brain/awv348

Rastle, K., Harrington, J., Coltheart, M., & Palethorpe, S. (2000). Reading aloud begins when the computation of phonology is complete. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *26*(3), 1178.

Read, C. (1986). *Children's creative spelling*.

Read, C. (2018). *Children's creative spelling*. Routledge.

Read, C., & Treiman, R. (2012). Children's Invented Spelling: What We Have Learned in Forty Years*. In M. Piattelli-Palmarini & R. C. Berwick (Eds.), *Rich Languages From Poor Inputs* (pp. 194–209). https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199590339.003.0013

Richard Hanley, J., & Peters, S. (2001). Allograph errors and impaired access to graphic motor codes in a case of unilateral agraphia of the dominant left hand. *Cognitive Neuropsychology*, *18*(4), 307–321.

Richards, T.L., Grabowski, T. J., Boord, P., Yagle, K., Askren, M., Mestre, Z., … Berninger, V. (2015). Contrasting brain patterns of writing-related DTI parameters, fMRI connectivity, and DTI–fMRI connectivity correlations in

children with and without dysgraphia or dyslexia. *NeuroImage: Clinical*, *8*, 408–421. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2015.03.018

Richards, Todd L., Berninger, V. W., & Fayol, M. (2009). FMRI activation differences between 11-year-old good and poor spellers' access in working memory to temporary and long-term orthographic representations. *Journal of Neurolinguistics*, *22*(4), 327–353. https://doi.org/10.1016/j.jneuroling.2008.11.002

Richards, Todd L., Berninger, V. W., Stock, P., Altemeier, L., Trivedi, P., & Maravilla, K. (2009). Functional magnetic resonance imaging sequential-finger movement activation differentiating good and poor writers. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *31*(8), 967–983. https://doi.org/10.1080/13803390902780201

Richards, Todd L., Berninger, V. W., Stock, P., Altemeier, L., Trivedi, P., & Maravilla, K. R. (2011). Differences between good and poor child writers on fMRI contrasts for writing newly taught and highly practiced letter forms. *Reading and Writing*, *24*(5), 493–516. https://doi.org/10.1007/s11145-009-9217-3

Rieben, L., Meyer, A., & Perregaux, C. (1989). *Différences individuelles et représentations lexicales: Comment cinq enfants de six ans recherchent et copient des mots*.

Riès, S., Legou, T., Burle, B., Alario, F.-X., & Malfait, N. (2012). Why does picture naming take longer than word reading? The contribution of articulatory processes. *Psychonomic Bulletin & Review*, *19*(5), 955–961.

Rigal, R. (1976). Efficience manuelle et vitesse d'écriture. *Revue de Neuropsychiatrie Infantile*, *25*, 391–400.

Rijntjes, M., Dettmers, C., Büchel, C., Kiebel, S., Frackowiak, R. S. J., & Weiller, C. (1999). A blueprint for movement: Functional and anatomical representations in the human motor system. *The Journal of Neuroscience*, *19*(18), 8043–8048. (2393).

Roeltgen, D., & Heilman, K. M. (1983). Apractic agraphia in a patient with normal praxis. *Brain and Language*, *18*, 35–46. (AR).

Roeltgen, D. P. (2003). Agraphia. In *Clinical Neuropsychology* (pp. 126–145). Oxford University Press.

Roeltgen, D. P., & Heilman, K. M. (1984). Lexical agraphia. Further support for the two-system hypothesis of linguistic agraphia. *Brain: A Journal of Neurology*, *107 (Pt 3)*, 811–827.

Roeltgen, D. P., Sevush, S., & Heilman, K. M. (1983). Phonological agraphia: Writing by the lexical-semantic route. *Neurology*, *33*(6), 755–755. https://doi.org/10.1212/WNL.33.6.755

Roeltgen, David P. (1993). *Agraphia.*

Roeltgen, David P, Rothi, L. G., & Heilman, K. M. (1986). Linguistic semantic agraphia: A dissociation of the lexical spelling system from semantics. *Brain and Language*, *27*(2), 257–280.

Roeltgen, DP. (1983). *The neurolinguistics of writing: Anatomic and neurologic correlates*. Presented at the meeting of the International Neuropsychological Society, Mexico City.

Romani, C., Ward, J., & Olson, A. (1999). Developmental surface dysgraphia: What is the underlying cognitive impairment? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *52*(1), 97–128.

Roncoli, S., & Masterson, J. (2016). 'Unexpected'spelling difficulty in a 10-year-old child with good reading skills: An intervention case study. *Writing Systems Research*, *8*(2), 143–166.

Rosenblum, S., Weiss, P. L., & Parush, S. (2003). Product and Process Evaluation of Handwriting Difficulties. *Educational Psychology Review*, *15*(1), 41–81. https://doi.org/10.1023/A:1021371425220

Rothlein, D., & Rapp, B. (2014a). The similarity structure of distributed neural responses reveals the multiple representations of letters. *NeuroImage*, *89*, 331–344. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.054

Rothlein, D., & Rapp, B. (2014b). The similarity structure of distributed neural responses reveals the multiple representations of letters. *NeuroImage*, *89*, 331–344. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.054

Roux, F.-E., Dufor, O., Giussani, C., Wamain, Y., Draper, L., Longcamp, M., & Démonet, J.-F. (2009). The graphemic/motor frontal area Exner's area revisited. *Annals of Neurology*, *66*(4), 537–545. https://doi.org/10.1002/ana.21804

Roux, S., McKeeff, T. J., Grosjacques, G., Afonso, O., & Kandel, S. (2013). The interaction between central and peripheral processes in handwriting production. *Cognition*, *127*(2), 235–241. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.12.009

Rueckriegel, S. M., Blankenburg, F., Burghardt, R., Ehrlich, S., Henze, G., Mergl, R., & Hernáiz Driever, P. (2008). Influence of age and movement complexity on kinematic hand movement parameters in childhood and adolescence. *International Journal of Developmental Neuroscience*, *26*(7), 655–663. https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2008.07.015

Rumelhart, D. E., & Norman, D. A. (1982). Simulating a Skilled Typist: A Study of Skilled Cognitive-Motor Performance. *Cognitive Science*, *6*(1), 1–36. https://doi.org/10.1207/s15516709cog0601_1

Ryu, D.-W., Kim, J.-S., Yang, D.-W., Kim, Y.-I., & Lee, K.-S. (2012). Dystypia without aphasia associated with visuospatial memory impairment in a patient with acute stroke. *Alzheimer Disease and Associated Disorders*, *26*(3), 285–288. https://doi.org/10.1097/WAD.0b013e318231e614

Sausset, S., Lambert, E., & Olive, T. (2013). Flexibility of orthographic and graphomotor coordination during a handwritten copy task: Effect of time pressure. *Frontiers in Psychology*, *4*, 866.

Scaltritti, M., Arfe, B., Torrance, M., & Peressotti, F. (2016). Typing pictures: Linguistic processing cascades into finger movements. *Cognition*, *156*, 16–29.

Scaltritti, M., Pinet, S., Longcamp, M., & Alario, F.-X. (2017). On the functional relationship between language and motor processing in typewriting: An EEG study. *Language, Cognition and Neuroscience*, *32*(9), 1086–1101. https://doi.org/10.1080/23273798.2017.1283427

Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2005). Motor learning and control: A behavioral emphasis. *Champaign, IL: Human Kinetics*.

Schmithorst, V. J., & Wilke, M. (2002). Differences in white matter architecture between musicians and non-musicians: A diffusion tensor imaging study. *Neuroscience Letters*, *321*(1–2), 57–60. https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)00054-X

Schomaker, L. R., Thomassen, A. J., & Teulings, H.-L. (1989). A computational model of cursive handwriting. In *Computer recognition and human production of handwriting* (pp. 153–177). World Scientific.

Seitz, R. J., Canavan, A. G. M., 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. *European Journal of Neurosciences*, *9*, 378–389. (0911).

Sénéchal, M. (2000). Morphological effects in children's spelling of French words. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, *54*(2), 76.

Seymour, P. H. (2007). Continuity and discontinuity in the development of single-word reading: Theoretical speculations. In *Single-Word Reading* (pp. 15–38). Psychology Press.

Shallice, T. (1981). Phonological agraphia and the lexical route in writing. *Brain: A Journal of Neurology*, *104*(3), 413–429.

Shatil, E., Share, D. L., & Levin, I. (2000). *On the contribution of kindergarten writing to Grade 1 literacy: A longitudinal study in Hebrew.* pp. 1–21.

Shaywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Pugh, K. R., Mencl, W. E., Fulbright, R. K., Skudlarski, P., … Lyon, G. R. (2002). Disruption of posterior brain systems for reading in children with developmental dyslexia. *Biological Psychiatry*, *52*(2), 101–110.

Simos, P. G., Breier, J. I., Fletcher, J. M., Foorman, B. R., Bergman, E., Fishbeck, K., & Papanicolaou, A. C. (2000). Brain activation profiles in dyslexic children during non-word reading: A magnetic source imaging study. *Neurosci.Lett.*, *290*(1), 61–65.

Smits-Engelsman, B. C. M., Niemeijer, A. S., & van Galen, G. P. (2001). Fine motor deficiencies in children diagnosed as DCD based on poor grapho-motor ability. *Human Movement Science*, *20*(1–2), 161–182.

Smits-Engelsman, B. C. M., & van Galen, G. P. (1997). Dysgraphia in children: Lasting psychomotor deficiency or transient developmental delay? *Journal of Experimental Child Psychology*, *67*, 164–184. (2132).

Smyth, M. M. (1989). Visual control of movement patterns and the grammar of action. *Acta Psychologica*, *70*, 253–265. (2165).

Snowling, M., Stackhouse, J., & Rack, J. (1986). Phonological dyslexia and dysgraphia—A developmental analysis. *Cognitive Neuropsychology*, *3*(3), 309–339.

Soum, C. (1997). *L'apprentissage de l'écriture ; contraintes orthographiques ; contraintes orales*. Université de Toulouse 2.

Spinelli, E., Kandel, S., Guerassimovitch, H., & Ferrand, L. (2012). Graphemic cohesion effect in reading and writing complex graphemes. *Language and Cognitive Processes*, *27*(5), 770–791.

Sterling, C., & Rusby, S. (1986). Evidence for the morphemic spelling of novel derivatives by 12-year-old children. *First Language*, *6*(17), 133–147. https://doi.org/10.1177/014272378600601704

Stoodley, C. J., & Stein, J. F. (2011). The cerebellum and dyslexia. *Cortex: A Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*.

Sugihara, G., Kaminaga, T., & Sugishita, M. (2006). Interindividual uniformity and variety of the "Writing center": A functional MRI study. *NeuroImage*, *32*(4), 1837–1849. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.035

Swett, B. A., Contreras-Vidal, J. L., Birn, R., & Braun, A. (2010). Neural Substrates of Graphomotor Sequence Learning: A Combined fMRI and Kinematic Study. *Journal of Neurophysiology*, *103*(6), 3366–3377. https://doi.org/10.1152/jn.00449.2009

Tainturier, M.-J., & Rapp, B. (2001). The spelling process. *The Handbook of Cognitive Neuropsychology: What Deficits Reveal about the Human Mind*, 263–289.

Teale, W. H., & Sulzby, E. (1986). *Emergent Literacy: Writing and Reading. Writing Research: Multidisciplinary Inquiries into the Nature of Writing Series.* ERIC.

Teasdale, N., Forget, R., Bard, C., Paillard, J., Fleury, M., & Lamarre, Y. (1993). The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychologica*, *82*(0001–6918), 179–191.

Teulings, H. L., & Maarse, F. J. (1984). Digital recording and processing of handwriting movements. *Human Movement Science*, *3*(1–2), 193–217.

Teulings, H. L., & Schomaker, L. R. B. (1993). Invariant properties between stroke features in handwriting. *Acta Psychologica*, *82*(1–3), 69–88.

Teulings, H.-L. H., & Thomassen, A. J. (1979). Computer-aided analysis of handwriting movements. *Visible Language*, *13*(3), 218.

Teulings, H.-L., Thomassen, A. J., & van Galen, G. P. (1986). Invariants in handwriting: The information contained in a motor program. In *Advances in psychology* (Vol. 37, pp. 305–315). Elsevier.

Thompson-Schill, S. L., D'Esposito, M., Aguirre, G. K., & Farah, M. J. (1997). Role of left inferior prefrontal cortex in retrieval of semantic knowledge: A reevaluation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *94*(26), 14792–14797.

Tokunaga, H., Nishikawa, T., Ikejiri, Y., Nakagawa, Y., Yasuno, F., Hashikawa, K., … Takeda, M. (1999). Different neural substrates for Kanji and Kana writing: A PET study. *Neuroreport*, *10*(16), 3315–3319.

Toni, I., Krams, M., Turner, R., & Passingham, R. E. (1998). The Time Course of Changes during Motor Sequence Learning: A Whole-Brain fMRI Study. *NeuroImage*, *8*(1), 50–61. https://doi.org/10.1006/nimg.1998.0349

Treiman, R. (1993). *Beginning to spell: A study of first-grade children*. New York, NY, US: Oxford University Press.

Treiman, R. (1994). Use of consonant letter names in beginning spelling. *Developmental Psychology*, *30*(4), 567–580. https://doi.org/10.1037/0012-1649.30.4.567

Treiman, R. (2017a). Learning to Spell Words: Findings, Theories, and Issues. *Scientific Studies of Reading*, *21*(4), 265–276. https://doi.org/10.1080/10888438.2017.1296449

Treiman, R. (2017b). Learning to Spell Words: Findings, Theories, and Issues. *Scientific Studies of Reading*, *21*(4), 265–276. https://doi.org/10.1080/10888438.2017.1296449

Treiman, R. (2017c). Learning to Spell Words: Findings, Theories, and Issues. *Scientific Studies of Reading*, *21*(4), 265–276. https://doi.org/10.1080/10888438.2017.1296449

Treiman, R., & Kessler, B. (2006). Spelling as statistical learning: Using consonantal context to spell vowels. *Journal of Educational Psychology*, *98*(3), 642.

Treiman, R., & Kessler, B. (2014). *How children learn to write words*. Oxford University Press.

Tsapkini, K., & Rapp, B. (2010). The orthography-specific functions of the left fusiform gyrus: Evidence of modality and category specificity. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, *46*(2), 185–205. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.02.025

Tucha, O., Tucha, L., & Lange, K. W. (2008). Graphonomics, automaticity and handwriting assessment: Graphonomics, automaticity and handwriting assessment. *Literacy*, *42*(3), 145–155. https://doi.org/10.1111/j.1741-4369.2008.00494.x

Turkeltaub, P. E., Eden, G. F., Jones, K. M., & Zeffiro, T. A. (2002). Meta-analysis of the functional neuroanatomy of single-word reading: Method and validation. *Neuroimage*, *16*(3), 765–780.

Turkeltaub, P. E., Gareau, L., Flowers, D. L., Zeffiro, T. A., & Eden, G. F. (2003). Development of neural mechanisms for reading. *Nature Neuroscience*, *6*(7), 767–773. https://doi.org/10.1038/nn1065

Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., … Joliot, M. (2002). Automated Anatomical Labeling of Activations in SPM Using a Macroscopic Anatomical Parcellation of the MNI MRI Single-Subject Brain. *NeuroImage*, *15*(1), 273–289. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0978

Ueki, Y., Mima, T., Nakamura, K., Oga, T., Shibasaki, H., Nagamine, T., & Fukuyama, H. (2006). Transient functional suppression and facilitation of Japanese ideogram writing induced by repetitive transcranial magnetic stimulation of posterior inferior temporal cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *26*(33), 8523–8530. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0846-06.2006

Ullrich, L., & Roeltgen, D. (2012). Agraphia. *Clinical Neuropsychology*, 130–151.

Vaca Uribe, J. (2003). De l'écriture phonographique à l'écriture morphographique chez l'enfant. *Les Dossiers Des Sciences de l'Éducation*, *9*(1), 41–53.

Vaivre-Douret, L., Lalanne, C., Ingster-Moati, I., Boddaert, N., Cabrol, D., Dufier, J.-L., … Falissard, B. (2011). Subtypes of developmental coordination disorder: Research on their nature and etiology. *Developmental Neuropsychology*, *36*(5), 614–643.

van der Plaats, R. E., & van Galen, G. P. (1991). Allographic variability in adult handwriting. *Human Movement Science*, *10*(2–3), 291–300.

van Dun, K., Vandenborre, D., & Mariën, P. (2016). Cerebellum and Writing. In *The Linguistic Cerebellum* (pp. 149–198). https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801608-4.00008-6

van Galen, G. P. (1991). Handwriting: Issues for a psychomotor theory. *Hum Mov Sci*, *10*(2), 165–191.

Van Galen, G. P., Meulenbroek, R. G., & Hylkema, H. (1986). On the simultaneous processing of words, letters and strokes in handwriting: Evidence for a mixed linear and parallel model. In *Advances in Psychology* (Vol. 37, pp. 5–20). Elsevier.

van Galen, G. P., Portier, S. J., Smits-Engelsman, B. C. M., & Schomaker, L. R. B. (1993). Neuromotor noise and poor handwriting in children. *Acta Psychol.*, *82*(1), 161–178.

Van Galen, G. P., Smyth, M. M., MEULENBROEK, R. G., & Hylkema, H. (1989). The role of short-term memory and the motor buffer in handwriting under visual and non-visual guidance. In *Computer recognition and human production of handwriting* (pp. 253–271). World Scientific.

van Galen, G. P., Thomassen, A. J. W. M., & Wing, A. M. (1991). Handwriting: A movement theme. *Human Movement Science*, *10*(2–3), 163–164.

Van Galen, G., Teulings, H., & Sanders, J. (1994). On the interdependence of motor programming and feedback processing in handwriting. *Advances in Handwriting and Drawing: A Multidisciplinary Approach*, 403–419.

Varley, R., Cowell, P., Gibson, A., & Romanowski, C. (2005). Disconnection agraphia in a case of multiple sclerosis: The isolation of letter movement plans from language. *Neuropsychologia*, *43*(10), 1503–1513. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.12.011

Verstynen, T., Diedrichsen, J., Albert, N., Aparicio, P., & Ivry, R. B. (2005). Ipsilateral Motor Cortex Activity During Unimanual Hand Movements Relates to Task Complexity. *Journal of Neurophysiology*, *93*(3), 1209–1222. https://doi.org/10.1152/jn.00720.2004

Vinckier, F., Dehaene, S., Jobert, A., Dubus, J. P., Sigman, M., & Cohen, L. (2007). Hierarchical coding of letter strings in the ventral stream: Dissecting the inner organization of the visual word-form system. *Neuron*, *55*(1), 143–156. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.05.031

Viviani, P., & Stucchi, N. (1989). The effect of movement velocity on form perception: Geometric illusions in dynamic displays. *Perception and Psychophysics*, *46*(3), 266–274. (2178).

Viviani, P., & Terzuolo, C. (1980). Space-time invariance in learned motor skills. In G. Stelmach & J. Requin (Eds.), *Tutorials in Motor Behavior* (pp. 525–533). Amsterdam: North Holland.

Watson, R. T., Fleet, W. S., Gonzalez-Rothi, L., & Heilman, K. M. (1986). Apraxia and the Supplementary Motor Area. *Archives of Neurology*, *43*(8), 787–792. https://doi.org/10.1001/archneur.1986.00520080035016

Weintraub, N., & Graham, S. (2000). The contribution of gender, orthographic, finger function, and visual-motor processes to the prediction of handwriting status. *The Occupational Therapy Journal of Research*, *20*(2), 121–140.

Wilke, M., Krägeloh-Mann, I., & Holland, S. K. (2007). Global and local development of gray and white matter volume in normal children and adolescents. *Exp Brain Res*, *178*(3), 296–307. https://doi.org/10.1007/s00221-006-0732-z

Wilke, M., & Lidzba, K. (2007). LI-tool: A new toolbox to assess lateralization in functional MR-data. *Journal of Neuroscience Methods*, *163*(1), 128–136.

Wilke, M., & Schmithorst, V. J. (2006). A combined bootstrap/histogram analysis approach for computing a lateralization index from neuroimaging data. *NeuroImage*, *33*(2), 522–530. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.010

Wolpert, Daniel M., Diedrichsen, J., & Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(12), 739–751. https://doi.org/10.1038/nrn3112

Wolpert, Daniel M, Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(9), 338–347. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01221-2

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, *269*, 1880–1882. (1294).

Yachini, M., & Friedmann, N. (2010). Developmental graphemic buffer dysgraphia. *Procedia-Social and Behavioral Sciences*, *6*, 148–149.

Yuan, Y., & Brown, S. (2015). Drawing and writing: An ALE meta-analysis of sensorimotor activations. *Brain and Cognition*, *98*, 15–26. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.05.004

Zesiger, P. (1995). *Ecrire. Approches cognitive, neuropsychologique et développementale.* (Vol. 1). Paris: PUF.

Zesiger, P. E., Deonna, T., & Mayor, C. (2000). L'acquisition de l'écriture. *Enfance*, *53*(3), 295–304.

Zesiger, P., Mounoud, P., & Hauert, C. A. (1993). Effects of lexicality and trigram frequency on handwriting

production in children and adults. *Acta Psychologica*, *82*(1–3), 353–365.
Zesiger, Pascal. (1992). *L'écriture chez l'enfant de 8 à 12 ans et chez l'adulte. Aspects perceptivo-moteurs et effets linguistiques.*
Zhang, Q., & Feng, C. (2017). The Interaction between Central and Peripheral Processing in Chinese Handwritten Production: Evidence from the Effect of Lexicality and Radical Complexity. *Frontiers in Psychology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00334
Zielinski, B. A., Gennatas, E. D., Zhou, J., & Seeley, W. W. (2010). Network-level structural covariance in the developing brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(42), 18191–18196. https://doi.org/10.1073/pnas.1003109107
Zwicker, J. G., Missiuna, C., Harris, S. R., & Boyd, L. A. (2011). Brain activation associated with motor skill practice in children with developmental coordination disorder: An fMRI study. *International Journal of Developmental Neuroscience*, *29*(2), 145–152. https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2010.12.002

Supplementary material

Pretests

Three standardized tests were chosen in order to ensure that all participants were in a normal range for their ages or grades. These tests aimed at evaluating their graphomotor, reading and orthographic skills.

Orthographic level: « Le petit Poucet » dictation task

The « Petit Poucet » test is a classical dictation task, dictated at the participant's pace. The length of the text is adapted to the school grade). The score obtained by each participant was compared to the average of the population of the same school level (8/9 years old to CE2/ 3rd grade and 10/11-years_old to CM2/ 5th grade). Adult's scores were compared to the average of the population of 9th grade (more elevated grade available for this test). Several kinds of skills are tested: lexical stock, common orthographic knowledge, phonological system, semantic control and morphosyntaxic knowledge. We chose to focus only on common spelling errors (cat -> Kat) and barbarisms (error leading to produce a non-existing word). Mean score on common spelling errors adults: -0.22 ; Mean score on common spelling errors children: 0.05 ; Mean score on barbarisms adults: -0.39; Mean score on barbarisms children : -0.83.

Graphomotor level: BHK

The BHK is a fast evaluation test which consists in copying a text for 5 minutes at normal speed on white paper shit. Two versions of the BHK "children: 1st to 5th grade" and "adolescent: 6th to 9th grade" exist. The evaluation relies on criteria of handwriting quality (size, respect of the margin and the line, link between letters, space between words…) and speed (number of characters written). The evaluation leads to a score that was compared for each participant to the average of the population of the same school level (8/9 years old to CE2/ 3rd grade and 10/11-years_old to CM2/ 5th grade).
Mean score adults: 10.39 ; Mean score children : 8.5

Reading level: "l'Alouette" test

"L'Alouette" is a reading task based on a text, to be read in maximum of 3 minutes. The number of errors (E), reading time (T), the number words read (W) and number of correctly read words (CW= W-C) are measured. These measures allow to calculate two parameters: the reading precision = (CW/W)*100 and the reading speed = (CW*180)/T. The scores of each participant were compared to the average of the population of the same school level (8/9 years old to CE2/ 3rd grade and 10/11-years_old to CM2/5th grade). Adult's scores were compared to the average of the population of 9th grade. Mean score adults: 98.96 ; Mean score children: 95.14

Methodological validation: effect of the absence of visual feedback on task performance:

We have chosen to suppress visual feedback in order to avoid brain activations related to the reading of words being written. For this reason, all participants were carefully trained in a mock scanner prior to the fMRI scanning. Participants had to write, on the same tablet as the one used for fMRI, single words with or without visual feedback. The order of the sessions with or without visual feedback was counterbalanced across subjects.

We therefore analyzed the writing kinematic parameters (writing duration, length and number of pauses). This procedure allowed us to evaluate the impact of the suppression of this particular feedback (vision of the written trace through a mirror that reflects the projection of a screen and no hand vision) on writing performance. This analysis was conducted on data from 19 adults and 26 children.

The Data first showed a significant difference in performance between the two groups: with writing times ($t(83.08)=2.996$ $p<2e-16$, Tukey $p<0.0001$) and a higher number of pauses for children ($t(86)=5.531$ $p=3.38e-07$, Tukey $p<0.0001$).

The most interesting result is that the performance (duration ($t(43)=-5.147$ $p=6.25e-06$, Tukey $p<0.0001$; writing length ($t(85.014)=-34.486$ $p<2e-16$, Tukey $p<0.0001$; number of pauses ($t(86)=-4.830$ $p=5.89e-06$, Tukey $p<0.0001$) of both groups was better under the "no visual feedback" condition (Figure 28). We also found an interaction effect between the group and the condition for the number of pauses ($t(86)=-2.716$ $p=0.00798$).

This particular visual feedback and the fact that the participants focused a lot on the written trace in the "with" condition (to ensure the quality of the trace produced in a position, lying down in an unecological way) must have disturbed the participants. Removing this feedback would promote more proactive control and smoother writing. Thus, methodologically, it was preferable to suppress visual feedback.

Main effect of condition:

In addition to the main effect of group, we observed a significant main effect of condition (table S1 and Fig. S2).

Regions that were preferentially activated for the writing of Letters were located in the Left PMd extending to the IFG pars triangularis and in the right superior frontal lobule. and in the bilateral temporal lobes (left inferior temporal gyrus and right superior temporal gyrus). The left superior parietal lobule extending to the inferior parietal lobule. Significant activations in this contrast were also found in the right Ce (VIII)and in subcortical regions (Left Putamen extending to the caudate nucleus and right putamen).

We observed a network composed of the left and right middle cingulate gyrus, the right FuG and middle temporal gyrus and the left postcentral gyrus preferentially activated for the writing of Words. Additional activations were found in the left FuG / inferior occipital gyrus extending to the middle occipital gyrus, the left middle occipital gyrus extending to the angular, the left and right cuneus and the right superior occipital gyrus.

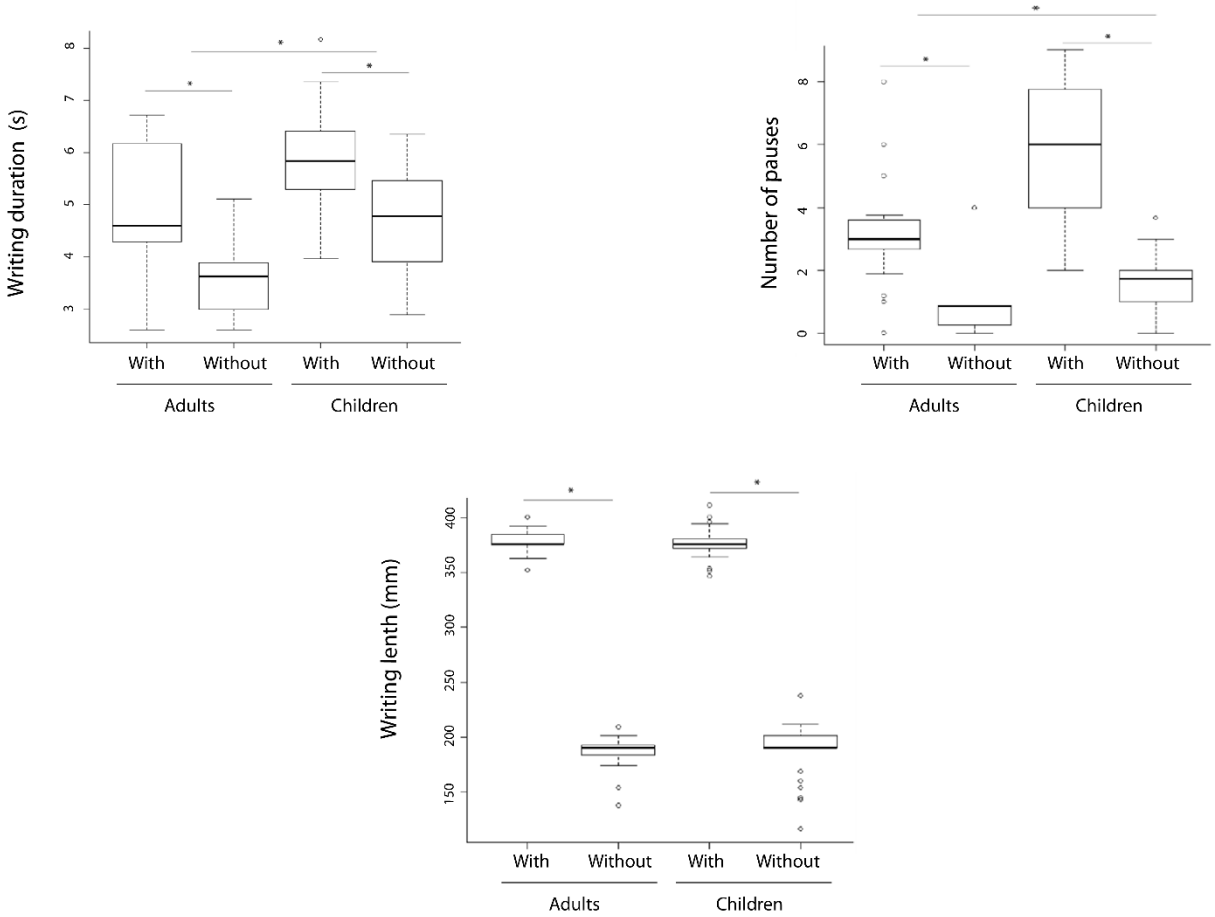


Figure S1: Boxplots representing the writing duration (top left), writing length (bottom) and number of stops (top right) during writing word production, for adults and children with or without visual feedback of the written traces.

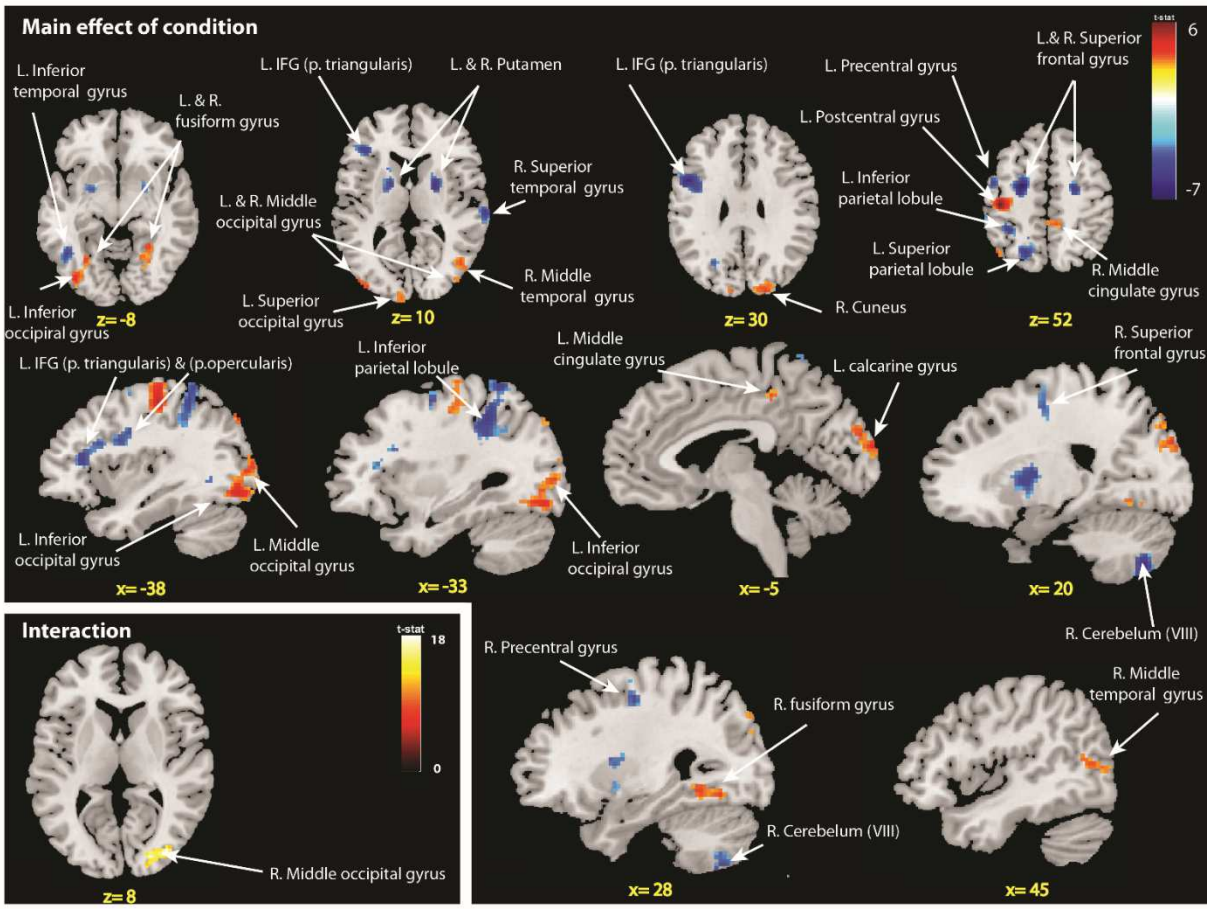


Figure S2: Results of the whole brain T contrast for the main effect of condition and interaction. Blue: regions preferentially activated for Letters Red: regions preferentially activated for Words, displayed on axial, sagittal and coronal slices. The contrasts are displayed at a threshold of p<0.001, uncorrected for multiple comparisons at the voxel-level and p<.05, FWE-corrected for multiple comparisons at the cluster level. Abbreviations : R.: right ; L.: left; IFG: inferior frontal gyrus.

Location		Cluster size	Stats t-value	MNI Coordinates x	y	z	Contrasts
Main effect of condition							
FRONTAL							
Left	Superior Frontal gyrus	863	7.8061	-23	-5	53	Letters vs Words
	Inferior frontal gyrus (pars triangularis)		6.7714	-48	8	30	Letters vs Words
	Inferior frontal gyrus (pars triangularis)		5.2806	-38	33	13	Letters vs Words
Right	Superior frontal lobule	94	5.7109	23	-8	53	Letters vs Words
Right	Middle cingulate gyrus	60	4.0600	8	-40	50	Words vs Letters
Left	Middle cingulate gyrus		3.5542	-10	-35	40	Words vs Letters
TEMPORAL							
Left	Inferior temporal gyrus	92	5.6052	-45	-58	-5	Letters vs Words
Right	Superior temporal gyrus	76	5.8093	68	-25	10	Letters vs Words
Right	Fusiform gyrus	65	4.2471	28	-53	-8	Words vs Letters
Right	Middle temporal gyrus	55	3.9977	45	-68	10	Words vs Letters
PARIETAL							
Left	Superior parietal lobule	854	6.6674	-23	-63	63	Letters vs Words
	Inferior parietal lobule		5.8737	-33	-43	45	Letters vs Words
Left	Postcentral gyrus	215	6.6661	-43	-23	53	Words vs Letters
OCCIPITAL							
Left	Fusiform gyrus/ Inferior occipital gyrus	271	5.1443	-38	-80	-10	Words vs Letters
Left	Middle occipital gyrus		4.7997	-28	-95	18	Words vs Letters
Left	Middle occipital gyrus		4.0872	-45	-85	10	Words vs Letters
Right	Superior occipital gyrus	98	4.1916	20	-90	30	Words vs Letters
Right	Cuneus	84	4.3246	13	-83	45	Words vs Letters
Left	Cuneus	83	4.4886	-5	-100	15	Words vs Letters
Left	Cuneus		3.3750	-3	-83	28	Words vs Letters
Left	Middle occipital gyrus	63	4.4608	-38	-80	43	Words vs Letters
	Angular gyrus		3.7059	-50	-63	43	Words vs Letters
CEREBELLUM							
Right	Cerebellum (VIII)	145	6.1812	20	-70	-53	Letters vs Words
SUB - LOBAR							
Left	Putamen	258	6.9151	-18	5	3	Letters vs Words
Left	Caudate nucleus		3.9849	-18	-8	23	Letters vs Words
Right	Putamen	160	6.2991	23	0	10	Letters vs Words
Interaction							
OCCIPITAL							
Right	Middle occipital gyrus	70	18.3094	33	-85	8	

Table S1: Results of the main effect of condition and the interaction at the whole brain level, MNI space, FWE-corrected for multiple comparisons at the voxel and cluster level. The "Contrast" column shows significant pairwise t-tests between Adults and Children for voxels located at the local maxima ($p < .001$).

Résultats complémentaires

Analyse de l'effet des variations comportementales sur l'activité cérébrale au niveau du groupe :

Nous souhaitions savoir si l'activité cérébrale observée pour chaque groupe, lors de l'écriture des jours de la semaine et des lettres de l'alphabet pouvaient en partie être expliquées par certains paramètres cinématique de l'écriture. Nous avons donc choisi 2 paramètres : la durée d'écriture, et la longueur de la trace écrite produite par les participants. Plus précisément nous avons utilisé les différences de durée et de longueur d'écriture suivantes : « durée d'écriture des jours – durée d'écriture des boucles » et « longueur de la trace écrite des jours – longueur de la trace écrite des boucles ». Ces valeurs ont par la suite été utilisées en tant que co-variables dans quatre modèles statistiques séparés (régression multiple): selon le groupe « adultes ou enfants » et la condition « jours » ou « lettres »

Résultats :

Nous n'avons pas trouvé d'effet significatif de la durée de l'écriture sur l'activité cérébrale observée, quel que soit le groupe ou la condition. De même, nous n'avons pas trouvé d'effet de la longueur de l'écriture sur l'activité cérébrale lors de l'écriture des jours ni pour les adultes ni pour les enfants.

Au contraire, l'activité cérébrale des adultes et enfants étaient modulées par l'augmentation de la longueur de l'écriture lors de l'écriture des lettres de l'alphabet. Nous avons observé, une modulation de l'activité des gyri frontaux supérieurs médians gauche et droit chez l'adulte et du lobule pariétal supérieur gauche ainsi que du cervelet droit chez l'enfant (Figure 26).

Ainsi, chez l'adulte c'est plutôt l'activité des régions préfrontales, connues pour leur implication dans les processus attentionnels qui est modulée, alors que chez les enfants se sont des régions motrices qui font partie de nos 5 régions clés (Palmis, Velay, et al., 2019; Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011).

On peut donc penser que les différences de groupes ne sont pas en lien avec des différences de comportements de bas niveau durant l'exécution de l'écriture.

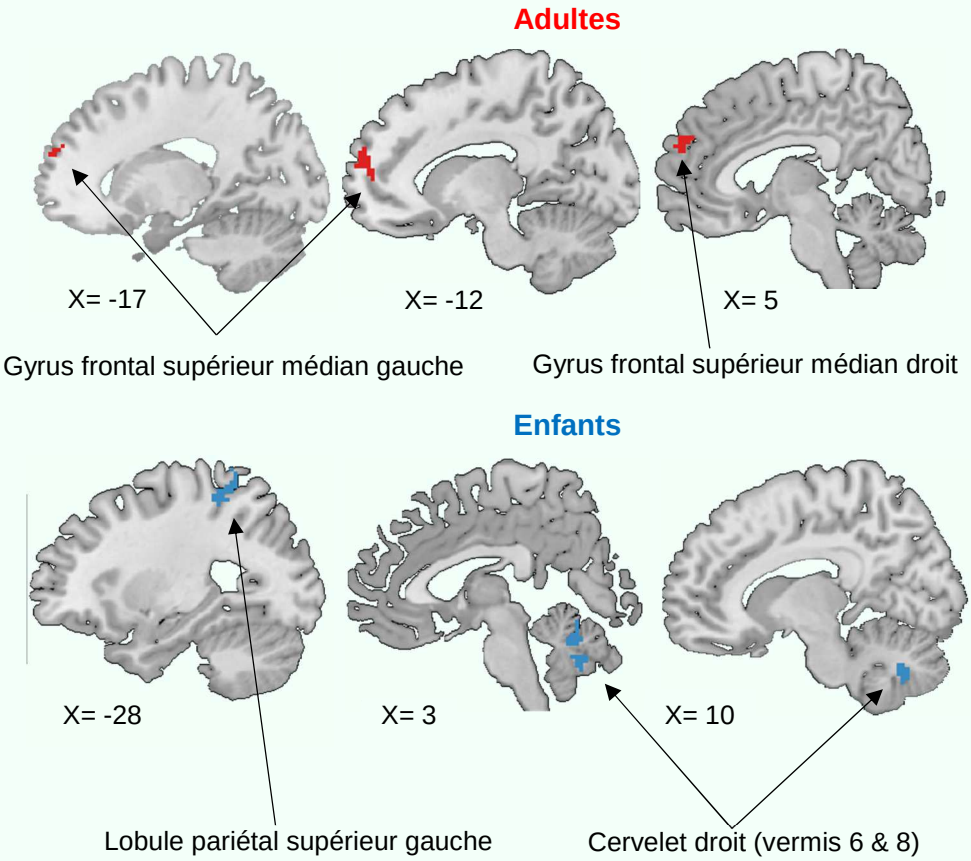


Figure 26 : Régions cérébrales dont l'activité est modulée par la longueur de l'écriture pour le contraste « lettre vs boucle », représentées sur des coupes sagittales chez l'adulte (en haut) et l'enfant (en bas). Seuillage des cartes à $p<0.01$ non corrigé pour les comparaisons multiples au niveau du voxel et $p<0.05$ FWE- corrigé pour les comparaisons multiples au niveau du cluster.

Analyse de l'effet du score obtenu durant les prétests sur l'activité cérébrale durant l'écriture :

Nous souhaitions savoir si l'activité cérébrale observée lors de l'écriture des jours de la semaine et des lettres de l'alphabet pouvait en partie être expliquée par le niveau graphomoteur, de lecture et d'orthographe des participants. Pour cela, nous avons utilisé les scores obtenus individuellement à deux prétests : BHK et l'alouette, en tant que co-variable dans les analyses de second niveau des adultes et des enfants.

Ces nouveaux modèles statistiques n'ont pas montré d'effet du score aux prétests et donc du niveau des participants sur l'activité cérébrale. Cette absence d'effet est très certainement liée à l'homogénéité des groupes pour les différents prétests.

Analyse de la latéralisation cérébrale :

Nous souhaitions savoir si l'activité cérébrale observée lors de l'écriture des jours de la semaine et des lettres de l'alphabet était latéralisée différemment chez les enfants et les adultes.

En terme d'apprentissage moteur, l'écriture non automatisée d'un enfant pourrait être semblable à du dessin (voir chapitre 3.2.2), or il a été montré une différence de latéralisation du PMd entre dessin et écriture (Planton et al., 2017). De même, des études ont montré que l'acquisition de la lecture était reflétée par l'émergence de la latéralisation au niveau de l'hémisphère gauche de l'activité du gyrus fusiforme. Nous avions donc pour hypothèse qu'une meilleure acquisition de l'écriture pourrait être reflétée par une différence de latéralisation.

Dans l'optique de répondre à notre hypothèse nous avons utilisé l'outil : Laterality Index Toolbox (Wilke & Lidzba, 2007). Cet outil nous a permis de mesurer la différence de latéralisation cérébrale des activités au sein de différentes régions d'intérêt et de la comparer entre les groupes adulte et enfant. 2 ROIs de 20mm de rayon, correspondant au gyrus fusiforme et au gyrus frontal supérieur ont été définis (Figure 27). Une dernière ROI contenant tout l'hémisphère à l'exception du cervelet a également été créée (résultats présentés dans l'article). Ces ROIs ont été appliqués sur les contrastes d'intérêt comme des masques au niveau des deux hémisphères cérébraux.

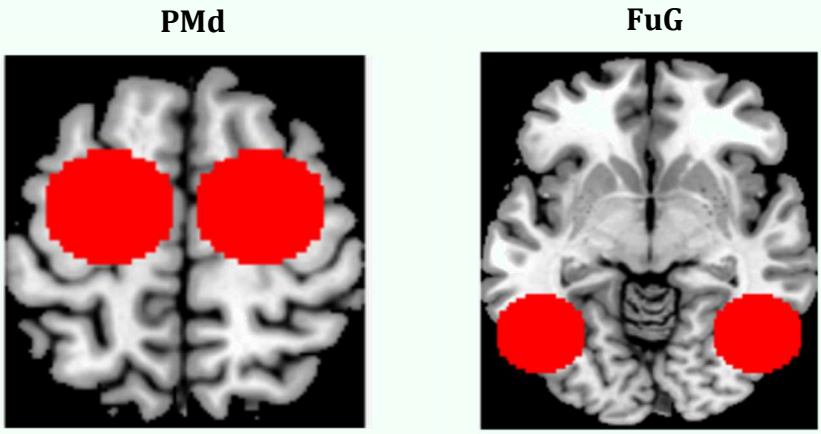


Figure 27 : Position des 2 ROIs de 20mm de rayon sur chaque hémisphère.

Classiquement, la latéralité se mesure grâce à la formule suivante :

$$LI = \frac{\sum \text{activation}_{\text{left}} - \sum \text{activation}_{\text{right}}}{\sum \text{activation}_{\text{left}} + \sum \text{activation}_{\text{right}}}$$

Le calcul de LI se fait selon une méthode de Bootstrap (inférence statistique sur 100 à 10000 répétitions) sur chaque hémisphère. Paramètres par défaut : k<1, voxels entre 5 et 10000. Seule 50% des valeurs centrales obtenues sont conservées pour l'analyse.

L'analyse fournit, pour une ROI donnée, une valeur avec LI< -0.2 : latéralisation à droite, LI> 0.2 : latéralisation à gauche, -0.2< LI <0.2 : bilatéralisation.

Résultats :

Aucune différence de latéralisation n'a été observée au sein du gyrus fusiforme gauche et du cortex prémoteur dorsal entre les deux groupes.

Toutefois, des différences de latéralisation liées à la condition ont été observées pour le FuG, le PMd et pour l'hémisphère : **FuG**: (moyenne LI. Enfants/Mots = 0.20, moyenne LI. Enfants/Lettres = 0.34), V = 616.5, p-value = 0.04; **PMd**: (moyenne LI. Enfants/Mots = 0.27, moyenne LI. Enfants/Lettres = 0.50), V = 219, p-value = 0.01; **Hémisphère**: (moyenne LI. Enfants/Mots = -0.19, moyenne LI. Enfants/ Lettres = 0.03), V = 181.5, p-value < 0.001; Wilcoxon test) (Figure 28).

Ces données suggèrent que s'il existe une différence de la latéralisation entre des apprentis scripteurs et des experts, celle si n'est déjà plus effective à l'âge de 8-11 ans. Il semble donc que les représentations orthographiques instanciées dans le gyrus fusiforme et les représentations motrices instanciées dans le PMd soient déjà bien établies.

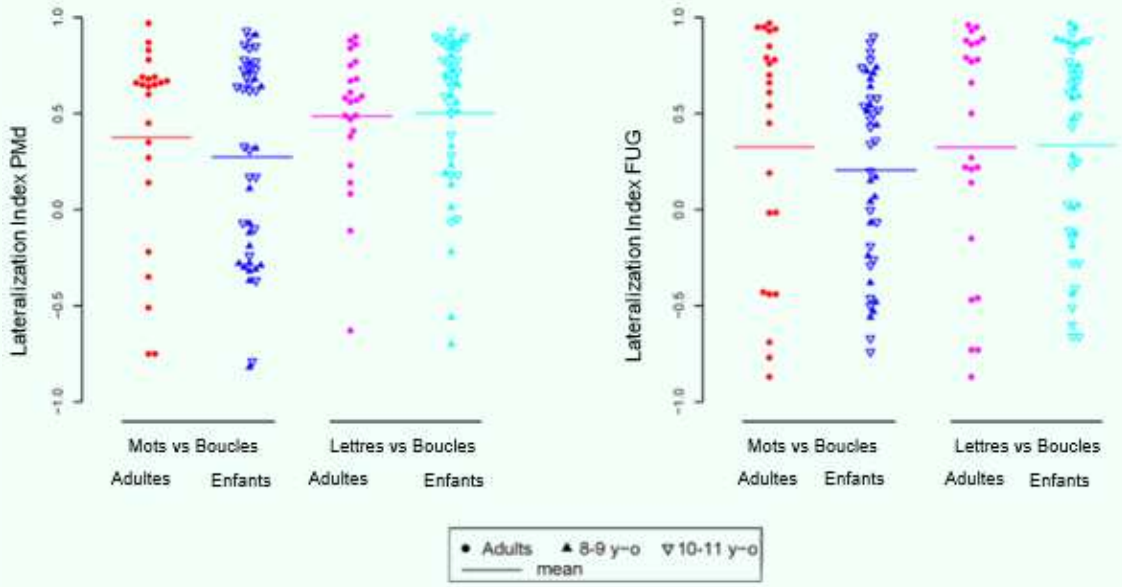


Figure 28 : Résultat de l'analyse de latéralisation des activités. Les données sont présentées pour les deux groupes : enfants et adultes et pour les deux conditions : écriture de Mots vs Boucles et écriture de lettres vs Boucles.

Analyse morphologique du cortex prémoteur dorsal « Aire d'Exner » (Données préliminaires)

Une partie du travail menée sur ces données cérébrales adultes et enfants a été de caractériser l'activité fonctionnelle du cortex prémoteur dorsal lors de l'écriture et sa variabilité inter-groupe. Nous avons choisi cette zone d'intérêt pour son rôle crucial dans le réseau cérébral de l'écriture et nous nous sommes demandés quelle était la localisation exacte de son activité durant une tâche d'écriture. Cette approche basée sur l'analyse de l'anatomie individuelle est plus précise, sur le plan spatial, que les analyses de groupe réalisées avec SPM. De plus, les données brutes ne sont pas modifiées par la normalisation des images anatomiques réalisées durant les pré-traitements classiques.

Nous disposions des images anatomiques T1 et T2 de chaque participant à partir desquelles leur interface matière blanche/matière grise a été reconstituée. A partir de ces images tridimensionnelles nous avons pu déterminer la position des différents sillons cérébraux et les projeter en surface. Les analyses se sont concentrées autour

d'une zone qui a été ciblée à partir de la position des sillons central et frontal supérieur.

Nous avons individuellement relevé le nombre, la position et l'intensité des activations pour cette région dans chacun des deux hémisphères (mesurée dans le contraste lettres vs boucles) et les avons projetés sur la structure anatomique tridimensionnelle « gonflée » propre à chaque participant et quantifiés leurs distances aux deux sillons cités (Figure 29).

Cette méthodologie a été développée par une équipe spécialisée dans le domaine (équipe MeCa de l'institut des Neurosciences de la Timone, Marseille).

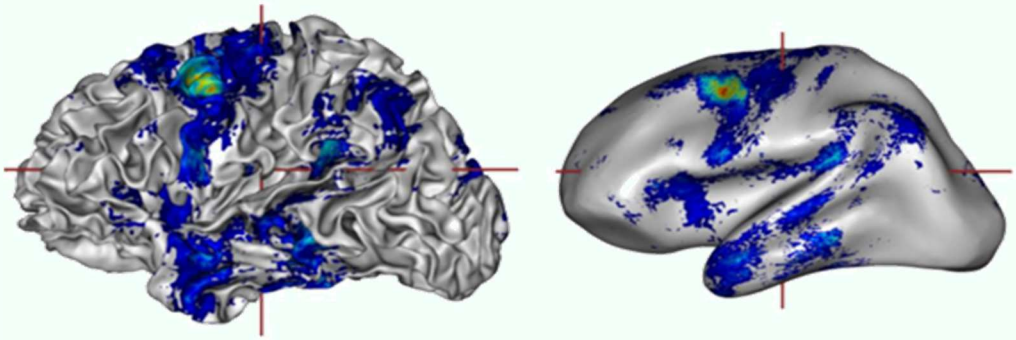


Figure 29 : Exemple de projection de l'activée cérébrale observée pour l 'écriture de lettres chez un enfant (condition contrôle : boucle). (Panneau gauche), projection de carte t du contraste « lettres-boucles » sur la surface tridimensionnelle de l'hémisphère gauche et (Panneau droit) sur la surface tridimensionnelle gonflée de l'hémisphère, d'un participant enfant. (Mémoire M2, E. Disarbois)

Trois hypothèses ont été faites : les activations devraient être plus focales (moins de maxima local), et plus fortes chez les adultes. La position devrait être également différente entre les groupes avec notamment des activations plus antérieures et plus bilatéralisées chez les enfants.

<u>Résultats :</u>

L'observation de maximas d'activations chez tous les participants nous a permis de valider notre méthodologie.

Pour l'instant, les données préliminaires montrent très peu de différences entre les adultes et les enfants. Des développements méthodologiques (ajustement de la taille de la zone d'intérêt plus focalisée sur la partie dorsale, prise en compte de la dispersion des maximas...) sont encore nécessaires pour améliorer la projection des données fonctionnelles sur la surface anatomique individuelle.

Toutefois, il semble qu'à l'âge de 8-11 ans la stabilisation de l'activité dans le cortex prémoteur dorsal soit déjà mature. Ces résultats sont cohérents avec les données comportementales qui suggèrent qu'à cette âge, les patrons moteurs soient assez bien intégrés et qui affirment que la maturation des réseaux moteurs se produit probablement avant l'âge de 8 ans du moins chez l'enfant normo scripteur (Grayson & Fair, 2017; Palmis et al., 2017a; Zielinski et al., 2010).

3e partie

Discussion

1- Brève synthèse des résultats & discussion générale..... 210

2- Perspectives..... 231

3- Conclusion générale..... 240

1. Brève synthèse des résultats & discussion générale

1. Synthèse des résultats

Ce travail de thèse s'est articulé autour de deux études expérimentales dont l'objectif était de mieux définir l'organisation du réseau cérébral sous-tendant les processus orthographiques et moteurs mis en jeu durant l'écriture chez l'adulte et l'enfant.

Le réseau de l'écriture adulte étant déjà bien établi, nous voulions lors de notre première étude mieux comprendre l'organisation cognitive et cérébrale sous-tendant la production d'écriture, et ainsi affiner les modèles existants. Dans cette optique, nous avons voulu tester la sensibilité des éléments du réseau à la consistance phono-orthographique des mots lors de la production du geste.

A l'aide d'une approche très précise couplant l'enregistrement du signal BOLD, relatif à la production écrite, aux paramètres cinématiques de l'écriture, nous avons réussi à mettre en évidence, pour la première fois à notre connaissance, un effet du traitement de l'irrégularité orthographique tant au niveau comportemental qu'au niveau de l'activité cérébrale. En effet la durée de l'écriture était augmentée lors de la présence d'une irrégularité orthographique. Fait le plus intéressant, les régions orthographiques étaient toujours actives durant l'écriture et leurs activités étaient modulées par la présence de l'irrégularité jusqu'à ce que les lettres inconsistantes soient écrites. Enfin l'activité des régions motrices était également modulée par la consistance phono-orthographique. Ces résultats constituent une preuve directe que les processus orthographiques et moteurs se produisent de façon continue et interactive pendant l'écriture.

Notre deuxième étude avait pour objectif d'apporter une première vue d'ensemble du réseau de l'écriture durant son apprentissage, et de voir sur quels points il se différenciait de celui de l'adulte. De manière intéressante et surprenante, bien que les enfants aient des performances écrites bien en deçà de celles des adultes, il s'est avéré que le réseau de l'écriture était déjà établi à 8-11 ans (activation des mêmes régions orthographiques : FuG, IFG, et motrices : SPL, PMd, Ce). De même aucune différence n'a été relevée dans les analyses morphométriques complémentaires au niveau du PMd.
Toutefois, des différences de groupes ont été relevées. Au niveau du cerveau entier, une latéralisation des activités au niveau de l'hémisphère gauche plus importante pour les adultes que pour les enfants a été observée. Néanmoins, cette différence ne se retrouve pas au niveau du cortex prémoteur dorsal. A un niveau plus local, il a été noté une position du FuG plus antérieure chez les enfants et une activation du Ce plus forte et composée de plus de maxima chez les adultes. En outre, l'activité d'un ensemble de régions associatives (régions préfrontales) a également été observée uniquement chez les enfants.

L'ensemble des données de nos deux études a confirmé l'implication systématique des régions du réseaux de l'écriture décrites dans les méta-analyses de Planton, Jucla, Roux, & Démonet, (2013) et Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, (2011) chez l'adulte et surtout dès l'enfance.
Notre approche a permis pour la première fois de mettre en évidence un lien direct entre des effets comportementaux fins et la variation du signal BOLD. Nos études démontrent la faisabilité de l'étude de l'exécution de l'écriture en IRMf. Grace à cette méthodologie nous avons pu contribuer au questionnement concernant les interactions entre les différents processus mis en jeu durant l'écriture. En outre, à notre connaissance c'est la

première fois qu'une approche comparative enfants/ adultes est réalisée dans le domaine de l'écriture et plus largement dans le domaine de la production et de l'apprentissage moteur.

Nous avons toutefois fait face à certaines difficultés méthodologiques qui expliquent très certainement le peu d'études dans le domaine. Dans un premier temps, l'environnement particulier du scanner ainsi que les processus de lecture mis en jeu durant la production écrite posent des questions quant à l'utilisation d'un retour visuel de la trace écrite. Le choix que nous avons fait de ne pas fournir de retour visuel limite quelque peu les interprétations. Une deuxième difficulté méthodologique rencontrée est directement liée aux participants et plus particulièrement à la population enfant. En effet, il était difficile pour les participants les plus jeunes de garder le bras bien immobile durant la production du geste d'écriture, ce qui peut entrainer des mouvements de la tête. Par ailleurs, la population enfant était plus sujette à des mouvements de la tête même en condition de repos. Nous avons tout de même réussi à limiter les effets dus aux mouvements grâce à un entrainement préalable et un certain nombre de prétraitements des données. Enfin une dernière limite, encore une fois plus marquée chez les enfants, est la qualité du signal recueilli sur la tablette. Une position plus proche de l'aimant (tablette plus sujette aux artefacts) et un relâchement de la pression du stylet sur la tablette au cours des sessions ont rendu difficile l'analyse de certains de paramètres comportementaux.

Ainsi, si nous avons montré que l'IRM peut être un environnement adapté à l'étude de la production du geste d'écriture tant chez l'adulte que chez l'enfant, il reste nécessaire de prendre en compte les limites méthodologiques exposées plus haut afin de préparer au mieux le dessin expérimental, d'entrainer les participants et de réaliser un prétraitement et une correction adaptés aux données et nécessaires aux analyses.

2. L'écriture : orthographe, contrôle moteur et contrôle cognitif

Organisation cognitive et cérébrale pendant l'écriture

Notre première étude nous permet d'affiner les modèles de l'architecture cognitive de l'écriture formulés depuis les années 80 (Bonin et al., 2001; Ellis, 1982, 1982; Ellis, 1988; Houghton & Zorzi, 2003; Margolin, 1984; Rapp, 2002; Rapp et al., 2002; Tainturier & Rapp, 2001; Van Galen, 1991). Nous avons notamment davantage d'éléments permettant de départager les deux hypothèses « sérielle et indépendante » versus « parallèle et interactive » présentées dans le chapitre 4. Nos données suggèrent effectivement que les processus orthographiques et moteurs se déroulent de manière parallèle. Toutefois, la modulation de l'activité des régions cérébrales motrices ainsi que l'effet observé sur la production du geste grapho-moteur lors de l'écriture de mots irréguliers peuvent avoir deux interprétations : un effet dû à l'interaction entre les processus orthographiques et moteurs ou un effet engendré par un contrôle cognitif plus fort lors de l'écriture de mots irréguliers.

Dans le premier cas, on peut supposer que le conflit généré par la divergence de la sortie des deux voies de récupération de l'orthographe va aboutir à une sélection et à une activation dégradée des graphèmes correspondant à l'irrégularité orthographique. L'activation des graphèmes n'étant pas optimale la sélection et l'activation des programmes moteurs ainsi que leur implémentation musculaire pourraient être moins efficace ou ralentit, engendrant une perturbation de la sortie motrice fine (Delattre et al., 2006; Rapp & Caramazza, 1997; Roeltgen, 2003).

Dans le deuxième cas de figure, le traitement orthographique des mots irréguliers peut être assimilé à la gestion d'un conflit cognitif. La sortie des deux voies convergeant

vers la mémoire de travail ne correspondant pas, des ressources cognitives supplémentaires vont être nécessaires afin de résoudre le conflit (Duncan & Owen, 2000). Par ailleurs, nous avons constaté un taux d'erreur graduel entre les trois conditions avec plus d'erreurs pour les mots irréguliers à la fin, suivi par les mots irréguliers au début puis par les mots réguliers. De cette manière, des processus de surveillance dits de « monitoring », de détection de conflit et d'erreur peuvent être mis en jeu de façon accrue lors de l'écriture de mots irréguliers, comme l'on peut l'observer dans d'autres domaines (Botvinick, Braver, Barch, Carter, & Cohen, 2001; Nozari, Dell, & Schwartz, 2011).

Un réseau cérébral affecté par la difficulté de la tâche a été mis en évidence par (Fedorenko, Duncan, & Kanwisher, 2013). Ce réseau constitué d'un ensemble de régions cérébrales pariétales et frontales appelé « Multiple Demand Network » (MD) a été décrit indépendamment du domaine de la tâche réalisée (mathématique, langage…). Or il s'avère qu'un certain nombre de régions du réseau MD correspondent aux régions cérébrales activées dans l'effet principal d'irrégularité de notre première étude. C'est le cas par exemple, de la SMA ou des insulas. Néanmoins, plusieurs des régions affectées par la présence de l'irrégularité tel que le FuG gauche, l'IPL et l'IFG pars orbitalis ne font pas partie du réseau MD et jouent très probablement un rôle spécifiquement linguistique (Fedorenko et al., 2011). De même, nos régions motrices d'intérêts ont été définies à partir des méta-analyses de Planton, Jucla, Roux, & Démonet, (2013) et de Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, (2011) qui ont démontré, par leur activation systématique, leur spécificité fonctionnelle aux processus moteurs de l'écriture.

Il est donc probable que le contrôle cognitif plus fortement requis lors de l'écriture de mots irréguliers puisse impacter les processus cérébraux ainsi que le comportement (temps de latence et sortie motrice), et ce même en absence d'interaction entre processus

orthographiques et moteurs. Ainsi, la détection d'un conflit ralentirait la récupération orthographique et accentuerait le contrôle du mouvement jusqu'à la production du graphème correspondant à l'irrégularité. Ce rôle pourrait être médié par l'insula et/ou la SMA (Figure 30).

À la vue de ces données, il semblerait que l'hypothèse du déroulement parallèle et interactif soit vérifiée mais que le contrôle cognitif aurait également un rôle dans la perturbation de la graphomotricité fine. Il est primordial pour la suite d'essayer de distinguer les conséquences sur les processus cérébraux liés à l'interaction entre les processus orthographiques et moteurs et celles liées à un contrôle cognitif accru.

Lors de notre seconde étude, nous avons également relevé, pour le groupe enfant, l'activation d'un ensemble de régions (insula, ACC, SMA) qui pourrait également appartenir au réseau MD. En effet si ces régions sont connues pour leur implication dans le contrôle cognitif et plus particulièrement dans la détection d'erreur et les processus attentionnels nous ne savons pas si leur activation est spécifique au groupe (besoin d'un contrôle plus fort pour les enfants car leur écriture n'est pas automatisée) ou est un artefact lié aux conditions expérimentales (il serait plus difficile pour les enfants d'écrire allongée sans retour visuel).

Cet effet lié à l'absence de retour visuel, tant chez l'enfant que chez l'adulte, est malgré le caractère proactif de l'écriture un point qu'il est important de creuser, car on le sait nécessaire pour le contrôle de l'agencement spatiale de la trace écrite (Danna & Velay, 2015; Palmis et al., 2017a; Smyth, 1989).

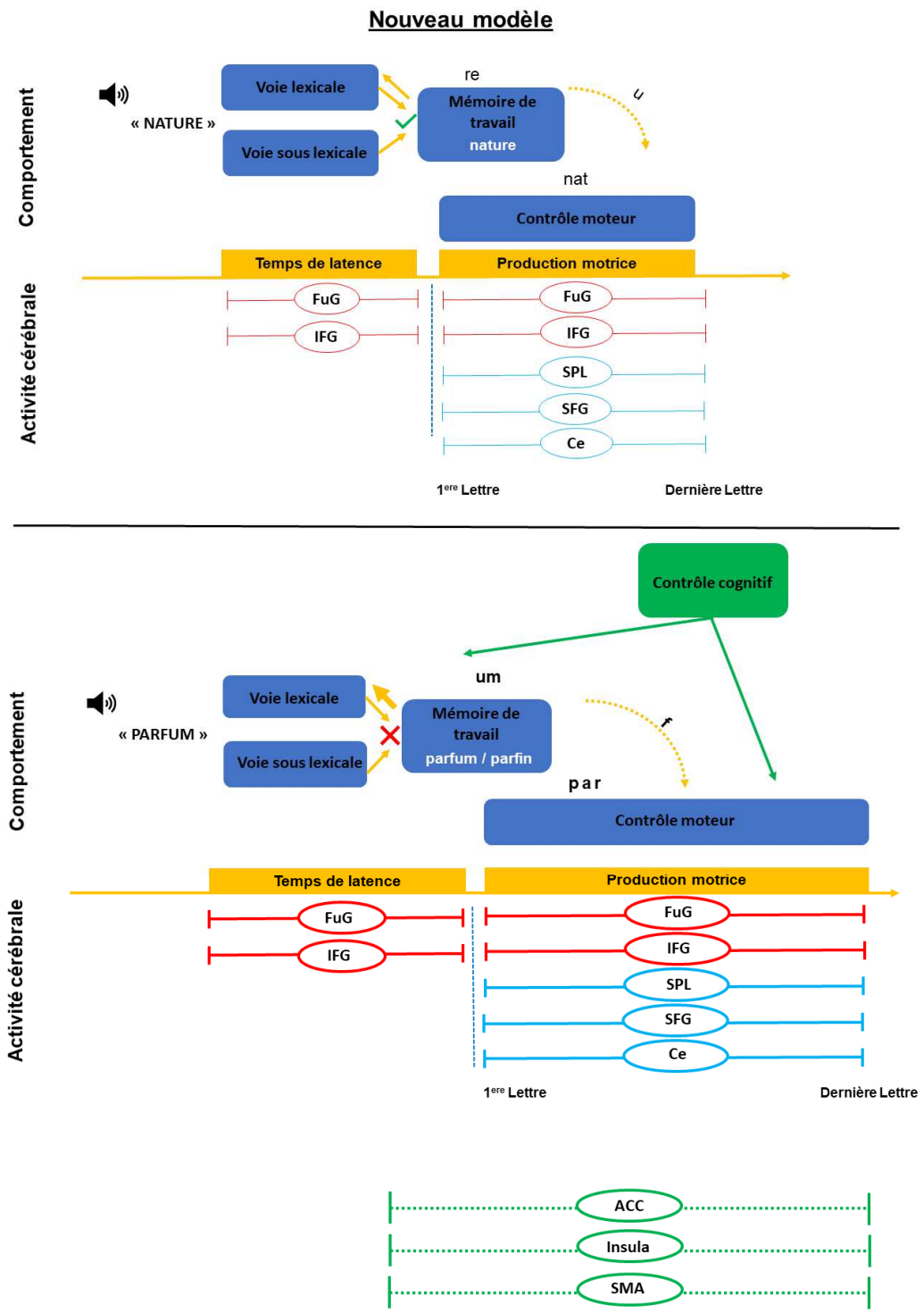


Figure 30 : Mise à jour du modèle à double voie mettant en jeu un traitement parallèle et interactif des processus orthographiques et moteurs ainsi que le rôle du contrôle cognitif. (Haut) écriture d'un mot régulier. (Bas) écriture d'un mot irrégulier à la fin. Les différentes régions activées sont représentées dans des ovales intégrés à des segments indiquant l'étendue temporelle de l'activation. L'épaisseur des segments représente la modulation de l'activité par la variable linguistique (fine : faible activité, épaisse : forte activité). Les régions linguistiques sont représentées en rouge, les motrices en bleu et celles impliquées dans le contrôle cognitif en vert. Les lettres en gras de « **parfum** » et « **ph**armacie » reflètent leur durée d'écriture plus longue. ACC : cortex cingulaire antérieur, FuG : gyrus fusiforme gauche, IFG : gyrus frontal inférieur gauche, SMA : aire motrice supplémentaire, SPL : lobule pariétal supérieur gauche, SFG gyrus frontal supérieur gauche, Ce : cervelet droit.

Absence de retour visuel : contrôle du geste de l'écriture et de l'orthographe

Un questionnement autour du rôle du retour visuel se pose dans nos deux études. En effet, nous avons fait le choix de ne pas en fournir, dans le but de faciliter les interprétations des résultats, notamment en évitant les processus de lecture de la trace écrite et les activations cérébrales associées. Il est important de se demander si l'absence de retour visuel à une influence importante et perturbe les traitements orthographiques et moteurs.

Il est important de rappeler que le retour visuel que nous étions techniquement en mesure d'apporter était un retour très particulier et peu écologique. Les participants allongés dans le scanner IRM, la tablette posée sur le ventre, ne pouvaient avoir de vision directe sur leur main ainsi que sur la tablette. La production pouvait être visualisée à l'aide d'un rétroprojecteur qui retransmet en direct les enregistrements de la tablette sur un écran placé derrière les participants. Un miroir placé devant les yeux de ces derniers leur permet de visualiser le reflet de la projection. Le retour visuel se fait donc dans une direction qui ne coïncide pas avec la position de la main et qui est donc inhabituel (voir résultats comportementaux).

La suppression du retour visuel pourrait avoir un effet sur la production de l'écriture manuscrite. Chartrel & Vinter, (2006) ont par exemple montré que l'absence de retour visuel entrainait une modification des paramètres cinématiques de l'écriture chez l'adulte et chez les enfants de 8, 9 et 10 ans. Cet effet était mineur chez l'adulte mais chez l'enfant plusieurs paramètres sont modifiés.

Ces données de la littérature renvoient aux résultats complémentaires de nos études. Nous avions trouvé pour l'étude 1 un effet de la durée de l'écriture sur l'activation cérébrale (étude réalisée uniquement chez l'adulte) et pour l'étude 2 un effet de la longueur de la trace produite sur l'activité cérébrale de l'adulte et de l'enfant.

Nos résultats sont en accord avec les données de Chartrel & Vinter, (2006) montrant un effet plus fort du paramètre de longueur de la trace écrite sur l'activité cérébrale pour les enfants que pour les adultes (plus de régions modulées). Toutefois, il est important de rappeler que l'activité d'aucune région du réseau de l'écriture n'est modulée par la variation de ces paramètres comportementaux.

Pourtant, plusieurs arguments vont dans le sens du choix méthodologique que nous avons fait.

Tout d'abord, les études comportementales sur l'apprentissage moteur postulent que le retour visuel est primordial durant la première phase rapide / précoce d'apprentissage. A ce stade, la production de patrons moteurs qui ne sont pas encore appris se fait sous un fort contrôle visuel. Or, nous supposons qu'à 8/11 ans les enfants normaux-scripteurs ont dépassé cette phase précoce et se trouvent plutôt dans la phase dite lente ou tardive durant laquelle la production du geste ne dépend plus du contrôle visuel. Ainsi la tâche demandée à nos participants est réalisable sans difficulté liée à un niveau d'acquisition du geste d'écriture trop faible.

D'ailleurs, les données comportementales complémentaires recueillies lors de l'entrainement dans le mock scanner ont montré un effet délétère de l'apport du retour visuel sur la cinématique de l'écriture, et similaire pour les deux groupes. Ainsi, il nous semble que la suppression de ce retour visuel particulier a été une solution adéquate.

Plus récemment, l'effet du retour visuel sur les processus orthographiques et moteurs a été testé par Laroche et collaborateurs. Durant leur tâche de dictée de mots réguliers ou irréguliers, aucune interaction entre la consistance phono-orthographique et la présence ou non de retour visuel n'a été démontrée. Ces premières données confortent les résultats de notre première étude en suggérant que nos effets du traitement orthographique sur les processus moteurs ne sont pas expliqués par l'absence de retour visuel (Laroche, 2018).

Au plan moteur, Laroche et collaborateurs ont pu mettre en évidence un effet du retour visuel. Ils ont notamment noté une diminution des temps de latence et une augmentation de la durée de production lors de la condition sans vision. Cela pourrait selon eux, être expliqué par le fait qu'une partie de la planification motrice ayant normalement lieu durant le temps de réaction ait lieu durant la production motrice. Enfin l'absence de retour visuel augmenterait également légèrement le nombre d'erreurs de type répétition de lettres ou de traits (ex : triplement d'une lettre double, pont supplémentaire lors de la production d'un « m ») et une diminution des corrections (Laroche, 2018). Le retour visuel serait donc important pour le contrôle de la production motrice ainsi que dans les processus de rafraichissement de la mémoire orthographique de travail, qui permet de savoir à quel niveau (lettre, trait) de la production nous en sommes.

Dans nos études nous n'avons pas noté un nombre important de ce type d'erreur. De même, les résultats de l'entrainement réalisé dans le mock scanner montrent une diminution de la durée d'écriture ainsi qu'une diminution de la longueur de la trace écrite

lorsque l'on enlève le retour visuel. Il apparait que l'absence de retour visuel ait dans nos études un effet inverse sur la production motrice.

Il est compliqué de comparer directement les effets de la suppression de notre retour visuel indirect au retour visuel classique testé par Laroche et collaborateur. Il semble ainsi préférable dans notre situation de ne pas apporter de retour visuel indirect et d'en tenir compte dans les interprétations.

Par exemple, dans notre deuxième étude, seul le cortex occipital médian droit (MOC) a démontré une activité présentant une interaction entre le groupe et la condition. L'activité était moins forte lorsque les enfants écrivaient les lettres de l'alphabet que dans les trois autres conditions. N'ayant pas d'hypothèse a priori sur l'activité de cette région qui n'est pas connue pour son implication dans l'écriture, il est possible que cette interaction soit engendrée par l'absence de retour visuel.

3. Absence de différence massive entre adultes et enfants au sein du réseau de l'écriture : mesure du niveau d'acquisition

Absence de différence de focalisation, latéralisation et/ou de force d'activation au sein du gyrus fusiforme et du cortex prémoteur dorsal.

Nous nous attendions à observer des différences d'activité importantes entre les deux groupes notamment au niveau du cortex prémoteur dorsal et du gyrus fusiforme gauche qui sont des régions reconnues pour leur implication respectivement dans les processus moteurs et orthographiques de l'écriture. Selon nos hypothèses basées sur la

littérature portant sur l'apprentissage moteur, les différences auraient dû être trouvées au niveau de l'intensité, de la latéralisation et de l'étendue des activations. Si nous avons bien noté une différence d'intensité d'activation au niveau du FuG et du cervelet entre adultes et enfants, aucune autre différence n'a été observée dans le réseau de l'écriture. De plus, cette activité du gyrus fusiforme plus intense chez les enfants semble être au moins en partie liée à la position plus antérieure du cluster d'activité pour ce groupe.

À la vue de la spécialisation de l'activité du gyrus fusiforme (aire visuelle de la forme des mots, VWFA) au cours de l'acquisition de la lecture nous nous attendions à une évolution similaire avec l'acquisition de l'orthographe.

En effet, la VWFA est connue pour son activation spécifique en réponse à la présentation visuelle de chaines de lettres, préférentiellement à la présentation d'objet, de visages… (Cohen et al., 2002). De nombreuses études ont montré que plus qu'une spécificité à des chaines de lettres, la VWFA présentait une spécificité fonctionnelle pour les chaines de lettres organisées. Elle est par exemple plus activée pour des mots et des pseudo-mots que pour des enchainements de lettres aléatoires ne respectant pas les règles orthographiques d'usages de la langue étudiée (Beauregard et al., 1997; Buchel, Price, & Friston, 1998; Cohen et al., 2002; Price, Wise, & Frackowiak, 1996). Ces données suggèrent que le gyrus fusiforme est en réalité sensible aux règles d'orthographe d'usage. Cette première série d'études permet de faire une homologie entre l'activité du gyrus fusiforme au cours des processus de lecture et celle observée au cours des processus d'écriture et donc d'épellation. Par ailleurs, Glezer, Kim, Rule, Jiang, & Riesenhuber, (2015) ont montré que la spécificité du VWFA était plus importante pour les mots que pour les pseudo-mots. Toutefois, si on fait apprendre une partie de ces pseudo-mots aux participants, alors, la différence de spécificité avec les vrais mots disparait et une différence avec les pseudo-mots non appris émerge. Ces résultats suggèrent que la VWFA

n'a pas seulement une activité modulée par les représentations des codes orthographiques de la langue mais aussi par le fait que le mot fasse partie ou non du stock lexical visuel.

Le langage écrit n'étant apparu que très récemment à l'échelle de l'humanité il est assez intuitif de penser que cette région ne possède pas une spécificité à la reconnaissance des mots, préexistant à l'apprentissage de la lecture.

En effet, de nombreuses études ont montré que la spécificité de la VWFA émerge avec l'apprentissage de la lecture (Cohen et al., 2003; Dehaene-Lambertz, Monzalvo, & Dehaene, 2018; Hannagan, Amedi, Cohen, Dehaene-Lambertz, & Dehaene, 2015) et que la force de l'activation pour des mots corrèle avec le niveau d'acquisition (McCandliss et al., 2003; Shaywitz et al., 2002). Par ailleurs, Cantlon, Pinel, Dehaene, & Pelphrey, (2011) ont observé chez des enfants de 5 ans, qui connaissent l'identité des lettres et des chiffres mais qui n'ont pas encore commencé leurs apprentissages de la lecture ou des mathématiques , qu'il existe déjà une spécificité de la VWFA pour les lettres par rapport aux visages. Cette réponse spécifique aux lettres qui est à la même localisation anatomique que pour l'adulte, ne présente toutefois pas de différence entre les lettres et les chiffres. Ainsi, une première phase de spécialisation émerge avant l'acquisition de la lecture.

Une étude longitudinale réalisée par Dehaene-Lambertz et al., (2018), a suivi l'émergence et l'évolution de la réponse de la VWFA en IRMf avant, pendant et après la première année d'apprentissage de l'écriture chez des enfants naïfs. Ces travaux nous permettent de faire un parallèle avec notre seconde étude et d'estimer le niveau de spécialisation du gyrus fusiforme à l'orthographe chez nos participants. Ces données montrent que chez 10 enfants de 6 ans en fin de grande section de maternelle et n'ayant pas appris à lire, il

n'existe pas de réponse de la VWFA à la présentation visuelle de mots. Néanmoins, cette spécialisation émerge très tôt après le début de l'apprentissage de la lecture, c'est-à-dire en parallèle de l'apprentissage des correspondances grapho-phonémiques (ici visible dès le 2e mois d'école, Figure 32).

Au vu de l'analyse des scans 4, 6 et 8 mois après le début de l'apprentissage on peut noter que l'activité continue d'évoluer en fonction du niveau de lecture se traduisant par une activation de plus en plus forte et large. Néanmoins, lors du dernier scan ayant lieu un an après la fin de la première année d'école (fin de cours élémentaire 1, à environ 8 ans) il semble qu'il y ait une nette diminution de la force et de l'étendue de l'activation de la VWFA.

Les données de Dehaene-Lambertz et al., (2018) sont en accord avec nos hypothèses relatives à l'évolution des activations en lien avec l'apprentissage. On observe bien dans cette étude, une diminution et une focalisation de l'activité suggérant une meilleure mobilisation des ressources.

Ainsi, en partant du principe que l'évolution de la spécificité du gyrus fusiforme au cours du développement de l'écriture est synchrone avec celle se produisant en lecture, il est probable que les enfants de CE2 et CM2 qui ont pris part à notre étude sont dans le cas de figure où l'évolution la plus drastique (diminution et focalisation de l'activité) a déjà lieu plus de 2 ans auparavant pour les plus grands (CM2).

Il a cependant, été montré dans des études comportementales que les enfants de 7-9 ans avaient plus de difficultés que des enfants de 10-13 ans à réaliser des tâches de décision lexicale pour des pseudo-mots réguliers (Chase & Tallal, 1990; Horn & Manis, 1985; McCandliss et al., 2003), que pour des pseudo-mots irréguliers. D'un point de vue cérébral une étude en EEG a mis en évidence que des enfants de 10 ans présentaient des patterns

d'activité similaires à ceux des adultes lors de la reconnaissance de nouveaux mots mais se différenciaient pour les pseudo-mots (Posner & McCandliss, 1999). Ainsi, bien que la spécialisation de la VWFA pour les mots se développe très tôt elle pourrait au début être restreinte aux mots connus et probablement aux mots les plus fréquents et s'affiner jusqu'à l'adolescence.

Au vu des données de la littérature, nous pouvons supposer qu'il existe bien des différences entre les adultes et les enfants de 8-10 ans, à des niveaux de processus plus fins. L'écriture des lettres de l'alphabet et des jours de la semaine étant des tâches parmi les plus fréquemment réalisées pour des enfants de 8-10 ans, il aurait été possible d'observer des différences plus massives en utilisant des chaines de lettres moins fréquentes comme stimuli. La suite de cette seconde étude pourrait donc apporter de plus amples réponses et nous permettrait de valider notre hypothèse quant à de possibles différences de groupes observables dans des processus orthographiques fins.

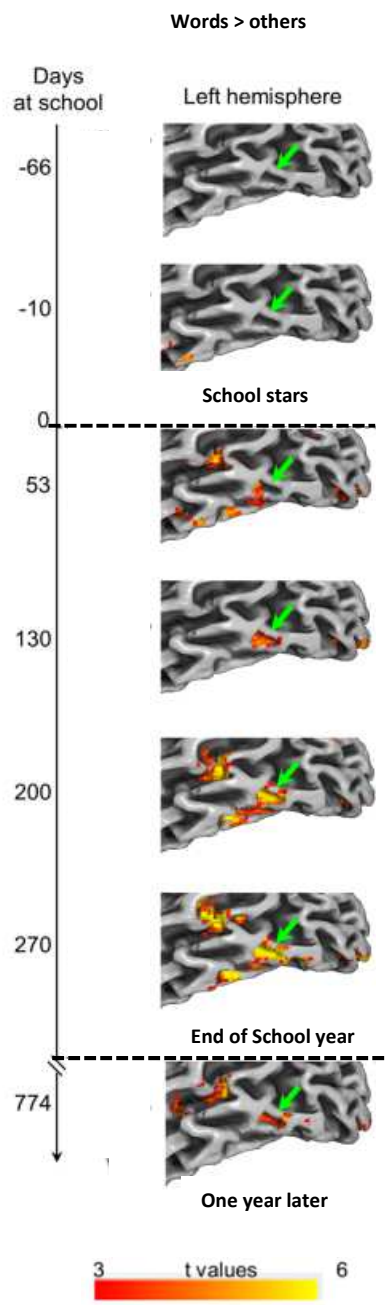


Figure 32 : Emergence et évolution de la VWFA avant pendant à la fin et 1 an après la première année d'école (CP).
L'activation représentée correspond à celle obtenue par les auteurs lors du contraste « Mots » vs « Autres stimuli visuel ».
Les autres stimuli visuel comprennent : des caractères numériques des visages, des corps, des outils et de maisons.
Figure de (Dehaene-Lambertz et al., 2018)

Nous pensions également observer une dynamique de la spécialisation similaire au niveau du PMd avec l'apprentissage des patrons moteurs.

Comme, à notre connaissance, aucune étude développementale n'a étudié l'évolution du rôle du PMd avec l'apprentissage, on peut émettre l'hypothèse que les évolutions les plus drastiques aient également eu lieu avant 8 ans. Plus largement cela pourrait expliquer l'absence de différence en termes de taille, d'étendue et de latéralisation du cortex prémoteur dorsal entre adultes et enfants.

Limite méthodologique : absence d'une mesure du profil de vitesse

Des contraintes méthodologiques limitent quelque peu l'approfondissement de nos analyses et les hypothèses qu'on pourrait émettre quant aux effets du traitement de l'irrégularité orthographique chez les enfants.

Bien que nous ayons une idée de la qualité de la performance il nous manque une mesure précise de la fluidité de l'écriture. Il ne nous a pas été possible d'obtenir la vitesse moyenne mais surtout le nombre de minima de vitesse qui est selon Mojet (1991) l'un des deux paramètres les plus pertinents quant à l'évaluation du niveau d'acquisition du geste moteur.

Par ailleurs, des analyses complémentaires ont été effectuées dans le but de déterminer si les scores obtenus au BHK et au test de l'alouette pouvaient expliquer en partie les données. Ces scores ont donc été utilisés en tant que co-variables dans les analyses individuelles de second niveau. Les résultats de ces analyses montrent qu'aucune des activations cérébrales observées lors de l'écriture de lettres ou de jours (vs boucles) ne semble être modulées par le niveau grapho-moteur, orthographique et de lecture. Toutefois, ces résultats sont à prendre avec précaution car nous savons que les analyses de corrélations au niveau du groupe sont peu fiables. De même, si les patterns d'activités

cérébrales varient en fonction du niveau d'expertise des enfants pour les différents domaines testés cette variation n'est sans doute pas massive.

Une idée pour la suite serait d'évaluer les profils de vitesse sur les données réalisées hors scanner (entrainement dans le mock scanner). La possibilité d'avoir cette mesure de vitesse nous permettrait de classifier la qualité de l'écriture afin d'avoir une mesure du niveau d'automatisation de l'écriture pour chaque enfant. Mis à part les différences de groupe observées au niveau de l'activité du gyrus fusiforme gauche et du cervelet droit, on pourrait ainsi classer les enfants en sous-groupes et mieux évaluer les différences au niveau de l'intensité ou de l'étendue de l'activité du PMd, du SPL et de l'IFG entre adultes et enfants.

2. Hypothèses sur l'effet de l'irrégularité sur la production motrice chez l'enfant

L'objectif de la seconde partie de notre 2e étude était d'étudier la mise en place de l'interaction entre les processus orthographiques et moteurs chez l'enfant à travers l'effet de l'irrégularité orthographique. Les effets comportementaux et cérébraux attendus chez l'adulte sont identiques à ceux proposés dans notre première étude.

Chez l'enfant, il y a deux possibilités : soit l'écriture est réalisée de la même manière que chez l'adulte. Dans ce cas, on devrait observer d'un point du vue comportemental une augmentation du temps de latence et de la durée d'écriture de toutes les lettres jusqu'à l'écriture de l'irrégularité. D'un point de vue cérébral, les régions orthographiques seront toujours actives pendant l'écriture et leurs activités ainsi que celles des régions motrices seront modulées par la présence d'une irrégularité orthographique jusqu'à son écriture.

Au contraire, si les processus se produisent de manière plus sérielle alors la difficulté orthographique et le conflit qu'elle entraine seront en grande partie traités en amont de l'initiation du geste. On devrait seulement observer une augmentation du temps de latence et du temps d'écriture des dernières lettres. D'un point de vue cérébral, durant l'écriture des premières lettres seules les régions motrices devraient être activées durant la production du geste d'écriture de manière similaire pour les mots réguliers et irréguliers. Toutefois, lors de l'écriture des dernières lettres nous devrions observer une modulation de l'activité des régions orthographiques et motrices selon que le mot produit contienne ou non une irrégularité orthographique.

Pour nous aider à prédire les effets possibles, nous pouvons nous référer aux données de la littérature ainsi qu'aux résultats obtenus dans nos précédentes études.

Chez l'adulte, l'effet du traitement linguistique sur les processus moteurs ainsi que leur interaction durant l'écriture ont bien été mis en évidence grâce à des études comportementales et en neuroimagerie (Palmis et al., 2019; Planton, Jucla, et al., 2017; Roux et al., 2013). Chez l'enfant, une étude comportementale de Kandel & Perret, (2015) a montré que l'effet de d'irrégularité et l'interaction entre les processus orthographiques et moteurs se mettent en place au cours de l'acquisition de l'écriture. En effet, les auteurs ont pu observer des effets semblables à ceux observés chez l'adulte uniquement chez les enfants de plus de 9 ans enfant qui avaient selon eux, complétement automatisé leur écriture. D'après les auteurs, l'automatisation qui se traduit par une bonne mémorisation et maîtrise des patrons moteurs, permet de libérer des ressources cognitives qui ne sont plus allouées à des processus attentionnels, de contrôle et d'ajustement du geste (mouvement proactif). Cette augmentation des ressources cognitives disponibles permet la mise en place d'un traitement parallèle des processus orthographiques et moteurs ainsi

que des interactions entre les deux (Berninger & Swanson, 1994; Chanquoy & Alamargot, 2002, 2002; Hasher & Zacks, 1979; Jones & Christensen, 1999; Tucha et al., 2008).

Dans notre étude, les enfants sont âgés de 8/9 ans et de 10/11ans. Si on se réfère au articles de Kandel & Perret, (2015) nos participants enfants les plus âgés devraient être à un degré d'automatisation plus élevé. De cette manière, nous devrions pouvoir observer l'effet d'irrégularité et l'interaction entre les différents processus durant le temps de latence et l'écriture de toutes les lettres chez les 10/11 ans comme chez l'adulte. Cet effet devrait être limité chez l'enfant de 8/9 ans. En effet, à 8/9 ans l'effet d'irrégularité et l'interaction ne seront visibles qu'au niveau de l'écriture des dernières lettres (Kandel & Perret, 2015).

Toutefois, les résultats de la première partie de notre 2nd étude tendent à nous faire relativiser cette possibilité. En effet, nous n'y avons pas trouvé de différences massives entre les réseaux impliqués dans les processus d'écriture de l'adulte et l'enfant de 8/11 ans. On peut donc légitimement se demander si les enfants qui ont intégré l'étude n'étaient pas trop avancés dans l'acquisition du geste et de l'orthographe, pour observer des différences avec l'adulte.

Il est probable que non. Bien que le réseau clé de l'écriture soit en place chez l'enfant et semble fonctionner en grande partie de la même manière que celui de l'adulte, il existe néanmoins des différences entre les deux groupes. Notamment, l'activation de régions préfrontales uniquement chez l'enfant confirme que l'écriture est moins automatisée. On peut donc penser que les différences seront amplifiées dans une tâche qui engage des processus orthographiques plus complexes que la production de séquences fréquentes tels que les lettres de l'alphabet et les jours de la semaine.

Ainsi, les résultats pourraient être différents dans le cas de mots où la consistance phono-orthographique est faible. Il serait donc intéressant de comparer les bases neurales de l'écriture des enfants ayant automatisés leur écriture à celles de l'adulte. Peut-être y verrons-nous des différences dans l'amplitude, l'étendue et la latéralisation des activations au niveau des régions du réseau de l'écriture lors de traitements orthographiques plus complexes.

2. Perspectives

Ce travail de thèse ouvre la possibilité à plusieurs approches qui pourraient lui faire directement suite. Une première perspective serait de comparer l'écriture à la main et au clavier tout en se mettant dans des conditions plus écologiques (assis avec un retour visuel direct sur la main et la trace écrite) à l'aide d'un outil dont la résolution temporelle serait plus précise. L'utilisation de la technique de magnétoencéphalographie (MEG) apparait comme une solution de choix pour l'étude plus précise de la dynamique des interactions entre processus orthographiques et moteurs dans les deux modalités.

Par ailleurs, une meilleure définition de l'architecture cognitive et des bases cérébrales de l'écriture manuscrite est un réel apport pour le domaine de la dysgraphie développementale. Les causes de ce trouble de l'écriture étant encore trop peu connus, ce travail de thèse pourra contribuer à l'élaboration de nouveaux protocoles de recherche qui permettront d'affiner les connaissances dans ce domaine.

2.1 L'étude de l'écriture manuscrite et de la frappe au clavier en MEG

La frappe au clavier

Un des aspects qui n'a pas été abordé dans ce manuscrit mais qui représente un enjeu essentiel de l'évolution de notre société et de notre manière de communiquer est l'écriture au clavier. L'écriture au clavier comprend aussi bien l'écriture sur claviers physiques que sur claviers virtuels (téléphones portables et tablettes). La frappe au clavier peut être décrite comme une activité bimanuelle qui consiste en l'articulation et la

coordination de mouvements des doigts dans le temps et dans l'espace. Le choix des doigts et de la main utilisés ainsi que leurs coordinations est contrainte à la fois par la séquence des lettres composant le mot et leurs positions sur le clavier. Les performances en écriture au clavier sont quantifiées par la fréquence de frappe (nombre de touche pressées en un temps donné) et le nombre de fautes de frappes commises (pression sur une touche adjacente, inversion dans la séquence des lettres produites…) (Palmis, Fabiani, et al., 2019; Rumelhart & Norman, 1982).

En quête de rapidité et d'efficacité, en dehors du cadre scolaire très peu d'individus continuent d'écrire au stylo, mis à part pour prendre une note ou écrire sa liste de courses. De même, un nombre de plus en plus important d'étudiants du supérieur, prend des notes au clavier et non plus à la main. En outre, il est très souvent conseillé voire prescrit aux personnes souffrant de troubles des apprentissages tels que la dyslexie, la dysgraphie… d'avoir recours à un ordinateur en classe ou lors de la passation d'examens. Cependant, on n'apprend pas à écrire au clavier comme on apprend à écrire au stylo. De nos jours, l'écriture tapuscrite s'apprend généralement, de manière autodidacte et non formelle. Il n'existe donc pas une manière de frapper au clavier qui va se retrouver à travers différents individus. Il est ainsi fort probable qu'il y ait une grande variabilité inter-individuelle sur le nombre de doigts utilisés ainsi que sur l'association lettre/doigt.

S'il est avancé que les processus linguistiques de récupération de l'orthographe sont communs à tous les types d'épellation (orale, manuscrite, tapuscrite) (Caramazza et al., 1987; Ellis, 1988; Hillis & Rapp, 2004; Miceli et al., 1985; Purcell et al., 2011; Rapp & Fisher-Baum, 2015), il est légitime, étant données les différences périphériques entre les deux modalités d'écriture, de se demander si les réseaux cérébraux sous-tendant l'écriture manuscrite et l'écriture au clavier sont similaires.

Les données issues de l'étude de patients atteints de lésions cérébrales n'apportent pas de consensus. Les lésions relevées, variables d'un patient à l'autre, sont situées aux niveaux des cortex prémoteur dorsal, pariétal, temporo-pariétal et du cervelet. Certains auteurs rapportent également des cas où les deux types d'écriture sont atteints (agraphie et dystypie) (Manto et al., 2012). Au contraire, d'autres rapportent des déficits plus sélectifs à l'écriture sur clavier (Cook, Makin, Wardlaw, & Dennis, 2013; Mika Otsuki et al., 2002; Ryu, Kim, Yang, Kim, & Lee, 2012). Ces données ne permettent pas de conclure sur l'existence de réseaux cérébraux fonctionnellement spécialisés pour l'un des deux types d'écriture.

Les données de neuroimagerie, peu nombreuses, tendent à montrer que les réseaux qui sous-tendent l'écriture manuscrite et la dactylographie ne sont pas fondamentalement différents et semblent être préférentiellement latéralisés à gauche dans les deux cas (Gordon, Lee, Flament, Ugurbil, & Ebner, 1998; Higashiyama, Takeda, Someya, Kuroiwa, & Tanaka, 2015; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011); pour plus d'informations voir « le troisième article de revue »).

Une question associée est celle des relations entre processus orthographiques et moteurs dans les deux modalités. Il est probable que les relations entre ces processus ne soient pas les mêmes dans le cadre de l'écriture manuscrite et de la dactylographie en particulier parce que les deux modalités opèrent à des échelles temporelles différentes (Palmis, Fabiani, et al., 2019; Scaltritti, Pinet, Longcamp, & Alario, 2017). Cependant, dans l'optique d'une approche comparée entre écriture manuscrite et écriture au clavier, cette question doit être posée plus directement

L'étude de l'écriture manuscrite et tapuscrite en IRMf et en MEG

Une perspective directe à ce travail de thèse serait donc de comparer les réseaux cérébraux qui sous-tendent l'écriture manuscrite et au clavier ainsi que les relations existantes entre les processus centraux et périphériques dans les deux modalités. Ainsi, il serait intéressant de reproduire notre première étude s'attachant à décrire l'influence des processus de récupération orthographique sur les processus moteurs, cette fois en ayant recours à un clavier amagnétique. Dans un souci de réaliser une comparaison systématique, il est primordial dans un premier temps de reproduire cette étude en IRMf, afin de comparer directement les réseaux impliqués dans les deux modalités d'écriture.

Par la suite, une solution pour des conditions d'écriture plus écologique serait d'avoir recours à la technique de la MEG. En plus de permettre aux participants d'écrire en position assise avec au moins un retour visuel de leur main, elle rend possible une analyse de l'effet du traitement de l'irrégularité avec un suivi temporel de l'activité cérébrale lettre à lettre, grâce à sa résolution temporelle bien plus précise que celle de l'IRM (de l'ordre de la milliseconde).

Les données de la littérature ainsi que notre première étude nous ont permis d'en connaitre plus sur l'identité des régions composant le réseau de l'écriture (Palmis, Velay, et al., 2019; Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). A partir de ces connaissances, nous pourrions mieux contraindre les analyses de source en MEG. Si la MEG est dotée d'une bonne résolution temporelle, sa résolution spatiale est limitée. Nous pourrons donc focaliser nos analyses sur des régions d'intérêts. Nous serons donc en mesure de savoir précisément quand s'activent les régions orthographiques et motrices par rapport à la présentation du stimulus et au début du mouvement.

2.2 L'étude de la dysgraphie développementale

Encore une fois, le domaine de la dysgraphie montre que l'étude de l'écriture sous toutes ses formes n'est pas des plus représentée. Et si entre 7 à 15% des enfants en âge scolaire sont sujets à des troubles de l'écriture, aucun consensus autour des causes possibles n'a été établi (Döhla & Heim, 2016). Tout d'abord, il convient de préciser que la dysgraphie développementale est un trouble des apprentissages qui comprend un ensemble de déficits assez variables résultant en une difficulté d'acquisition de l'écriture sans troubles neurologiques ou intellectuels. Elle s'exprime par une mauvaise qualité et lisibilité du tracé et ou une mauvaise qualité de la production (geste lent, laborieux, douloureux…) (Danna, Velay, & Albaret, 2016). Elle peut notamment être associée à d'autres troubles des apprentissages ou pathologies tel que la dyslexie, le trouble développemental de la coordination, les troubles du spectre autistique… Selon McCloskey & Rapp, (2017), la dysgraphie développementale regroupe donc un ensemble de déficits aussi bien linguistiques que moteurs se traduisant par une déficience de l'acquisition de l'écriture. Il faut bien sûr différencier la dysgraphie développementale des dysgraphies acquises qui résultent de pathologies neurologiques ou musculaires (maladie d'Alzheimer, de Parkinson, crampe de l'écrivain…) ou de lésions cérébrales, qui viennent perturber des processus cognitifs déjà appris et acquis (Danna et al., 2016; McCloskey & Rapp, 2017).

On peut séparer les causes à l'origine de la dysgraphie développementale en deux catégories (Coltheart, 2015). Tout d'abord les causes proximales sont celles qui vont directement toucher l'apprentissage de processus primordiaux à la production de l'écriture (McCloskey & Rapp, 2017). Ce sont donc des processus présents chez l'adulte normo-scripteur tels que la mémoire orthographique à long terme (on parle de

dysgraphie de surface) (Brunsdon, Coltheart, & Nickels, 2005; Cholewa, Mantey, Heber, & Hollweg, 2010; Hanley, Hastie, & Kay, 1992), la mémoire de travail (Roncoli & Masterson, 2016; Yachini & Friedmann, 2010), la conversion phonème-graphème (on parle ici de dysgraphie développementale phonologique) (Campbell & Butterworth, 1985; Cholewa et al., 2010; Snowling, Stackhouse, & Rack, 1986) dont l'acquisition va être déficitaire. Les erreurs observées chez les enfants présentant ces troubles correspondent aux erreurs produites dans les cas d'agraphies acquises présentant des déficits liés aux mêmes processus.

Ces multiples causes proximales peuvent dériver de causes distales qui elles touchent des processus cognitifs plus généraux tel que la conscience phonologique ou le traitement phonologique (Campbell & Butterworth, 1985; Snowling et al., 1986), l'encodage et la mémorisation d'élément (lettres) sous forme de séquences (mots) (Romani, Ward, & Olson, 1999), la mémoire visuelle (Goulandris & Snowling, 1991). On observe évidemment des troubles au niveau de processus liés au contrôle moteur (Smits-Engelsman, Niemeijer, & van Galen, 2001; Smits-Engelsman & van Galen, 1997; Van Galen, Portier, Smits-Engelsman, & Schomaker, 1993). En effet, la dysgraphie pourrait être causée par des déficits purement moteurs (coordination, dextérité…(Danna et al., 2016; Feder et al., 2005; Weintraub & Graham, 2000)) ou sensorimoteurs (information sensorielle provenant des doigts, intégration visuo-motrice,… (Danna et al., 2016; Laszlo & Bairstow, 1983)). Ainsi, selon Danna, Velay, & Albaret, (2016), une partie des dysgraphie développementale pourrait être consécutive à une mauvaise maturation motrice.

C'est notamment le cas des dysgraphies présentes chez les enfants atteints de troubles psychomoteurs tel que les troubles de l'acquisition de la coordination (TAC ou TDC) qui

sont à distinguer d'enfants dysgraphiques ayant une atteinte motrice uniquement pour l'écriture. Ces enfants TDC qui présentent des troubles de la motricité intentionnelle importants et persistants ayant un impact direct sur les activités de la vie quotidienne ,ont pour la grande majorité une dysgraphie (Vaivre-Douret et al., 2011).

Il est assez clair qu'il n'existe pas une dysgraphie mais bien une multitude de causes qui vont être à l'origine de divers déficits du système cognitif et moteur pendant l'écriture résultant en un trouble de son apprentissage. Il est donc primordial que les connaissances théoriques sur les bases neurales de l'écriture experte et de son apprentissage soient davantage développées. Une bonne description et caractérisation des différents processus mis en jeu ainsi que leurs relations chez les normaux scripteurs permettront de mieux appréhender les origines des déficits observés chez les adultes et les enfants dysgraphiques. Ces avancés sont indispensables à la mise en place de dispositifs de rééducation adaptés à chaque type de dysgraphie.

Ce travail de thèse qui s'attache à décrire les bases neurales des processus orthographiques et moteurs et leurs relations, ainsi que les bases neurales de l'apprentissage de l'écriture chez les normaux scripteurs, est ainsi, une base solide à l'élaboration d'une meilleure définition et compréhension de la dysgraphie.

Les auteurs Kandel, Lassus-Sangosse, Grosjacques, & Perret, 2017 ont notamment étudié l'influence de l'orthographe (écriture de mots réguliers, irréguliers et de pseudo-mots) sur les processus moteurs chez des enfants dyslexiques et dysgraphiques (11.5 ans en moyenne). Ils ont pu mettre en évidence une augmentation de la durée d'écriture et de

la dysfluence plus importante pour les enfants dysgraphiques que pour le groupe contrôle lors de l'écriture de mots irréguliers et de pseudo-mots. Aucune différence n'a été trouvée entre les deux groupes lors de l'écriture de mots réguliers. Cette étude suggère donc que certains cas de dysgraphie pourraient être directement liés à des effets de difficulté orthographique. Le trouble dyslexique augmente en effet le poids des ressources cognitives nécessaires aux traitements orthographiques, sans qu'il n'y ait forcement d'atteinte motrice. Il serait intéressant d'observer ces effets au niveau cérébral et de voir comment ils évoluent en étudiant également le cas d'adultes dyslexiques avec dysgraphie. L'adaptation de cette étude nous permettrait de mieux comprendre les processus neuronaux déficitaires sous-jacents à ce type de dysgraphie. Etudier l'effet des processus orthographiques sur les processus moteurs chez des patients dysgraphiques et les comparer à des participants contrôles pourrait également permettre de déterminer plus précisément l'origine linguistique ou motrice de la dysgraphie ainsi que le ou les réseaux cérébraux dysfonctionnels (orthographique et/ou moteur).

Pour les cas de dysgraphie avec une atteinte purement motrice, l'étude de Kandel & Perret, (2015) peut être intéressante. Elle nous apprend que l'effet des traitements orthographiques sur les processus moteurs ainsi que l'effet d'interaction se mettent complètement en place à partir du moment où l'écriture est automatisée. Or, la dysgraphie développementale est justement caractérisée par une mauvaise maitrise du geste moteur et donc une absence d'automatisation de l'écriture. Il serait donc intéressant d'étudier les relations entre les différents processus impliqués dans l'écriture et les régions cérébrales qui les sous-tendent. En particulier, la comparaison d'enfant et d'adultes dysgraphiques à des normo-scripteurs du même âge et ayant automatisé leur écriture ainsi qu'à des enfants plus jeunes n'ayant pas atteint l'automatisation serait particulièrement informative sur l'évolution et la possible mise en place de ces fameux effets.

Enfin, une possibilité pertinente serait d'évaluer à l'aide de mesures comportementales et à l'aide de l'IRM fonctionnelle si les difficultés éprouvées par les dysgraphiques lors de l'écriture manuscrite se retrouvent ou non lors de l'écriture tapuscrite (dystypie). En effet, si les troubles de l'écriture manuscrite chez l'enfant présentant un TDC restent encore actuellement très mal définis, il n'y a à notre connaissance aucune étude sur les troubles potentiels de l'écriture au clavier chez ces enfants. Nous pouvons donc nous demander s'il existe une dystypie et s'il est possible d'en déterminer différents profils à l'instar de la dysgraphie. Enfin, sachant qu'une partie des enfants dysgraphiques auront recours à l'utilisation d'un clavier afin de pallier aux déficits d'écriture manuscrite il est nécessaire de se demander si les différents profils des troubles seraient communs aux deux modalités d'écriture.

3. Conclusion Générale

Avec l'avènement des outils numériques (SMS, applications de messageries instantanées, mails…) l'écriture est de plus en plus privilégiée face au langage parlé. Cependant le champ de recherche qui lui est consacré est encore sous représenté dans la littérature. La compréhension des mécanismes neuronaux sous-tendant l'écriture experte chez l'adulte ainsi que ceux mis en place lors de son apprentissage représentent pourtant un enjeu important au sein de notre société. En effet, l'acquisition de l'écriture est un facteur contribuant à la réussite scolaire, professionnelle et à l'intégration sociale. Le développement de ces recherches est ainsi important pour la compréhension du fonctionnement normal, et par la suite, pathologique de l'écriture (troubles des apprentissages tel que la dysgraphie) tant d'un point de vue comportemental que cérébral.

Durant ce travail de thèse nous nous sommes donc attachés à mieux comprendre les relations entre les processus orthographiques et moteurs composant l'écriture manuscrite ainsi que les bases neurales sous-jacentes. Nous avons également exploré pour la première fois les bases cérébrales de l'écriture chez l'enfant de 8/11 ans.

Notre première expérimentation nous a permis de contribuer au débat quant à l'indépendance ou l'interactivité des différents processus de l'écriture et donc d'affiner les modèles de l'écriture développés depuis les années 80. Notre seconde expérimentation nous a quant à elle permis de dresser un premier tableau des bases neurales de l'apprentissage de l'écriture et, de manière générale, des bases cérébrales de l'apprentissage moteur.

Si ces travaux représentent une avancée quant à la compréhension des bases neurales de l'écriture, il reste encore beaucoup à faire en comparaison à d'autres domaines d'étude comme la lecture.

Il est donc important d'obtenir davantage de données relatives à l'étude des troubles des apprentissages. De même, bien que l'avènement actuel de l'écriture par le numérique se fasse à travers l'utilisation de claviers, nous en savons que très peu sur les bases cérébrales qui sous-tendent la dactylographie et sur leur homologie avec celle de l'écriture manuscrite.

Ce travail ouvre la voie à de prometteuses perspectives de recherche aussi bien théoriques, avec notamment l'utilisation de techniques temporellement plus précises telle que la MEG, que plus appliquées dans l'optique de développer des techniques de remédiation des troubles de l'apprentissage de l'écriture mieux ciblées.

4e partie

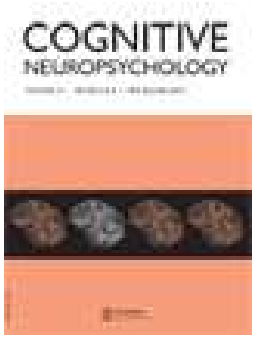
Articles de revue

1- Premier article de revue: Palmis, S., Danna, J., Velay, J. L., & Longcamp, M. (2017). **Motor control of handwriting in the developing brain: A review.** *Cognitive neuropsychology*, *34*(3-4), 187-204. 244

2- Deuxième article de revue : Palmis, S., Danna, J., Disarbois E., Velay, J. L., & Longcamp, M. (2018). **Bases Cérébrales de l'écriture et de son apprentissage**. La lettre des neurosciences numéro 55, 25-28 264

3- Troisième article de revue : Palmis S., Fabiani E. & Longcamp M. (2019) **Bases cérébrales de l'écriture : orthographe et contrôle moteur de la production**. *Revue de Neuropsychologie.* 11(3), 168-175 270

1- Premier article de revue : Palmis, S., Danna, J., Velay, J. L., & Longcamp, M. (2017). **Motor control of handwriting in the developing brain: A review.** ***Cognitive neuropsychology***, *34*(3-4), 187-204.



Cognitive Neuropsychology

Routledge
Taylor & Francis Group

ISSN: 0264-3294 (Print) 1464-0627 (Online) Journal homepage:
http://www.tandfonline.com/loi/pcgn20

Motor control of handwriting in the developing brain: A review

Sarah Palmis, Jeremy Danna, Jean-Luc Velay & Marieke Longcamp

To cite this article: Sarah Palmis, Jeremy Danna, Jean-Luc Velay & Marieke Longcamp (2017): Motor control of handwriting in the developing brain: A review, Cognitive Neuropsychology

To link to this article: http://dx.doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654

Published online: 11 Sep 2017.

Submit your article to this journal

View related articles

View Crossmark data

Full Terms & Conditions of access and use can be found at
http://www.tandfonline.com/action/journalInformation?journalCode=pcgn20

Download by: [SCD Aix Marseille Universite] Date: 11 September 2017, At: 07:30

COGNITIVE NEUROPSYCHOLOGY, 2017
https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654

Routledge
Taylor & Francis Group

Motor control of handwriting in the developing brain: A review

Sarah Palmis, Jeremy Danna, Jean-Luc Velay and Marieke Longcamp

CNRS, Aix Marseille University, LNC, Marseille, France

ABSTRACT
This review focuses on the acquisition of writing motor aspects in adults, and in 5-to 12-year-old children without learning disabilities. We first describe the behavioural aspects of adult writing and dominant models based on the notion of motor programs. We show that handwriting acquisition is characterized by the transition from reactive movements programmed stroke-by-stroke in younger children, to an automatic control of the whole trajectory when the motor programs are memorized at about 10 years old. Then, we describe the neural correlates of adult writing, and the changes that could occur with learning during childhood. The acquisition of a new skill is characterized by the involvement of a network more restricted in space and where neural specificity is increased in key regions. The cerebellum and the left dorsal premotor cortex are of fundamental importance in motor learning, and could be at the core of the acquisition of handwriting.

ARTICLE HISTORY
Received 24 January 2017
Revised 8 August 2017
Accepted 9 August 2017

KEYWORDS Cerebellum; children; handwriting; motor learning; premotor cortex

Introduction

Efficient handwriting is a prerequisite for successful academic achievement. Handwriting quality is also thought to predict the performance in related cognitive domains such as text composition (Connelly, Dockrell, Walter, & Critten, 2012; Graham, Berninger, Abbott, Abbot, & Whitaker, 1997; Jones & Christensen, 1999; Puranik & Al Otaiba, 2012), spelling and orthographic skills (Graham et al., 1997; Pontart et al., 2013), and reading (Guan, Perfetti, & Meng, 2015; Shatil, Share, & Levin, 2000). This review article focuses on the acquisition of the motor aspects of writing in children without learning disabilities. Learning how to write is a long and demanding process that starts as early as age 2 years, when the first graphic movements are produced, and ends in late adolescence. However, the most massive changes in the features of writing occur between ages 5 and 10 years.

In the first part of the article, we review the dominant models of skilled handwriting that are based on the notion of motor programs encoded in memory. We describe the behavioural characteristics of handwriting in skilled adults, and we outline the main behavioural changes occurring with learning. In the second part, we focus on the neural correlates of writing. We describe the handwriting brain network in adults. In order to better understand how this network is constructed, it is useful to consider general developmental brain changes in middle childhood, and their possible relation- ships with handwriting acquisition. It is also relevant to highlight the similarity between the trajectory followed by children to become expert writers and data from the field of motor learning. The neural changes that have been described in relation to motor learning and the acquisition of a motor expertise can inform us on how the brain correlates of handwriting evolve in children. In the final part, we review the existing neuroimaging studies on handwriting and related skills in children.

Models of handwriting and behavioural data

Models of expert handwriting

Models of writing originate either from cognitive neuropsychology with the analysis of errors of normal subjects and brain-damaged patients (Ellis, 1988; Margolin & Binder, 1984), or from the field of motor control (van Galen, 1991). They agree upon the hierarchical modular organization of writing, and upon the dissociation between “high-level” syntactic, semantic, and orthographic processes that converge in an orthographic working memory, and “low-level” motor processes. This general architecture has remained relatively unchanged over the last 30 years. Prior to the onset of motor processes, letter

identities are still represented in an abstract way (Rothlein & Rapp, 2014). Those abstract letter representations can be externalized in several possible output modalities (oral spelling, typing, etc. . . . Ellis, 1988; Margolin & Binder, 1984). In terms of motor processes specific to handwriting, the model of van Galen (1991) is the most widely used because it relies on a large body of research on motor production in hand- writing. At the core of this model lies the idea that letter-forms—that is, the possible instances of each letter (allographs) that have been learned, are stored in long-term memory in the form of "motor programs". At the so-called allographic level of processing, the motor programs would therefore be selected from a long-term motor memory store. Note that the early notion of motor programs (Keele, 1968; Schmidt,1975) has more recently been redefined as internal models (Wolpert, Ghahramani, & Jordan, 1995). However, for sake of clarity, the term of motor pro- grams is used in the present review. In handwriting, motor programs are codes that specify the number of basic motor units (strokes, see below for an operational definition of a stroke) and their spatiotemporal relations in an abstract, effector-independent way. Neuropsychological models developed a similar notion of "graphic motor pattern" or "motor engram". It originates from the observation of patients with apraxic agraphia, a condition in which writing is impaired despite intact spelling ability and normal sensorimotor skills (Ellis, 1982; Margolin & Binder, 1984). Apraxic agraphia is interpreted as a deficit affecting the graphic motor patterns caused by the brain lesion. In neuropsychological models, the selection of allographs is considered distinct from the selection of the motor programs itself. Finally, the idea that motor programs are specified at the level of a letter has been debated. It is supported by the results of experiments showing, for instance, that adding a letter to a sequence of letters increases the preparation time, whereas the number of strokes per letter does not affect this variable (Hulstijn & van Galen, 1983).

After the motor programs is retrieved, at the lower level, information about movement parametrization and muscular adjustments would be encoded and stored in a motor working memory to produce the trajectories, with the desired size and slant. Several models of handwriting have described this last level. They seek to explain how the central motor representations are actually implemented in the neuromuscular system, in a real-time biophysical context (Hollerbach, 1981; Plamondon, 1995a, 1995b; Viviani & Flash, 1995). At this late stage of execution (Plamondon, 1995a, 1995b; van Galen, 1991), the stroke is usually considered the basic motor unit of handwriting. A stroke is typically defined as the portion of the trajectory between two absolute velocity minima (Meulenbroek & van Galen, 1988), or between two points of zero "vertical" (in the y-axis) velocity (Hollerbach, 1981). Among those models, the kinematic model of Plamondon (1995a, 1995b) is currently the most accurate for skilled handwriting production. In this model, each stroke would result from a coordinated activity of the muscular system and would be defined by a velocity vector. Interestingly, only the orientation and amplitude of each velocity vector would be coded in the central nervous system.

The levels of representation in handwriting are summarized in Figure 1.

Main characteristics of skilled handwriting in adults

Handwriting production is usually characterized through the handwriting product—that is, the spatial accuracy of the written trace (shaping, size, legibility, etc.) and through the handwriting process— that is, the movement that generates this trace (Rosenblum, Weiss, & Parush, 2003; Tucha, Tucha, & Lange, 2008). Such coupled analysis of handwriting product and process is possible when writing is recorded on graphic tablets from which several kin- ematic variables can be computed, such as the mean velocity, the number of lifts and stops (Paz-Villagrán, Danna, & Velay, 2014), or the movement fluency (e.g., Danna, Paz-Villagrán, & Velay, 2013). Note that when a graphic tablet is not available, the writing speed (which has been also called frequency of pro- duction) can be roughly approximated by counting the number of letters produced per minute (Graham, Berninger, Weintraub, & Schafer, 1998). A fluent movement is characterized by a smooth velocity profile, and broad velocity fluctuations (see the velocity profile of adult writing in Figure 2). Conversely, the more numerous the velocity peaks, the greater the number of abnormal accelerations and decelerations and, therefore, the less fluent the movement. Finally, a possibly interesting index of the stability of the motor

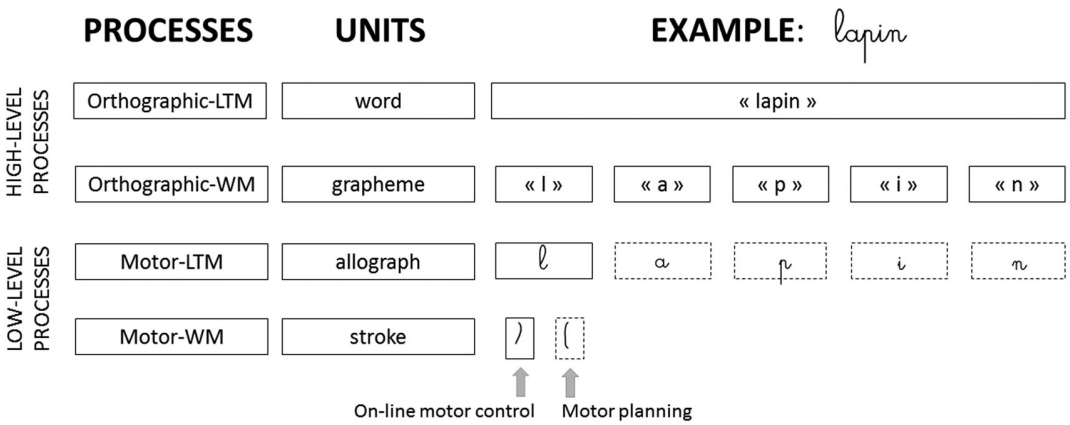


Figure 1. Schematic illustration of the different key processes and units activated during the production of the first stroke of the French word "lapin" (rabbit) in cursive handwriting. LTM = long-term memory; WM = working memory. At the high level, the orthographic-LTM is responsible for the long-term storage and retrieval of learned word spelling. The orthographic-WM is responsible for the online temporary storage and serial selection of graphemes for production. At the low level, the motor-LTM is responsible for the long-term storage and retrieval of the motor programs corresponding to the selected allographic representation of each letter that constitutes the word. Note that neuropsychological models postulate an extra step for selecting the allograph before the motor programs. Finally, the motor-WM is responsible for the online control of the current stroke production and for motor planning of the following stroke that constitutes the allograph.

programs is the intra-individual variability of the performance. However, indexes of variability are investigated more rarely (Mojet, 1991; Rueckriegel et al.,2008; Zesiger, 1992).

Skilled handwriting is characterized by an optimal control of spatial and temporal constraints in order to produce a legible trace as quickly as possible. Handwriting is considered a fast motor activity. Surprisingly, handwriting speed does not result from the pen velocity, which generally reaches about 10 cm/s (a velocity 100 times lower than that of a tennis racket), but from the very rapid succession of short movements with many fast changes in direction. Handwriting is a rhythmic activity that can reach a frequency of about 5 Hz when accounting for the successive ascending and descending strokes produced by the pen (see Figure 2, adult handwriting). Note that in studies comparing different styles of handwriting (e.g., cursive versus printing), the authors reported that cursive handwriting was slower than printing despite the numerous pen lifts in the latter case (Bara & Morin, 2013). Independently of the writing style, the high frequency limits the possibility of online control based on sensory information and imposes a mode of control so-called proactive, based on the execution of motor programs. The movement of a skilled writer can thus be considered as fully automated. Automation refers to the fact that writing is produced with minimal conscious "effort"—that is, with minimal attentional involvement (Hasher & Zacks, 1979; Tucha et al., 2008). Automation is crucial in handwriting as it allows the allocation of cognitive resources to other processes (Berninger & Swanson, 1994; Jones & Christensen, 1999). An illustrated example of the effect of disruption of the automatic movement control in adults can be found in Marquardt, Gentz, and Mai (1996). The participants were instructed to write while allocating attention to visually tracking the position of the tip of the pen. The timing and kinematics of the movement were dramatically deteriorated by this attentional instruction: The writing of the same word took a much longer time, and the velocity profile indicated a disruption of the fluency, with several accelerations and decelerations within the same stroke. For some authors, fluency is the most accurate index of automation. An automated movement can be characterized by a minimal number of changes in velocity during execution (Tucha et al., 2008).

In spite of its high degree of automation, skilled handwriting requires visual and proprioceptive (tactile and kinaesthetic) feedback. These two sensory systems play different and complementary roles in the integration and the processing of common features of handwriting, as, for instance, the trajectory orientation (Lajoie et al., 1992), or the curvature of the trace and velocity of the movement (see Danna et al., 2015 for review; Viviani & Stucchi,

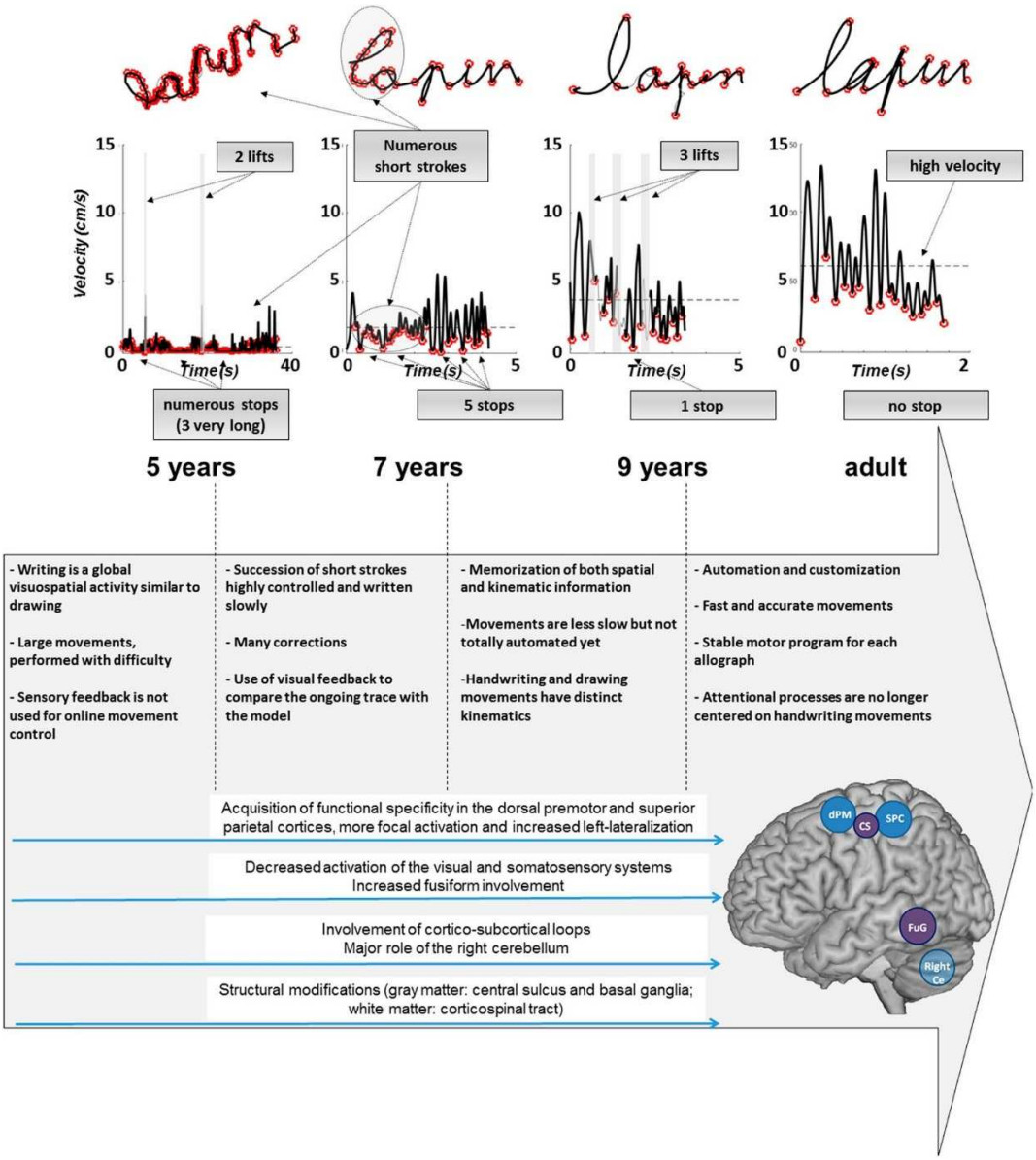


Figure 2. Time-frame showing the evolution of handwriting with learning and development. Top: typical exemplars of handwriting at age 5, 7, and 9, and from an adult, and corresponding velocity profiles. The red dots indicate the absolute velocity minima and their position in the trace. The time scale is different for the youngest child (40 s) and for the adult (2 s). Pen lifts and stops are indicated, and the dramatic evolution of movement fluency, mean velocity, total duration, and number of stops is clearly visible. Bottom: description of the main behavioural and brain changes, and view of the left hemisphere showing the position of the main regions involved in handwriting and discussed in the text. The core of the handwriting network (dPM = dorsal premotor cortex; SPC = superior parietal cortex; right Ce = right cerebellum, viewed in transparency) is in blue, and the associated regions (CS = central sulcus, position of the hand motor cortex; FuG = fusiform gyrus) are in purple. [To view this figure in colour, please see the online version of this Journal.]

1989). Smyth and Silvers (1987) evaluated adult handwriting in "blind" conditions, when vision was not allowed. They observed that the global spatial layout and the orientation of the words were impacted by the absence of visual feedback. However, the word shape and letter legibility were little deteriorated, except for letters with repetitive strokes ("n" and "m"; "u" and "w") where some strokes could be added or omitted. A possible explanation is that vision is used to update a motor buffer containing the strokes of each letter (see Figure 1). The role of proprioceptive feedback was evaluated by comparing the handwriting movements of deafferented subjects, who cannot perceive any tactile or kinaesthetic information about their movement or the position of their own body, to that of control adults (Hepp-Reymond,

Chakarov, Schulte-Mönting, Huethe, & Kristeva, 2009; Teasdale et al., 1993). Without proprioceptive feedback, the handwriting kinematics deteriorated because the subjects slow their pen down in order to control it visually. However, the word shape and letter legibility were not dramatically affected.

Visual and proprioceptive information can be used to adjust the parametrization phase (the last step in Figure 1, where strokes are the units of processing), but have a negligible effect on the shape of the letters. This spatial invariance that is maintained despite variations in the context of execution is a typical and remarkable feature of handwriting. It can be highlighted when observing the invariance in the written product when varying the size or speed (Kadmon Harpaz, Flash, & Dinstein, 2014; Viviani & Terzuolo, 1980), or the effector (left hand, toe, elbow,... Bernstein, 1947). This confirms that invariance results from the abstract nature of the information represented in the motor programs (Teulings & Schomaker, 1993).

Characteristics of writing evolution in childhood

Several years and thousands of hours of practice pass between the first time a child holds a pen to write their name and the time they write series of words fluently. The construction and consolidation of motor programs in long-term memory is therefore a long and extremely demanding process. Many studies (Meulenbroek & van Galen, 1988; Mojet, 1991; Zesiger, 1992) have tried to characterize the evolution of handwriting in childhood. Those studies display very variable methodologies both in the materials used (single letters, loops, bigrams, trigrams, words, sentences . . .) and in the variables considered (product and/or process). Figure 2 (top) presents the same word written by children aged 5, 7, or 9, and by an adult, as an illustration of the dramatic evolution of both the trace and the underlying process. The mean velocity increases (and therefore the duration of the whole word decreases). The number of absolute velocity minima (marked by red circles) decreases to reach an optimal value in the fluent adult handwriting. The trace becomes more legible. The low-skilled handwriting of 5-year-old children corresponds to a discrete succession of inaccurate strokes, produced with very variable velocity profiles, many stops, and pen lifts. The children have learned the writing primitives through the practice of graphomotor exercises (e.g., production of loops and zigzag) but they fail the transition from one stroke to the next in the context of writing. The early evolution, between ages 5 and 7, has been interpreted as a transition from a ballistic strategy characterized by an inability to use sensory feedback (about the age of 5) to a control based mainly on visual feedback (at about 7). The youngest children perform rapid short gestures fol- lowed by error evaluation, while older children are characterized by a progressive online integration of visual and proprioceptive information. Around 7–8 years, despite two years of practice, the writing is still not automated. The size decreases but the movement velocity is still low. Children still pay attention to the distal movements of their hand. The correct motor pattern is not yet memorized, and handwriting movement is mainly under the control of the online visual inspection of the trace. Finally, around 9–10 years, the children master and personalize their writing. Therefore, learning to write could be explained by a shift from a product-oriented (the written trace) to a process-oriented (the motor patterns generating the trace) control. Indeed, all authors agree upon the idea that children switch from a mainly retroactive mode of control at age 7, essentially based on visual feedback, to a proactive mode of control, based on stable motor representations, at age 10. The motor programs for producing letters are acquired gradually over long time-periods, and the performance becomes automatic, allowing the children to devote less attention to the task.

The monotonic versus non-monotonic nature of the evolution of motor control of handwriting with age has been a matter of debate. When the product is analysed, there is general agreement on data showing that the evolution of legibility is non-mono- tonic (Graham et al., 1998; Mojet, 1991). In a systematic cross-sectional study of both the product and the process of handwriting in a representative sample of children (respectively, 300 and 219) who were writing simple pseudowords, Mojet (1991) reported a marked increase of legibility at age 8–10 followed by a temporary decrease. This supports the idea of a phase of the acquisition where the children focus their handwriting on the respect of the calligraphic style, followed by a phase where they depart from standard letter shapes (de Ajuriaguerra, 1971). For kinematic indexes, the evolution is less clear. On the one

hand, early studies have identified periods of temporary regression of performance. Between the ages of 7 and 9, Meulenbroek and van Galen (1988) reported a decrease of movement velocity and fluency in a letter production task. Rueckriegel et al. (2008) also observed a decrease in fluency in their group of 8–9- year-olds compared to the group of 6–7-year-olds in the same type of task. One interpretation of the non- monotonic variations of kinematic indexes with age is that the evolution of handwriting depends on the developmental course of the child, as has been shown for other motor skills. In reaching movements, for instance, Hay (1979) showed that 7–8-year-olds display velocity profiles that are more jerky than those of younger or older children. This loss of movement fluency is thought to occur because the maturation of the motor system in this age-group allows the use of sensory information during movement execution. On the other hand, some authors have reported a fully monotonic improvement in the performance for most of the indexes analysed (Mojet, 1991; Zesiger, 1992). Mojet (1991), for instance, reported no discontinuity in any of the kinematic variables derived from the graphic tablet. The most important changes were nonetheless observed within a limited age range (between 7 and 9 years old). After age 10, the performance did not greatly evolve (see also Rueckriegel et al., 2008; Zesiger, 1992). However, significant differences between 12-year-olds and adults indicate that handwriting continues to progress slightly during adolescence (Zesiger, 1992). A monotonic profile of evolution would be more compatible with the idea that writing performance is mainly determined by the increase of the size of the motor programs the child is able to implement, not by an abrupt change in sensorimotor strategies due to development. This idea is at the core of the AVITEWRITE model (Grossberg & Paine, 2000; Paine, Gross- berg, & Van Gemmert, 2004). This model accounts for the changes occurring during handwriting practice from the stroke to the letter production. It simulates an early, error-prone, learning stage consisting of visually guided short curves generated sequentially. The error between the actual and the desired position of the pen is visually estimated, and the motor command allowing error correction is computed. This process stops when the correct motor program is memorized and then used for automatic movement generation. In addition, the increasing ability of the child to anticipate the following strokes and letters could also be a determinant of the observed progressive improvements in the performance (Kandel & Perret, 2015).

This overview shows that, among the ages tested, a period of transition seems to occur between ages 7–8 and 10. Depending on the studies and variables, this age-range is characterized either by a temporary deterioration of the performance followed by an improvement, or by a massive improvement. Although the performance is not fully stabilized after- wards, kinematic indexes evolve slowly after age 10, and at this age writing starts to become automated. The motor programs for the allographs are likely to be acquired after this age, and writing can then be performed in an automatic way (Kandel & Perret, 2015).

Handwriting and the brain

Skilled handwriting brain network

How is motor control of handwriting implemented in the brain of skilled adults? The possible existence of a brain center containing the “motor images” of writing has been debated since the nineteenth century (Roux, Draper, Köpke, & Démonet, 2010). Following the first observations by Exner (1881) of apraxic agraphia (Ellis, 1982; Margolin & Binder, 1984) after a brain lesion, it is assumed that a part of the left dorsal premotor cortex, located at the junction between the middle frontal gyrus and the precentral gyrus, codes for the implementation of graphic motor patterns (Anderson, Damasio, & Damasio, 1990). This region is referred to as Exner’s area. Its specificity for writing is confirmed by neuroimaging studies showing that it is only minimally activated during linguistic tasks that do not involve writing movements (Planton, Jucla, Roux, & Démonet, 2013; Planton, Longcamp, Péran, Démonet, & Jucla, 2017; Purcell, Turkeltaub, et al.,; Rapcsak & Beeson, 2004; Sugihara, Kaminaga, & Sugishita, 2006). It also responds preferentially to writing than to matched control manual movements (e.g., loops, zigzags, circles; Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011) and even preferentially to writing letters than to digits (Longcamp et al., 2014). It is possible that this dorsal premotor region displays functional specificity to letters because the corresponding motor programs are practiced more often and are therefore

coded in a more stable fashion. In addition, Roux et al. (2009) have suggested that this region, which they termed the graphemic motor frontal area, serves as an interface between linguistic processes and motor programs specific to handwriting. In neuroimaging studies, however, the position of Exner's area along the precentral gyrus appears more dorsal than initially defined based on neurological observations. Neuroimaging studies indicate that Exner's area is located at the junction between the precentral gyrus and the superior frontal sulcus (Roux et al., 2009; Sugihara et al., 2006). The left dorsal premotor cortex is not the only part of the brain wherein lesions can cause motor deficits predominantly affecting writing. The left superior parietal cortex is also thought to play a key role in motor control of writing, as attested to by the number of cases of apraxic agraphia following a lesion in this region (Alexander, Fischer, & Friedman, 1992; Auerbach & Alexander, 1981; Basso, Taborelli, & Vignolo, 1978; Beeson, Rising, & Volk, 2003; Kinsbourne & Rosenfield, 1974; Magrassi, Bongetta, Bianchini, Berardesca, & Arienta, 2010; Roeltgen & Heilman, 1983; Sakurai et al., 2007; Takayama,Sugishita, Akiguchi, Kimura, 1994) and by neuroimaging studies focused on motor control of writing trajectory (Kadmon Harpaz et al., 2014; Menon & Desmond, 2001; Seitz et al., 1997). The left superior parietal involvement is consistent, irrespective of the type of linguistic task performed (Brownsett & Wise, 2010). Some authors have hypothesized that the motor programs for writing are actually stored in the dominant superior parietal lobe (Beeson et al., 2003). Indeed, in an experiment where participants had to write letters at different sizes, the left parietal cortex was found to code for scale-invariant representations, meaning that the pattern of activation varied as a function of the letter written, but remained similar for a given letter despite changes in size and therefore of muscular motor commands (Kadmon Harpaz et al., 2014). Interestingly, subcortical lesions (Ohno, Bando, Nagura, Ishii, & Yamanouchi, 2000; Vandenborre, van Dun, Engelborghs, & Mariën, 2015) and lesions of the right cerebellum (Mariën, De Smet, Paquier, & Verhoeven, 2010) have also been reported to cause apraxic agraphia. Writing impairments possibly occur through a reorganization of subcortico-cortical or cortico-cerebellar loops exerting a remote effect on premotor and parietal regions after the appearance of the lesion (Mariën et al., 2010; Ohno et al., 2000). Neuroimaging studies also demonstrated a very consistent involvement of the right posterior cerebellar hemisphere in studies where the control tasks are otherwise well matched in terms of their motor complexity (Planton et al., 2013). This portion of the cerebellum, ipsilateral to the writing hand, is therefore considered a writing-specific motor region. Haggard, Jenner, and Wing (1994) proposed that in cases of cerebellar lesions, impaired proactive control might induce important deficits in the timing, smoothness, and accuracy of writing movements due to over-dependence on cortical feedback loops for correcting errors. Although the exact function of the cerebellum in motor control remains debated, researchers agree upon its predominant involvement in motor learning and in the retention of motor skills. Consistent right cerebellar involvement in writing could stem from an initial implication in early stages of acquisition (Doyon & Benali, 2005), followed by a role in the retention of the acquired graphomotor skills. Among the theories of cerebellar function, some non-exclusive views attribute to the cerebellum the implementation of inverse models allowing error correction in the course of acquisition and storage of internal models allowing an automatic proactive movement (Manto et al., 2012).

The left parietal, dorsal premotor cortices and the right cerebellum may therefore constitute a network that codes for the effector-independent writing motor programs. Consistent with this idea, two studies demonstrated that when right-handed participants have to write with their dominant hand or with another effector (non-dominant hand or even toe), those three regions are consistently activated, among otherwise distinctly distributed sensorimotor activations (Rijntjes et al., 1999; Sugihara et al., 2006). The authors suggested that the motor representations of writing tend to cluster in brain regions initially devoted to controlling the movements of the dominant hand. The activation of the dorsal premotor and parietal cortices during writing is indeed right-lateralized in left-handers (Longcamp, Anton, Roth, & Velay, 2005; Siebner et al., 2002). In a single-case study, a left-handed agraphic patient with callosal disconnection produced well-formed letters but meaningless writing with the left hand and apraxic agraphia with the right hand (Varley, Cowell, Gibson, & Romanowski, 2005). The authors also concluded that the motor programs were stored in the right hemisphere in left-handers. In converted left- handers, who were forced to switch their writing

hand in early childhood, the activation is more bilateral (Klöppel et al., 2007; Siebner et al., 2002). This confirms that the distribution of the writing network is determined both by the initial organization of the motor system and by training with a certain effector.

Finally, although the left fusiform cortex is not considered a part of the motor network, its role in writing processes should be acknowledged. First, the left fusiform gyrus is very consistently activated in spelling tasks (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, Eden, & Rapp, 2011) as well as in reading tasks (Cohen et al., 2002; Flowers et al., 2004). Some researchers have proposed that it plays a key role in orthographic long-term memory because it is consistently found to be damaged in patients who produce more spelling errors on orthographically difficult (low-frequency or irregular) words (Rapp, Purcell, Hillis, Capasso, & Miceli, 2016). In this fusiform region, the identity of the letters is represented in an abstract form: The similarity of the patterns of activation is not determined by the physical, phonological, or motor similarity of the letters, but by their actual identity (for instance, visually presented "E" and "e" produce very similar patterns of activation in this region despite a different shape, whereas "b" and "p" do not despite similar physical and phonological features; Rothlein & Rapp, 2014).

How does this organization emerge to reach this expert state? Despite the scarcity of studies of handwriting in children with brain imaging tools, some elements can be found in the field of brain development, and of motor learning and expertise.

Brain changes in development and in motor learning, and relationships with handwriting acquisition

Learning how to write probably relies on very similar organizing principles to those for learning other types of motor tasks. The main feature of handwriting is that the acquisition of a highly complex new motor skill spans over several years, while the brain is developing (Dick, Leech, Moses, & Saccuman, 2006). In that sense, learning handwriting is similar to learning how to play a musical instrument.

General brain changes during middle childhood

By the time most of the writing skill has been acquired, between ages 6 and 10, children are in a phase of neuronal development characterized by significant changes in grey and white matter densities (up to 6–10 years), and then by an increase of total grey matter during middle childhood and a decrease during adolescence (Gogtay et al., 2004; Wilke, Krägeloh-Mann, & Holland, 2007). The cortico-spinal white matter system grows denser continuously (Barnea-Goraly et al., 2005; Giedd et al., 1999, 2009; Mills et al., 2016; Paus, 1999; Wilke et al., 2007). This neuronal maturation co-occurs with the development of motor abilities, with a decrease of latency, and with an increase in accuracy (Adi-Japha, Badir, Dorfberger, & Karni, 2014; Gogtay et al., 2004; Savion-Lemieux, Bailey, & Penhune, 2009). The basic sensorimotor brain network is already well segregated in young children when they start formal writing instruction, and its topography, extent, and connectivity vary little between ages 6 and 10 (Grayson & Fair, 2017; Zielinski, Gennatas, Zhou, & Seeley, 2010). Functionally, children between ages 6 and 12 display a relatively similar dis- tribution of cortical activation during a visuomotor tracing task. However, older children display more accurate performance and less cortical motor acti- vation than young children. This suggests a more effi- cient mobilization of the neural resources with age (Pangelinan, Hatfield, & Clark, 2013). In addition, as stated above, handwriting production is thought to rely on brain regions that display functional specificity for letters compared to other graphic shapes. Studies of the development, between ages 7 and 11, of the functional specificity to certain stimulus categories in the cortex, such as faces, show that the position of category-selective regions is determined early in childhood. However, the extent of category-specific tissue and the amplitude of the difference in activation between preferred and non-preferred categories increase with age (Golarai, Liberman, & Grill-Spector, 2015). This co-occurs with improved performance (better discrimination of faces; (Natu et al., 2016). In summary, the development of a given skill relies on both the focalization and increase of activity in regions crucial for the task and on the decrease in regions uncorrelated with the task (Durston et al., 2006). It is accompanied by changes from local and diffuse connectivity to longer range functional connectivity (Grayson & Fair, 2017; Kelly et al., 2009): Brain regions relevant to the task become more specialized, and better organized in long-range networks, in the course of development (Johnson, 2011).

Neural correlates of motor learning

Because learning how to write co-occurs with brain development, it is likely that motor learning in children is not fully comparable to motor learning in adults. For example, in children, stabilization in motor memory occurs faster and is less susceptible to interference than in adults (Adi-Japha et al.,2014; Ashtamker & Karni, 2013). However, despite those differences, existing studies suggest that generally, the evolution of the performance of children during learning, and the underlying processes, are similar to those of adults (Adi-Japha et al., 2014; Julius & Adi-Japha, 2015). At the brain level, motor learning may also rely on similar mechanisms. For instance, cortico-cerebellar networks, which crucially participate in motor learning in adults, also display dynamic changes of activation between the early phase of training and the retention of a new motor skill, in children aged 8–12 (Zwicker, Missiuna, Harris, & Boyd, 2011). Motor learning research could therefore constitute an interesting framework leading to better understand the brain correlates of learning how to write.

Short- and long-term motor learning

In adults, motor learning occurs in two stages: an early stage with fast improvements and a late stage with slower improvements. Both stages depend on two neural circuits: the cortico-cerebellar loop that is composed of cortical motor areas (mainly the primary motor, somatosensory, dorsal premotor, and parietal cortices), the thalamus, and the cerebellum, while the cortico-striatal loop is composed of the same motor cortical areas, the thalamus and basal ganglia (Doyon, Penhune, & Ungerleider, 2003; Hardwick, Rottschy, Miall, & Eickhoff, 2013). Prefrontal regions and the hippocampus interact with both circuits (Doyon & Benali, 2005; Floyer-Lea & Matthews, 2005; Schendan, Searl, Melrose, & Stern, 2003). The early motor stage is primarily driven by the cortico-cerebellar loop. It is characterized by slow and inaccurate movements, relying strongly on feedback, but the extent and rapidity of improvement are substantial. It has been shown that in the course of short-term training to new graphomotor sequences in adults, the pattern of activations is similar to that observed in other motor learning tasks (Swett, Contreras-Vidal, Birn, & Braun, 2010). Interestingly, when the activation in the very first trials of learning was contrasted to activation in the later trials, the authors observed an initially stronger activation of the visual system indicating visual coding of the sequences, followed by a shift towards a stronger subcortical (cerebellum and basal ganglia) activation indicating motor recoding. Long-term learning was not assessed in this study (Swett et al., 2010).

The late stage of motor learning corresponds to a slow phase during which the motor skill has been consolidated. Improvements still can be observed until the performance reaches an asymptotic level, and motor execution becomes fully automatic (Doyon, Owen, Petrides, Sziklas, & Evans, 1996; Grafton, Woods, & Tyszka, 1994). Movements become faster, more accurate, less dependent on feedback (Halsband & Lange, 2006), and less variable (Krakauer & Mazzoni, 2011). This indicates a long-term memorization of the motor skill, which can be elicited efficiently even after a long delay without practice. The kinematic changes are accompanied by a shift from anterior to more posterior brain areas (Floyer-Lea & Matthews, 2005), high- lighting the decrease of executive control, working memory, and attention towards a more automatic performance (Kelly & Garavan, 2005). Important plastic changes have also been shown to occur in the primary motor cortex during slow learning, with a higher activation when performing the task and a decrease of excitability thresholds at the late stage, reflecting a more efficient recruitment of motor units with learning (Galea, Vazquez, Pasricha, de Xivry, & Celnik, 2011; Hardwick et al., 2013; Pascual-Leone et al., 1995). This suggests a role in the retention of learned movements through their repeated performance (Galea et al., 2011). Interestingly, although the left primary motor cortex is not considered part of the core network for representing handwriting movements, meta-analyses show that it is often more activated in handwriting tasks than in control tasks (Planton et al., 2013; Purcell, Turkeltaub, et al., 2011). It could therefore also play a role in the retention of handwriting movements (Kadmon Harpaz et al., 2014).

Left dorsal premotor cortex and motor learning

In a meta-analysis including a large number of functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies of manual motor learning, Hardwick et al. (2013) found that motor learning was strongly and systematically associated with left dorsal premotor activation at a

location close to the position of Exner's area, regardless of the type of task and of the time-scale. According to Hardwick et al. (2013), the left dorsal premotor cortex constitutes "the core of motor learning". This central role could stem from a pivotal function in the visuomotor control of movement, through the selection and updating of motor responses according to visual cues. The left dorsal premotor cortex holds multiple connections with primary motor, parietal, and prefrontal cortices and is a potential node of convergence between sensorimotor information, decision making, and other cognitive functions (Hardwick et al., 2015). It is therefore possible that the motor representations in Exner's area cluster at a subpart or in the close vicinity of the premotor region supporting motor learning. This fits well with the early idea that Exner's area is "especially trained from childhood through the formation of engrams to function as a writing center" (Nielsen, 1946).

Expertise

Importantly, the relative duration of fast and slow learning is highly task specific. Learning how to write is comparable to learning how to play a musical instrument, with the fast and slow stages and associated behavioural improvements extending over the course of months or even years (Dayan & Cohen, 2011). By the end of learning, expertise is achieved. Functionally, expert performance is associated with less strong and more focused overall brain activation whereas novice performance is associated with more widespread activation (Lotze, Scheler, Tan, Braun, & Birbaumer, 2003; Milton, Solodkin, Hluštík, & Small, 2007). In addition, the regions primarily activated by task performance in motor experts are located in the cortical motor networks and in the cerebellum, and are more strongly activated than in novices (Lotze et al., 2003; Milton et al., 2007). This pattern of activation is associated with better behavioural performance (Lotze et al., 2003). It indicates that with expertise, the memory trace is coded in regions that directly participate in the task performance. In the field of writing, the effects of expertise on functional brain activations have never been investigated. However, some insights can be found in the comparison of writing overlearned letter patterns to drawing pictures or unknown symbols. Drawing requires the implementation of similar graphomotor strokes, but non-automated and not coded as a single motor program in memory. At about 5–6, reliably distinct action sequences can be observed for writing and drawing (Brenneman, Massey, Machado, & Gelman, 1996), and around age 7 the movement kinematics (velocity, fluency, pause-time . . .) for writing letters and drawing geometric symbols otherwise similar in their shape diverge (Adi-Japha & Freeman, 2001). This indicates that the brain networks underpinning the two activities are different in experts. At the brain level, neuroimaging data on adults show that in fact, writing and drawing rely on overlapping fronto-parietal regions. Strikingly, however, drawing recruits a much more extended amount of neural tissue (Harrington, Farias, Davis, & Buonocore, 2007; Planton et al., 2017; Yuan & Brown, 2015). In a recent study where they compared writing and drawing in a design controlled for minimizing possible kinematic differences between tasks, Planton et al. (2017) found that compared to writing, drawing overactivates the previously defined "handwriting network", including the left fusiform gyrus. Interestingly, however, the lateralization of the premotor activation was strikingly different for the two tasks: It was completely bilateral for drawing whereas it was strongly left-lateralized for writing (participants were right-handers). And indeed, as stated above, the lateralization of the premotor and parietal activations in handwriting seems to be determined by handedness (Klöppel et al., 2007; Longcamp, Anton, et al., 2005; Siebner et al., 2002). It is therefore possible that, in the brain, the specificity of writing stems from learning and developmental processes leading to expertise and allowing both its spatial focalization and its lateralization at the cortical level.

Expertise also induces structural reorganizations at the level of the grey matter, as shown in experts such as musicians (Gaser & Schlaug, 2003; Han et al., 2009) and athletes (Park et al., 2009), or after long-term training to juggling (Draganski et al., 2004). For instance, musicians present higher grey matter volumes in sensorimotor and premotor cortices and in the cerebellum than non-experts (Gaser & Schlaug, 2003; Hutchinson, Lee, Gaab, & Schlaug, 2003). Could the same type of modification occur in relation to the acquisition of writing? Interestingly, in converted left-handers, an early forced switch in the hand used to write leads to structural modifications in the asymmetry of the central sulcus and in the volume of the middle part of the putamen, a part of the striatum dealing with executive and associative

functions (Kloppel, Mangin, Vongerichten, Frackowiak, & Siebner, 2010). In addition, structural modifications in the parietal cortex have been reported in expert typists (Cannonieri, Bonilha, Fernandes, Cendes, & Li, 2007). It is a good indication that, similar to experience with a musical instrument, writing experience shapes brain structure. Microstructural properties of the white matter, for instance in the corticospinal tract, are also modified after motor learning (Bengtsson et al., 2005; McKenzie et al., 2014; Schmithorst & Wilke, 2002). Although no direct evidence of such modifications exist in the field of handwriting, it is can be hypothesized that writing acquisition also modifies white matter tracts.

Neural correlates of writing acquisition in children

Few elements directly shed light on the neural mechanisms by which the key network for handwriting develops in children. Up to now, only two neuroimaging studies have directly assessed handwriting pro- duction in children (Richards et al., 2011, 2015). The lack of neuroimaging data in children is probably related to the sensitivity of the method to head movements induced by the mobilization of the hand and forearm, and by the difficulty to write in a supine position when the skill is not fully mastered. No study has yet compared children to adults.

The writing network described in adults seems to be active in children

In an fMRI study involving participants aged between 10 and 12, Richards et al. (2015) compared the brain activation resulting from the writing of an unfamiliar letter shape (pseudoletter), to that from a highly practised letter of comparable shape. It should be noted that, in this age-range, the children are likely to have automated their writing, as outlined in the first, behavioural, section. However, the degree of automation could be variable among children. Within this study, good writers were defined by an above-average rating on a legibility measure of handwriting. They were likely to display a fully automatized writing as they were more efficient in writing highly practised letters than the poor writers. On the contrary, the poor writers were less likely to have reached automation of the movements. Similar to that observed in studies comparing writing to drawing in adults (see above), the premotor and parietal cortices, the right cerebellum, and the fusiform gyrus were engaged more strongly when the children were writing a new letter (pseudoletter). However, this was only true in the case of the good writers, because the activation of those regions did not differ between newly taught and highly practised letters in the poor writers. Another important result was that efficient writing was linked to the involvement of a more restricted and focused brain network. The good writers engaged fewer neural regions to write a newly taught letter than did the poor writers. The poor writers displayed over-activation of the visual system, and extra parietal and cerebellar regions. Consistent with this finding, Richards et al. (2015) reported that efficient handwriting is associated with less functional connectivity than poor handwriting. In summary, the development of a more focal activation of the premotor and cerebellar regions while learning new letter shapes is associated with good writing skills whereas more widespread activation, and greater involvement of the visual system, of the left parietal cortex and of extra cerebellar regions is associated with poor writing skills. A possible interpretation of those findings is that, at least in children, good writers are better able to mobilize the brain systems for motor learning when learning a new symbol whereas poor writers display patterns of activation that resemble those of novice subjects in early learning phases.

Finally, the good and poor writers differed significantly in activation in left fusiform cortex when writing highly practised letters compared to writing a newly taught pseudo-letter (Richards et al., 2011). Good writers showed significantly stronger activation in this region than poor writers. This individual fusiform activation correlated with behavioural measures of writing legibility. This suggests that there are critical interactions between the visual and motor systems in the acquisition of writing, since the efficiency depends both on the pattern of activation on motor-related brain regions when practising new shapes and on the activation of the fusiform gyrus when writing highly practised shapes. In addition, the fusiform involvement significantly predicted other language skills. The results of this study should nonetheless be replicated in a larger sample of children, if possible also including younger children who have not yet automatized their writing.

Handwriting acquisition leads to modulations in other functions

It is likely that because of the thousands of hours of practice and of the corresponding functional and probably structural modifications, writing acquisition can impact other functions. For instance, writing acquisition can also affect the functioning of the visual system when processing written language. James and her collaborators studied the consequences of writing practice on functional brain activations during visual recognition of newly learned letters in preschoolers. The study of James (2010) revealed that writing training, but not visual-only training, induces increased activation in bilateral anterior fusiform gyri, the portion of the fusiform gyrus sensitive to the visual configuration of single letters (Flowers et al., 2004), when pre-training and post-training fMRI measures of letter recognition were compared. The stability of the visual representations of letters is therefore strengthened when letters are trained by writing them repeatedly. A sub- sequent study with the same age-group confirmed this finding by observing a greater effect of freely producing letters by hand than of tracing or typing them on the fusiform activation during letter perception (James & Engelhardt, 2012). When examining the whole-brain consequences of the training mode, James and Engelhardt (2012) found that compared to the control conditions, active handwriting training led to subsequent greater activation of the bilateral precentral gyri, at the level of the primary motor cortex. This interesting finding shows that the motor representations built in the course of learning can be reactivated by the mere visual processing of letters. This is in agreement with previous observations in the course of single letter perception in adults (James & Atwood, 2009; Longcamp, Anton, Roth, & Velay, 2003; Longcamp, Boucard, et al., 2008; Longcamp, Zerbato-Poudou, & Velay, 2005). However, contrary to what has been found to occur in adults, the motor activation was more caudal (corresponding to the primary motor cortex and not the premotor cortex) and was bilateral. This bilateral activation has been interpreted as relating to the immaturity of the motor system in preschoolers. In another study, Richards et al. (2009) have measured brain activity in groups of good and poor writers (again classified as being above or below the average level on a standardized measure of legibility of their writing) aged 10 to 12, who were engaged in a motor task involving a memorized finger sequence. They showed that the poor writers underactivated a broad frontoparietal network including the dorsal premotor cortex, the inferior occipito-temporal regions, and the cerebellum. Their conclusion was that efficient handwriting is related to optimal activation of the neural circuits supporting the planning of sequential movements.

Conclusion

Handwriting acquisition is characterized by massive changes in a series of kinematic parameters between ages 7 and 10. This is thought to correspond to the progressive integration in long-term motor memory of the various motor programs that are required to produce words fluently. This allows the motor system to be freed from attention and cognitive control. Handwriting can be produced in an automatic way. At the brain level, this is likely to induce a massive reorganization, both at the functional and at the structural levels. This reorganization is of the same type as that previously demonstrated in other kinds of motor expertise. It leads to the focalization of activations in a restricted network mainly composed of the left dorsal premotor cortex at the junction between the superior frontal sulcus and the precentral gyrus, of the left superior parietal lobule, and of the right cerebellum. The primary motor cortex is also a site of plasticity. The laterality of this network is probably inverted in left-handers.

The understanding of how motor control of writing emerges and stabilizes in the course of typical brain development will set the ground for the study of the neural bases of developmental dysgraphia. It will also contribute to the evaluation of potential interactions between cognitive and motor stages of processing in the acquisition of literacy.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

Funding

This work was supported by a grant from the Agence Nationale de la Recherche (French National Research Agency), programme education et apprentissages [grant number ANR-14-CE30-0013 ECRIRE, ANR-16-CONV-0002 (ILCB), ANR-11- LABX-0036 (BLRI) and ANR-11-IDEX-0001-02 (A*MIDEX)

References

Adi-Japha, E., Badir, R., Dorfberger, S., & Karni, A. (2014). A matter of time: Rapid motor memory stabilization in childhood. Developmental Science, 17(3), 424–433. https://doi.org/10.1111/desc.12132

Adi-Japha, E., & Freeman, N. H. (2001). Development of differentiation between writing and drawing systems. Developmental Psychology, 37(1), 101–114. http://doi.wiley.com/10.1111/desc.12132

Alexander, M. P., Fischer, R. S., & Friedman, R. (1992). Lesion localization in apractic agraphia. Archives of Neurology, 49 (3), 246–251. http://doi.org/10.1001/archneur.1992.00530270060019

Anderson, S. W., Damasio, A. R., & Damasio, H. (1990). Troubled letters but not numbers: Domain specific cognitive impairments following focal damage in frontal cortex. Brain, 113, 749–766. https://doi.org/10.1093/brain/113.3.749

Ashtamker, L., & Karni, A. (2013). Motor memory in childhood: Early expression of consolidation phase gains. Neurobiology of Learning and Memory, 106, 26–30. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2013.07.003

Auerbach, S. H., & 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. https://doi.org/10.1136/jnnp.44.5.430

Bara, F., & Morin, M. F. (2013). Does the handwriting style learned in first grade determine the style used in the fourth and fifth grades and influence handwriting speed and quality? A comparison between French and Quebec children. Psychology in the Schools, 50(6), 601–617. http://doi.org/10.1002/pits.21691

Barnea-Goraly, N., Menon, V., Eckert, M., Tamm, L., Bammer, R., Karchemskiy, A., … Reiss, A. L. (2005). White matter development during childhood and adolescence: A cross-sectional diffusion tensor imaging study. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 15(12), 1848–1854. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi062

Basso, A., Taborelli, A., & Vignolo, L. A. (1978). Dissociated disorders of speaking and writing in aphasia. Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry, 41(6), 556–563. https://doi.org/10.1136/jnnp.41.6.556

Beeson, P. M., Rising, K., & Volk, J. (2003). Writing treatment for severe aphasia: Who benefits? Journal of Speech, Language, and Hearing Research: JSLHR, 46(5), 1038–1060. http://doi.org/10.1044/1092-4388

Bengtsson, S. L., Nagy, Z., Skare, S., Forsman, L., Forssberg, H., & Ullén, F. (2005). Extensive piano practicing has regionally specific effects on white matter development. Nature Neuroscience, 8(9), 1148–1150. https://doi.org/10.1038/nn1516

Berninger, V., & Swanson, H. L. (1994). Children's writing: Toward a process theory of the development of skilled writing. In E. C. Butterfield, & J. Carlson (Eds.), Modifying Hayes and flower's model of skilled writing to explain beginning and developing writing (pp. 57–81). London: JAI Press.

Bernstein, N. A. (1947). On the construction of movements. Moscow: Medgiz (in Russian).

Brenneman, K., Massey, C., Machado, S. F., & Gelman, R. (1996). Young children's plans differ for writing and drawing. Cognitive Development, 11(3), 397–419. https://doi.org/10.1016/S0885-2014(96)90011-8

Brownsett, S. L. E., & Wise, R. J. S. (2010). The contribution of the parietal lobes to speaking and writing. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 20(3), 517–523. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp120

Cannonieri, G. C., Bonilha, L., Fernandes, P. T., Cendes, F., & Li, L. M. (2007). Practice and perfect: Length of training and structural brain changes in experienced typists. Neuroreport, 18 (10), 1063–1066. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3281a030e5

Cohen, L., Lehericy, S., Chochon, F., Lemer, C., Rivaud, S., & Dehaene, S. (2002). Language-specific tuning of visual cortex? Functional properties of the visual word form area. Brain, 125(5), 1054–1069. https://doi.org/10.1093/brain/awf094

Connelly, V., Dockrell, J. E., Walter, K., & Critten, S. (2012). Predicting the quality of composition and written language bursts from oral language, spelling, and handwriting skills in children with and without specific language impairment. Written Communication, 29(3), 278–302. https://doi.org/10.1177/0741088312451109

Danna, J., & Velay, J.-L. (2015). Basic and supplementary sensory feedback in handwriting. Frontiers in Psychology, 6. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00169

Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity subserving motor skill learning. Neuron, 72(3), 443–454. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008

de Ajuriaguerra, J. (1971). L' écriture de L'enfant: L' évolution de L' écriture et ses Difficultés. Neuchâtel: Delachaux et Niestlé. (Vol. 1).

Dick, F., Leech, R., Moses, P., & Saccuman, M. C. (2006). The interplay of learning and development in shaping neural organization. Developmental Science, 9(1), 14–17. https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2005.00457.x

Doyon, J., & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. Current Opinion in Neurobiology, 15(2), 161–167. https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004

Doyon, J., Owen, A. M., Petrides, M., Sziklas, V., & Evans, A. C. (1996). Functional anatomy of visuomotor skill learning in human subjects examined with positron emission tomography. The European Journal of Neuroscience, 8(4), 637–648. http://doi.org/10.1111/j.1460-9568.1996.tb01249.x

Doyon, J., Penhune, V., & Ungerleider, L. G. (2003). Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. Neuropsychologia, 41, 252–262. https://doi.org/10.1016/S0028-3932(02)00158-6

Draganski, B., Gaser, C., Busch, V., Schuierer, G., Bogdahn, U., & May, A. (2004). Neuroplasticity: Changes in grey matter induced by training. Nature, 427(6972), 311–312. https://doi.org/10.1038/427311a

Durston, S., Davidson, M. C., Tottenham, N., Galvan, A., Spicer, J., Fossella, J. A., & Casey, B. J. (2006). A shift from diffuse to focal cortical activity with development. Developmental Science, 9 (1), 1–8. https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2005.00454.x

Ellis, A. W. (1982). Spelling and writing (and reading and speaking). In A. W. Ellis (Ed.), Normality and pathology in cognitive functions (pp. 113–146). London: Academic Press.

Ellis, A. W. (1988). Normal writing processes and peripheral acquired dysgraphias. Language and Cognitive Processes, 3 (2), 99–127. https://doi.org/10.1080/01690968808402084

Exner, S. (1881). Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen. Wien: Wilhelm Braumüller.

Flowers, D., Jones, K., Noble, K., VanMeter, J., Zeffiro, T., Wood, F., & Eden, G. (2004). Attention to single letters activates left extrastriate cortex. NeuroImage, 21(3), 829–839. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.10.002

Floyer-Lea, A., & Matthews, P. M. (2005). Distinguishable brain activation networks for short- and long-term motor skill learning. Journal of Neurophysiology, 94(1), 512–518. https://doi.org/10.1152/jn.00717.2004

Galea, J. M., Vazquez, A., Pasricha, N., de Xivry, J.-J. O., & Celnik, P. (2011). Dissociating the roles of the cerebellum and motor cortex during adaptive learning: The motor cortex retains what the cerebellum learns. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 21(8), 1761–1770. https://doi.org/10.1093/cercor/bhq246

Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and non-musicians. The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience, 23(27), 9240–9245.

Giedd, J. N., Blumenthal, J., Jeffries, N. O., Castellanos, F. X., Liu, H. L., Zijdenbos, A. … Rapoport, J. I. (1999). Brain development during childhood and adolescence: A longitudinal MRI study. Nature Neuroscience, 2(10), 861–863. http://doi.org/10.1038/13158

Giedd, J. N., Lalonde, F. M., Celano, M. J., White, S. L., Wallace, G. L., Lee, N. R., & Lenroot, R. K. (2009). Anatomical brain magnetic resonance imaging of typically developing children and adolescents. Journal of the American Academy of Child and Adolescent Psychiatry, 48(5), 465–470. https://doi.org/10.1097/CHI.0b013e31819f2715

Gogtay, N., Giedd, J. N., Lusk, L., Hayashi, K. M., Greenstein, D., Vaituzis, A. C., … Thompson, P. M. (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. Proceedings of the National Academy of Sciences, 101(21), 8174–8179. https://doi.org/10.1073/pnas.0402680101

Golarai, G., Liberman, A., & Grill-Spector, K. (2015). Experience shapes the development of neural substrates of face processing in human ventral temporal Cortex. Cerebral Cortex, bhv314. https://doi.org/10.1093/cercor/bhv314

Grafton, S. T., Woods, R. P., & Tyszka, M. (1994). Functional imaging of procedural motor learning: Relating cerebral blood flow with individual subject performance. Human Brain Mapping, 1(3), 221–234. https://doi.org/10.1002/hbm.460010307

Graham, S., Berninger, V. W., Abbott, R. D., Abbot, S., & Whitaker, D. (1997). Role of mechanics in composing of elementary school students: A New methodological approach. Journal of Educational Psychology, 89(1), 170–182. https://doi.org/10.1037/0022-0663.89.1.170

Graham, S., Berninger, V., Weintraub, N., & Schafer, W. (1998). Development of handwriting speed and legibility in grades 1–9. The Journal of Educational Research, 92(1), 42–52. https://doi.org/10.1080/00220679809597574

Grayson, D. S., & Fair, D. A. (2017). Development of large-scale functional networks from birth to adulthood: A guide to the neuroimaging literature. NeuroImage. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.01.079

Grossberg, S., & Paine, R. W. (2000). A neural model of cortico-cerebellar interactions during attentive imitation and predictive learning of sequential handwriting movements. Neural Networks, 13(8–9), 999–1046. https://doi.org/10.1016/S0893-6080(00)00065-4

Guan, C. Q., Perfetti, C. A., & Meng, W. (2015). Writing quality predicts Chinese learning. Reading and Writing, 28(6), 763–795. https://doi.org/10.1007/s11145-015-9549-0

Haggard, P., Jenner, J., & Wing, A. (1994). Coordination of aimed movements in a case of unilateral cerebellar damage. Neuropsychologia, 32(7), 827–846. https://doi.org/10.1016/0028-3932(94)90021-3

Halsband, U., & Lange, R. K. (2006). Motor learning in man: A review of functional and clinical studies. Journal of Physiology-Paris, 99(4–6), 414–424. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.007

Han, Y., Yang, H., Lv, Y.-T., Zhu, C.-Z., He, Y., Tang, H.-H., … Dong, Q. (2009). Gray matter density and white matter integrity in pianists' brain: A combined structural and diffusion tensor MRI study. Neuroscience Letters, 459(1), 3–6. https://doi.org/10.1016/j.neulet.2008.07.056

Hardwick, R. M., Lesage, E., Eickhoff, C. R., Clos, M., Fox, P., & Eickhoff, S. B. (2015). Multimodal connectivity of motor learning-related dorsal premotor cortex. NeuroImage, 123, 114–128. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.08.024

Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. NeuroImage, 67, 283–297. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.020

Harrington, G. S., Farias, D., Davis, C. H., & Buonocore, M. H. (2007). Comparison of the neural basis for imagined writing and drawing. Human Brain Mapping, 28(5), 450–459. https://doi.org/10.1002/hbm.20286

Hasher, L., & Zacks, R. T. (1979). Automatic and effortful processes in memory. Journal of Experimental Psychology: General, 108(3), 356–388. https://doi.org/10.1037/0096-3445.108.3.356

Hay, L. (1979). Spatial-temporal analysis of movements in children: Motor programs versus feedback in the development of reaching. Journal of Motor Behavior, 11(3), 189–200. https://doi.org/10.1080/00222895.1979.10735187

Hepp-Reymond, M.-C., Chakarov, V., Schulte-Mönting, J., Huethe, F., & Kristeva, R. (2009). Role of proprioception and

vision in handwriting. Brain Research Bulletin, 79(6), 365–370. https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2009.05.013

Hollerbach, J. M. (1981). An oscillation theory of handwriting. Biological Cybernetics, 39, 139–156. https://doi.org/10.1007%2FBF00336740

Hulstijn, W., & van Galen, G. P. (1983). Programming in handwriting: Reaction time and movement time as a function of sequence length. Acta Psychologica, 54(1–3), 23–49. https://doi.org/10.1016/0001-6918(83)90021-5

Hutchinson, S., Lee, L. H.-L., Gaab, N., & Schlaug, G. (2003). Cerebellar volume of musicians. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 13(9), 943–949. https://doi.org/10.1093/cercor/13.9.943

James, K. H., & Atwood, T. P. (2009). The role of sensorimotor learning in the perception of letter-like forms: Tracking the causes of neural specialization for letters. Cognitive Neuropsychology, 26(1), 91–110. https://doi.org/10.1080/02643290802425914

James, K. H., & Engelhardt, L. (2012). The effects of handwriting experience on functional brain development in pre-literate children. Trends in Neuroscience and Education, 1(1), 32–42. https://doi.org/10.1016/j.tine.2012.08.001

James, K. H. (2010). Sensori-motor experience leads to changes in visual processing in the developing brain. Developmental Science, 13(2), 279–288. https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2009.00883.x

Johnson, M. H. (2011). Interactive specialization: A domain-general framework for human functional brain development? Developmental Cognitive Neuroscience, 1(1), 7–21. https://doi.org/10.1016/j.dcn.2010.07.003

Jones, D., & Christensen, C. A. (1999). Relationship between automaticity in handwriting and students' ability to generate written text. Journal of Educational Psychology, 91(1), 44–49. https://doi.org/10.1037/0022-0663.91.1.44

Julius, M. S., & Adi-Japha, E. (2015). Learning of a simple graphomotor task by young children and adults: Similar acquisition but age-dependent retention. Frontiers in Psychology, 6, 215. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00225

Kadmon Harpaz, N., Flash, T., & Dinstein, I. (2014). Scale-invariant movement encoding in the human motor system. Neuron, 81(2), 452–462. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.058

Kandel, S., & Perret, C. (2015). How does the interaction between spelling and motor processes build up during writing acquisition? Cognition, 136, 325–336. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.11.014

Keele, S. W. (1968). Movement control in skilled motor performance. Psychological Bulletin, 70(6), 387–403. https://doi.org/10.1037/h0026739

Kelly, A. M. C., Di Martino, A., Uddin, L. Q., Shehzad, Z., Gee, D. G., Reiss, P. T., … Milham, M. P. (2009). Development of anterior cingulate functional connectivity from late childhood to early adulthood. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 19(3), 640–657. https://doi.org/10.1093/cercor/bhn117

Kelly, A. M. C., & Garavan, H. (2005). Human functional neuroimaging of brain changes associated with practice. Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991), 15(8), 1089–1102. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi005

Kinsbourne, M., & Rosenfield, D. B. (1974). Agraphia selective for written spelling. Brain and Language, 1(3), 215–225. https://doi.org/10.1016/0093-934X(74)90037-6

Kloppel, S., Mangin, J.-F., Vongerichten, A., Frackowiak, R. S. J., & Siebner, H. R. (2010). Nurture versus nature: Long-term impact of forced right-handedness on structure of pericentral Cortex and basal ganglia. Journal of Neuroscience, 30(9), 3271–3275. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4394-09.2010

Klöppel, S., van Eimeren, T., Glauche, V., Vongerichten, A., Münchau, A., Frackowiak, R. S. J., … Siebner, H. R. (2007). The effect of handedness on cortical motor activation during simple bilateral movements. NeuroImage, 34(1), 274–280. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.08.038

Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2011). Human sensorimotor learning: Adaptation, skill, and beyond. Current Opinion in Neurobiology, 21(4), 636–644. https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.06.012

Lajoie, Y., Paillard, J., Teasdale, N., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1992). Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects: Visuoproprioceptive conflict. Neurology, 42(0028-3878), 1104–1106. https://doi.org/10.1212/WNL.42.5.1104

Longcamp, M., Anton, J. L., Roth, M., & Velay, J. L. (2003). Visual presentation of single letters activates a premotor area involved in writing. NeuroImage, 19(4), 1492–1500. https://doi.org/10.1016/S1053-8119(03)00088-0

Longcamp, M., Anton, J.-L., Roth, M., & 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. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2005.01.020

Longcamp, M., Boucard, C., Gilhodes, J. C., Anton, J. L., Roth, M., Nazarian, B., & Velay, J. L. (2008). Learning through hand- or typewriting influences visual recognition of new graphic shapes: Behavioral and functional imaging evidence. Journal of Cognitive Neuroscience, 20(0898–929X (Print)), 802–815. https://doi.org/10.1162/jocn.2008.20504

Longcamp, M., Lagarrigue, A., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Alario, F.-X., & 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. https://doi.org/10.1002/hbm.22606

Longcamp, M., Zerbato-Poudou, M.-T., & Velay, J.-L. (2005). The influence of writing practice on letter recognition in preschool children: A comparison between handwriting and typing. Acta Psychologica, 119(1), 67–79. https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2004.10.019

Lotze, M., Scheler, G., Tan, H.-R. M., Braun, C., & Birbaumer, N. (2003). The musician's brain: Functional imaging of amateurs and professionals during performance and imagery. NeuroImage, 20(3), 1817–1829. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2003.07.018

Magrassi, L., Bongetta, D., Bianchini, S., Berardesca, M., & 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. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.05.046

Manto, M., Bower, J. M., Conforto, A. B., Delgado-García, J. M., da Guarda, S. N. F., Gerwig, M., … Timmann, D. (2012). Consensus paper: Roles of the cerebellum in motor control —The diversity of ideas on cerebellar involvement in movement. Cerebellum (London, England), 11(2), 457–487. https://doi.org/10.1007/s12311-011-0331-9

Margolin, D. I., & Binder, L. (1984). Multiple component agraphia in a patient with atypical cerebral dominance: An error analysis. Brain and Language, 22, 26–40. https://doi.org/10.1016/0093-934X(84)90077-4

Mariën, P., De Smet, H. J., Paquier, P. F., & Verhoeven, J. (2010). Cerebellocerebral diaschisis and postsurgical posterior fossa syndrome in pediatric patients. AJNR. American Journal of Neuroradiology, 31(9), E82;author reply E83. https://doi.org/10.3174/ajnr.A2198

Marquardt, C., Gentz, W., & Mai, N. (1996). On the role of vision in skilled handwriting. In M. L. Simner, C. G. Leedham, & A. J. W. M. Thomassen (Eds.), Handwriting and drawing research: Basic and applied issues (pp. 87–97). Amsterdam: IOS Press.

McKenzie, I. A., Ohayon, D., Li, H., Paes de Faria, J., Emery, B., Tohyama, K., & Richardson, W. D. (2014). Motor skill learning requires active central myelination. Science, 346(6207), 318–322. https://doi.org/10.1126/science.1254960

Menon, V., & Desmond, J. E. (2001). Left superior parietal cortex involvement in writing: Integrating fMRI with lesion evidence. Cognitive Brain Research, 12, 337–340. https://doi.org/10.1016/S0926-6410(01)00063-5

Meulenbroek, R. G. J., & van Galen, G. P. (1988). The acquisition of skilled handwriting: Discontinuous trends in kinematic variables. In Advances in psychology (Vol. 55, pp. 273–281). Elsevier. Retrieved from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0166411508606275

Mills, K. L., Goddings, A.-L., Herting, M. M., Meuwese, R., Blakemore, S.-J., Crone, E. A., … Tamnes, C. K. (2016). Structural brain development between childhood and adulthood: Convergence across four longitudinal samples. NeuroImage, 141, 273–281. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.044.

Milton, J., Solodkin, A., Hluštík, P., & Small, S. L. (2007). The mind of expert motor performance is cool and focused. NeuroImage, 35(2), 804–813. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.01.003

Mojet, J. (1991). Development of graphic skills. In J. Wann, A. M. Wing, & N. Sovik (Eds.), Characteristics of the developing handwriting skill in elementary education (pp. 53–75). London: Academic Press.

Natu, V. S., Barnett, M. A., Hartley, J., Gomez, J., Stigliani, A., & Grill-Spector, K. (2016). Development of neural sensitivity to face identity correlates with perceptual discriminability. The Journal of Neuroscience, 36(42), 10893–10907. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1886-16.2016

Nielsen, J. M. (1946). Agnosia, apraxia, aphasia: Their value in cerebral localization (2nd ed). New York, NY: Paul B. Hoeber https://doi.org/10.1192/bjp.94.395.469-a

Ohno, T., Bando, M., Nagura, H., Ishii, K., & Yamanouchi, H. (2000). Apraxic agraphia due to thalamic infarction. Neurology, 54, 2336–2339. https://doi.org/10.1212/WNL.54.12.2336

Paine, R. W., Grossberg, S., & Van Gemmert, A. W. A. (2004). A quantitative evaluation of the avitewrite model of handwriting learning. Human Movement Science, 23(6), 837–860. https://doi.org/10.1016/j.humov.2004.08.024

Pangelinan, M. M., Hatfield, B. D., & Clark, J. E. (2013). Differences in movement-related cortical activation patterns underlying motor performance in children with and without developmental coordination disorder. Journal of Neurophysiology, 109(12), 3041–3050. https://doi.org/10.1152/jn.00532.2012

Park, I. S., Lee, K. J., Han, J. W., Lee, N. J., Lee, W. T., Park, K. A., & Rhyu, I. J. (2009). Experience-dependent plasticity of cerebellar vermis in basketball players. Cerebellum (London, England), 8(3), 334–339. https://doi.org/10.1007/s12311-009-0100-1

Pascual-Leone, A., Dang, N., Cohen, L. G., Brasilneto, J. P., Cammarota, A., & Hallett, M. (1995). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation daring the acquisition of new fine motor skills. Journal of Neurophysiology, 74, 1037–1045.

Paus, T., Zijdenbos, A. , Worsley, K., Collins, D. L., Blumenhal, J., Giedd, J. N., Rapoport, J. N. Evans, A. C.. (1999). Structural maturation of neural pathways in children and adolescents: in vivo study.. Science, 283(2), 1908–1911.

Paz-Villagrán, V., Danna, J., & Velay, J.-L. (2014). Lifts and stops in proficient and dysgraphic handwriting. Human Movement Science, 33, 381–394. https://doi.org/10.1016/j.humov.2013.11.005

Plamondon, R. (1995a). A kinematic theory of rapid human movements. Part I. Movement representation and generation. Biological Cybernetics, 72(4), 295–307. https://doi.org/10.1007/BF00202785

Plamondon, R. (1995b). A kinematic theory of rapid human movements. Part II. Movement time and control. Biological Cybernetics, 72(4), 309–320. https://doi.org/10.1007/BF00202786

Planton, S., Jucla, M., Roux, F.-E., & Démonet, J.-F. (2013). The "handwriting brain": a meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior, 49(10), 2772–2787. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.05.011

Planton, S., Longcamp, M., Péran, P., Démonet, J.-F., & Jucla, M. (2017). How specialized are writing-specific brain regions? An fMRI study of writing, drawing and oral spelling. Cortex, 88, 66–80. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.11.018

Pontart, V., Bidet-Ildei, C., Lambert, E., Morisset, P., Flouret, L., & Alamargot, D. (2013). Influence of handwriting skills during spelling in primary and lower secondary grades. Frontiers in Psychology, 4. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00818

Puranik, C. S., & Al Otaiba, S. (2012). Examining the contribution of handwriting and spelling to written expression in kinder- garten children. Reading and Writing, 25(7), 1523–1546. https://doi.org/10.1007/s11145-011-9331-x

Purcell, J. J., Turkeltaub, P. E., Eden, G. F., & Rapp, B. (2011). Examining the central and peripheral processes of written word production through meta-analysis. Frontiers in Psychology, 2, 239. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00239

Rapcsak, S. Z., & Beeson, P. M. (2004). The role of left posterior inferior temporal cortex in spelling. Neurology, 62(12),2221–2229. https://doi.org/10.1212/01.WNL.0000130169.60752.C5

Rapp, B., Purcell, J., Hillis, A. E., Capasso, R., & Miceli, G. (2016).Neural bases of orthographic long-term memory and working memory in dysgraphia. Brain: A Journal of Neurology, 139(Pt 2), 588–604. https://doi.org/10.1093/brain/awv348

Richards, T. L., Berninger, V. W., Stock, P., Altemeier, L., Trivedi, P.,& Maravilla, K. (2009). Functional magnetic resonance imaging sequential-finger movement activation differentiat- ing good and poor writers. Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology, 31(8), 967–983. doi:10.1080/13803390902780201

Richards, T. L., Berninger, V. W., Stock, P., Altemeier, L., Trivedi, P.,& Maravilla, K. R. (2011). Differences between good and poor child writers on fMRI contrasts for writing newly taught and highly practiced letter forms. Reading and Writing, 24(5), 493–516. https://doi.org/10.1007/s11145-009-9217-3

Richards, T. L., Grabowski, T. J., Boord, P., Yagle, K., Askren, M., Mestre, Z., … Berninger, V. (2015). Contrasting brain patterns of writing-related DTI parameters, fMRI connec- tivity, and DTI–fMRI connectivity correlations in children with and without dysgraphia or dyslexia. NeuroImage: Clinical,8,408–421. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2015.03.018

Rijntjes, M., Dettmers, C., Büchel, C., Kiebel, S., Frackowiak, R. S. J., & Weiller, C. (1999). A blueprint for movement: Functional and anatomical representations in the human motor system. The Journal of Neuroscience, 19(18), 8043–8048.

Roeltgen, D., & Heilman, K. M. (1983). Apractic agraphia in a patient with normal praxis. Brain and Language, 18, 35–46. https://doi.org/10.1016/0093-934X(83)90004-4

Rosenblum, S., Weiss, P. L., & Parush, S. (2003). Product and process evaluation of handwriting difficulties. Educational Psychology Review, 15(1), 41–81. https://doi.org/10.1023/ A:1021371425220

Rothlein, D., & Rapp, B. (2014). The similarity structure of distrib- uted neural responses reveals the multiple representations of letters. NeuroImage, 89, 331–344. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.054

Roux, F.-E., Draper, L., Köpke, B., & Démonet, J.-F. (2010). Who actually read exner? Returning to the source of the frontal "writing centre" hypothesis. Cortex, 46(9), 1204–1210. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2010.03.001

Roux, F.-E., Dufor, O., Giussani, C., Wamain, Y., Draper, L., Longcamp, M., & Démonet, J.-F. (2009). The graphemic/motor frontal area exner's area revisited. Annals of Neurology, 66(4), 537–545. https://doi.org/10.1002/ana.21804

Rueckriegel, S. M., Blankenburg, F., Burghardt, R., Ehrlich, S., Henze, G., Mergl, R., & Hernáiz Driever, P. (2008). Influence of age and movement complexity on kinematic hand movement parameters in childhood and adolescence. International Journal of Developmental Neuroscience, 26(7), 655–663. https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2008.07.015

Sakurai, Y., Onuma, Y., Nakazawa, G., Ugawa, Y., Momose, T., Tsuji, S., & Mannen, T. (2007). Parietal dysgraphia: Characterization of abnormal writing stroke sequences, char- acter formation and character recall. Behavioural Neurology, 18(2), 99–114. https://doi.org/10.1155/2007/906417

Savion-Lemieux, T., Bailey, J. A., & Penhune, V. B. (2009). Developmental contributions to motor sequence learning. Experimental Brain Research, 195(2), 293–306. https://doi. org/10.1007/s00221-009-1786-5

Schendan, H. E., Searl, M. M., Melrose, R. J., & Stern, C. E. (2003). An FMRI study of the role of the medial temporal lobe in implicit and explicit sequence learning. Neuron, 37(6), 1013–1025. https://doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00123-5

Schmidt, R. A. (1975). A schema theory of discrete motor skill learning. Psychological Review, 82(4), 225–260. https://doi. org/10.1037/h0076770

Schmithorst, V. J., & Wilke, M. (2002). Differences in white matter architecture between musicians and non-musicians: A diffu- sion tensor imaging study. Neuroscience Letters, 321(1–2), 57–60. https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)00054-X

Seitz, R. J., Canavan, A. G. M., Yágüez, L., Herzog, H., Tellmann, L., Knorr, U. … Hömberg, V. (1997). Representations of grapho- motor trajectories in the human parietal cortex: Evidence for controlled processing and automatic performance. European Journal of Neurosciences, 9, 378–389. http://doi.org/10.1111/j.1460-9568.1997.tb01407.x

Shatil, E., Share, D. L., & Levin, I. (2000). On the contribution of kindergarten writing to Grade 1 literacy: A longitudinal study in Hebrew. pp. 1–21.

Siebner, H. R., Limmer, C., Peinemann, A., Drzezga, A., Bloem, B. R., Schwaiger, M., & Conrad, B. (2002). Long-term conse- quences of switching handedness: A positron emission tom- ography study. Journal of Neuroscience, 22(7), 2816–2825.

Smyth, M. M., & Silvers, G. (1987). Functions of vision in the control of handwriting. Acta Psychologica, 65(1),47–64.https://doi.org/10.1016/0001-6918(87)90046-1

Sugihara, G., Kaminaga, T., & Sugishita, M. (2006). Interindividual uniformity and variety of the "writing center": a functional MRI study. NeuroImage, 32(4), 1837–1849. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.035

Swett, B. A., Contreras-Vidal, J. L., Birn, R., & Braun, A. (2010). Neural substrates of graphomotor sequence learning: A combined fMRI and kinematic study. Journal of Neurophysiology, 103(6), 3366–3377. https://doi.org/10.1152/jn.00449.2009

Takayama, Y., Sugishita, M., Akiguchi, I., & Kimura, J. (1994). Isolated Acalculia due to Left Parietal Lesion. Archives of Neurology, 51, 286–291. http://doi.org/10.1001/archneur.1994.00540150084021

Teasdale, N., Forget, R., Bard, C., Paillard, J., Fleury, M., & Lamarre, Y. (1993). The role of proprioceptive information for the pro- duction of isometric forces and for handwriting tasks. Acta Psychologica, 82(0001-6918),179–191. https://doi.org/10.1016/0001-6918(93)90011-F

Teulings, H. L., & Schomaker, L. R. B. (1993). Invariant properties between stroke features in handwriting. Acta Psychologica, 82(1–3), 69–88. https://doi.org/10.1016/0001-6918(93)90005-C

Tucha, O., Tucha, L., & Lange, K. W. (2008). Graphonomics, automaticity and handwriting assessment: Graphonomics, automaticity and handwriting assessment. Literacy, 42(3), 145–155. https://doi.org/10.1111/j.1741-4369.2008.00494.x

Vandenborre, D., van Dun, K., Engelborghs, S., & Mariën, P. (2015). Apraxic agraphia following thalamic damage: Three new cases. Brain and Language, 150, 153–165. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2015.05.011

van Galen, G. P. (1991). Handwriting: Issues for a psychomotor theory. Human Movement Science, 10(2–3), 165–191. https://doi.org/10.1016/0167-9457(91)90003-G

Varley, R., Cowell, P., Gibson, A., & Romanowski, C.(2005). Disconnection agraphia in a case of multiple sclerosis: The isolation of letter movement plans from language. Neuropsychologia, 43(10), 1503–1513.https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.12.011

Viviani, P., & Flash, T. (1995). Minimum-jerk, two-thirds power law, and isochrony: Converging approaches to movement planning. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 21(1), 32–53. https://doi.org/10.1037/0096-1523.21.1.32

Viviani, P., & Stucchi, N. (1989). The effect of movement velocity on form perception: Geometric illusions in dynamic displays. Perception and Psychophysics, 46(3), 266–274. https://doi.org/10.3758/BF03208089

Viviani, P., & Terzuolo, C. (1980). Space-time invariance in learned motor skills. In G. Stelmach, & J. Requin (Eds.), Tutorials in motor behavior (pp. 525–533). Amsterdam: North Holland https://doi.org/10.1016/S0166-4115(08)61967-6

Wilke, M., Krägeloh-Mann, I., & Holland, S. K. (2007). Global and local development of gray and white matter volume in normal children and adolescents. Experimental Brain Research, 178(3), 296–307. https://doi.org/10.1007/s00221-006-0732-z.

Wolpert, D. M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. Science, 269, 1880–1882. http://www.jstor.org/stable/2889276

Yuan, Y., & Brown, S. (2015). Drawing and writing: An ALE meta- analysis of sensorimotor activations. Brain and Cognition, 98, 15–26. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.05.004

Zesiger, P. (1992). L' écriture chez l'enfant de 8 à 12 ans et chez l'adulte. Aspects perceptivo-moteurs et effets linguistiques. Zielinski, B. A., Gennatas, E. D., Zhou, J., & Seeley, W. W. (2010). Network-level structural covariance in the developing brain. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(42), 18191–18196. https://doi.org/10.1073/pnas.1003109107

Zwicker, J. G., Missiuna, C., Harris, S. R., & Boyd, L. A. (2011). Brain activation associated with motor skill practice in children with developmental coordination disorder: An fMRI study. International Journal of Developmental Neuroscience, 29(2), 145–152. https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2010.12.002

2- Deuxième article de revue : Palmis, S., Danna, J., Disarbois E., Velay, J. L., & Longcamp, M. (2018). **Bases Cérébrales de l'écriture et de son apprentissage**. La lettre des neurosciences numéro 55, 25-28

La Lettre

LA LETTRE DES NEUROSCIENCES / **AUTOMNE - HIVER 2018**

NUMÉRO 55

BASES CÉRÉBRALES DE L'ÉCRITURE ET DE SON APPRENTISSAGE

SARAH PALMIS, JEREMY DANNA, ELOÏSE DISARBOIS, JEAN-LUC VELAY & MARIEKE LONGCAMP

(CNRS, Aix Marseille Université LNC, Marseille)

L'écriture est un cas particulier d'apprentissage qui s'étend sur plusieurs années avant d'aboutir à une expertise. Dès 2 ans, avec la production des premières formes graphiques, jusqu'à la fin de l'adolescence, l'apprenti scripteur n'aura de cesse d'améliorer ses habiletés graphiques et d'enrichir ses connaissances orthographiques. Les modèles de l'écriture de mots postulent l'existence de deux types de processus distincts : les processus linguistiques permettant de récupérer l'orthographe du mot, et les processus moteurs permettant de tracer correctement les lettres qui le composent. Dans cet article nous nous concentrerons sur les aspects moteurs de l'écriture. Nous décrirons d'abord l'écriture experte et ses bases neurales. Nous exposerons ensuite l'évolution comportementale ainsi que les changements cérébraux associés à l'acquisition de l'écriture chez l'enfant.

L'écriture experte

Lorsque nous voulons écrire un mot, nous récupérons en mémoire à long terme l'identité des lettres le composant, leurs positions relatives, puis nous activons les « programmes moteurs » correspondant à chaque lettre (1). Le programme moteur est défini comme un code qui spécifie les traits qui composent la lettre et leurs relations spatiales d'une manière abstraite, indépendante de l'effecteur utilisé. Ainsi pour écrire en script la première lettre du mot « lapin », nous savons que nous devons tracer une grande boucle dont le tracé commencera toujours en bas à gauche pour finir en bas à droite. Une fois récupérés, les programmes moteurs sont stockés en mémoire de travail le temps de l'exécution et paramétrés pour que le geste soit adapté au contexte (taille, script ou cursive...). Chez l'adulte expert, ces programmes moteurs sont parfaitement appris et maitrisés : l'écriture est donc complétement automatisée. Cette automatisation se traduit par un geste parfaitement fluide. De plus, elle ne requiert qu'un minimum de ressources attentionnelles qui sont donc disponibles pour gérer le contenu du texte à écrire (sémantique, orthographe…).

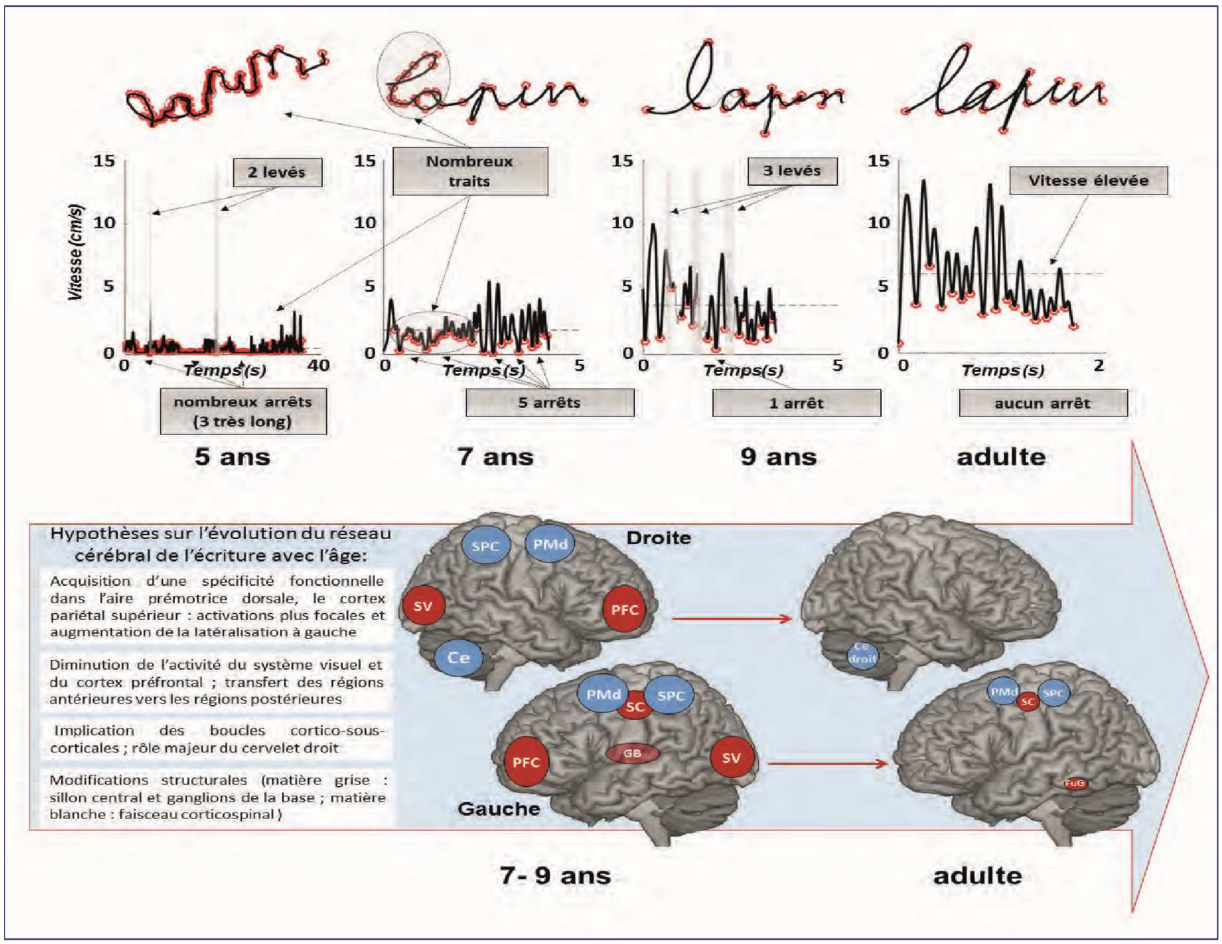


Figure 1 *- Évolution de l'écriture manuscrite au cours de l'apprentissage et du développement. Graphiques du haut : exemples typiques d'écriture manuscrite chez des enfants de 5, 7 et 9 ans, et d'un adulte ainsi que les profils de vitesse associés. Les points rouges indiquent les minima absolus de vitesse et leurs positions dans la trace écrite. Schéma du bas : modélisation d'un cerveau d'enfant*[3] *de 7-9 ans à gauche et d'un adulte à droite montrant la position des principales régions impliquées dans l'écriture manuscrite. Sphères bleues : cœur du réseau moteur de l'écriture manuscrite (PMd = cortex prémoteur dorsal ; SPC = cortex pariétal supérieur ; Ce droit = cervelet droit). Sphères rouges : régions associées (CS = sillon central, position de la main au sein du cortex moteur primaire, SV= système visuel, PFC= cortex préfrontal, FuG=gyrus fusiforme (impliqué dans l'orthographe), GB= ganglions de la base. La taille des sphères correspond à l'étendue des activations.*

Les bases neurales de l'écriture adulte ont d'abord été mises en évidence lors de l'observation de patients atteints d'agraphie apraxique (trouble du geste d'écriture sans détériorations des capacités d'épellation et des habiletés sensorimotrices) résultant de lésions cérébrales. Plus récemment, les méta-analyses d'imagerie cérébrale (2) ont globalement confirmé les données cliniques. De ces études a émergé l'idée de l'existence d'un centre de l'écriture dont la fonction et la position ont été débattues (3, 4). L'aire dite d'Exner est une région du cortex prémoteur dorsal (PMd) gauche, située à la jonction entre le sillon frontal supérieur et le gyrus précentral. Elle a été envisagée dans les premiers travaux comme « centre des images motrices graphiques »(3). Plus récemment, une étude en neuroimagerie lui a prêté une fonction d'interface entre les représentations orthographiques et les représentations motrices spécifiques à l'écriture (4). D'autres cas d'agraphie apraxique ont également été constatés suite à des lésions dans les régions pariétales supérieures gauches et cérébelleuses

[3] Le réseau cérébral de l'écriture chez l'enfant n'étant pas connu, notre schéma représente donc une modélisation hypothétique se basant sur le réseau cérébral de l'apprentissage moteur.

droites (5, 6). Ces deux régions sous-tendraient également des processus moteurs cruciaux pour l'écriture. Pour certains auteurs, le lobule pariétal supérieur (SPL) ne serait pas « un centre de l 'écriture », mais une région motrice de haut niveau avec une connectivité idéale pour interagir avec les réseaux contrôlant le langage et la coordination des gestes complexes de la main dans l'espace (7). Quant au cervelet, on sait que son rôle est majeur dans le contrôle, l'apprentissage et la rétention des habiletés motrices (8). Le PMd gauche, le SPL gauche et le cervelet droit semblent donc s'organiser en un réseau codant la représentation et l'exécution des programmes moteurs. On peut penser que ce réseau, dédié au contrôle de la main dominante acquiert un rôle clé et systématique dans l'écriture à la suite de la pratique du geste dès le plus jeune âge.

L'apprentissage de l'écriture

L'apprentissage de l'écriture est caractérisé par une évolution massive des variables cinématiques du mouvement d'écriture entre 5 et 12 ans. Parmi ces variables, le profil de vitesse et le nombre de pauses (levers ou arrêts) sont les plus pertinents car ils permettent de quantifier la fluidité et donc le degré d'automatisation du geste. Vers 7 ans, les enfants ont un profil de vitesse constitué de nombreuses accélérations, décélérations et pauses car à cette période, l'écriture est composée d'une succession de petits segments réalisés sous contrôle visuel. Avec l'âge, le nombre de minima de vitesse va progressivement diminuer, le profil devient plus lisse, traduisant une plus grande stabilité des programmes moteurs en mémoire (9). Les changements les plus massifs se produisent entre 7 et 9 ans. Les indices cinématiques évoluent plus lentement après 10 ans (voir figure 1).

L'expertise passe également par des changements dans le mode de contrôle dont les plus importants se produisent entre 5 et 10 ans. À 5 ans, l'enfant va d'abord être incapable d'utiliser ses retours sensoriels (visuel, kinesthésique) afin de contrôler son geste. C'est seulement vers l'âge de 7 ans que l'écriture va se faire à l'aide d'un contrôle visuel très important permettant un ajustement en ligne de la trajectoire. Avec la mémorisation des patrons moteurs, l'enfant de 9 -10 ans va automatiser son écriture et va passer à un mode de contrôle plus proactif (9).

Que sait-on des changements cérébraux qui accompagnent cette évolution ?

Conduire des études en neuroimagerie chez l'enfant est complexe. De plus, l'apprentissage de l'écriture interagit probablement avec le développement cérébral, ce qui rend difficile de mesurer son impact.

Pour ces raisons, très peu de travaux se sont intéressés aux corrélats cérébraux de l'écriture chez l'enfant. On sait toutefois que le réseau sensorimoteur de base est déjà bien défini chez les enfants de 6-7 ans, et que sa topographie, son étendue et sa connectivité varient peu entre 6 et 10 ans. D'ailleurs il semblerait que le réseau moteur de l'écriture décrit chez l'adulte soit aussi actif chez l'enfant (10). Cependant, comme adultes et enfants n'ont jamais été comparés jusqu'à présent, on ne sait pas si ce réseau diffère entre les deux groupes dans son étendue ou sa topographie fine. Entre 10 et 12 ans, certains enfants sont susceptibles d'atteindre un bon niveau d'automatisation de l'écriture, alors que d'autres présentent des performances plus faibles. Qu'est-ce qui différencie, sur le plan cérébral, les performances écrites d'un enfant bon ou mauvais scripteur ? Une étude montre qu'une écriture plus performante serait liée à l'implication plus restreinte et focalisée du réseau pariéto-frontal lors de l'apprentissage de nouvelles lettres. Les mauvais scripteurs, eux, montreraient une suractivation des régions extrapariétales, cérébelleuses, et du système visuel (10). On peut aussi prédire plus largement les changements cérébraux en se basant sur l'étude de l'apprentissage moteur, décrit principalement chez l'adulte. Il est composé de deux phases reposant sur des circuits neuronaux différents (8). La première phase, dite « précoce », au début de l'apprentissage, permet une rétention à

court terme. Elle s'accompagne de nombreuses erreurs et d'hésitations ainsi qu'un fort contrôle par retour sensoriel. On peut supposer qu'elle décrit ce qu'on observe en écriture chez les jeunes enfants dès 7 ans. Cette phase précoce repose sur une boucle cortico-cérébelleuse composée des cortex prémoteur dorsal, moteur primaire (M1), pariétal, du thalamus et du cervelet. On y trouve également une forte activation du système visuel. La seconde phase, dite « lente », est caractérisée par des gestes efficaces et précis et permet la mémorisation à long terme. La performance augmente de manière plus limitée. Les habiletés apprises restent stables même sans pratique. On peut supposer que les enfants d'âge intermédiaire, en cours d'automatisation, se trouvent dans cette phase. Cette phase repose sur une boucle cortico-striatale composée des cortex prémoteur dorsal, moteur primaire (M1), pariétal ainsi que du thalamus et des ganglions de la base. Le système visuel y est également beaucoup sollicité et un transfert des activations des zones antérieures vers les zones postérieures du cerveau est observé (11).

Ces changements cérébraux témoignent du passage d'une performance hautement contrôlée à une performance plus automatique. Toutes ces études indiquent que le PMd est systématiquement activé dans des tâches requérant un apprentissage moteur de la main, à toutes les phases, aussi bien chez l'adulte que chez l'enfant (12). Cette implication de PMd dans l'apprentissage pourrait être en lien avec son rôle majeur dans l'écriture experte.

On sait que l'expertise s'accompagne plus généralement de particularités fonctionnelles et structurales dans le cerveau. Par exemple, lorsque des musiciens experts jouent de leur instrument, on observe des activations moins diffuses que pour des non-experts, et localisées autour du réseau moteur cortical et du cervelet (13). Une réorganisation structurale de la matière grise s'opère également aux niveaux de ces régions (13). On peut penser que les mêmes phénomènes se produisent dans le cas de l'écriture (10).

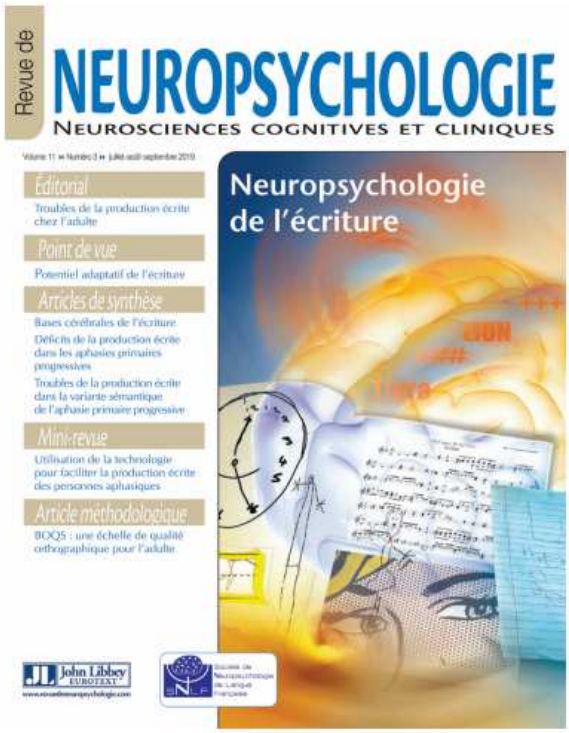
Conclusion

L'apprentissage de l'écriture, qui se fait dès le plus jeune âge, conduit à une expertise primordiale pour l'intégration sociale et professionnelle. Cet apprentissage entraîne des modifications fonctionnelles du cerveau au niveau des aires motrices SPL, PMd et du cervelet (figure 1). Devenir un expert scripteur passe par l'automatisation de l'écriture. Au niveau cérébral cela se traduit par une focalisation des activations autour des régions clés, permettant une mobilisation des ressources plus efficace et une diminution de la charge attentionnelle allouée à la tâche. Les recherches consacrées à l'apprentissage de l'écriture et plus largement à l'apprentissage moteur typique sont encore très peu nombreuses, et mériteraient d'être développées.

Références

(1) G. P. van Galen, Hum Mov Sci. 10, 165–191 (1991).
(2) S. Planton, M. Jucla, F.-E. Roux, J.-F. Démonet, Cortex. 49, 2772–2787 (2013).
(3) S. Exner, Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen (Wilhelm Braumüller, Wien, 1881).
(4) F.-E. Roux et al., Ann. Neurol. 66, 537–545 (2009).
(5) P. Mariën, H. J. De Smet, P. F. Paquier, J. Verhoeven, AJNR Am J Neuroradiol. 31, E82; author reply E83 (2010).
(6) M. P. Alexander, R. S. Fischer, R. Friedman, Arch. Neurol. 49, 246–251 (1992).
(7) E. Segal, M. Petrides, European Journal of Neuroscience. 35, 309–322 (2012).
(8) J. Doyon, H. Benali, Current Opinion in Neurobiology. 15, 161–167 (2005).
(9) S. Palmis, J. Danna, J.-L. Velay, M. Longcamp, Cognitive Neuropsychology, 1–18 (2017).
(10) T. L. Richards et al., Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology. 31, 967–983 (2009).
(11) A. Floyer-Lea, P. M. Matthews, J. Neurophysiol. 94, 512–518 (2005).
(12) R. M. Hardwick, C. Rottschy, R. C. Miall, S. B. Eickhoff, NeuroImage. 67, 283–297 (2013).
(13) R. M. Brown, R. J. Zatorre, V. B. Penhune, in Progress in Brain Research (Elsevier, 2015; https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0079612314000223), vol. 217, pp. 57–86.

3- Troisième article de revue : Palmis, S., Fabiani E. & Longcamp, M. (2019). **Bases cérébrales de l'écriture : orthographe et contrôle moteur de la production**. *Revue de Neuropsychologie*, 11(3), 168-175



Bases cérébrales de l'écriture : orthographe et contrôle moteur de la production

Cerebral bases of writing: spelling and motor control of production

Sarah Palmis, Elie Fabiani, Marieke Longcamp

Pour citer cet article: Palmis S, Fabiani E, Longcamp M. Bases cérébrales de l'écriture : orthographe et contrôle moteur de la production. *Rev Neuropsychol* 2019 ; 11 (3) : 168-175 doi:10.1684/nrp.2019.0514

Rev Neuropsychol

2019 ; 11 (3) : 168-175

Bases cérébrales de l'écriture : orthographe et contrôle moteur de la production

Cerebral bases of writing: spelling and motor control of production

Sarah Palmis, Elie Fabiani, Marieke Longcamp

Laboratoire de neurosciences cognitives, UMR 7291, CNRS - Aix-Marseille université, 13331 Marseille, France
<sarah.palmis@univ-amu.fr>

Pour citer cet article : Palmis S, Fabiani E, Longcamp M. Bases cérébrales de l'écriture : orthographe et contrôle moteur de la production. *Rev Neuropsychol* 2019 ; 11 (3) : 168-175 doi:10.1684/nrp.2019.0514

Résumé

Dans cet article de synthèse, nous décrivons le réseau des aires cérébrales impliquées dans la récupération de l'orthographe des mots, et dans les aspects moteurs de l'écriture manuscrite et de la dactylographie. Ce réseau est essentiellement latéralisé dans l'hémisphère gauche et implique des régions (gyrus fusiforme et gyrus frontal inférieur), systématiquement activées pendant la récupération de la représentation orthographique, et déjà identifiées pour leur rôle dans la lecture. Au niveau moteur, les données actuelles disponibles indiquent que par rapport à des tâches de contrôle impliquant des séquences motrices de complexité équivalente, l'écriture manuscrite et l'écriture au clavier recrutent toutes deux spécifiquement le cortex prémoteur dorsal, le cortex pariétal supérieur et le cervelet droit. Après avoir détaillé les propriétés fonctionnelles de chacune de ces régions, nous discuterons des possibles interactions entre la récupération orthographique et le contrôle moteur au cours de l'écriture.

Mots clés : écriture manuscrite · dactylographie · récupération orthographique · imagerie cérébrale

Abstract

In this review article, we describe the network of brain regions involved in spelling, and in the motor aspects of handwriting and typing. This network is mostly lateralised in the left hemisphere. It contains regions such as the fusiform and inferior frontal gyri, which are systematically activated during spelling retrieval. Both regions have already been identified for their pivotal role in reading. At the motor level, the currently available data indicate that compared to control tasks involving motor sequences of equivalent complexity, handwriting and typing both specifically recruit the dorsal premotor cortex, the superior parietal cortex and the right cerebellum. After discussing the functional properties of each of these regions, we consider the possible interactions between spelling and motor control during writing.

Key words: handwriting · typing · spelling · brain imaging

Introduction

Quelle que soit la modalité de sortie, écriture manuscrite ou au clavier, l'apprentissage de l'écriture s'étend sur une longue période avant d'atteindre le niveau de l'expertise. Deux types de processus sont mis en œuvre dans la tâche d'écriture. Le premier permet la récupération de la représentation orthographique en mémoire à long terme et/ou son assemblage via l'application des correspondances phonographémiques propres à la langue en usage [1]. Lorsque les représentations orthographiques sont récupérées, elles doivent être maintenues actives dans une mémoire de travail, encore appelée « buffer graphémique », le temps de tracer les séquences de lettres ou de les sélectionner sur le clavier. L'ensemble de ces processus sont qualifiés de « centraux », et sont supposés être communs à l'écriture manuscrite et à l'écriture au clavier. Le second type de processus correspond au contrôle moteur manuel qui permet de produire les séries de lettres avec un stylo ou de sélectionner successivement les touches

doi: 10.1684/nrp.2019.0514

du clavier. Ces processus moteurs sont dits « périphériques » [1].

Au niveau périphérique, les approches théoriques et empiriques de l'écriture manuscrite et de l'écriture au clavier sont actuellement très différentes [2, 3]. Certes, il existe des différences très importantes entre ces deux modalités : l'écriture manuscrite est unimanuelle et continue alors que la dactylographie est bimanuelle et discrète. Pour autant, elles reposent probablement sur des processus cognitifs largement communs : l'interface avec l'orthographe [1] ; la mémoire de travail et l'automatisation [2, 3] ainsi que l'apprentissage et le contrôle séquentiels [4].

Les régions cérébrales impliquées dans la récupération de la représentation orthographique

Les processus orthographiques sont principalement sous-tendus par les gyri fusiforme (FuG) et frontal inférieur gauches (IFG) [5, 6].

Traditionnellement, le FuG a été étudié pour son implication dans la lecture. Plus connu sous le nom d'aire visuelle de la forme des mots, le FuG montre une activation importante et relativement spécifique aux mots et chaînes de lettres présentés visuellement [7]. Son implication systématique dans les études de neuro-imagerie s'intéressant aux bases neurales de la production orthographique, dans lesquelles il n'y a pas forcément de présentation visuelle de mots, démontre également que le FuG est tout aussi crucial pour les processus centraux de l'écriture [5, 6]. Ces résultats sont en accord avec les études cliniques dans lesquelles des patients présentent des troubles de la récupération ortho- graphique suite à des lésions occipito-temporales [8, 9]. Le rôle spécifique de cette région dans le stockage des représentations orthographiques des mots en mémoire à long terme, ou dans l'accès à ces représentations, est maintenant bien connu [6, 9]. Ce rôle est confirmé par des données montrant que le FuG est plus fortement activé pour des mots peu fréquents que pour des mots fréquents [10]. De plus, topographiquement, la même région du gyrus fusiforme semble être impliquée dans les tâches de lecture et de production orthographique[1], ce qui appuie les hypothèses cognitives qui postulent l'existence d'un lexique orthographique commun aux deux tâches [11].

L'IFG postérieur gauche (pars opercularis) est aussi activé de manière fiable dans des tâches de récupération orthographique [5, 6]. Cependant, le rôle fonctionnel de cette activation est encore débattu. D'un point de vue cli- nique, il est démontré que des lésions de l'IFG peuvent conduire à une dysgraphie phonologique, c'est-à-dire une difficulté à orthographier des pseudomots en raison d'un déficit des conversions des phonèmes en graphèmes [12]. D'autres données néanmoins montrent que l'IFG joue un rôle similaire à celui du FuG dans le stockage à long terme

[1] Les sujets de l'expérience doivent se prononcer sur la présence d'une lettre dans un mot entendu (ex. la lettre H se trouve-t-elle dans « rythme » ?)

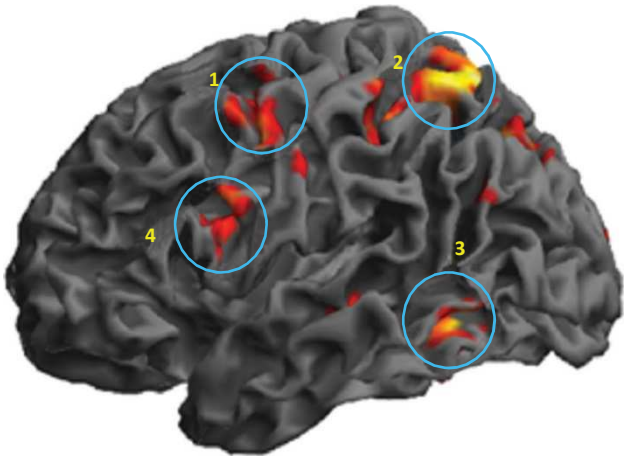


Figure 1. Hémisphère gauche d'un individu représentatif d'un groupe de jeunes adultes pendant l'écriture manuscrite de mots par rapport à une tâche de tracé de boucles. On y retrouve les éléments clés du réseau : cor- tex prémoteur dorsal (1) ; cortex pariétal supérieur (2) ; gyrus fusiforme (3) ; gyrus frontal inférieur/cortex prémoteur ventral (4). Le cervelet droit, très impliqué également, n'est pas représenté. Les régions 3 et 4 sous-tendent les processus centraux. Elles sont donc impliquées également dans la dactylographie. Les régions 1 et 2, et le cervelet droit, sous-tendent les processus périphériques.

des informations orthographiques (même sensibilité à la fréquence lexicale que celle rapportée plus haut pour le FuG [10]). Une dernière hypothèse est basée sur le rôle plus général de cette région dans le contrôle cognitif, et dans la sélection lexicale en modalité orale. Selon cette hypothèse, l'IFG aurait pour fonction de sélectionner l'information dans les contextes où il existe une compétition entre représentations orthographiques, lexicales, conceptuelles et/ou phonologiques [6].

D'autres régions cérébrales ont encore été identifiées dans la production écrite. Le lobule pariétal inférieur gauche est activé dans des tâches de production écrite et semble être sensible à la longueur des mots et jouer un rôle non négligeable dans la mémoire de travail orthographique [10]. Une étude de la cartographie des lésions établie auprès d'un groupe de patients dysgraphiques montre que la grande majorité de ceux qui présentent des troubles de la mémoire de travail orthographique ont en commun des lésions pariétales inférieures gauches, proches du sillon intrapariétal [9].

Enfin, une dernière région à être systématiquement impliquée dans la production écrite est le cortex prémoteur ventral (*figure 1* ; [5]). Dans une étude récente, Longcamp *et al.* [13] ont mis en place un protocole d'acquisition unique dans lequel chaque sujet réalise quatre tâches distinctes : la lecture, l'écriture de lettres, l'écoute des phonèmes correspondants et leur production orale. Parmi un ensemble d'activations largement spécifiques à chaque modalité, les auteurs ont observé des activations prémotrices ventrales

gauches communes aux quatre tâches [13]. L'activation systématique du cortex prémoteur ventral gauche dans l'écriture pourrait donc s'expliquer par le fait que traiter du langage écrit réactive les représentations articulatoires des phonèmes correspondants. En effet, le cortex prémoteur ventral est l'un des constituants majeurs de la voie dorsale du traitement de la parole [14]. Mais, il est aussi reconnu au cortex prémoteur ventral un rôle plus général qui suggère sa contribution dans des tâches cognitives coûteuses, dès lors que ces tâches impliquent l'accès à des représentations verbales. Ainsi, des données récentes montrent que cette zone cérébrale répond également aux tâches du test de Stroop ou de mémoire de travail auditivo-verbale [15].

L'écriture manuscrite

L'apprentissage de l'écriture manuscrite est un processus exigeant qui débute dès l'âge de deux ans, lorsque les premiers mouvements graphiques sont produits, et se ter- mine vers la fin de l'adolescence. L'écriture est guidée par un programme moteur, défini comme un code qui spécifie les traits graphiques qui composent chaque lettre ainsi que leurs relations spatiales, d'une manière indépendante de l'effecteur utilisé, et de la taille des lettres produites [3]. Chez l'adulte expert, les programmes moteurs sont parfaitement appris et maîtrisés : cette automatisation du geste se traduit par un tracé parfaitement fluide. L'automatisation suppose que la tâche peut être réalisée avec une implication attentionnelle minimale et sans interférence avec les autres activités cognitives en cours.

Le réseau cérébral de l'écriture manuscrite experte

Chez un individu donné, l'invariance spatiale de l'écriture d'une production à l'autre, ainsi que l'indépendance de la forme du tracé selon l'effecteur (par exemple, le fait que la forme des lettres reste très similaire que celles-ci soient tracées manuellement avec un stylo ou avec un orteil dans le sable) suggèrent que les patrons moteurs de l'écriture manuscrite sont représentés de manière assez abstraite en mémoire. Des résultats expérimentaux indiquent que l'unité représentée serait la séquence des traits constituant chaque lettre [16]. Des cas de dysgraphies apraxiques pure sont relevés chez des patients qui ont spécifiquement perdu la capacité de former les lettres [17] et laissent supposer que certaines parties du cerveau codent spécifiquement les patterns moteurs graphiques. Mais est-ce vraiment réaliste ? Une explication possible est que certains groupes neuronaux, initialement impliqués dans les transformations visuomotrices et la programmation des mouvements de la main, se spécialisent dans la production écrite sous l'impulsion d'un apprentissage précoce, long et intensif (sachant que l'expertise motrice a un effet important sur le fonctionnement et la structure du système nerveux central [16]).

La plupart des lésions responsables des dysgraphies apraxiques sont localisées dans le lobe pariétal postérieur gauche ou dans le lobe frontal gauche chez les sujets droitiers [18]. Des dysgraphies apraxiques ont également été rapportées à la suite de lésions cérébelleuses [19], et plus rarement dans d'autres régions. Les connaissances issues de l'imagerie cérébrale (principalement IRMf) confirment largement ces données cliniques. Par exemple, la *figure 1* représente l'augmentation du signal BOLD projetée sur le cerveau d'un jeune adulte droitier impliqué dans une tâche d'écriture de mots [20]. Le réseau impliqué est composé de plusieurs régions spécifiques, identifiées par ailleurs dans les études de neuropsychologie clinique et de neuro- imagerie [5].

L'une des régions les plus étudiées de ce réseau est l'aire dite « d'Exner », dans le cortex prémoteur dorsal (PMD) gauche, située à la jonction du sillon frontal supérieur et du gyrus précentral [5]. Des lésions très circonscrites de cette région peuvent induire des dysgraphies pures [17]. De même, la stimulation de cette même région provoque des symptômes de dysgraphie pure, marquée par une déformation des graphèmes, une lenteur et même des « arrêts » de l'écriture [21]). Roux *et al.* (2009) [21] ont également recueilli des données IRMf chez des sujets sains dans une tâche d'écriture sous dictée de mots. Leur analyse a confirmé l'implication du cortex prémoteur dorsal dans cette tâche. Sur cette base, ces mêmes auteurs [21] ont émis l'hypothèse du rôle d'interface que pourrait jouer cette région, nommée GMFA (aire graphémique motrice frontale), entre les représentations orthographiques et les programmes moteurs. La spécificité fonctionnelle de cette région pour l'écriture de symboles linguistiques a été confirmée par l'une de nos études en IRMf dans laquelle nous avons démontré que cette région s'active préférentiellement pour l'écriture des lettres, par rapport à d'autres formes graphiques comme les chiffres [22].

Les régions pariétale supérieure gauche et cérébelleuse droite sont également systématiquement impliquées [5]. Le lobule pariétal supérieur (SPL) est une région motrice de haut niveau, massivement interconnectée avec les aires motrices frontales. Des données électrophysiologiques montrent que les neurones de cette région déchargent lorsque des objets sont saisis ou manipulés dans l'espace. Au cours d'une tâche d'écriture, la stimulation corticale de cette région chez des patients opérés pour une résection tumorale génère tout à la fois des erreurs graphomotrices et des erreurs orthographiques [23]. Pour Magrassi *et al.* (2010) [23], le lobule pariétal supérieur se trouve donc dans une position et état de connectivité idéale, pour interagir avec les réseaux contrôlant le langage et les gestes complexes de la main dans l'espace.

Quant au cervelet, il joue un rôle majeur dans l'apprentissage et la rétention des habiletés motrices [4]. Pour certains auteurs, il mettrait en œuvre des modèles internes, qui permettent à la fois la correction des erreurs en cours d'acquisition d'une habileté et le contrôle d'un mouvement automatisé [24]. L'implication systématique du

cervelet droit dans l'écriture pourrait donc être liée à un rôle initial dans les premières étapes de l'acquisition [4] et, par la suite, dans la rétention des habiletés graphomotrices acquises.

On peut penser que l'ensemble de ce réseau moteur (PMD et SPL gauches ainsi que cervelet droit), dédié au contrôle de la main dominante, acquiert un rôle majeur et systématique dans l'écriture à la suite de la pratique du geste dès le plus jeune âge. Nous avons récemment démontré que l'activité de ce réseau moteur est coordonnée à celle du des régions orthographiques décrites plus haut au cours de l'écriture manuscrite de mots [25].

La représentation cérébrale de l'écriture manuscrite chez les gauchers

Certains cas de patients dysgraphiques gauchers suggèrent une latéralisation inversée des engrammes moteurs de l'écriture [26]. Dans une étude en neuro-imagerie, Siebner *et al.* [27] ont comparé, dans une tâche d'écriture manuscrite, trois groupes de sujets : des droitiers, des gauchers contrariés et des gauchers non contrariés. Ils relèvent que les activations pariétales et prémotrices sont bien latéralisées dans l'hémisphère droit chez les sujets gauchers qui utilisent naturellement leur main dominante pour écrire [21]. Par contre, les activations sont plutôt bilatérales dans le groupe des gauchers contrariés [27]. Ces résultats suggèrent que les représentations motrices de l'écriture tendent à se regrouper dans des régions du cerveau initialement consacrées au contrôle des mouvements de la main dominante. Cela confirme que la distribution du réseau moteur de l'écriture est à la fois déterminée par l'organisation initiale du système moteur et par l'entraînement avec un certain effecteur.

L'écriture sur clavier

L'écriture sur clavier a fait l'objet de nombreuses études au cours des années 1980. L'expertise en dactylographie consiste à associer de façon standardisée un doigt et une lettre. Elle se quantifie généralement en fonction de la vitesse de frappe. Les caractéristiques des erreurs produites et les intervalles inter-frappes reflètent la gestion parallèle des différentes frappes par l'expert. Par exemple, les durées des intervalles inter-manuels sont systématiquement plus courtes que celles des intervalles intra-manuels et les durées des intervalles intra-manuels sont essentielle- ment fonction de la distance entre deux touches [28]. De plus, les erreurs les plus fréquemment commises (omissions, délétions, transpositions ou substitutions) sont liées à la coordination des doigts [28].

Le réseau cérébral impliqué dans la frappe au clavier

Comme nous l'avons mentionné plus haut, les modèles cognitifs de la production écrite postulent que les processus centraux de l'écriture sont communs à toutes les tâches d'écriture [1]. En effet, Purcell *et al.,* [29] ont mis en évidence des activations frontales inférieures et fusiformes gauches dans une tâche de frappe de mots. Cependant, sur le plan périphérique, il est légitime de se demander si un réseau radicalement différent n'interviendrait pas pour programmer les frappes correspondant à un mot.

Si certains auteurs rapportent des cas où l'écriture manuscrite et la dactylographie sont atteintes de manière parallèle [24], il existe quelques observations de dysgraphie touchant plus sélectivement la frappe au clavier chez des sujets pourtant experts [30, 32]. Ces observations, jusqu'ici plutôt anecdotiques, figurent dans la littérature sous le nom de dystypie (pour l'écriture au clavier) ou dystexie (pour l'écriture sur smartphone). Le patient décrit par Otsuki *et al.* [31] présente un trouble plus marqué pour la dactylographie (lenteur anormale de la frappe, substitution de lettres sur base phonologique), sans aphasie, apraxie ou autre trouble neuropsychologique. La lésion relevée chez ce patient englobe une partie de la région précentrale gauche et implique l'opercule frontal ainsi que le pied de la seconde circonvolution frontale, s'étendant jusqu'à une zone proche de PMD, soit l'aire d'Exner. C'est le cas aussi du patient de Ryu *et al.* [32] dont la lésion principale se situe dans la matière blanche immédiatement adjacente au PMD. Des cas de dystypie sont encore rapportés à la suite de lésions pariétales [23]. Il a aussi été mis en évidence des symptômes de dystypie et dysgraphie au cours de la stimulation élec- trique d'une région antérieure du lobule pariétal supérieur à la limite du gyrus post-central, chez un patient, opéré d'une tumeur, qui n'avait jusque-là présenté aucun trouble de l'écriture [23]. Par ailleurs, dans les quelques autres études rapportant des cas de dystypie, les localisations des lésions sont variées (par exemple, le cortex temporopariétal pour le patient décrit par Cook *et al.* [30]).

L'existence de troubles spécifiques à la dactylographie conduirait à penser qu'une spécialisation fonctionnelle de certains réseaux neuronaux a été induite par l'apprentissage intensif de cette modalité d'écriture, ou par la pratique préférentielle d'un type d'écriture. Toutefois, la rareté et la diversité des troubles rapportés nous amènent à nuancer cette hypothèse.

Concernant les études en imagerie fonctionnelle, à notre connaissance seules trois études ont mesuré l'activité cérébrale au cours de la frappe au clavier [29, 33, 34]. La première [33] est basée sur un protocole expérimental utilisant des séquences de frappes de complexité motrice croissante. Les résultats sont ici à interpréter avec prudence, compte tenu du manque de précision des mesures et des analyses de l'époque. Ils montrent toutefois une activation bilatérale, assez similaire pour les séquences de lettres frappées avec une seule main, et celles frappées avec les deux mains, dans plusieurs régions pariétales, pré- motrices et sous-corticales. Les activations relevées dans ces deux conditions de frappe de séquences de lettres sont plus fortes que celles enregistrées pour des séquences unimanuelles dans lesquelles une même lettre est simple-

ment répétée. L'absence de différence significative entre frappes uni- vs bimanuelles est inattendue, mais a néanmoins aussi été observée pour d'autres activités motrices. Les deux autres études ont comparé la frappe de mots à des conditions motrices de contrôle (frappe de séquences de lettres sans signification pré-apprise, ou frappe aléatoire bimanuelle) afin de s'intéresser spécifiquement aux représentations motrices « signifiantes » sur le plan ortho- graphique. Dans les deux cas, les activations enregistrées s'avèrent très comparables à celles observées dans des tâches d'écriture manuscrite, en particulier au niveau du cortex prémoteur dorsal et du cortex pariétal supérieur s'étendant au gyrus postcentral. Higashiyama *et al.* [34] ont comparé la dactylographie à l'écriture manuscrite chez les mêmes sujets et ont observé une activation pariétale localisée au même endroit. Au niveau prémoteur, les activations se superposent en partie tandis que celles observées pour la dactylographie sont plus rostrales que celles relevées pour l'écriture manuscrite. En intégrant des conditions de contrôle appropriées, ces deux études montrent que les activations en dactylographie sont latéralisées, comme l'écriture manuscrite, dans l'hémisphère gauche.

Les données d'imagerie fonctionnelle actuelles semblent donc montrer que les réseaux qui sous-tendent la dactylographie et l'écriture manuscrite, par rapport à des tâches de contrôle impliquant des séquences motrices de complexité équivalente, ne sont pas fondamentalement différents. Ces données remettent en question l'hypothèse de la spécificité fonctionnelle des réseaux neuronaux de l'écriture manuscrite. Les deux tâches ayant des fonctions proches et reposant sur des processus cognitifs en partie communs, il est possible que, chez des participants experts en dactylographie, le réseau cérébral qui se forme se distribue dans les mêmes régions que celui de l'écriture manuscrite. Ce réseau pourrait donc refléter la mise en œuvre de fonctions cognitives communes aux deux activités (mémoire de travail, articulation geste manuel/représentations linguistiques...). Pour certains auteurs, le réseau pariéto-frontal observé systématiquement dans les tâches d'écriture manuscrite et dactylographique entretiendrait un lien avec des fonctions plus générales de mémoire de travail visuospatiale, d'attention et de planification motrice. Rapcsak et Beeson [18] citent des études sur l'écriture manuscrite dans lesquelles des effets liés à la mémoire de travail ont été rapportés dans le PMD et dans le cortex pariétal supérieur [6, 10]. Selon ces auteurs, les activations observées dans l'écriture manuscrite sous-tendraient des opérations cognitives plus générales, nécessaires à la construction d'une carte de l'espace servant à transformer des représentations mentales internes en actions visuomotrices. En effet, l'écriture manuscrite relève davantage d'un comportement visuomoteur impliquant à la fois la mémoire de travail et des transformations visuo- motrices. Bien que les activations mesurées dans des tâches d'attention spatiale, de mémoire de travail viusospatiale et de planification motrice soient distribuées différemment, Ikkai *et al.* [35] ont montré qu'elles se superposent dans plusieurs régions, en particulier dans le sillon intrapariétal et le PMD. Selon Rapcsak et Beeson, ceci expliquerait la proximité des réseaux de l'écriture manuscrite et de la dactylographie [18].

Une autre caractéristique importante de la dactylographie est sa nature séquentielle. Dès le départ, les études comportementales ont insisté sur le fait que plusieurs caractéristiques observables de la frappe au clavier sont présentes en raison du fait que la préparation des différentes lettres se réalise en parallèle, une frappe pouvant être anticipée par l'approche d'une main ou d'un doigt plusieurs frappes en amont [2, 28]. Cela explique que les intervalles inter-frappes peuvent être très courts et que les intervalles entre deux lettres dépendent des lettres qui précèdent et qui suivent (effets contextuels). Pinet *et al.* [36] ont ana- lysé les réponses neuronales évoquées par la préparation de la frappe d'un mot dans les cortex moteurs, avant le début de l'écriture de la première lettre. L'objectif était de mieux caractériser le décours temporel de l'activité de ces régions. Ils ont montré que l'amplitude de l'activation des cortex moteurs droit et gauche dépend de la distribution gauche/droite des touches sur le clavier au-delà de la première frappe : l'activation du cortex moteur controlatéral pour des mots réalisés en condition unimanuelle apparaît plus ample que pour les mots réalisés en condition bimanuelle. Dans cette dernière condition, l'activation diminue proportionnellement au nombre de lettres traitées par la main ipsilatérale [36]. Cela confirme qu'au niveau des circuits cérébraux qui codent les mouvements manuels, les différentes frappes sont programmées avant même la frappe de la première lettre. Cela souligne aussi une caractéristique spécifique à la dactylographie qui relève de l'équilibre qui doit se faire entre l'activation du cortex moteur controlatéral et l'inhibition du cortex moteur ipsilatéral au cours de la séquence de frappes. La rupture de cet équilibre peut induire des troubles spécifiques à cette modalité de production écrite.

Notons enfin qu'une seule étude s'est intéressée aux changement structuraux potentiels liés à la pratique de la dactylographie [37]. Cannonieri *et al.* décrivent des modifications structurales (épaisseur de la matière grise) qui corrèlent avec la durée (en années) de la pratique de la frappe au clavier dans plusieurs régions corticales et cérébelleuses (notamment le cervelet médian bilatéral et l'aire motrice supplémentaire) impliquées dans la pratique d'habiletés bimanuelles.

Les interactions orthographe/geste en écriture manuscrite

Bien que la dissociation entre processus orthographiques et moteurs, et entre leurs substrats neuronaux, soit un fait établi (voir plus haut), la nature de leur relation reste débattue. Selon la position classique de la recherche sur la production du langage, les processus moteurs sont initiés après que les traitements linguistiques soient terminés. Dans le domaine de l'écriture, il est supposé souvent

de manière implicite que l'orthographe doit être récupérée complètement avant que l'information ne soit transmise au niveau moteur, qui fonctionne ainsi de manière indépendante. Les processus orthographiques et moteurs sont ainsi conçus comme discrets et indépendants. Selon une perspective plus récente, le flux des activations entre les niveaux orthographique et moteur est continu, c'est-à-dire que les représentations motrices des lettres sont activées avant que la récupération orthographique ne soit complète- ment terminée. Les variations possibles de l'activation des informations linguistiques auraient un impact sur les traitements moteurs. Cette position est étayée par une série d'études comportementales qui mettent en évidence l'effet des variables orthographiques sur la production de mouvements requis par l'écriture manuscrite ou la frappe au clavier [38, 39].

Ainsi, des analyses de la cinématique de l'écriture manuscrite sur tablette graphique montrent que les mouvements requis par l'écriture des lettres PAR dans les mots PARFUM et PARDON ne sont pas identiques [38]. Les processus de récupération de l'orthographe sont actifs avant même que ne débute l'écriture et continuent vraisemblable- ment à être actifs au cours de la production du mouvement. Ainsi, le mouvement produit pour réaliser le tracé de PAR dans PARFUM est plus coûteux que celui produit pour PAR dans PARDON, car PARFUM est un mot orthographiquement irrégulier–c'est-à-dire qu'il n'y a pas de rapport univoque entre les lettres et les sons–alors que PARDON est régulier. Autrement dit, le résultat du tracé est toujours similaire, mais la production des mouvements est régulée par la complexité orthographique et lexicale du mot. Cet effet de régularité est également modulé par la position de l'irrégularité à l'intérieur du mot CHARISME présente une irrégularité en début de mot alors que celle-ci se situe à la fin du mot INSTINCT. Cela suggère que les processus orthographiques sont toujours actifs lorsque les processus moteurs sont engagés, et qu'ils influencent le contrôle fin du geste. Le même type d'effet peut être observé sur les intervalles inter-frappes en écriture au clavier [39]. Notons que d'autres
études n'ont pas trouvé de résultats en faveur de traitements continus et interactifs [40] et il n'y a actuellement pas de réel consensus.

Afin de trouver des arguments supplémentaires en faveur ou défaveur de cette hypothèse des traitements continus et interactifs en écriture, nous avons récemment mis en place une étude en neuro-imagerie dans laquelle nous couplons des enregistrements d'IRMf avec des données acquises simultanément sur une tablette graphique IRM-compatible. Cela nous permet de créer des modèles statistiques très pré- cis au plan individuel, qui tiennent compte du déroulement temporel à chaque essai. Nous devrions ainsi être en mesure d'observer un effet de la régularité orthographique dans les régions qui codent la récupération orthographique (FuG et IFG) au début de la réponse écrite. En effet, les mots irréguliers sont à la source d'un conflit entre leur orthographe lexicale et leur transcription phonographémique, ce qui provoque une activation plus importante des régions ortho-graphiques. Si les processus orthographiques et moteurs fonctionnent de manière sérielle et indépendante, ces effets d'irrégularité devraient disparaître au cours de la réponse
écrite, au cours de laquelle seuls les processus moteurs devraient être actifs. Par contre, si les processus ortho-graphiques et moteurs fonctionnent de manière continue et interactive, le signal IRMf mesuré à la fin de la production écrite du mot comportant une irrégularité finale (INSTINCT), devrait se maintenir dans les régions orthographiques. En effet, pour ces mots, le conflit orthographique est toujours présent, alors que pour les mots avec une irrégularité initiale, le conflit n'est plus présent et qu'il n'y a pas de conflit par ailleurs pour les mots réguliers. Si le conflit orthographique influence les traitements moteurs, la cinématique de l'écriture et la réponse des régions motrices devraient aussi être affectées par la présence d'une irrégularité. Les résultats de cette étude [25] montrent que conformément à notre hypothèse, le FuG et l'IFG gauches répondent au cours de la réalisation de l'écriture de manière différenciée selon que les mots dictés (*figure 2*) sont réguliers ou irréguliers. En effet, leur activation se maintient pendant l'écriture des dernières lettres, pour les seuls mots dont l'irrégularité se trouve en position finale (INSTINCT). D'autres régions comme le cortex pariétal inférieur, ou le cortex prémoteur ventral, elles-aussi connues pour leur implication dans la récupération orthographique, répondent plus fortement pour les mots irréguliers que pour les mots réguliers pendant la réalisation motrice de l'écriture. La difficulté orthographique semble influencer aussi les traitements moteurs. En effet, la durée d'écriture des lettres correspondant à l'irrégularité dans le mot, CT de INSTINCT ou CH de CHARISME, est allongée, et la réponse du cortex pariétal supérieur gauche et du cervelet droit (deux des régions motrices), est influencée similairement par la régularité orthographique. Pris dans leur ensemble, ces résultats constituent un argument fort en faveur de l'hypothèse d'un fonctionnement parallèle et interactif des traitements orthographiques et moteurs pendant l'écriture.

Si cette conclusion apparaît assez claire pour l'écriture manuscrite, il est possible que ces relations entre traitements orthographiques et moteurs ne soient pas de même nature dans la frappe au clavier. Ainsi, dans une étude utilisant l'électroencéphalographie avec des participants dactylographes experts, Scaltritti *et al.* [40] n'ont pas été en mesure de mettre en évidence une interaction entre les traitements orthographiques et moteurs dans une tâche de dactylographie. Les résultats de leur étude montrent en effet que les potentiels évoqués par les traitements linguistiques et les potentiels enregistrés au-dessus des cor- tex moteurs juste avant la première frappe évoluent de manière indépendante. Les traitements orthographiques qui se produisent en amont de la frappe d'un mot dactylo- graphié n'affectent donc pas les potentiels de préparation motrice. Ce résultat suggère qu'au moins chez les experts, l'architecture cognitive spécifique à la dactylographie ne permet pas d'interactions entre les niveaux de traitement orthographique et moteur, en raison vraisemblablement des

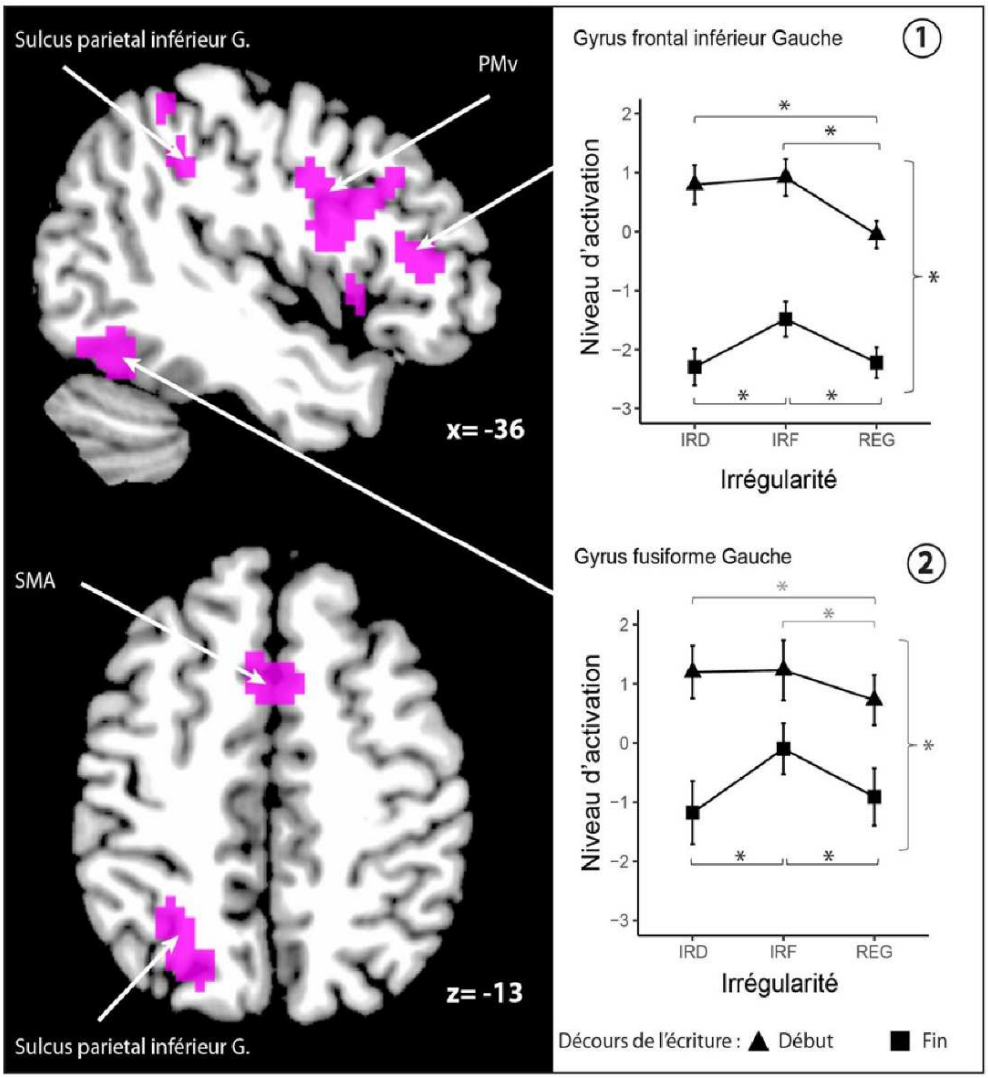


Figure 2. Réseau cérébral dont la réponse varie en fonction de la régularité des mots écrits. Sur le panneau de droite, on voit l'ensemble des régions dont l'activation est plus forte pour les mots irréguliers que pour les mots réguliers au cours de l'écriture manuscrite. On peut identifier les régions connues pour leur implication dans le rappel de l'orthographe. Sur le panneau de droite, le niveau d'activation (valeur moyenne du paramètre statistique pour le groupe de participants à l'étude) est représenté pour les gyri fusiforme (FuG, 1) et frontal inférieur (IFG, 2) gauches, deux régions codant l'orthographe des mots en fonction de la difficulté orthographique du mot écrit et du moment (début ou fin du mouvement d'écriture). L'ensemble du réseau activé est représenté en violet. Les triangles sur les graphiques représentent le niveau du signal en lien avec l'écriture des premières lettres, le signal apparaissant plus fort dans les trois régions quand les mots sont irréguliers (IRB et IRF, mots avec une irrégularité initiale ou finale). Les carrés représentent le niveau du signal en lien avec l'écriture des dernières lettres, et ce signal apparaît plus fort pour les seuls mots dans lesquels l'irrégularité est encore présente (mots IRF).

contraintes d'extrême rapidité imposées par la frappe au clavier, conduisant ces deux niveaux à se structurer en boucles totalement indépendantes [2].

Conclusion

Il reste encore beaucoup à faire pour construire un cadre d'étude commun aux deux modalités de l'écriture : écriture manuscrite et dactylographie. Ce survol de la littérature en neuro-imagerie nous a toutefois montré que ces deux habiletés pourraient être contrôlées par des réseaux globalement similaires. Il est néanmoins important d'obtenir davantage de données et surtout dans le domaine de la dactylographie. Si cette convergence des deux habiletés au plan cérébral devait se confirmer dans l'avenir, elle devrait offrir des perspectives très intéressantes en termes de compréhension des déficits de production écrite, de réhabilitation et d'apprentissage. Par ailleurs, il est possible qu'en dépit de ce large recouvrement des réseaux neuronaux requis par

l'écriture manuscrite et la dactylographie, les relations entre les processus orthographiques et moteurs (et par conséquent la connectivité entre les éléments de ces réseaux) ne soient pas les mêmes dans les deux tâches. En effet, leurs contraintes de rapidité et de précision (et donc de contrôle de l'erreur sur la base du feedback visuel et kinesthésique) sont différentes. Une approche empirique embrassant les deux modalités de l'écriture est donc indispensable dans l'avenir. ■

Liens d'intérêt

les auteures déclarent ne pas avoir de lien d'intérêt en rapport avec cet éditorial.

Références

1. Rapp B, Fischer-Baum S. "Uncovering the cognitive architecture of spelling". In A. Hillis (ed). *Handbook of Adult Language Disorders*. Hove: Psychology Press, 2015. pp. 75-102.
2. Logan GD, Crump MJC. Hierarchical Control of Cognitive Processes. *Psychol Learn Motiv* 2011 ; 54 : 1-27.
3. Van Galen GP. Handwriting: Issues for a psychomotor theory. *Hum Movement Sci* 1991 ; 10 : 165-91.
4. Doyon J, Benali H. Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Curr Opin Neurobiol* 2005 ; 15 : 1611-7.
5. Planton S, Jucla M, Roux FE, *et al*. The « handwriting brain »: a meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. *Cortex* 2013 ; 49 : 2772-87.
6. Purcell JJ, Turkeltaub PR, Eden GF, *et al*. Examining the central and peripheral processes of written word production through meta-analysis. *Front Psychol* 2001 ; 2 : 1-16.
7. Cohen L, Jobert A, Le Bihan D, *et al*. Distinct unimodal and multimodal regions for word processing in the left temporal cortex. *Neuroimage* 2004 ; 23 : 1256-70.
8. Tsapkini K, Rapp B. The orthography-specific functions of the left fusiform gyrus: evidence of modality and category specificity. *Cortex* 2010 ; 46 : 185-205.
9. Rapp B, Purcell JJ, Hillis AE, *et al*. Neural bases of orthographic long-term memory and working memory in dysgraphia. *Brain* 2016 ; 139 : 588-604.
10. Rapp B, Dufor O. The neurotopography of written word production: an fMRI investigation of the distribution of sensitivity to length and frequency. *J Cogn Neurosci* 2011 ; 23 : 4067-81.
11. Rapp B, Lipka K. The literate brain: the relationship between spelling and reading. *J Cogn Neurosci* 2011 ; 23 : 1180-97.
12. Henry ML, Beeson PM, Stark AJ, *et al*. The role of left perisylvian cortical regions in spelling. *Brain Lang* 2007 ; 100 : 44-52.
13. Longcamp M, Hupé J, Ruiz M, *et al.* Shared premotor activity in written and spoken communication.(en revision).
14. Hickok G, Poeppel D. The cortical organization of speech processing. *Nat Rev Neurosci* 2007 ; 8 : 393-402.
15. Fedorenko E, Behr MK, Kanwisher N. Functional specificity for high-level linguistic processing in the human brain. *P Nat Acad Sci* 2011 ; 108 : 16428-33.
16. Palmis S, Danna J, Velay JL, *et al*. Motor control of handwriting in the developing brain: A review. *Cogn Neuropsychol* 2017 ; 34 : 1-18.
17. Anderson SW, Damasio AR, Damasio H. Troubled letters but not numbers. Domain specific cognitive impairments following focal damage in frontal cortex. *Brain* 1990 ; 113 : 749-66.
18. Rapcsak SZ, Beeson PM. "Neuroanatomical correlates of spelling and writing". In : Hillis AE. *The handbook of adult language disorders*. Hove : Psychology Press, 2015. pp : 87-116.
19. Marien P, Verhoeven J, Brouns R, *et al*. Apraxic agraphia following a right cerebellar hemorrhage. *Neurology* 2007 ; 69 : 926-9.
20. Palmis S, Velay JL, Habib M *et al.* Development of the handwriting network: a coupled fMRI and kinematics study in middle-age children (en préparation).
21. Roux FE, Dufor O, Giussani C, *et al*. The graphemic/motor frontal area Exner's area revisited. *Ann Neurol* 2009 ; 66 : 537-45.
22. Longcamp M, Lagarrigue A, Nazarian B, *et al*. Functional spe- cificity in the motor system: Evidence from coupled fMRI and kinematic recordings during letter and digit writing. *Hum Brain Mapp* 2014 ; 35 : 6077-87.
23. Magrassi L, Bongetta D, Bianchini S, *et al*. Central and peripheral components of writing critically depend on a defined area of the dominant superior parietal gyrus. *Brain Res* 2010 ; 1346 : 145-54.
24. Manto M, Bower JM, Conforto AB, *et al*. Consensus paper: roles of the cerebellum in motor control–the diversity of ideas on cerebellar involvement in movement. *Cerebellum* 2012 ; 11 : 457-87.
25. Palmis S, Velay JL, Fabiani E, *et al*. The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study. *Cortex* 2019 ; 113 : 111-27.
26. Margolin DI. Right hemisphere dominance for praxis and left hemisphere dominance for speech in a left-hander. *Neuropsychologia* 1980 ; 18 : 715-9.
27. Siebner HR, Limmer C, Peinemann A, *et al*. Long-term consequences of switching handedness: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 2002 ; 22 : 2816-25.
28. Rumelhart DE, Norman DA. Simulating a Skilled Typist: A Study of Skilled Cognitive-Motor Performance. *Cognitive Sci* 1982 ; 6 : 1-36.
29. Purcell JJ, Napoliello EM, Eden GF. A combined fMRI study of typed spelling and reading. *NeuroImage* 2011 ; 55 : 750-62.
30. Cook FAB, Makin SDJ, Wardlaw J, et al. Dystypia in acute stroke not attributable to aphasia or neglect. *BMJ Case Rep*. 2013 ; pii: bcr2013200257.
31. Otsuki M, Soma Y, Arihiro S, *et al*. Dystypia: isolated typing impairment without aphasia, apraxia or visuospatial impairment. *Eur Neurol* 2002 ; 47 : 136-40.
32. Ryu DW, Kim JS, Yang DW, *et al*. Dystypia without aphasia associated with visuospatial memory impairment in a patient with acute stroke. *Alzheimer Disease and Associated Disorders* 2012 ; 26 : 285-8.
33. Gordon AM, Lee JH, Flament JH, *et al*. Functional magnetic resonance imaging of motor, sensory, and posterior parietal cortical areas during performance of sequential typing movements. *Exp Brain Res* 1998 ; 121 : 153-66.
34. Higashiyama Y, Takeda K, Someya Y, *et al*. The neural basis of typewriting: a functional MRI study. *PLOS One* 2015 ; 10 : 1-20.
35. Ikkai A, Jerde TA, Curtis CE. Perception and Action Selection Dissociate Human Ventral and Dorsal Cortex. *J Cogn Neurosci* 2011 ; 23 : 1494-506.
36. Pinet S, Hamamé CM, Longcamp M, *et al*. Response planning in word typing: Evidence for inhibition. *Psychophysiol* 2015 ; 52 : 524-31.
37. Cannonieri GC, Bonilha L, Fernandes PT, *et al*. Practice and perfect: length of training and structural brain changes in experienced typists. *Neuroreport* 2007 ; 18 : 1063-6.
38. Roux S, McKeeff TJ, Grosjacques G, *et al*. The interaction between central and peripheral processes in handwriting production. *Cognition* 2013 ; 127 : 235-41.
39. Pinet S, Ziegler JC, Alario FX. Typing is writing: Linguistic properties modulate typing execution. *Psychon B Rev* 2016 ; 23 : 1898-906.
40. Scaltritti M, Pinet S, Longcamp M, *et al*. On the functional relationship between language and motor processing in typewriting: an EEG study. *Lang, Cogn Neurosci* 2017 ; 32 : 1086-10

Bibliographie

A

Adi-Japha, E., Badir, R., Dorfberger, S., & Karni, A. (2014). A matter of time: Rapid motor memory stabilization in childhood. *Developmental Science*, *17*(3), 424–433. https://doi.org/10.1111/desc.12132

Afonso, O., & Alvarez, C. J. (2011). Phonological effects in handwriting production: Evidence from the implicit priming paradigm. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *37*(6), 1474.

Ajuriaguerra, J. de, Auzias, M., & Denner, A. (1971). *L'Ecriture de l'Enfant (Tome 1). L'Evolution de l'Ecriture et ses Difficultés*.

Alegria, J., & Mousty, P. (1994). On the development of lexical and non-lexical spelling procedures of French-speaking, normal and disabled children. *Handbook of Spelling: Theory, Process and Intervention*, 211–226.

Alexander, M. P., Fischer, R. S., & Friedman, R. (1992). Lesion localization in apractic agraphia. *Arch. Neurol.*, *49*(3), 246–251.

Anderson, S. W., Damasio, A. R., & Damasio, H. (1990). Troubled letters but not numbers: Domain specific cognitive impairments following focal damage in frontal cortex. *Brain*, *113*, 749–766. (2213).

Ashtamker, L., & Karni, A. (2013). Motor memory in childhood: Early expression of consolidation phase gains. *Neurobiology of Learning and Memory*, *106*, 26–30. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2013.07.003

Auerbach, S. H., & 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.

B

Barnea-Goraly, N., Menon, V., Eckert, M., Tamm, L., Bammer, R., Karchemskiy, A., … Reiss, A. L. (2005). White matter development during childhood and adolescence: A cross-sectional diffusion tensor imaging study. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *15*(12), 1848–1854. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi062

Basso, A., Taborelli, A., & Vignolo, L. A. (1978). Dissociated disorders of speaking and writing in aphasia. *Journal of Neurology, Neurosurgery, and Psychiatry*, *41*(6), 556–563.

Beauregard, M., Chertkow, H., Bub, D., Murtha, S., Dixon, R., & Evans, A. (1997). The neural substrate for concrete, abstract, and emotional word lexica a positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*(4), 441–461.

Beauvois, M. F., & Dérouesné, J. (1981). Lexical or orthographic agraphia. *Brain: A Journal of Neurology*, *104*(Pt 1), 21–49.

Beeson, P. M., Rising, K., & Volk, J. (2003). Writing treatment for severe aphasia: Who benefits? *Journal of Speech, Language, and Hearing Research: JSLHR*, *46*(5), 1038–1060.

Beeson, P., Rapcsak, S., Plante, E., Chargualaf, J., Chung, A., Johnson, S., & Trouard, T. (2003). The neural substrates of writing: A functional magnetic resonance imaging study. *Aphasiology*, *17*(6–7), 647–665. https://doi.org/10.1080/02687030344000067

Bengtsson, S. L., Nagy, Z., Skare, S., Forsman, L., Forssberg, H., & Ullén, F. (2005). Extensive piano practicing has regionally specific effects on white matter development. *Nature Neuroscience*, *8*(9), 1148–1150. https://doi.org/10.1038/nn1516

Berninger, V., & Swanson, H. L. (1994). Children's writing: Toward a process theory of the development of skilled writing. In *Modifying Hayes and Flower's model of skilled writing to explain beginning and developing writing.* (In Butterfield E. C., Carlson J. (Eds.), pp. 57–81). London: JAI Press.

Bernstein, N. (1967). *The coordination and regulation of movements*. New York: Pergamon press.

Bernstein, N. A. (1947). *On the construction of movements.* Moscow: Medgiz (in Russian).

Binder, J. R., Desai, R. H., Graves, W. W., & Conant, L. L. (2009). Where Is the Semantic System? A Critical Review and Meta-Analysis of 120 Functional Neuroimaging Studies. *Cerebral Cortex*, *19*(12), 2767–2796. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp055

Bloemsaat, G., Van Galen, G. P., & Meulenbroek, R. G. (2003). Lateralized effects of orthographical irregularity and auditory memory load on the kinematics of transcription typewriting. *Psychological Research*, *67*(2), 123–133.

Blote, A., Zielstra, E., & Zoetewey, M. (1987). Writing posture and writing movement of children in kindergarten. *Journal of Human Movement Studies*, *13*(7), 323–341.

Bolger, D. J., Hornickel, J., Cone, N. E., Burman, D. D., & Booth, J. R. (2008). Neural correlates of orthographic and phonological consistency effects in children. *Human Brain Mapping*, *29*(12), 1416–1429. https://doi.org/10.1002/hbm.20476

Bonin, P. (2007). *Psychologie du langage. Approche cognitive de la production verbale de mots.* Bruxelles: DeBoeck.

Bonin, P., Chalard, M., Méot, A., & Fayol, M. (2002). The determinants of spoken and written picture naming latencies. *British Journal of Psychology (London, England: 1953)*, *93*(Pt 1), 89–114.

Bonin, P., Collay, S., & Fayol, M. (2008). La consistance orthographique en production verbale écrite: Une brève synthèse. *L'année Psychologique*, *108*(3), 517–546.

Bonin, P., Collay, S., Payola, M., & Méot, A. (2005). Attentional strategic control over nonlexical and lexical processing in written spelling to dictation in adults. *Memory & Cognition*, *33*(1), 59–75.

Bonin, P., & Meot, A. (2002). Writing to dictation in real time in adults: What are the determinants of written latencies. *Advances in Psychology Research*, *16*, 139–165.

Bonin, P., Peereman, R., & Fayol, M. (2001). Do Phonological Codes Constrain the Selection of Orthographic Codes in Written Picture Naming? *J Mem Lang*, *45*(4), 688–720.

Booth, J. R., Burman, D. D., Meyer, J. R., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (2002). Functional anatomy of intra- and cross-modal lexical tasks. *NeuroImage*, *16*(1), 7–22. https://doi.org/10.1006/nimg.2002.1081

Booth, J. R., Burman, D. D., Meyer, J. R., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (2003). Relation between brain activation and lexical performance. *Human Brain Mapping*, *19*(3), 155–169. https://doi.org/10.1002/hbm.10111

Booth, J. R., Burman, D. D., Meyer, J. R., Gitelman, D. R., Parrish, T. B., & Mesulam, M. M. (2004). Development of Brain Mechanisms for Processing Orthographic and Phonologic Representations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(7), 1234–1249. https://doi.org/10.1162/0898929041920496

Borchardt, G. (2012). *L'influence des connaissances graphotactiques sur l'acquisition de l'orthographe lexicale: Étude chez l'enfant d'école élémentaire et chez l'adulte. Psychologie*. . Université René Descartes - Paris V, Paris.

Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, *108*(3), 624–652.

Brass, M., & von Cramon, D. Y. (2002). The role of the frontal cortex in task preparation. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *12*(9), 908–914. https://doi.org/10.1093/cercor/12.9.908

Brass, M., & von Cramon, D. Y. (2004). Decomposing components of task preparation with functional magnetic resonance imaging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(4), 609–620. https://doi.org/10.1162/089892904323057335

Brem, S., Bach, S., Kucian, K., Kujala, J. V., Guttorm, T. K., Martin, E., … Richardson, U. (2010). Brain sensitivity to print emerges when children learn letter–speech sound correspondences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(17), 7939–7944. https://doi.org/10.1073/pnas.0904402107

Brownsett, S. L. E., & Wise, R. J. S. (2010). The contribution of the parietal lobes to speaking and writing. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *20*(3), 517–523. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp120

Brunsdon, R., Coltheart, M., & Nickels, L. (2005). Treatment of irregular word spelling in developmental surface dysgraphia. *Cognitive Neuropsychology*, *22*(2), 213–251.

Bryant, P. E., & Bradley, L. (1983). Psychological strategies and the development of reading and writing. *The Psychology of Written Language: Developmental and Educational Perspectives*, 163–178.

Buchel, C., Price, C., & Friston, K. (1998). A multimodal language region in the ventral visual pathway. *Nature*, *394*(6690), 274–277.

Buetefisch, C. M., Hines, B., Shuster, L., Pergami, P., & Mathes, A. (2011). Motor demand-dependent improvement in accuracy following low-frequency transcranial magnetic stimulation of left motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *106*(4), 1614–1621. https://doi.org/10.1152/jn.00048.2011

Buetefisch, C. M., Revill, K. P., Shuster, L., Hines, B., & Parsons, M. (2014). Motor demand-dependent activation of ipsilateral motor cortex. *Journal of Neurophysiology*, *112*(4), 999–1009. https://doi.org/10.1152/jn.00110.2014

Bullinger, A. (1988). Espace du corps, espace de l'ecriture et de la lecture [Space of the body, space of writing and reading]. *Bulletin Audiophonologique Annales Scientifique. Universite Franche-Comte, IV (Numero Special, 4-5)*, 361–369.

Burgund, E. D., Kang, H. C., Kelly, J. E., Buckner, R. L., Snyder, A. Z., Petersen, S. E., & Schlaggar, B. L. (2002). The feasibility of a common stereotactic space for children and adults in fMRI studies of development. *NeuroImage*, *17*(1), 184–200.

Bush, G., Luu, P., & Posner, M. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(6), 215–222.

C

Cachia, A., Borst, G., Vidal, J., Fischer, C., Pineau, A., Mangin, J.-F., & Houdé, O. (2014). The Shape of the ACC Contributes to Cognitive Control Efficiency in Preschoolers. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *26*(1), 96–106. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00459

Campbell, R., & Butterworth, B. (1985). Phonological dyslexia and dysgraphia in a highly literate subject: A developmental case with associated deficits of phonemic processing and awareness. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *37*(3), 435–475.

Cannonieri, G. C., Bonilha, L., Fernandes, P. T., Cendes, F., & Li, L. M. (2007). Practice and perfect: Length of training and structural brain changes in experienced typists. *Neuroreport*, *18*(10), 1063–1066. https://doi.org/10.1097/WNR.0b013e3281a030e5

Cantlon, J. F., Pinel, P., Dehaene, S., & Pelphrey, K. A. (2011). Cortical Representations of Symbols, Objects, and Faces Are Pruned Back during Early Childhood. *Cerebral Cortex (New York, NY)*, *21*(1), 191–199. https://doi.org/10.1093/cercor/bhq078

Caramazza, A., & Miceli, G. (1990). The structure of graphemic representations. *Cognition*, *37*, 243–297.

Caramazza, A., Miceli, G., Villa, G., & Romani, C. (1987). The role of the Graphemic Buffer in spelling: Evidence from a case of acquired dysgraphia. *Cognition*, *26*(1), 59–85.

Caramazza, Alfonso. (1984). The logic of neuropsychological research and the problem of patient classification in aphasia. *Brain and Language*, *21*(1), 9–20.

Caramazza, Alfonso. (1986). On drawing inferences about the structure of normal cognitive systems from the analysis of patterns of impaired performance: The case for single-patient studies. *Brain and Cognition*, *5*(1), 41–66.

Caramazza, Alfonso. (1997). How many levels of processing are there in lexical access? *Cognitive Neuropsychology*, *14*(1), 177–208.

Carter, C. S. (1998). Anterior Cingulate Cortex, Error Detection, and the Online Monitoring of Performance. *Science*, *280*(5364), 747–749. https://doi.org/10.1126/science.280.5364.747

Caspers, S., Geyer, S., Schleicher, A., Mohlberg, H., Amunts, K., & Zilles, K. (2006). The human inferior parietal cortex: Cytoarchitectonic parcellation and interindividual variability. *NeuroImage*, *33*(2), 430–448. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.06.054

Centanni, T. M., King, L. W., Eddy, M. D., Whitfield-Gabrieli, S., & Gabrieli, J. D. E. (2017). Development of sensitivity versus specificity for print in the visual word form area. *Brain and Language*, *170*, 62–70. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2017.03.009

Chanquoy, L., & Alamargot, D. (2001). Through the Models of Writing. *Bd. von Studies In*.

Chanquoy, L., & Alamargot, D. (2002). Mémoire de travail et rédaction de textes: Évolution des modèles et bilan des premiers travaux. *L'Année Psychologique*, *102*(2), 363–398.

Chapleau, N. (2013). *Effet d'un programme d'intervention orthopédagogique sur la conscience morphologique et la production de mots écrits chez des élèves présentant une difficulté spécifique d'apprentissage de la lecture-écriture*.

Chartrel, E., & Vinter, A. (2006). Rôle des informations visuelles dans la production de lettres cursives chez l'enfant et l'adulte. *L'Année psychologique*, *106*(1), 43–63.

Chase, C. H., & Tallal, P. (1990). A developmental, interactive activation model of the word superiority effect. *Journal of Experimental Child Psychology*, *49*(3), 448–487.

Chiappedi, M., Togni, R., De Bernardi, E., Baschenis, I. M. C., Battezzato, S., Balottin, U., … Bejor, M. (2012). Arm trajectories and writing strategy in healthy children. *BMC Pediatrics*, *12*(1), 173.

Cholewa, J., Mantey, S., Heber, S., & Hollweg, W. (2010). Developmental surface and phonological dysgraphia in German 3rd graders. *Reading and Writing*, *23*(1), 97–127.

Chomsky, C. (1976). *Approaching reading through invented spelling*.

Cloutman, L., Gingis, L., Newhart, M., Davis, C., Heidler-Gary, J., Crinion, J., & Hillis, A. E. (2009). A neural network critical for spelling. *Ann. Neurol.*, *66*(2), 249–253. https://doi.org/10.1002/ana.21693

Cohen, L., Dehaene, S., Naccache, L., Lehericy, S., Dehaene-Lambertz, S., Henaff, M. A., & 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*, 291–307. (2197).

Cohen, L., Martinaud, O., Lemer, C., Lehéricy, S., Samson, Y., Obadia, M., … Dehaene, S. (2003). Visual word recognition and the left and right hemispheres: Anatomical and functional correlates of peripheral alexias. *Cerebral Cortex*, *13*, 1313–1333. (cohen2003.pdf).

Cohen, Laurent, Jobert, A., Le Bihan, D., & Dehaene, S. (2004). Distinct unimodal and multimodal regions for word processing in the left temporal cortex. *NeuroImage*, *23*(4), 1256–1270. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2004.07.052

Cohen, Laurent, Lehericy, S., Chochon, F., Lemer, C., Rivaud, S., & Dehaene, S. (2002). Language-specific tuning of visual cortex? Functional properties of the Visual Word Form Area. *Brain*, *125*(5), 1054–1069.

Coltheart, M. (2015). What kinds of things cause children's reading difficulties? *Australian Journal of Learning Difficulties*, *20*(2), 103–112.

Coltheart, M. (2017). The assumptions of cognitive neuropsychology: Reflections on Caramazza (1984, 1986). *Cognitive Neuropsychology*, *34*(7–8), 397–402.

Connelly, V., Dockrell, J. E., Walter, K., & Critten, S. (2012). Predicting the Quality of Composition and Written Language Bursts From Oral Language, Spelling, and Handwriting Skills in Children With and Without Specific Language Impairment. *Written Communication*, *29*(3), 278–302. https://doi.org/10.1177/0741088312451109

Cook, F. A. B., Makin, S. D., Wardlaw, J., & Dennis, M. S. (2013). Dystypia in acute stroke not attributable to aphasia or neglect. *Case Reports*, *2013*, bcr2013200257.

Copley, J., & Ziviani, J. (1990). Kinaesthetic sensitivity and handwriting ability in grade one children. *Australian Occupational Therapy Journal*, *37*(1), 39–43.

Creuzet-Kraemer, V., & Pasa, L. (2009). L'écriture inventée: Que signifie écrire une lettre pour une syllabe? *Spirale-Revue de Recherches En Éducation*, *44*(1), 31–47.

Croisile, B., Trillet, M., Laurent, B., Latombe, D., & Schott, B. (1989). [Lexical agraphia caused by left temporoparietal hematoma]. *Revue Neurologique*, *145*(4), 287–292.

D

Dafotakis, M., Grefkes, C., Eickhoff, S. B., Karbe, H., Fink, G. R., & Nowak, D. A. (2008). Effects of rTMS on grip force control following subcortical stroke. *Experimental Neurology*, *211*(2), 407–412. https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2008.02.018

Damian, M. F. (2003). Articulatory duration in single-word speech production. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *29*(3), 416.

Damian, M. F., & Stadthagen-Gonzalez, H. (2009). Advance planning of form properties in the written production of single and multiple words. *Language and Cognitive Processes*, *24*(4), 555–579. https://doi.org/10.1080/01690960802346500

Danna, Jérémy, & Velay, J.-L. (2015). Basic and supplementary sensory feedback in handwriting. *Frontiers in Psychology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00169

Danna, Jérémy, Paz-Villagrán, V., & Velay, J.-L. (2013). Signal-to-Noise velocity peaks difference: A new method for evaluating the handwriting movement fluency in children with dysgraphia. *Research in Developmental Disabilities*, *34*(12), 4375–4384. https://doi.org/10.1016/j.ridd.2013.09.012

Danna, Jeremy, Velay, J.-L., & Albaret, J.-M. (2016). Dysgraphies. In *Traité de Neurolinguistique* (Eds, pp. 337–346). Bruxelles: De Boeck.

Dayan, E., & Cohen, L. G. (2011). Neuroplasticity Subserving Motor Skill Learning. *Neuron*, *72*(3), 443–454. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.10.008

De Bastiani, P., & Barry, C. (1989). A cognitive analysis of an acquired dysgraphic patient with an "allographic" writing disorder. *Cognitive Neuropsychology*, *6*(1), 25–41.

De Smet, H. J., Engelborghs, S., Paquier, P. F., De Deyn, P. P., & Mariën, P. (2011). Cerebellar-induced apraxic agraphia: A review and three new cases. *Brain and Cognition*, *76*(3), 424–434. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2010.12.006

Dehaene, S., Cohen, L., Morais, J., & Kolinsky, R. (2015). Illiterate to literate: Behavioural and cerebral changes induced by reading acquisition. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(4), 234–244. https://doi.org/10.1038/nrn3924

Dehaene, S., Jobert, A., Naccache, L., Ciuciu, P., Poline, J.-B., Le Bihan, D., & Cohen, L. (2004). Letter binding and invariant recognition of masked words: Behavioral and neuroimaging evidence. *Psychological Science*, *15*(5), 307–313.

Dehaene-Lambertz, G., Monzalvo, K., & Dehaene, S. (2018). The emergence of the visual word form: Longitudinal evolution of category-specific ventral visual areas during reading acquisition. *PLOS Biology*, *16*(3), e2004103. https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2004103

Dejerine, J. (1891). Sur un cas de cécité verbale avec agraphie suivi d'autopsie. *Mémoires de la Société de Biologie*, *3*, 197–201.

Delattre, M., Bonin, P., & Barry, C. (2006). Written spelling to dictation: Sound-to-spelling regularity affects both writing latencies and durations. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, *32*(6), 1330–1340. https://doi.org/10.1037/0278-7393.32.6.1330

Dell, G. S. (1986). A spreading-activation theory of retrieval in sentence production. *Psychological Review*, *93*(3), 283–321.

Derrfuss, J., Brass, M., Neumann, J., & von Cramon, D. Y. (2005). Involvement of the inferior frontal junction in cognitive control: Meta-analyses of switching and Stroop studies. *Human Brain Mapping*, *25*(1), 22–34. https://doi.org/10.1002/hbm.20127

Döhla, D., & Heim, S. (2016). Developmental Dyslexia and Dysgraphia: What can We Learn from the One About the Other? *Frontiers in Psychology*, *6*, 2045. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.02045

Doya, K. (2000). Complementary roles of basal ganglia and cerebellum in learning and motor control. *Current Opinion in Neurobiology*, *10*(6), 732–739.

Doyon, J., Owen, A. M., Petrides, M., Sziklas, V., & Evans, A. C. (1996). Functional anatomy of visuomotor skill learning in human subjects examined with positron emission tomography. *The European Journal of Neuroscience*, *8*(4), 637–648.

Doyon, J., Penhune, V., & Ungerleider, L. G. (2003). Distinct contribution of the cortico-striatal and cortico-cerebellar systems to motor skill learning. *Neuropsychologia*, *41*, 252–262. (e).

Doyon, Julien, & Benali, H. (2005). Reorganization and plasticity in the adult brain during learning of motor skills. *Current Opinion in Neurobiology*, *15*(2), 161–167. https://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.004

Doyon, Julien, & Ungerleider, L. G. (2002). Functional anatomy of motor skill learning. In *Neuropsychology of memory, 3rd ed* (pp. 225–238). New York, NY, US: The Guilford Press.

Draganski, B., Gaser, C., Busch, V., Schuierer, G., Bogdahn, U., & May, A. (2004). Neuroplasticity: Changes in grey matter induced by training. *Nature*, *427*(6972), 311–312. https://doi.org/10.1038/427311a

Duncan, J., & Owen, A. M. (2000). Common regions of the human frontal lobe recruited by diverse cognitive demands. *Trends in Neurosciences*, *23*(10), 475–483.

Durston, S., Davidson, M. C., Tottenham, N., Galvan, A., Spicer, J., Fossella, J. A., & Casey, B. J. (2006). A shift from diffuse to focal cortical activity with development. *Developmental Science*, *9*(1), 1–8. https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2005.00454.x

E

Ehri, L. C. (1980). The development of orthographic images. *Cognitive Processes in Spelling*, *495*, 516.

Ehri, L. C. (1986). Sources of difficulty in learning to spell and read. *Advances in Developmental & Behavioral Pediatrics*, *7*, 121–195.

Ellenblum, G., Purcell, J. J., Song, X., & Rapp, B. (2019). High-level Integrative Networks: A Resting-state fMRI Investigation of Reading and Spelling. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *31*(7), 961–977.

Ellis, Andrew W. (1982). Spelling and writing (and reading and speaking). In *A.W. Ellis (Ed.), Normality and pathology in cognitive functions.* (pp. 113–146). Academic Press.

Ellis, A.W. (1988). Normal writing processes and peripheral acquired dysgraphias. *Language and Cognitive Processes*, *3*(2), 99–127.

Esteban, O., Birman, D., Schaer, M., Koyejo, O. O., Poldrack, R. A., & Gorgolewski, K. J. (2017). MRIQC: Advancing the automatic prediction of image quality in MRI from unseen sites. *PLOS ONE*, *12*(9), e0184661. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184661

Everts, R., Lidzba, K., Wilke, M., Kiefer, C., Mordasini, M., Schroth, G., … Steinlin, M. (2009). Strengthening of laterality of verbal and visuospatial functions during childhood and adolescence. *Human Brain Mapping*, *30*(2), 473–483.

Exner, S. (1881). *Untersuchungen über die Localisation der Functionen in der Grosshirnrinde des Menschen*. Wien: Wilhelm Braumüller.

F

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., & Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *78*(6), 447–455. https://doi.org/10.1016/0013-4694(91)90062-9

Fayol, M. (2008). Apprendre à orthographier la morphologie. *Orthographier*, 197–210.

Fayol, Michel, Rieben, L., & Perfetti, C. (1997). *Des orthographes et leur acquisition*. Lausanne: Delachaux et Niestlé.

Feder, K. P., & Majnemer, A. (2007). Handwriting development, competency, and intervention. *Developmental Medicine & Child Neurology*, *49*(4), 312–317. https://doi.org/10.1111/j.1469-8749.2007.00312.x

Feder, K. P., Majnemer, A., Bourbonnais, D., Platt, R., Blayney, M., & Synnes, A. (2005). Handwriting performance in preterm children compared with term peers at age 6 to 7 years. *Developmental Medicine and Child Neurology*, *47*(3), 163–170.

Fedorenko, E., Behr, M. K., & Kanwisher, N. (2011). Functional specificity for high-level linguistic processing in the human brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(39), 16428–16433. https://doi.org/10.1073/pnas.1112937108

Fedorenko, Evelina, Duncan, J., & Kanwisher, N. (2013). Broad domain generality in focal regions of frontal and parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *110*(41), 16616–16621. https://doi.org/10.1073/pnas.1315235110

Ferreiro, E., & Gomez Palacio, M. (1988). *Lire-écrire à l'école: Comment s'y aprennent-ils ?* Lyon: CRDP.

Ferreiro, Emilia, & Teberosky, A. (1982). *Literacy before schooling.* ERIC.

Fiez, J. A., Balota, D. A., Raichle, M. E., & Petersen, S. E. (1999). Effects of lexicality, frequency and spelling-to-sound consistency on the functional anatomy of reading. *Neuron*, *24*, 205–218. (2223).

Fiez, J. A., & Petersen, S. E. (1998). Neuroimaging studies of word reading. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, *95*(3_ _), 914–921. (1910 ; e).

Fink, A., Oppenheim, G. M., & Goldrick, M. (2018). Interactions between lexical access and articulation. *Language, Cognition and Neuroscience*, *33*(1), 12–24. https://doi.org/10.1080/23273798.2017.1348529

Floyer-Lea, A., & Matthews, P. M. (2005). Distinguishable brain activation networks for short- and long-term motor skill learning. *Journal of Neurophysiology*, *94*(1), 512–518. https://doi.org/10.1152/jn.00717.2004

Freeman, Frank N. (1959). A new handwriting scale. *The Elementary School Journal*, *59*(4), 218–221.

Freeman, Frank Nugent. (1914). Experimental analysis of the writing movement. *The Psychological Monographs*, *17*(4), 1.

Friston, Karl J, Williams, S., Howard, R., Frackowiak, R. S., & Turner, R. (1996). Movement-related effects in fMRI time-series. *Magnetic Resonance in Medicine*, *35*(3), 346–355.

Friston, K.J. (1996). Imaging cognitive anatomy. *Trends Cogn Sci.* (2224).

Frith, U. (1980). *Cognitive processes in spelling.*

Frith, U. (1985). Beneath the surface of developmental dyslexia. *Surface Dyslexia*, *32*, 301–330.

G

Galea, J. M., Vazquez, A., Pasricha, N., de Xivry, J.-J. O., & Celnik, P. (2011). Dissociating the roles of the cerebellum and motor cortex during adaptive learning: The motor cortex retains what the cerebellum learns. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *21*(8), 1761–1770. https://doi.org/10.1093/cercor/bhq246

Gaser, C., & Schlaug, G. (2003). Brain structures differ between musicians and non-musicians. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *23*(27), 9240–9245.

Gehring, W. J., Goss, B., Coles, M. G. H., Meyer, D. E., & Donchin, E. (1993). A Neural System for Error Detection and Compensation. *Psychological Science*, *4*(6), 385–390. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.1993.tb00586.x

Gentry, J. R. (1982). An Analysis of Developmental Spelling in "GNYS AT WRK." *The Reading Teacher*, *36*(2), 192–200.

Gerloff, C. (1997). Stimulation over the human supplementary motor area interferes with the organization of future elements in complex motor sequences. *Brain*, *120*(9), 1587–1602. https://doi.org/10.1093/brain/120.9.1587

Gibson, E. J., Gibson, J. J., Pick, A. D., & Osser, H. (1962). A developmental study of the discrimination of letter-like forms. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *55*(6), 897–906. (2875).

Giedd, Jay N., Lalonde, F. M., Celano, M. J., White, S. L., Wallace, G. L., Lee, N. R., & Lenroot, R. K. (2009). Anatomical brain magnetic resonance imaging of typically developing children and adolescents. *Journal of the American Academy of Child and Adolescent Psychiatry*, *48*(5), 465–470. https://doi.org/10.1097/CHI.0b013e31819f2715

Giedd, J.N., Blumenthal, J., Jeffries, N. O., Rajapakse, J. C., Vaituzis, A. C., Liu, H., … Castellanos, F. X. (1999). Development of the human corpus callosum during childhood and adolescence: A longitudinal MRI study. *Prog Neuro Psych Biol Psych*, *23*(4), 571–588.

Gimenez, P., Bugescu, N., Black, J. M., Hancock, R., Pugh, K., Nagamine, M., … Hoeft, F. (2014). Neuroimaging correlates of handwriting quality as children learn to read and write. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 155. https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00155

Glezer, L. S., Kim, J., Rule, J., Jiang, X., & Riesenhuber, M. (2015). Adding words to the brain's visual dictionary: Novel word learning selectively sharpens orthographic representations in the VWFA. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *35*(12), 4965–4972. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4031-14.2015

Gogtay, N., Giedd, J. N., Lusk, L., Hayashi, K. M., Greenstein, D., Vaituzis, A. C., … Thompson, P. M. (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(21), 8174–8179. https://doi.org/10.1073/pnas.0402680101

Goldberg, G. (1985). Supplementary motor area structure and function: Review and hypotheses. *Behavioral and Brain Sciences*, (8), 567–567. (2655).

Goodnow, J. J., & Levine, R. A. (1973). “The grammar of action”: Sequence and syntax in children’s copying. *Cognitive Psychology*, *4*, 82–98. (2164).

Gordon, A. M., Lee, J.-H., Flament, D., Ugurbil, K., & Ebner, T. J. (1998). Functional magnetic resonance imaging of motor, sensory, and posterior parietal cortical areas during performance of sequential typing movements. *Experimental Brain Research*, *121*(2), 153–166. https://doi.org/10.1007/s002210050447

Goswami, U. (1988). Children’s use of analogy in learning to spell. *British Journal of Developmental Psychology*, *6*(1), 21–33.

Goulandris, N. K., & Snowling, M. (1991). Visual memory deficits: A plausible cause of developmental dyslexia? Evidence from a single case study. *Cognitive Neuropsychology*, *8*(2), 127–154.

Grafton, S. T., Woods, R. P., & Tyszka, M. (1994). Functional imaging of procedural motor learning: Relating cerebral blood flow with individual subject performance. *Hum Brain Mapp*, *1*(3), 221–234. https://doi.org/10.1002/hbm.460010307

Graham, S., Berninger, V. W., Abbott, R. D., Abbot, S., & Whitaker, D. (1997). Role of Mechanics in Composing of Elementary School Students: A New Methodological Approach. *Journal of Educational Psychology*, *89*(1), 170–182.

Graham, Steve, Berninger, V., Weintraub, N., & Schafer, W. (1998). Development of Handwriting Speed and Legibility in Grades 1–9. *The Journal of Educational Research*, *92*(1), 42–52. https://doi.org/10.1080/00220679809597574

Grainger, J., Rey, A., & Dufau, S. (2008). Letter perception: From pixels to pandemonium. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*(10), 381–387. https://doi.org/10.1016/j.tics.2008.06.006

Graves, W. W., Desai, R., Humphries, C., Seidenberg, M. S., & Binder, J. R. (2010). Neural systems for reading aloud: A multiparametric approach. *Cereb. Cortex*, *20*(8), 1799–1815. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp245

Grayson, D. S., & Fair, D. A. (2017). Development of large-scale functional networks from birth to adulthood: A guide to the neuroimaging literature. *NeuroImage*. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2017.01.079

Grossberg, S., & Paine, R. W. (2000). A neural model of cortico-cerebellar interactions during attentive imitation and predictive learning of sequential handwriting movements. *Neural Networks*, *13*(8–9), 999–1046.

Guan, C. Q., Perfetti, C. A., & Meng, W. (2015). Writing quality predicts Chinese learning. *Reading and Writing*, *28*(6), 763–795. https://doi.org/10.1007/s11145-015-9549-0

H

Haggard, P., Jenner, J., & Wing, A. (1994). Coordination of aimed movements in a case of unilateral cerebellar damage. *Neuropsychologia*, *32*(7), 827–846.

Halsband, U., & Lange, R. K. (2006). Motor learning in man: A review of functional and clinical studies. *Journal of Physiology-Paris*, *99*(4), 414–424. https://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2006.03.007

Hanley, J. R., Hastie, K., & Kay, J. (1992). Developmental surface dyslexia and dysgraphia: An orthographic processing impairment. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *44*(2), 285–319.

Hannagan, T., Amedi, A., Cohen, L., Dehaene-Lambertz, G., & Dehaene, S. (2015). Origins of the specialization for letters and numbers in ventral occipitotemporal cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*(7), 374–382.

Hardwick, R. M., Rottschy, C., Miall, R. C., & Eickhoff, S. B. (2013). A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *NeuroImage*, *67*, 283–297. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.020

Harrington, G. S., Farias, D., Davis, C. H., & Buonocore, M. H. (2007). Comparison of the neural basis for imagined writing and drawing. *Human Brain Mapping*, *28*(5), 450–459. https://doi.org/10.1002/hbm.20286

Hasher, L., & Zacks, R. T. (1979). Automatic and effortful processes in memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, *108*(3), 356–388. https://doi.org/10.1037/0096-3445.108.3.356

Hay, L. (1978). Accuracy of children on an open-loop pointing task. *Perceptual and Motor Skills*, *47*, 1079–1082. (0074).

Henderson, E. H. (1985). *Teaching Spelling*. Houghton Mifflin.

Henry, M. L., Beeson, P. M., Stark, A. J., & Rapcsak, S. Z. (2007a). The role of left perisylvian cortical regions in spelling. *Brain and Language*, *100*(1), 44–52. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2006.06.011

Henry, M. L., Beeson, P. M., Stark, A. J., & Rapcsak, S. Z. (2007b). The role of left perisylvian cortical regions in spelling. *Brain and Language*, *100*(1), 44–52. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2006.06.011

Hepp-Reymond, M.-C., Chakarov, V., Schulte-Mönting, J., Huethe, F., & Kristeva, R. (2009). Role of proprioception and vision in handwriting. *Brain Research Bulletin*, *79*(6), 365–370. https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2009.05.013

Hickok, G., & Poeppel, D. (2007). The cortical organization of speech processing. *Nature Reviews Neuroscience*, *8*(5), 393–402.

Higashiyama, Y., Takeda, K., Someya, Y., Kuroiwa, Y., & Tanaka, F. (2015). The Neural Basis of Typewriting: A Functional MRI Study. *PLOS ONE*, *10*(7), e0134131. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134131

Hillis, A. E., Kane, A., Tuffiash, E., Beauchamp, N. J., Barker, P. B., Jacobs, M. A., & Wityk, R. J. (2002). Neural substrates of the cognitive processes underlying spelling: Evidence from MR diffusion and perfusion imaging. *Aphasiology*, *16*(4–6), 425–438.

Hillis, A., & Rapp, B. (2004). Cognitive and neural substrates of written language comprehension and production. *The New Cognitive Neurosciences*, *3*, 755–788.

Hodges, J. R. (1991). Pure apraxic agraphia with recovery after drainage of a left frontal cyst. *Cortex*, *27*, 469–473.

Hoeft, F., Ueno, T., Reiss, A. L., Meyler, A., Whitfield-Gabrieli, S., Glover, G. H., … Jo, B. (2007). Prediction of children's reading skills using behavioral, functional, and structural neuroimaging measures. *Behavioral Neuroscience*, *121*(3), 602.

Hollis, A., Zewdie, E., Kuo, H., Hilderley, A., & Kirton, A. (2019). Pediatric transcranial static magnetic field stimulation to improve motor learning: The PSTIM trial. *Brain Stimulation: Basic, Translational, and Clinical Research in Neuromodulation*, *12*(2), 526. https://doi.org/10.1016/j.brs.2018.12.732

Horn, C. C., & Manis, F. R. (1985). Normal and disabled readers' use of orthographic structure in processing print. *Journal of Reading Behavior*, *17*(2), 143–161.

Houghton, G., & Zorzi, M. (2003). Normal and impaired spelling in a connectionist dual-route architecture. *Cognitive Neuropsychology*, *20*(2), 115–162. https://doi.org/10.1080/02643290242000871

Hund-Georgiadis, M., & Von Cramon, D. Y. (1999). Motor-learning-related changes in piano players and non-musicians revealed by functional magnetic-resonance signals. *Experimental Brain Research*, *125*(4), 417–425.

Hutchinson, S., Lee, L. H.-L., Gaab, N., & Schlaug, G. (2003). Cerebellar volume of musicians. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *13*(9), 943–949.

I

Imamizu, H., Miyauchi, S., Tamada, T., Sasaki, Y., Takino, R., Pütz, B., … Kawato, M. (2000). Human cerebellar activity reflecting an acquired internal model of a new tool. *Nature*, *403*(6766), 192–195. https://doi.org/10.1038/35003194

Ingles, J. L., Fisk, J. D., Fleetwood, I., Burrell, S., & Darvesh, S. (2014). Peripheral dysgraphia: Dissociations of lowercase from uppercase letters and of print from cursive writing. *Cognitive and Behavioral Neurology*, *27*(1), 31–47.

J

Jäncke, L., Shah, N., & Peters, M. (2000). Cortical activations in primary and secondary motor areas for complex bimanual movements in professional pianists. *Cognitive Brain Research*, *10*(1–2), 177–183.

Jenkins, I. H., Brooks, D. J., Nixon, P. D., Frackowiak, R. S. J., & Passingham, R. E. (1994). Motor sequence learning: A study with positron emission tomography. *The Journal of Neuroscience*, *14*(6), 3775–3790. (1422).

Jones, D., & Christensen, C. A. (1999). Relationship between automaticity in handwriting and students' ability to generate written text. *Journal of Educational Psychology*, *91*(1), 44–49. https://doi.org/10.1037/0022-0663.91.1.44

Joseph, J. E., Cerullo, M. A., Farley, A. B., Steinmetz, N. A., & Mier, C. R. (2006). FMRI correlates of cortical specialization and generalization for letter processing. *Neuroimage*, *32*(2), 806–820.

K

Kadmon Harpaz, N., Flash, T., & Dinstein, I. (2014). Scale-invariant movement encoding in the human motor system. *Neuron*, *81*(2), 452–462. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2013.10.058

Kandel, S., Lassus-Sangosse, D., Grosjacques, G., & Perret, C. (2017). The impact of developmental dyslexia and dysgraphia on movement production during word writing. *Cognitive Neuropsychology*, *34*(3), 219–251. https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1389706

Kandel, S., Peereman, R., & Ghimenton, A. (2013). Further evidence for the interaction of central and peripheral processes: The impact of double letters in writing English words. *Frontiers in Psychology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00729

Kandel, S., & Perret, C. (2015). How does the interaction between spelling and motor processes build up during writing acquisition? *Cognition*, *136*, 325–336. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.11.014

Kandel, S., & Valdois, S. (2005). The effect of orthographic regularity on children's handwriting production. *Current Psychology Letters. Behaviour, Brain & Cognition*, (17, Vol. 3, 2005).

Karni, A., Meyer, G., Jezzard, P., Adams, M. M., Turner, R., & Ungerleider, L. G. (1995). Functional MRI evidence for adult motor cortex plasticity during motor skill learning. *Nature*, *377*(6545), 155–158. https://doi.org/10.1038/377155a0

Kasper, L., Bollmann, S., Diaconescu, A. O., Hutton, C., Heinzle, J., Iglesias, S., … Stephan, K. E. (2017). The PhysIO Toolbox for Modeling Physiological Noise in fMRI Data. *Journal of Neuroscience Methods*, *276*, 56–72. https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2016.10.019

Kawamoto, A. H., Kello, C. T., Jones, R., & Bame, K. (1998). Initial phoneme versus whole-word criterion to initiate pronunciation: Evidence based on response latency and initial phoneme duration. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, *24*(4), 862.

Kello, C. T., Plaut, D. C., & MacWhinney, B. (2000). The task dependence of staged versus cascaded processing: An empirical and computational study of Stroop interference in speech perception. *Journal of Experimental Psychology: General*, *129*(3), 340.

Kelly, A. M. C., & Garavan, H. (2005). Human functional neuroimaging of brain changes associated with practice. *Cerebral Cortex (New York, N.Y.: 1991)*, *15*(8), 1089–1102. https://doi.org/10.1093/cercor/bhi005

Kinsbourne, M., & Rosenfield, D. B. (1974). Agraphia selective for written spelling. *Brain and Language*, *1*(3), 215–225. https://doi.org/10.1016/0093-934X(74)90037-6

Klein, T. A., Endrass, T., Kathmann, N., Neumann, J., von Cramon, D. Y., & Ullsperger, M. (2007). Neural correlates of error awareness. *NeuroImage*, *34*(4), 1774–1781. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.11.014

Klein, T. A., Ullsperger, M., & Danielmeier, C. (2013). Error awareness and the insula: Links to neurological and psychiatric diseases. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00014

Kobayashi, M., Hutchinson, S., Schlaug, G., & Pascual-Leone, A. (2003). Ipsilateral motor cortex activation on functional magnetic resonance imaging during unilateral hand movements is related to interhemispheric interactions. *NeuroImage*, *20*(4), 2259–2270.

Koziol, L. F., Budding, D., Andreasen, N., D'Arrigo, S., Bulgheroni, S., Imamizu, H., … Yamazaki, T. (2014). Consensus Paper: The Cerebellum's Role in Movement and Cognition. *The Cerebellum*, *13*(1), 151–177. https://doi.org/10.1007/s12311-013-0511-x

Krakauer, J. W., & Mazzoni, P. (2011). Human sensorimotor learning: Adaptation, skill, and beyond. *Curr. Opin. Neurobiol.*, *21*(4), 636–644. https://doi.org/10.1016/j.conb.2011.06.012

L

Lajoie, Y., Paillard, J., Teasdale, N., Bard, C., Fleury, M., Forget, R., & Lamarre, Y. (1992). Mirror drawing in a deafferented patient and normal subjects: Visuoproprioceptive conflict. *Neurology*, *42*(0028–3878), 1104–1106.

Lambert, E., Alamargot, D., Larocque, D., & Caporossi, G. (2011). Dynamics of the spelling process during a copy task: Effects of regularity and frequency. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, *65*(3), 141.

Laroche, B. (2018). *Rôle du feedback visuel en production manuscrite de mots isolés: Approches comportementale et électrophysiologique*. Université de Poitiers, Poitiers.

Laszlo, J., & Bairstow, P. (1983). Kinaesthesis: Its measurement, training and relationship to motor control. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *35*(2), 411–421.

Laszlo, J.I., & Bairstow, P. J. (1984). Handwriting: Difficulties and possible solutions. *School Psychology International*, *5*, 207–213.

Laszlo, J.I., & Broderick, P. (1991). Drawing and handwriting difficulties: Reasons for and remediation of dysfunction. In J. P. Wann, A. M. Wing, & N. Sovik (Eds.), *The development of graphic skills* (pp. 259–280). London: Academic Press.

Laszlo, Judith I, & Bairstow, P. J. (1985). *Perceptual motor behaviour: Developmental assessment and therapy*. Praeger Publishers.

Lecours, A. R. (1996). *Langage écrit: Histoire, théorie et maladie*.

Levelt, W. (1983). Monitoring and self-repair in speech. *Cognition*, *14*(1), 41–104. https://doi.org/10.1016/0010-0277(83)90026-4

Levelt, W. J. M. (1989). *Speaking: From intention to articulation*. Cambridge, MA, US: The MIT Press.

Liberman, I. Y., Shankweiler, D., Fischer, F. W., & Carter, B. (1974). Explicit syllable and phoneme segmentation in the young child. *Journal of Experimental Child Psychology*, *18*(2), 201–212.

Longcamp, M., Anton, J. L., Roth, M., & Velay, J. L. (2003). Visual presentation of single letters activates a premotor area involved in writing. *NeuroImage*, *19*(4), 1492–1500.

Longcamp, M., hupé, JM., Ruiz, M., Vayssière, N., & Sato, M. (2019). Shared premotor activity in spoken and written communication. *Brain and Language*.

Longcamp, M., Lagarrigue, A., Nazarian, B., Roth, M., Anton, J.-L., Alario, F.-X., & 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. https://doi.org/10.1002/hbm.22606

Lorch, M. (2013). Written language production disorders: Historical and recent perspectives. *Current Neurology and Neuroscience Reports*, *13*(8), 369.

Lorch, M. P., & Barrière, I. (2003). The history of written language disorders: Reexamining Pitres' case (1884) of pure agraphia. *Brain and Language*, *85*(2), 271–279.

Lotze, M., Scheler, G., Tan, H.-R. M., Braun, C., & Birbaumer, N. (2003). The musician's brain: Functional imaging of amateurs and professionals during performance and imagery. *NeuroImage*, *20*(3), 1817–1829.

Ludersdorfer, P., Kronbichler, M., & Wimmer, H. (2015). Accessing orthographic representations from speech: The role of left ventral occipitotemporal cortex in spelling. *Human Brain Mapping*, *36*(4), 1393–1406.

Luria, A. R. (1983). The development of writing in children. In *M. Martlew*. *The psychology of written language* (pp. 237–277). Chichester: John Wiley and Sons.

M

MacDonald, A. W. (2000). Dissociating the Role of the Dorsolateral Prefrontal and Anterior Cingulate Cortex in Cognitive Control. *Science*, *288*(5472), 1835–1838. https://doi.org/10.1126/science.288.5472.1835

Madec, S., Le Goff, K., Anton, J.-L., Longcamp, M., Velay, J.-L., Nazarian, B., … Rey, A. (2016). Brain correlates of phonological recoding of visual symbols. *NeuroImage*, *132*, 359–372. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.02.010

Magrassi, L., Bongetta, D., Bianchini, S., Berardesca, M., & 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. https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.05.046

Manto, M., Bower, J. M., Conforto, A. B., Delgado-García, J. M., da Guarda, S. N. F., Gerwig, M., … Timmann, D. (2012). Consensus paper: Roles of the cerebellum in motor control--the diversity of ideas on cerebellar involvement in movement. *Cerebellum (London, England)*, *11*(2), 457–487. https://doi.org/10.1007/s12311-011-0331-9

Margolin, D. I. (1984). The neuropsychology of writing and spelling: Semantic, phonological, motor, and perceptual processes. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *36*(3), 459–489. https://doi.org/10.1080/14640748408402172

Marien, P., Verhoeven, J., Brouns, R., De Witte, L., Dobbeleir, A., & De Deyn, P. P. (2007). Apraxic agraphia following a right cerebellar hemorrhage. *Neurology*, *69*(9), 926–929. https://doi.org/10.1212/01.wnl.0000267845.05041.41

Mariën, P., Verhoeven, J., Engelborghs, S., Rooker, S., Pickut, B. A., & De Deyn, P. P. (2006). A role for the cerebellum in motor speech planning: Evidence from foreign accent syndrome. *Clinical Neurology and Neurosurgery*, *108*(5), 518–522.

Marquardt, C., Gentz, W., & Mai, N. (1999). Visual control of automated handwriting movements. *Exp Brain Res*, *128*(1–2), 224–228.

Martin, A., Schurz, M., Kronbichler, M., & Richlan, F. (2015). Reading in the brain of children and adults: A meta-analysis of 40 functional magnetic resonance imaging studies: Reading in the Brain of Children and Adults. *Human Brain Mapping*, *36*(5), 1963–1981. https://doi.org/10.1002/hbm.22749

Martin, N., Dell, G. S., Saffran, E. M., & Schwartz, M. F. (1994). Origins of paraphasias in deep dysphasia: Testing the consequences of a decay impairment to an interactive spreading activation model of lexical retrieval. *Brain and Language*, *47*(4), 609–660. https://doi.org/10.1006/brln.1994.1061

McCandliss, B. D., Cohen, L., & Dehaene, S. (2003). The visual word form area: Expertise for reading in the fusiform gyrus. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*(7), 293–299.

McCloskey, M., & Rapp, B. (2017). Developmental dysgraphia: An overview and framework for research. *Cognitive Neuropsychology*, *34*(3–4), 65–82.

Medwell, J., & Wray, D. (2007). Handwriting: What do we know and what do we need to know? *Literacy*, *41*(1), 10–15. https://doi.org/10.1111/j.1467-9345.2007.00453.x

Menon, V., & Desmond, J. E. (2001). Left superior parietal cortex involvement in writing: Integrating fMRI with lesion evidence. *Brain Res Cogn Brain Res*, *12*(2), 337–340.

Meulenbroek, R. G., & Van Galen, G. P. (1989). The production of connecting strokes in cursive writing: Developing co-articulation in 8 to 12 year-old children. In *Computer recognition and human production of handwriting* (pp. 273–286). World Scientific.

Meulenbroek, R.G.J., & van Galen, G. P. (1986). Movement analysis of repetitive writing behavior of first, second, and third grade primary school children. In S. H. R. Kao, G. P. van Galen, & R. Hoosain (Eds.), *Graphonomics: Contemporary research in handwriting* (pp. 71–92). Amsterdam: North-Holland.

Meulenbroek, Ruud G.J., & van Galen, G. P. (1988). The Acquisition of Skilled Handwriting: Discontinuous Trends in Kinematic Variables. In *Advances in Psychology* (Vol. 55, pp. 273–281). Retrieved from http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0166411508606275

Miceli, G., Silveri, M. C., & Caramazza, A. (1985). Cognitive analysis of a case of pure dysgraphia. *Brain and Language*, *25*(2), 187–212.

Michel, F. (1971). Etude experimentale de la vitesse du geste graphique. *Neuropsychologia*, *9*(1), 1–13.

Mills, K. L., Goddings, A.-L., Herting, M. M., Meuwese, R., Blakemore, S.-J., Crone, E. A., … Tamnes, C. K. (2016). Structural brain development between childhood and adulthood: Convergence across four longitudinal samples. *NeuroImage*, *141*, 273–281. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.07.044

Milton, J., Solodkin, A., Hluštík, P., & Small, S. L. (2007). The mind of expert motor performance is cool and focused. *NeuroImage*, *35*(2), 804–813. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.01.003

Mojet, J. (1991). Development of graphic skills. In *Characteristics of the developing handwriting skill in elementary education.* (In Wann J., Wing A. M., Sovik N. (Eds.), pp. 53–75). London: Academic Press.

Murdoch, B. E. (2010). The cerebellum and language: Historical perspective and review. *Cortex*, *46*(7), 858–868.

N

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*(5), 954–967. (2160).

Narayana, S., Zhang, W., Rogers, W., Strickland, C., Franklin, C., Lancaster, J. L., & Fox, P. T. (2014). Concurrent TMS to the primary motor cortex augments slow motor learning. *NeuroImage*, *85*(0 3), 971–984. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.07.024

Nelson, C. A., Monk, C. S., Lin, J., Carver, L. J., Thomas, K. M., & Truwit, C. L. (2000). Functional Neuroanatomy of Spatial Working Memory in Children, ,. *Developmental Psychology*, *36*(1), 109–116.

New, B., Pallier, C., Brysbaert, M., & Ferrand, L. (2004). Lexique 2: A new French lexical database. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *36*(3), 516–524. https://doi.org/10.3758/BF03195598

New, B., Pallier, C., Ferrand, L., & Matos, R. (2001). Une base de données lexicales du français contemporain sur internet: LEXIQUE™//A lexical database for contemporary french: LEXIQUE™. *L'année Psychologique*, *101*(3), 447–462.

Nielsen, J. M. (1946). *Agnosia, apraxia, aphasia: Their value in cerebral localization (2nd ed.).* New York: Paul B. Hoeber.

Ninio, A., & Lieblich, A. (1976). The grammar of action:" phrase structure" in children's copying. *Child Development*, 846–850.

Nozari, N., Dell, G. S., & Schwartz, M. F. (2011). Is comprehension necessary for error detection? A conflict-based account of monitoring in speech production. *Cognitive Psychology*, *63*(1), 1–33. https://doi.org/10.1016/j.cogpsych.2011.05.001

O

Ogle, W. (1867). Aphasia and agraphia. *St. George & Apostles Hospital Report*, pp. 83–122.

Olive, T. (2014). Toward a Parallel and Cascading Model of the Writing System: A Review of Research on Writing Processes Coordination. *Journal of Writing Research*, *6*(2).

Otsuki, M., Soma, Y., Arai, T., Otsuka, A., & 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. (e).

Otsuki, Mika, Soma, Y., Arihiro, S., Watanabe, Y., Moriwaki, H., & Naritomi, H. (2002). Dystypia: Isolated typing impairment without aphasia, apraxia or visuospatial impairment. *European Neurology*, *47*(3), 136–140.

P

Pacton, S., Fayol, M., & Perruchet, P. (2005). Children's implicit learning of graphotactic and morphological regularities. *Child Development*, *76*(2), 324–339.

Paillard, J. (1990a). Les bases nerveuses du contrôle visuo-manuel de l'écriture. In J. Irigouin, E. Poulle, & C. Sirat (Eds.), *L'écriture, l'oeil et la main*. Paris: Editions du CNRS. (2611).

Paillard, J. (1990b). Les bases nerveuses du contrôle visuo-manuel de l'écriture. In J. Irigouin, E. Poulle, & C. Sirat (Eds.), *L'écriture, l'oeil et la main*. Paris: Editions du CNRS.

Paine, R. W., Grossberg, S., & Van Gemmert, A. W. A. (2004). A quantitative evaluation of the AVITEWRITE model of handwriting learning. *Human Movement Science*, *23*(6), 837–860. https://doi.org/10.1016/j.humov.2004.08.024

Palmis, S., Danna, J., Velay, J.-L., & Longcamp, M. (2017a). Motor control of handwriting in the developing brain: A review. *Cognitive Neuropsychology*, 1–18. https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654

Palmis, S., Danna, J., Velay, J.-L., & Longcamp, M. (2017b). Motor control of handwriting in the developing brain: A review. *Cognitive Neuropsychology*, 1–18. https://doi.org/10.1080/02643294.2017.1367654

Palmis, S., Fabiani, E., & Longcamp, M. (2019). Bases cérébrales de l'écriture: Orthographe et contrôle moteur de la production. *Revue de Neuropsychologie*, *11*(3), 168–175.

Palmis, S., Velay, J.-L., Fabiani, E., Nazarian, B., Anton, J.-L., Habib, M., … Longcamp, M. (2019). The impact of spelling regularity on handwriting production: A coupled fMRI and kinematics study. *Cortex*, *113*, 111–127. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.11.024

Park, I. S., Lee, K. J., Han, J. W., Lee, N. J., Lee, W. T., & Park, K. A. (2011). Basketball training increases striatum volume. *Human Movement Science*, *30*(1), 56–62.

Park, I. S., Lee, K. J., Han, J. W., Lee, N. J., Lee, W. T., Park, K. A., & Rhyu, I. J. (2009). Experience-dependent plasticity of cerebellar vermis in basketball players. *Cerebellum (London, England)*, *8*(3), 334–339. https://doi.org/10.1007/s12311-009-0100-1

Pascual-Leone, A., Nguyet, D., Cohen, L. G., Brasil-Neto, J. P., Cammarota, A., & Hallett, M. (1995a). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology*, *74*(3), 1037–1045.

Pascual-Leone, A., Nguyet, D., Cohen, L. G., Brasil-Neto, J. P., Cammarota, A., & Hallett, M. (1995b). Modulation of muscle responses evoked by transcranial magnetic stimulation during the acquisition of new fine motor skills. *Journal of Neurophysiology*, *74*(3), 1037.

Patterson, K., & Kay, J. (1982). Letter-by-letter reading: Psychological descriptions of a neurological syndrome. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology. A, Human Experimental Psychology*, *34*(Pt 3), 411–441.

Patterson, Karalyn. (1986). Lexical but nonsemantic spelling? *Cognitive Neuropsychology*, *3*(3), 341–367.

Paus, T. (1999). Imaging the brain before, during, and after transcranial magnetic stimulation. *Neuropsychologia*, *37*(2), 219–224.

Paz-Villagrán, V., Danna, J., & Velay, J.-L. (2014). Lifts and stops in proficient and dysgraphic handwriting. *Human Movement Science*, *33*, 381–394. https://doi.org/10.1016/j.humov.2013.11.005

Peereman, R., & Content, A. (1999). LEXOP: A lexical database providing orthography-phonology statistics for French monosyllabic words. *Behav Res Methods Instrum Comput*, *31*(2), 376–379.

Peng, D., Ding, G., Perry, C., Xu, D., Jin, Z., Luo, Q., … Deng, Y. (2004). FMRI evidence for the automatic phonological activation of briefly presented words. *Cognitive Brain Research*, *20*(2), 156–164. https://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2004.02.006

Petrides, M., Alivisatos, B., & 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 USA*, *92*, 5803–5807. (2222).

Picard, N., & Strick, P. L. (2001). Imaging the premotor areas. *Current Opinion in Neurobiology*, *11*(6), 663–672. (2842).

Pick, H. L., Jr, & Teulings, H. L. (1983). Geometric transformations of handwriting as a function of instruction and feedback. *Acta Psychologica*, *54*(1–3), 327–340.

Pinet, S., Zielinski, C., Mathôt, S., Dufau, S., Alario, F.-X., & Longcamp, M. (2017). Measuring sequences of keystrokes with jsPsych: Reliability of response times and interkeystroke intervals. *Behavior Research Methods*, *49*(3), 1163–1176. https://doi.org/10.3758/s13428-016-0776-3

Pitres, A. (1884). Considérations sur l'agraphie. A propos d'une observation nouvelle d'agraphie motrice pure. *Revue de Médecine*, *3*(3), 855–873.

Plamondon, R. (1995a). A kinematic theory of rapid human movements. Part I. Movement representation and generation. *Biological Cybernetics*, *72*(4), 295–307.

Plamondon, R. (1995b). A kinematic theory of rapid human movements. Part II. Movement time and control. *Biol Cybern*, *72*(4), 309–320.

Planton, S. (2014). *Processus centraux et périphériques en production écrite de mots: Études comportementales, en neuroimagerie fonctionnelle et par stimulation magnétique transcrânienne*. Université Toulouse 3 Paul Sabatier.

Planton, S., Jucla, M., Démonet, J.-F., & Soum-Favaro, C. (2017). Effects of orthographic consistency and word length on the dynamics of written production in adults: Psycholinguistic and rTMS experiments. *Reading and Writing*. https://doi.org/10.1007/s11145-017-9776-7

Planton, S., Jucla, M., Roux, F.-E., & Démonet, J.-F. (2013). The "handwriting brain": A meta-analysis of neuroimaging studies of motor versus orthographic processes. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, *49*(10), 2772–2787. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2013.05.011

Planton, S., Longcamp, M., Péran, P., Démonet, J.-F., & Jucla, M. (2017). How specialized are writing-specific brain regions? An fMRI study of writing, drawing and oral spelling. *Cortex*, *88*, 66–80. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.11.018

Polk, T. A., Stallcup, M., Aguirre, G. K., Alsop, D. C., D'Esposito, M., Detre, D. A., & Farah, M. J. (2002a). Neural specialization for letter recognition. *J Cog Neurosc*, *14*(2), 145–159.

Polk, T. A., Stallcup, M., Aguirre, G. K., Alsop, D. C., D'Esposito, M., Detre, D. A., & Farah, M. J. (2002b). Neural specialization for letter recognition. *J Cog Neurosc*, *14*(2), 145–159.

Pontart, V., Bidet-Ildei, C., Lambert, E., Morisset, P., Flouret, L., & Alamargot, D. (2013). Influence of handwriting skills during spelling in primary and lower secondary grades. *Frontiers in Psychology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00818

Posner, M. I., & McCandliss, B. D. (1999). Brain circuitry during reading. *Converging Methods for Understanding Reading and Dyslexia*, 305–337.

Power, M. (1985). Sentence production and working memory. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *37*(3), 367–385.

Price, Cathy J. (2000). The anatomy of language: Contributions from functional neuroimaging. *The Journal of Anatomy*, *197*(3), 335–359.

Price, C.J., Wise, R. J. S., & Frackowiak, R. S. J. (1996). Demonstrating the implicit processing of visually presented words and pseudowords. *Cerebral Cortex*, *6*, 62–70. (2835).

Puranik, C. S., & AlOtaiba, S. (2012). Examining the contribution of handwriting and spelling to written expression in kindergarten children. *Reading and Writing*, *25*(7), 1523–1546. https://doi.org/10.1007/s11145-011-9331-x

Purcell, J. J., Jiang, X., & Eden, G. F. (2017). Shared orthographic neuronal representations for spelling and reading. *NeuroImage*, *147*, 554–567. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.12.054

Purcell, J. J., Napoliello, E. M., & Eden, G. F. (2011). A combined fMRI study of typed spelling and reading. *NeuroImage*, *55*(2), 750–762. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2010.11.042

Purcell, J. J., Turkeltaub, P. E., Eden, G. F., & Rapp, B. (2011). Examining the central and peripheral processes of written word production through meta-analysis. *Frontiers in Psychology*, *2*, 239. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2011.00239

R

Raibert, M. H. (1977). *Motor control and learning by the state space model*.

Ramus, F. (2004). The neural basis of reading acquisition. *The Cognitive Neurosciences*, *3*, 815–824.

Rapcsak, S. Z., Arthur, S. A., & Rubens, A. B. (1988). Lexical agraphia from focal lesion of the left precentral gyrus. *Neurology*, *38*(7), 1119–1123. https://doi.org/10.1212/wnl.38.7.1119

Rapcsak, S. Z., & Beeson, P. (2000). Agraphia. In *Aphasia and language: Theory and practice* (In L. J. G. Rothi, B. Crosson, S. Nadeau (Eds.), pp. 184–220). New York: Guilford.

Rapcsak, S. Z., Rubens, A. B., & Laguna, J. F. (1990). From letters to words: Procedures for word recognition in letter-by-letter reading. *Brain and Language*, *38*(4), 504–514.

Rapcsak, Steven Z. (1997). Disorders of writing. *Apraxia. The Neuropsychology of Action*, 149–172.

Rapcsak, Steven Z., & Beeson, P. M. (2004). The role of left posterior inferior temporal cortex in spelling. *Neurology*, *62*(12), 2221–2229.

Rapcsak, Steven 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. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2008.04.006

Rapp, B., & Caramazza, A. (1997). From graphemes to abstract letter shapes: Levels of representation in written spelling. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *23*(4), 1130–1152. (2203).

Rapp, B, & Fisher-Baum, S. (2015). Uncovering the Cognitive Architecture of Spelling. In *The handbook of adult language disorders* (2nd ed.). Psychology Press, New York: Argue E. Hillis.

Rapp, Brenda. (2002). Uncovering the Cognitive Architecture of Spelling. In A. E. Hillis (Ed.), *The Handbook of Adult Language Disorders* (pp. 47–70). New York: Argye E.Hillis.

Rapp, Brenda, & 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. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00109

Rapp, Brenda, Epstein, C., & Tainturier, M.-J. (2002). The integration of information across lexical and sublexical processes in spelling. *Cognitive Neuropsychology*, *19*(1), 1–29. https://doi.org/10.1080/0264329014300060

Rapp, Brenda, & Lipka, K. (2011). The literate brain: The relationship between spelling and reading. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *23*(5), 1180–1197. https://doi.org/10.1162/jocn.2010.21507

Rapp, Brenda, Purcell, J., Hillis, A. E., Capasso, R., & Miceli, G. (2016). Neural bases of orthographic long-term memory and working memory in dysgraphia. *Brain: A Journal of Neurology*, *139*(Pt 2), 588–604. https://doi.org/10.1093/brain/awv348

Rastle, K., Harrington, J., Coltheart, M., & Palethorpe, S. (2000). Reading aloud begins when the computation of phonology is complete. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *26*(3), 1178.

Read, C. (1986). *Children's creative spelling*.

Read, C. (2018). *Children's creative spelling*. Routledge.

Read, C., & Treiman, R. (2012). Children's Invented Spelling: What We Have Learned in Forty Years*. In M. Piattelli-Palmarini & R. C. Berwick (Eds.), *Rich Languages From Poor Inputs* (pp. 194–209). https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199590339.003.0013

Richard Hanley, J., & Peters, S. (2001). Allograph errors and impaired access to graphic motor codes in a case of unilateral agraphia of the dominant left hand. *Cognitive Neuropsychology*, *18*(4), 307–321.

Richards, T.L., Grabowski, T. J., Boord, P., Yagle, K., Askren, M., Mestre, Z., … Berninger, V. (2015). Contrasting brain patterns of writing-related DTI parameters, fMRI connectivity, and DTI–fMRI connectivity correlations in children with and without dysgraphia or dyslexia. *NeuroImage: Clinical*, *8*, 408–421. https://doi.org/10.1016/j.nicl.2015.03.018

Richards, Todd L., Berninger, V. W., & Fayol, M. (2009). FMRI activation differences between 11-year-old good and poor spellers' access in working memory to temporary and long-term orthographic representations. *Journal of Neurolinguistics*, *22*(4), 327–353. https://doi.org/10.1016/j.jneuroling.2008.11.002

Richards, Todd L., Berninger, V. W., Stock, P., Altemeier, L., Trivedi, P., & Maravilla, K. (2009). Functional magnetic resonance imaging sequential-finger movement activation differentiating good and poor writers. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, *31*(8), 967–983. https://doi.org/10.1080/13803390902780201

Richards, Todd L., Berninger, V. W., Stock, P., Altemeier, L., Trivedi, P., & Maravilla, K. R. (2011). Differences between good and poor child writers on fMRI contrasts for writing newly taught and highly practiced letter forms. *Reading and Writing*, *24*(5), 493–516. https://doi.org/10.1007/s11145-009-9217-3

Rieben, L., Meyer, A., & Perregaux, C. (1989). *Différences individuelles et représentations lexicales: Comment cinq enfants de six ans recherchent et copient des mots*.

Riès, S., Legou, T., Burle, B., Alario, F.-X., & Malfait, N. (2012). Why does picture naming take longer than word reading? The contribution of articulatory processes. *Psychonomic Bulletin & Review*, *19*(5), 955–961.

Rigal, R. (1976). Efficience manuelle et vitesse d'écriture. *Revue de Neuropsychiatrie Infantile*, *25*, 391–400.

Rijntjes, M., Dettmers, C., Büchel, C., Kiebel, S., Frackowiak, R. S. J., & Weiller, C. (1999). A blueprint for movement: Functional and anatomical representations in the human motor system. *The Journal of Neuroscience*, *19*(18), 8043–8048. (2393).

Roeltgen, D., & Heilman, K. M. (1983). Apractic agraphia in a patient with normal praxis. *Brain and Language*, *18*, 35–46. (AR).

Roeltgen, D. P. (2003). Agraphia. In *Clinical Neuropsychology* (pp. 126–145). Oxford University Press.

Roeltgen, D. P., & Heilman, K. M. (1984). Lexical agraphia. Further support for the two-system hypothesis of linguistic agraphia. *Brain: A Journal of Neurology*, *107 (Pt 3)*, 811–827.

Roeltgen, D. P., Sevush, S., & Heilman, K. M. (1983). Phonological agraphia: Writing by the lexical-semantic route. *Neurology*, *33*(6), 755–755. https://doi.org/10.1212/WNL.33.6.755

Roeltgen, David P. (1993). *Agraphia.*

Roeltgen, David P, Rothi, L. G., & Heilman, K. M. (1986). Linguistic semantic agraphia: A dissociation of the lexical spelling system from semantics. *Brain and Language*, *27*(2), 257–280.

Roeltgen, DP. (1983). *The neurolinguistics of writing: Anatomic and neurologic correlates*. Presented at the meeting of the International Neuropsychological Society, Mexico City.

Romani, C., Ward, J., & Olson, A. (1999). Developmental surface dysgraphia: What is the underlying cognitive impairment? *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section A*, *52*(1), 97–128.

Roncoli, S., & Masterson, J. (2016). 'Unexpected'spelling difficulty in a 10-year-old child with good reading skills: An intervention case study. *Writing Systems Research*, *8*(2), 143–166.

Rosenblum, S., Weiss, P. L., & Parush, S. (2003). Product and Process Evaluation of Handwriting Difficulties. *Educational Psychology Review*, *15*(1), 41–81. https://doi.org/10.1023/A:1021371425220

Rothlein, D., & Rapp, B. (2014a). The similarity structure of distributed neural responses reveals the multiple representations of letters. *NeuroImage*, *89*, 331–344. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.054

Rothlein, D., & Rapp, B. (2014b). The similarity structure of distributed neural responses reveals the multiple representations of letters. *NeuroImage*, *89*, 331–344. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.11.054

Roux, F.-E., Dufor, O., Giussani, C., Wamain, Y., Draper, L., Longcamp, M., & Démonet, J.-F. (2009). The graphemic/motor frontal area Exner's area revisited. *Annals of Neurology*, *66*(4), 537–545. https://doi.org/10.1002/ana.21804

Roux, S., McKeeff, T. J., Grosjacques, G., Afonso, O., & Kandel, S. (2013). The interaction between central and peripheral processes in handwriting production. *Cognition*, *127*(2), 235–241. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2012.12.009

Rueckriegel, S. M., Blankenburg, F., Burghardt, R., Ehrlich, S., Henze, G., Mergl, R., & Hernáiz Driever, P. (2008). Influence of age and movement complexity on kinematic hand movement parameters in childhood and adolescence. *International Journal of Developmental Neuroscience*, *26*(7), 655–663. https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2008.07.015

Rumelhart, D. E., & Norman, D. A. (1982). Simulating a Skilled Typist: A Study of Skilled Cognitive-Motor Performance. *Cognitive Science*, *6*(1), 1–36. https://doi.org/10.1207/s15516709cog0601_1

Ryu, D.-W., Kim, J.-S., Yang, D.-W., Kim, Y.-I., & Lee, K.-S. (2012). Dystypia without aphasia associated with visuospatial memory impairment in a patient with acute stroke. *Alzheimer Disease and Associated Disorders*, *26*(3), 285–288. https://doi.org/10.1097/WAD.0b013e318231e614

S

Sausset, S., Lambert, E., & Olive, T. (2013). Flexibility of orthographic and graphomotor coordination during a handwritten copy task: Effect of time pressure. *Frontiers in Psychology*, *4*, 866.

Scaltritti, M., Arfe, B., Torrance, M., & Peressotti, F. (2016). Typing pictures: Linguistic processing cascades into finger movements. *Cognition*, *156*, 16–29.

Scaltritti, M., Pinet, S., Longcamp, M., & Alario, F.-X. (2017). On the functional relationship between language and motor processing in typewriting: An EEG study. *Language, Cognition and Neuroscience*, *32*(9), 1086–1101. https://doi.org/10.1080/23273798.2017.1283427

Schmidt, R. A., & Lee, T. D. (2005). Motor learning and control: A behavioral emphasis. *Champaign, IL: Human Kinetics*.

Schmithorst, V. J., & Wilke, M. (2002). Differences in white matter architecture between musicians and non-musicians: A diffusion tensor imaging study. *Neuroscience Letters*, *321*(1–2), 57–60. https://doi.org/10.1016/S0304-3940(02)00054-X

Schomaker, L. R., Thomassen, A. J., & Teulings, H.-L. (1989). A computational model of cursive handwriting. In *Computer recognition and human production of handwriting* (pp. 153–177). World Scientific.

Seitz, R. J., Canavan, A. G. M., 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. *European Journal of Neurosciences*, *9*, 378–389. (0911).

Sénéchal, M. (2000). Morphological effects in children's spelling of French words. *Canadian Journal of Experimental Psychology/Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, *54*(2), 76.

Seymour, P. H. (2007). Continuity and discontinuity in the development of single-word reading: Theoretical speculations. In *Single-Word Reading* (pp. 15–38). Psychology Press.

Shallice, T. (1981). Phonological agraphia and the lexical route in writing. *Brain: A Journal of Neurology*, *104*(3), 413–429.

Shatil, E., Share, D. L., & Levin, I. (2000). *On the contribution of kindergarten writing to Grade 1 literacy: A longitudinal study in Hebrew.* pp. 1–21.

Shaywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Pugh, K. R., Mencl, W. E., Fulbright, R. K., Skudlarski, P., … Lyon, G. R. (2002). Disruption of posterior brain systems for reading in children with developmental dyslexia. *Biological Psychiatry*, *52*(2), 101–110.

Simos, P. G., Breier, J. I., Fletcher, J. M., Foorman, B. R., Bergman, E., Fishbeck, K., & Papanicolaou, A. C. (2000). Brain activation profiles in dyslexic children during non-word reading: A magnetic source imaging study. *Neurosci.Lett.*, *290*(1), 61–65.

Smits-Engelsman, B. C. M., Niemeijer, A. S., & van Galen, G. P. (2001). Fine motor deficiencies in children diagnosed as DCD based on poor grapho-motor ability. *Human Movement Science*, *20*(1–2), 161–182.

Smits-Engelsman, B. C. M., & van Galen, G. P. (1997). Dysgraphia in children: Lasting psychomotor deficiency or transient developmental delay? *Journal of Experimental Child Psychology*, *67*, 164–184. (2132).

Smyth, M. M. (1989). Visual control of movement patterns and the grammar of action. *Acta Psychologica*, *70*, 253–265. (2165).

Snowling, M., Stackhouse, J., & Rack, J. (1986). Phonological dyslexia and dysgraphia—A developmental analysis. *Cognitive Neuropsychology*, *3*(3), 309–339.

Soum, C. (1997). *L'apprentissage de l'écriture ; contraintes orthographiques ; contraintes orales*. Université de Toulouse 2.

Spinelli, E., Kandel, S., Guerassimovitch, H., & Ferrand, L. (2012). Graphemic cohesion effect in reading and writing complex graphemes. *Language and Cognitive Processes*, *27*(5), 770–791.

Sterling, C., & Rusby, S. (1986). Evidence for the morphemic spelling of novel derivatives by 12-year-old children. *First Language*, *6*(17), 133–147. https://doi.org/10.1177/014272378600601704

Stoodley, C. J., & Stein, J. F. (2011). The cerebellum and dyslexia. *Cortex: A Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*.

Sugihara, G., Kaminaga, T., & Sugishita, M. (2006). Interindividual uniformity and variety of the "Writing center": A functional MRI study. *NeuroImage*, *32*(4), 1837–1849. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.035

Swett, B. A., Contreras-Vidal, J. L., Birn, R., & Braun, A. (2010). Neural Substrates of Graphomotor Sequence Learning: A Combined fMRI and Kinematic Study. *Journal of Neurophysiology*, *103*(6), 3366–3377. https://doi.org/10.1152/jn.00449.2009

T

Tainturier, M.-J., & Rapp, B. (2001). The spelling process. *The Handbook of Cognitive Neuropsychology: What Deficits Reveal about the Human Mind*, 263–289.

Teale, W. H., & Sulzby, E. (1986). *Emergent Literacy: Writing and Reading. Writing Research: Multidisciplinary Inquiries into the Nature of Writing Series.* ERIC.

Teasdale, N., Forget, R., Bard, C., Paillard, J., Fleury, M., & Lamarre, Y. (1993). The role of proprioceptive information for the production of isometric forces and for handwriting tasks. *Acta Psychologica*, *82*(0001–6918), 179–191.

Teulings, H. L., & Maarse, F. J. (1984). Digital recording and processing of handwriting movements. *Human Movement Science*, *3*(1–2), 193–217.

Teulings, H. L., & Schomaker, L. R. B. (1993). Invariant properties between stroke features in handwriting. *Acta Psychologica*, *82*(1–3), 69–88.

Teulings, H.-L. H., & Thomassen, A. J. (1979). Computer-aided analysis of handwriting movements. *Visible Language*, *13*(3), 218.

Teulings, H.-L., Thomassen, A. J., & van Galen, G. P. (1986). Invariants in handwriting: The information contained in a motor program. In *Advances in psychology* (Vol. 37, pp. 305–315). Elsevier.

Thompson-Schill, S. L., D'Esposito, M., Aguirre, G. K., & Farah, M. J. (1997). Role of left inferior prefrontal cortex in retrieval of semantic knowledge: A reevaluation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *94*(26), 14792–14797.

Tokunaga, H., Nishikawa, T., Ikejiri, Y., Nakagawa, Y., Yasuno, F., Hashikawa, K., … Takeda, M. (1999). Different neural substrates for Kanji and Kana writing: A PET study. *Neuroreport*, *10*(16), 3315–3319.

Toni, I., Krams, M., Turner, R., & Passingham, R. E. (1998). The Time Course of Changes during Motor Sequence Learning: A Whole-Brain fMRI Study. *NeuroImage*, *8*(1), 50–61. https://doi.org/10.1006/nimg.1998.0349

Treiman, R. (1993). *Beginning to spell: A study of first-grade children*. New York, NY, US: Oxford University Press.

Treiman, R. (1994). Use of consonant letter names in beginning spelling. *Developmental Psychology*, *30*(4), 567–580. https://doi.org/10.1037/0012-1649.30.4.567

Treiman, R. (2017a). Learning to Spell Words: Findings, Theories, and Issues. *Scientific Studies of Reading*, *21*(4), 265–276. https://doi.org/10.1080/10888438.2017.1296449

Treiman, R. (2017b). Learning to Spell Words: Findings, Theories, and Issues. *Scientific Studies of Reading*, *21*(4), 265–276. https://doi.org/10.1080/10888438.2017.1296449

Treiman, R. (2017c). Learning to Spell Words: Findings, Theories, and Issues. *Scientific Studies of Reading*, *21*(4), 265–276. https://doi.org/10.1080/10888438.2017.1296449

Treiman, R., & Kessler, B. (2006). Spelling as statistical learning: Using consonantal context to spell vowels. *Journal of Educational Psychology*, *98*(3), 642.

Treiman, R., & Kessler, B. (2014). *How children learn to write words*. Oxford University Press.

Tsapkini, K., & Rapp, B. (2010). The orthography-specific functions of the left fusiform gyrus: Evidence of modality and category specificity. *Cortex; a Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior*, *46*(2), 185–205. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2009.02.025

Tucha, O., Tucha, L., & Lange, K. W. (2008). Graphonomics, automaticity and handwriting assessment: Graphonomics, automaticity and handwriting assessment. *Literacy*, *42*(3), 145–155. https://doi.org/10.1111/j.1741-4369.2008.00494.x

Turkeltaub, P. E., Eden, G. F., Jones, K. M., & Zeffiro, T. A. (2002). Meta-analysis of the functional neuroanatomy of single-word reading: Method and validation. *Neuroimage*, *16*(3), 765–780.

Turkeltaub, P. E., Gareau, L., Flowers, D. L., Zeffiro, T. A., & Eden, G. F. (2003). Development of neural mechanisms for reading. *Nature Neuroscience*, *6*(7), 767–773. https://doi.org/10.1038/nn1065

Tzourio-Mazoyer, N., Landeau, B., Papathanassiou, D., Crivello, F., Etard, O., Delcroix, N., … Joliot, M. (2002). Automated Anatomical Labeling of Activations in SPM Using a Macroscopic Anatomical Parcellation of the MNI MRI Single-Subject Brain. *NeuroImage*, *15*(1), 273–289. https://doi.org/10.1006/nimg.2001.0978

U

Ueki, Y., Mima, T., Nakamura, K., Oga, T., Shibasaki, H., Nagamine, T., & Fukuyama, H. (2006). Transient functional suppression and facilitation of Japanese ideogram writing induced by repetitive transcranial magnetic stimulation of posterior inferior temporal cortex. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *26*(33), 8523–8530. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0846-06.2006

Ullrich, L., & Roeltgen, D. (2012). Agraphia. *Clinical Neuropsychology*, 130–151.

V

Vaca Uribe, J. (2003). De l'écriture phonographique à l'écriture morphographique chez l'enfant. *Les Dossiers Des Sciences de l'Éducation*, *9*(1), 41–53.

Vaivre-Douret, L., Lalanne, C., Ingster-Moati, I., Boddaert, N., Cabrol, D., Dufier, J.-L., … Falissard, B. (2011). Subtypes of developmental coordination disorder: Research on their nature and etiology. *Developmental Neuropsychology*, *36*(5), 614–643.

van der Plaats, R. E., & van Galen, G. P. (1991). Allographic variability in adult handwriting. *Human Movement Science*, *10*(2–3), 291–300.

van Dun, K., Vandenborre, D., & Mariën, P. (2016). Cerebellum and Writing. In *The Linguistic Cerebellum* (pp. 149–198). https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801608-4.00008-6

van Galen, G. P. (1991). Handwriting: Issues for a psychomotor theory. *Hum Mov Sci*, *10*(2), 165–191.

Van Galen, G. P., Meulenbroek, R. G., & Hylkema, H. (1986). On the simultaneous processing of words, letters and strokes in handwriting: Evidence for a mixed linear and parallel model. In *Advances in Psychology* (Vol. 37, pp. 5–20). Elsevier.

van Galen, G. P., Portier, S. J., Smits-Engelsman, B. C. M., & Schomaker, L. R. B. (1993). Neuromotor noise and poor handwriting in children. *Acta Psychol.*, *82*(1), 161–178.

Van Galen, G. P., Smyth, M. M., MEULENBROEK, R. G., & Hylkema, H. (1989). The role of short-term memory and the motor buffer in handwriting under visual and non-visual guidance. In *Computer recognition and human production of handwriting* (pp. 253–271). World Scientific.

van Galen, G. P., Thomassen, A. J. W. M., & Wing, A. M. (1991). Handwriting: A movement theme. *Human Movement Science*, *10*(2–3), 163–164.

Van Galen, G., Teulings, H., & Sanders, J. (1994). On the interdependence of motor programming and feedback processing in handwriting. *Advances in Handwriting and Drawing: A Multidisciplinary Approach*, 403–419.

Varley, R., Cowell, P., Gibson, A., & Romanowski, C. (2005). Disconnection agraphia in a case of multiple sclerosis: The isolation of letter movement plans from language. *Neuropsychologia*, *43*(10), 1503–1513. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2004.12.011

Verstynen, T., Diedrichsen, J., Albert, N., Aparicio, P., & Ivry, R. B. (2005). Ipsilateral Motor Cortex Activity During Unimanual Hand Movements Relates to Task Complexity. *Journal of Neurophysiology*, *93*(3), 1209–1222. https://doi.org/10.1152/jn.00720.2004

Vinckier, F., Dehaene, S., Jobert, A., Dubus, J. P., Sigman, M., & Cohen, L. (2007). Hierarchical coding of letter strings in the ventral stream: Dissecting the inner organization of the visual word-form system. *Neuron*, *55*(1), 143–156. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.05.031

Viviani, P., & Stucchi, N. (1989). The effect of movement velocity on form perception: Geometric illusions in dynamic displays. *Perception and Psychophysics*, *46*(3), 266–274. (2178).

Viviani, P., & Terzuolo, C. (1980). Space-time invariance in learned motor skills. In G. Stelmach & J. Requin (Eds.), *Tutorials in Motor Behavior* (pp. 525–533). Amsterdam: North Holland.

W

Watson, R. T., Fleet, W. S., Gonzalez-Rothi, L., & Heilman, K. M. (1986). Apraxia and the Supplementary Motor Area. *Archives of Neurology*, *43*(8), 787–792. https://doi.org/10.1001/archneur.1986.00520080035016

Weintraub, N., & Graham, S. (2000). The contribution of gender, orthographic, finger function, and visual-motor processes to the prediction of handwriting status. *The Occupational Therapy Journal of Research*, *20*(2), 121–140.

Wilke, M., Krägeloh-Mann, I., & Holland, S. K. (2007). Global and local development of gray and white matter volume in normal children and adolescents. *Exp Brain Res*, *178*(3), 296–307. https://doi.org/10.1007/s00221-006-0732-z

Wilke, M., & Lidzba, K. (2007). LI-tool: A new toolbox to assess lateralization in functional MR-data. *Journal of Neuroscience Methods*, *163*(1), 128–136.

Wilke, M., & Schmithorst, V. J. (2006). A combined bootstrap/histogram analysis approach for computing a lateralization index from neuroimaging data. *NeuroImage*, *33*(2), 522–530. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.010

Wolpert, Daniel M., Diedrichsen, J., & Flanagan, J. R. (2011). Principles of sensorimotor learning. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(12), 739–751. https://doi.org/10.1038/nrn3112

Wolpert, Daniel M, Miall, R. C., & Kawato, M. (1998). Internal models in the cerebellum. *Trends in Cognitive Sciences*, *2*(9), 338–347. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(98)01221-2

Wolpert, D.M., Ghahramani, Z., & Jordan, M. I. (1995). An internal model for sensorimotor integration. *Science*, *269*, 1880–1882. (1294).

Y

Yachini, M., & Friedmann, N. (2010). Developmental graphemic buffer dysgraphia. *Procedia-Social and Behavioral Sciences*, *6*, 148–149.

Yuan, Y., & Brown, S. (2015). Drawing and writing: An ALE meta-analysis of sensorimotor activations. *Brain and Cognition*, *98*, 15–26. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2015.05.004

Z

Zesiger, P. (1995). *Ecrire. Approches cognitive, neuropsychologique et développementale.* (Vol. 1). Paris: PUF.

Zesiger, P. E., Deonna, T., & Mayor, C. (2000). L'acquisition de l'écriture. *Enfance*, *53*(3), 295–304.

Zesiger, P., Mounoud, P., & Hauert, C. A. (1993). Effects of lexicality and trigram frequency on handwriting production in children and adults. *Acta Psychologica*, *82*(1–3), 353–365.

Zesiger, Pascal. (1992). *L'écriture chez l'enfant de 8 à 12 ans et chez l'adulte. Aspects perceptivo-moteurs et effets linguistiques.*

Zhang, Q., & Feng, C. (2017). The Interaction between Central and Peripheral Processing in Chinese Handwritten Production: Evidence from the Effect of Lexicality and Radical Complexity. *Frontiers in Psychology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00334

Zielinski, B. A., Gennatas, E. D., Zhou, J., & Seeley, W. W. (2010). Network-level structural covariance in the developing brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(42), 18191–18196. https://doi.org/10.1073/pnas.1003109107

Zwicker, J. G., Missiuna, C., Harris, S. R., & Boyd, L. A. (2011). Brain activation associated with motor skill practice in children with developmental coordination disorder: An fMRI study. *International Journal of Developmental Neuroscience*, *29*(2), 145–152. https://doi.org/10.1016/j.ijdevneu.2010.12.002

Annexe

Mots réguliers	Mots irréguliers
abandon	abdomen
alerte	alcool
autruche	automne
avoine	avocat
banane	bandit
boule	bombe
cheval	cheveu
chute	choix
cloche	clown
crabe	crapaud
cravate	croix
danseur	dauphin
doute	doigt
escalade	escargot
espion	escroc
essence	essaim
ferme	femme
fortune	forfait
fusion	fusil
gamin	galop
grise	grippe
madame	marquis
marmite	match
matin	maximum
minute	minuit
montagne	monsieur
noble	noyau
pardon	parfum
pendule	penalty
pitre	pizza
platane	placard
poste	poney
poumon	poulain
poussin	poulet
propre	pronom
radar	radio
ravin	ranch
ruban	rubis
rugir	rugby
salon	salut
sanglier	sandwich
sinon	sirop
solide	soldat
sourire	souhait
stade	stylo
table	tabac
trace	train
triangle	tricot
triple	triomphe
violon	violet

Annexe 1: Table des mots utilisés lors de la dictée de mots réguliers et irréguliers. Les deux mots d'une même ligne sont appariés au mieux sur les trois premières lettres

Annexe 2 : Supplementary Material – First expériment

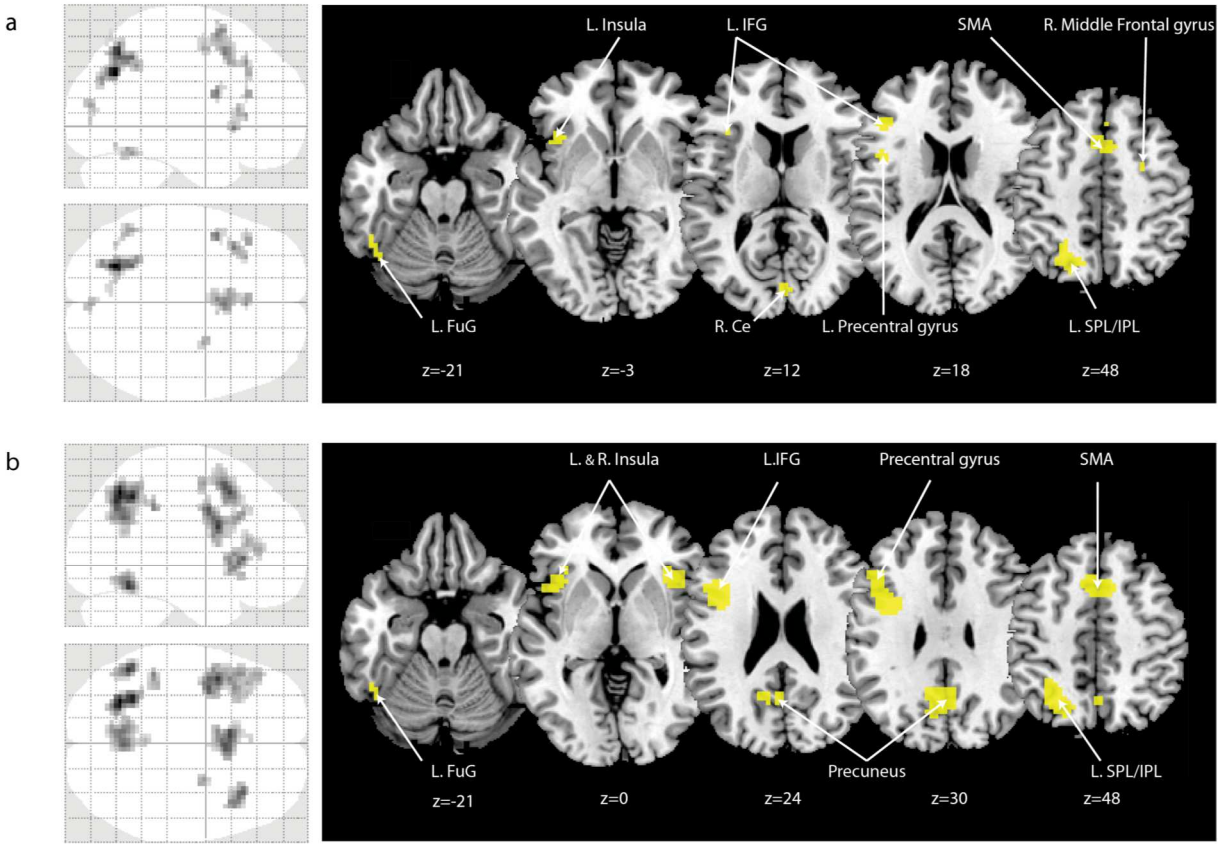


Figure S1. Result of the main effect of irregularity in response to the auditory stimulus (a) and to writing (b) at the whole brain level displayed on glass brain (left panel) one axial slices (right panel. ($p<0.05$ FWE corrected).

IRB	IRF	REG
ancien	abdomen	absent
antilope	anorak	adulte
antivol	aplomb	aspirine
ceinture	artichaut	balise
cerise	aspect	boutique
certitude	automne	calepin
chronique	cafard	chapitre
cigare	cassoulet	escapade
cirage	chapelet	fleuriste
citation	climat	garage
citron	clochard	infusion
gencive	cobaye	majeur
guenon	concept	narine
hangar	crapaud	natation
harmonie	escargot	nature
harpon	escroc	notice
havane	faubourg	option
hormone	gadget	pivoine
hospice	inconfort	principe
hostie	instinct	puceron
humeur	internat	reptile
humour	manuscrit	rondeur
hypocrite	mouchard	roulade
kangourou	paquebot	savane
ouistiti	parfum	scrupule
phalange	passeport	tentateur
pharaon	printemps	titane
pharmacie	respect	torchon
phobie	sparadrap	triangle
physique	surnom	ventouse
quartier	suspect	virgule
sciatique	tabouret	vitrine

Table S1. List of stimuli for the three condition IRB, IRF and REG.

	IRB				IRF				REG			
	mean	sd	minimum	maximum	mean	sd	minimum	maximum	mean	sd	minimum	maximum
Number of letters	7.28	1.17	6.00	9.00	7.34	1.12	6.00	9.00	7.19	0.97	6.00	9.00
Number of phonemes	5.31	1.09	4.00	8.00	5.53	1.06	4.00	8.00	5.78	0.87	4.00	7.00
Number of syllabes	2.28	0.46	2.00	3.00	2.34	0.48	2.00	3.00	2.25	0.44	2.00	3.00
Lemma frequency (movies)	8.72	13.05	0.42	65.70	10.37	12.04	0.37	54.78	8.45	12.40	0.17	60.20
Lemma frequency (books)	14.27	22.45	0.20	112.16	16.55	18.78	0.88	65.74	14.53	20.62	0.20	95.88
Word frequency (movies)	6.83	11.05	0.17	55.23	8.51	10.77	0.25	50.47	6.71	11.56	0.01	59.80
Word frequency (books)	11.27	18.70	0.20	89.86	14.04	17.55	0.41	60.88	10.58	18.46	0.20	93.45
Number of homograph(s)	1.31	0.54	1.00	3.00	1.13	0.34	1.00	2.00	1.22	0.42	1.00	2.00
Number of homophone(s)	2.41	0.98	1.00	5.00	2.16	0.77	1.00	4.00	2.34	0.94	1.00	5.00
Number of orthographic neighbors	0.75	1.24	0.00	4.00	0.16	0.45	0.00	2.00	1.13	1.26	0.00	4.00
Number of phonological neighbors	2.06	2.09	0.00	7.00	1.50	1.74	0.00	7.00	2.31	1.89	0.00	6.00
Orthographic uniqueness point	6.25	1.56	4.00	9.00	6.44	1.24	4.00	9.00	6.44	1.076	4.00	9.00
Phonologic uniqueness point	4.88	1.01	3.00	7.00	5.13	0.61	4.00	6.00	5.31	0.86	4.00	7.00
Bigram frequency (token)	3319.98	1784.07	1156.00	7107.00	3313.19	2114.91	852.70	8592.40	3370.46	1538.89	996.60	8326.50
Trigram frequency (token)	377.87	234.68	75.03	855.91	558.30	625.61	21.63	2714.49	495.19	359.10	64.00	1739.40
Number of strokes per word [1]	2.74	0.42	1.75	3.50	2.81	0.35	2.00	3.43	2.72	0.37	2.00	3.83
Number of strokes for the two last letters [1]	3.11	0.77	1.50	4.50	2.81	0.82	1.50	4.50	3.16	0.56	2.00	4.50
Number of strokes for the two first letters [1]	2.47	0.69	1.00	4.00	2.72	0.90	1.50	4.50	2.73	0.82	1.50	4.50
Initial POC (token) [2]	*0.15*	0.20	0.00	0.93	*0.85*	0.14	0.65	1.00	*0.93*	0.12	0.51	1.00
Final POC(token) [2]	*0.47*	0.23	0.03	0.79	*0.03*	0.04	0.00	0.20	*0.54*	0.24	0.10	0.79
Acoustic duration (ms)	0.72	0.11	0.51	0.91	0.72	0.12	0.52	0.95	0.72	0.09	0.51	0.92

	IRB vs IRF		IRB vs REG		IRF vs REG	
	t	p value	t	p value	t	p value
Number of letters	-0.22	0.83	0.35	0.73	0.60	0.56
Number of phonemes	-0.83	0.41	-1.90	0.06	-1.06	0.29
Number of syllabes	-0.53	0.60	0.28	0.78	0.81	0.42
Lemma frequency (movies)	-0.53	0.60	0.09	0.93	0.63	0.53
Lemma frequency (books)	-0.44	0.66	-0.05	0.96	0.41	0.68
Word frequency (movies)	-0.62	0.54	0.04	0.97	0.65	0.52
Word frequency (books)	-0.61	0.54	0.15	0.88	0.77	0.44
Number of homograph(s)	1.68	0.10	0.78	0.44	-0.99	0.33
Number of homophone(s)	1.14	0.26	0.26	0.80	-0.88	0.38
Number of orthographic neighbors	2.54	*<0.05*	-1.20	0.24	-4.09	0.0002
Number of phonological neighbors	1.17	0.25	-0.50	0.62	-1.79	0.08
Orthographic uniqueness point	-0.54	0.59	-0.56	0.58	0.00	1.00
Phonologic uniqueness point	-1.20	0.24	-1.87	0.07	-1.01	0.32
Bigram frequency (token)	0.01	0.99	-0.12	0.90	-0.12	0.90
Trigram frequency (token)	-1.53	0.14	-1.55	0.13	0.50	0.62
Number of strokes per word [1]	-0.74	0.46	0.23	0.82	1.04	0.30
Number of strokes for the two last letters [1]	1.41	0.16	-0.28	0.78	-1.82	0.07
Number of strokes for the two first letters [1]	-1.31	0.19	-1.40	0.17	-0.08	0.94
Initial POC (token) [2]	-16.17	*<0.001*	-18.90	*<0.001*	-2.36	0.02
Final POC(token) [2]	10.76	*<0.001*	-1.07	0.29	-11.85	*<0.001*
Acoustic duration (ms)	-0.005	0.10	0.009	0.99	0.02	0.99

Table S2. Linguistic characteristics matched across the three conditions. a: Linguistic characteristics for IRB, IRF and REG words (New et al., 2004, 2001), b: pairwise t-test between the three types of word for each linguistic parameter. (1- Number of stroke letter (Spinelli, Kandel, Guerassimovitch, & Ferrand, 2012), 2- Phono-Orthographic Consistency (POC) (Planton et al., 2014)

ROI	Left FuG				Left SFG				Left SPL				Left IFG				Right Ce				Left M1			
	x	y	z	size	x	y	z	size	x	y	z	size	x	y	z	size	x	y	z	size	x	y	z	size
Group	-48	-63	-6		-18	-6	60		-33	-39	55		-42	3	21		6	-63	-15		-30	-27	54	
Participant 01	-48	-63	-6	*32	-18	-6	60	*36	-33	-39	55	*40	-42	3	21	*33	6	-63	-15	*33	-30	-27	54	*32
Participant 02	-48	-63	-6	*32	-24	-12	63	**49**	-27	-42	54	**49**	-42	3	21	*33	3	-60	-15	64	-36	-24	60	**78**
Participant 03	-54	-66	-6	16	-18	-6	60	*36	-30	-33	60	**23**	-42	3	21	*33	9	-54	-15	**38**	-36	-21	54	**99**
Participant 04	-48	-63	-6	*32	-24	-9	63	62	-36	-36	63	**21**	-42	3	21	*33	3	-69	-9	**111**	-30	-27	60	**85**
Participant 05	-42	-63	0	10	-18	-6	60	*36	-30	-30	51	**54**	-42	3	21	*33	3	-69	-12	23	-33	-27	51	78
Participant 06	-48	-63	-6	*32	-15	-15	63	26	-33	-30	54	**37**	-42	3	21	*33	0	-66	-15	**64**	-33	-30	54	**53**
Participant 07	-45	-72	-6	22	-21	-9	54	11	-36	-30	51	**19**	-42	3	21	*33	6	-63	-15	*33	-33	-21	51	68
Participant 08	-42	-69	-3	**103**	-24	-9	66	60	-33	-45	60	**37**	-39	6	24	41	3	-69	-12	**32**	-36	-27	54	**24**
Participant 09	-48	-66	0	14	-18	-6	60	*36	-30	-48	51	**30**	-42	3	21	*33	6	-63	-15	*33	-30	-27	54	*32
Participant 10	-39	-69	-9	33	-18	-6	69	32	-36	-48	57	**26**	-48	3	24	34	6	-54	-15	**15**	-33	-27	51	79
Participant 11	-45	-69	-12	**48**	-21	-15	57	19	-36	-36	45	**30**	-42	3	21	*33	3	-63	-21	**14**	-33	-27	60	76
Participant 12	-45	-72	-6	**16**	-24	-9	66	28	-30	-30	54	**12**	-42	3	21	*33	6	-66	-18	55	-30	-27	54	**52**
Participant 13	-45	-63	-15	**48**	-18	-6	60	*36	-33	-30	57	80	-45	9	21	46	12	-66	-15	**40**	-33	-30	57	**55**
Participant 14	-51	-69	-9	45	-24	-6	66	31	-30	-42	48	**25**	-42	3	21	*33	9	-72	-18	**10**	-30	-27	60	**61**
Participant 15	-45	-72	-9	45	-24	-12	57	**41**	-30	-30	57	**73**	-45	6	15	66	6	-63	-15	*33	-30	-27	60	**71**
Participant 16	-45	-72	-9	**41**	-24	-3	54	18	-39	-45	60	**28**	-36	6	24	47	3	-69	-15	**28**	-36	-21	54	**39**
Participant 17	-39	-63	-9	**83**	-21	-6	66	**60**	-39	-36	57	**106**	-45	3	30	**15**	6	-63	-9	**63**	-36	-33	57	**68**
Participant 18	-51	-69	0	**16**	-24	-12	63	42	-33	-45	60	**31**	-45	9	24	57	9	-60	-18	**44**	-24	-27	57	**70**
Participant 19	-45	-66	-3	**49**	-21	-12	54	53	-33	-33	60	65	-42	3	21	*33	0	-66	-12	70	-33	-30	60	44
Participant 20	-45	-72	-6	79	-21	-12	54	15	-36	-36	63	26	-42	3	30	35	6	-66	-15	62	-36	-24	60	**25**
Participant 21	-45	-69	0	49	-24	-9	57	20	-33	-39	63	**32**	-42	3	21	*33	9	-57	-18	**36**	-27	-24	57	**52**
Participant 22	-45	-72	-6	**62**	-24	-9	66	11	-42	-39	57	**34**	-45	6	18	15	9	-69	-18	**60**	-30	-24	57	**56**
Participant 23	-42	-69	0	28	-21	-15	57	33	-33	-30	57	**24**	-42	3	21	*33	9	-63	-9	69	-27	-27	60	**76**
Participant 24	-45	-72	-6	**21**	-27	-6	60	21	-30	-39	57	72	-42	3	21	*33	3	-69	-15	47	-24	-30	54	44
Participant 25	-45	-72	-6	**49**	-18	-6	60	*36	-39	-39	57	26	-36	-3	21	44	12	-69	-18	**67**	-30	-21	60	**44**
Mean	-46	-68	-4		-22	-8	55		-34	-35	56		-42	4	22		6	-64	-15		-32	-26	52	
Standard Deviation	3.5	3.7	5.8		2.8	5.7	25.1		3.6	14.7	4.5		2.6	2.3	3.1		3.3	4.8	3		3.6	3.2	21.7	

Table S3. Individuals ROIs. For each region, the MNI coordinates and size (mm3) of the individual ROIs are given. Size values in BOLD indicate FWE p<.05 thresholded ROIs, and asterisks indicate the cases where 6mm radius spheres centered on the center of the search volume was defined as ROI.

Résumé : Bases cérébrales de l'écriture manuscrite chez l'adulte et l'enfant : de l'orthographe au geste

L'écriture manuscrite nécessite des années d'entrainement avant d'être complètement maîtrisée. Elle fait appel à la fois à des connaissances linguistiques et motrices. On sait que le réseau cérébral sous-tendant l'écriture est principalement composé de cinq régions qui vont avoir un rôle préférentiellement dans les processus orthographiques (les gyrus fusiforme et frontal inférieur gauches) ou moteurs (les cortex pariétal supérieur et frontal supérieur gauche ainsi que le cervelet droit). Ce travail de thèse s'est articulé autour de deux études expérimentales dont les objectifs étaient de mieux définir et comprendre les propriétés fonctionnelles de ce réseau chez l'adulte expert et chez l'enfant en cours d'apprentissage.

Dans ma première étude, je me suis focalisée sur les relations entre les réseaux processus orthographiques et moteurs pendant l'écriture. Pour cela, j'ai mesuré la sensibilité des différents éléments du réseau à la régularité orthographique des mots (présence ou non de correspondances phono-graphémiques inconsistantes) au cours de la production du geste d'écriture. J'ai utilisé une méthode originale permettant de coupler l'enregistrement du signal BOLD généré par la production écrite aux paramètres cinématiques de l'écriture, enregistrés dans l'IRM sur une tablette graphique amagnétique. J'ai mis en évidence, pour la première fois, une interaction entre processus orthographiques sur les processus moteurs, à la fois sur le plan comportemental et au niveau de l'activité cérébrale.

Dans une seconde étude, j'ai adopté une démarche plus générale dont l'objectif était d'apporter une première vue d'ensemble du réseau de l'écriture chez l'enfant, et de le comparer à celui de l'adulte expert. De manière intéressante, et bien que les enfants aient des performances écrites bien en deçà de celles des adultes, il s'est avéré que le réseau de l'écriture était déjà bien établi à 8-11 ans (activation des mêmes régions cérébrales orthographiques et motrices). Toutefois, des différences de groupe ont été relevées avec notamment l'observation d'un ensemble de régions préfrontales activées uniquement chez les enfants, et d'une plus forte implication du cervelet chez les adultes.

L'ensemble de ces résultats représente une avancée quant à la compréhension des bases cérébrales sous-jacentes aux processus orthographiques et moteurs sous tendant l'écriture de l'adulte et de l'enfant. Ces travaux ouvrent des perspectives pour l'étude de la dysgraphie développementale et de l'apprentissage moteur.

Abstract : Neural bases of handwriting in adults and children: from spelling to gesture

Handwriting requires years of training before it can be fully mastered. It relies on both linguistic and motor knowledge. The brain network underlying writing is mainly composed of five regions that have a preferential role either in spelling processes (the left fusiform and lower frontal gyrus) or in motor processes (the superior parietal cortex, superior left frontal cortex and the right cerebellum). My PhD work is based on two experimental studies whose objectives were to better define and understand the functional properties of this network in expert adults, and in children who are in the process of learning.

In my first study, I focused on the relationships between the brain regions underlying spelling and motor processes in adults. I measured the sensitivity of the different elements of the network to the presence of an orthographic irregularity (inconsistent phono-graphemic correspondence) in the word, during the production of the writing movement. I used an original method to couple the recording of the BOLD signal generated by the written production to the kinematic parameters recorded from a digitizing tablet during scanning. The results support the hypothesis of interaction between spelling and motor processes, both at the behavioral level and at the level of brain activity.

In a second study, I adopted a more general approach whose objective was to provide a first overview of the writing network in children and to compare it with that of expert adults. Interestingly, and although children's written performance was well below that of adults, it turned out that the writing network was already well established at 8-11 years of age (activation of the same spelling and motor brain regions). However, group differences were noted, including the activation of prefrontal regions in children, and a greater involvement of the cerebellum in adults. Altogether, these results represent an advance in the understanding of the brain bases underlying the spelling and motor processes of writing in adults and children. This work provides insights for the study of developmental dysgraphia and motor learning.