

Représentations cérébrales des articulateurs de la parole

Krystyna Grabski¹, Jean-Luc Schwartz¹, Laurent Lamalle^{2,3}, Coriandre Vilain¹, Nathalie Vallée¹, Irène Tropres^{2,4}, Monica Baciú⁶, Jean-François Le Bas^{2,5}, Marc Sato¹

¹GIPSA-Lab, Département Parole et Cognition, UMR CNRS 5216 & Grenoble Universités, Grenoble, France

²Institut Fédératif de Recherche n°1 “RMN Biomédicale et Neurosciences”, Unité IRM 3T, CHU de Grenoble, Grenoble, France

³INSERM, France

⁴Université Joseph Fourier, France

⁵Centre Hospitalier Universitaire de Grenoble, Grenoble, France

⁶Laboratoire de Psychologie et NeuroCognition, UMR CNRS 5105 & Université Pierre Mendès France, Grenoble, France

Courriel : krystyna.grabski@gipsa-lab.grenoble-inp.fr

ABSTRACT

In order to localize cerebral regions involved in articulatory control processes, ten subjects were examined using functional magnetic resonance imaging while executing lip, tongue and jaw movements. Although the three motor tasks activated a set of common brain areas classically involved in motor control, distinct movement representation sites were found in the motor cortex. These results support and extend previous brain imaging studies by demonstrating a sequential dorsoventral somatotopic organization of lips, jaw and tongue in the motor cortex.

1. INTRODUCTION

Penfield et Boldrey [Pen37] ont été les premiers à démontrer l’existence d’une organisation topographique musculaire au niveau du cortex moteur primaire. Lors de stimulations électriques appliquées à des régions distinctes du cortex moteur, ils ont en effet observé le déclenchement de mouvements spécifiques et ont ainsi établi une cartographie corticale motrice liée au contrôle de différentes parties du corps. Cette organisation corticale motrice, dite “somatotopique”, des parties corporelles ne reflète néanmoins pas la morphologie humaine, tant du point de vue de son organisation spatiale que de la taille des zones motrices associées à chaque partie du corps. Ce dernier point suggère cependant une relation entre l’étendue d’une région motrice particulière et la précision du contrôle moteur des gestes associés à celle-ci.

Une représentation spatiale différenciée des articulateurs de la parole a également été démontrée par Penfield et Rasmussen [Pen50]. Ils ont en effet observé une organisation séquentielle dorso-ventrale des activations liées au contrôle des lèvres, de la mâchoire et de la langue au sein du cortex moteur primaire. Plus récemment, des études utilisant les techniques d’imagerie cérébrale telles que l’imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) ou encore la magnéto-encéphalographie (MEG) ont également démontré des activations différenciées au niveau du cortex sensorimoteur lors de différentes tâches motrices orofaciales. Ainsi, Lotze *et al.* [Lot00], Hesselman *et al.* [Hes04], Pulvermüller *et al.* [Pul04] et Brown *et al.*

[Bro07] ont observé des activations sensorimotrices distinctes spatialement lors de la réalisation de mouvements labiaux et linguaux. De manière importante, les pics d’activations observés dans ces études présentaient une très forte similarité spatiale, en accord avec une organisation dorso-ventrale lèvres-langue, telle que suggérée par les travaux de Penfield et Rasmussen [Pen50]. Enfin, Brown *et al.* [Bro07] ont également observé une organisation somatotopique sensorimotrice dorso-ventrale larynx-lèvres-langue (voir également [Lou07]).

Face à ces résultats et outre la mise en évidence d’un réseau neuro-anatomique fonctionnel commun associé au contrôle moteur des lèvres, de la mâchoire et de la langue, cette étude en IRMf a pour but de tester une possible somatotopie dorso-ventrale lèvres-mâchoire-langue dans le cortex moteur. Une telle organisation topographique confirmerait ainsi les résultats électrophysiologiques de Penfield et Rasmussen [Pen50].

Parallèlement à ces objectifs, les activations observées lors de cette étude pourraient servir de localisateurs moteurs dans une étude complémentaire de production et de perception de parole, réalisée par les mêmes participants et dans laquelle des voyelles distinctes du point de vue du contrôle articulaire des lèvres, de la langue et de la mâchoire sont directement comparées.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Participants

Dix volontaires sains droitiers [Olf71] de langue maternelle française ont participé à l’étude (dont 8 hommes ; âge : 21-43 ans). Aucun des participants ne présentait de troubles moteurs, auditifs ou neurologiques. Tous les participants ont donné au préalable leur consentement éclairé. Cette étude a reçu un avis favorable du Centre Hospitalier Universitaire de Grenoble, du Comité de Protection des Personnes pour la recherche biomédicale de Grenoble et de l’Agence Française de Sécurité Sanitaire des Produits de Santé.

2.2. Tâche et procédure

L’expérience consistait en la réalisation distincte de trois

tâches motrices :

- Une protrusion des lèvres (condition “lèvres”).
- Une rétraction horizontale de la langue (mouvement réflexe, condition “langue”).
- Une ouverture mandibulaire (condition “mâchoire”).

De manière importante, chacune de ces tâches était réalisée en regard d'une position immobile préalable du sujet (mâchoire fermée, lèvres et langue “au repos”), avec retour à cette position initiale à la fin du mouvement. Par rapport à la réalisation de ces tâches motrices, il est également à noter la position allongée du sujet durant l'expérience.

De manière à évaluer les activations cérébrales spécifiquement associées au contrôle moteur de chacun de ces articulateurs, une condition “contrôle”, sans aucune activité motrice, a également été testée.

Durant l'expérience, le sujet devait produire l'une de ces 4 conditions toutes les 10 secondes selon un ordre pseudo-aléatoire (une même condition ne pouvant survenir plus de deux fois de suite). Chaque condition consistait en 18 essais. Pour chaque essai, une consigne visuelle (“lèvres”, “langue”, “mâchoire” ou “repos”) indiquait au sujet la condition à réaliser. Précédée d'une croix de fixation durant 500ms, l'affichage de cette consigne durant 1s servait également de repère temporel aux sujets pour la réalisation de la tâche. 75 scans fonctionnels ont ainsi été acquis pour une durée totale de 13 minutes (4 conditions x 18 répétitions x 10s + 3 “dummy” scans).

2.3. Matériel

A l'aide du logiciel Presentation (Neurobehavioral Systems, Albany, EU), les stimuli visuels ont été projetés au moyen d'un vidéo projecteur sur un écran situé derrière le sujet, observé par réflexion, sur un miroir placé au dessus de ses yeux. Pour minimiser le bruit du scanner, les participants portaient des bouchons d'oreille et un casque antibruit.

2.4. Principes de l'IRMf

D'une résolution spatiale fine de l'ordre de quelques millimètres, l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) permet de déterminer l'organisation topographique fonctionnelle des activités cérébrales dans le cadre d'examen cliniques et/ou de l'étude de fonctions cognitives spécifiques. Méthode non invasive de mesure indirecte de l'activité cérébrale, elle est basée sur la mesure des variations locales d'oxygénation du sang, le signal “BOLD” (Blood Oxygen Level Dependent), en relation avec l'activité neuronale étudiée.

2.5. Acquisition des données

Les acquisitions des images anatomiques et fonctionnelles ont été réalisées sur un imageur corps

entier 3T (Bruker Medspec S300) muni d'une antenne tête émission/réception permettant un champ de vision large pour le sujet.

Pour les scans fonctionnels, une séquence d'acquisition EPI (Echo Planar Imaging) en écho de gradient pondérée en T2* a été utilisée. Suite à une séquence de repérage initial, l'acquisition des volumes fonctionnels a été faite selon une orientation parallèle au plan bi-commissural CA-CP (commissures antérieure et postérieure). Pour chaque volume fonctionnel, quarante coupes axiales adjacentes et parallèles au plan CA-CP ont été acquises en mode entrelacé. Les paramètres des séquences EPI-BOLD étaient les suivantes : temps de répétition (TR) = 10s, temps d'acquisition (TA) = 2600ms, Temps d'écho (TE) = 30ms, champ de vue = 216 mm, matrice d'acquisition = 72*72 pixels, matrice de reconstruction = 128*128 pixels, taille des voxels = 3*3*3 mm³.

Afin de minimiser de possibles artefacts de mouvement lors de l'acquisition des images fonctionnelles, un paradigme de type “sparse sampling” a été utilisé. Cette technique d'acquisition est basée sur le délai temporel existant entre l'activité neuronale, liée par exemple à une tâche motrice ou à l'écoute d'un stimulus auditif, et le délai de la réponse hémodynamique associée [Bir99]. Face au délai estimé dans de précédentes études du pic de la réponse hémodynamique d'environ 4-6s associée à la production de mouvement orofaciaux ou de séquences de parole [Grac05][Sor06][Boh06], l'intervalle de temps séparant la réalisation de l'une des conditions et l'acquisition effective des données fonctionnelles correspondantes variait aléatoirement entre chaque essai de 4s à 6s.

Préalablement à l'expérience, l'acquisition d'un volume anatomique haute résolution, nécessaire au recalage des images fonctionnelles et à la normalisation spatiale des données sur un modèle de référence, a également été effectuée. Pour ce faire, une séquence pondérée en T1 (MP-RAGE) a été utilisée pour acquérir un volume de 176 x 224 x 256, en mm, avec une résolution isotrope de 1 mm³.

2.6. Prétraitements et analyses statistiques

Les données ont été analysées à l'aide du logiciel SPM5 (Statistical Parametric Mapping ; Wellcome Department of Cognitive Neurology, Londres, RU).

2.6.1. Prétraitements : Pour chacun des sujets et afin de corriger de possibles artefacts dus aux mouvements de tête, les images fonctionnelles ont été réalignées selon une procédure de transformation géométrique affine du déplacement rigide de chaque image par rapport à une image de référence (premier volume acquis). Compte tenu de la variabilité anatomique inter-individuelle, une procédure de normalisation spatiale a ensuite été effectuée. Cette procédure avait pour objectif de projeter l'ensemble des volumes fonctionnels des sujets dans un espace tridimensionnel commun et ainsi permettre le calcul des coordonnées des régions activées dans un

même repère anatomique (repère du Montreal Neurological Institute ou MNI). Elle incluait notamment l'estimation de paramètres de normalisation permettant d'établir la correspondance spatiale entre le volume anatomique du sujet et un modèle de référence disponible dans le logiciel SPM et, de là, l'application de la matrice de transformation ainsi obtenue aux volumes fonctionnels par interpolation. Enfin, les images fonctionnelles ont été lissées par un filtre gaussien passe-bas ($6 \times 6 \times 6 \text{ mm}^3$) de manière à améliorer le rapport signal sur bruit et à réduire les variabilités anatomiques inter-individuelles résiduelles.

2.6.2. Estimation du modèle : L'activité cérébrale lors des 4 conditions a été analysée individuellement pour chaque sujet suite à la spécification d'un modèle permettant d'estimer les réponses hémodynamiques, dans chaque voxel du cerveau et au cours des différentes acquisitions, induites par l'activation neuronale engendrée par les différentes conditions expérimentales. Ce modèle incluait notamment la caractérisation d'une réponse à impulsion unique pour chaque volume fonctionnel en fonction de la condition expérimentale associée et de l'ajout de régresseurs de non-intérêt liées aux paramètres de mouvements estimés lors des prétraitements. Enfin, un filtrage des basses fréquences *a priori* non-relées aux conditions expérimentales (variations lentes d'origine physiologique) a été appliqué (fréquence de coupure de 1/128 Hz).

2.6.3. Analyses statistiques individuelles : Suite à l'estimation du modèle linéaire général et de manière à comparer pour chacun des sujets les variations du signal induites par les différentes conditions expérimentales, 3 tests unilatéraux de Student, ou contrastes *t*, ont été calculés. Ces contrastes avaient pour but de déterminer les régions spécifiquement *activées* lors des 3 tâches motrices par rapport à la condition contrôle de repos (contrastes [langue-contrôle], [lèvres-contrôle], [mâchoire-contrôle]) selon un seuil statistique défini à $p < .005$ corrigé pour les comparaisons multiples (test de type "family-wise error", ou FWE, de manière à réduire les erreurs de type I ou faux positifs) et une taille minimale des groupes de voxels activés (clusters) supérieure à 25.

Suite à l'estimation de ces contrastes, les coordonnées tridimensionnelles *x,y,z* des centres de gravité ("COG") des clusters activés dans les cortex moteurs gauche et droit ont été calculées au moyen du logiciel Anatomy [Eic05]. De manière à établir une possible différenciation spatiale des centres de gravité, une analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées a été calculée avec pour variable dépendante la coordonnée *z* (relative à la localisation dorso-ventrale du centre de gravité) et pour variables indépendantes l'hémisphère (cortex moteur gauche/droit) et le geste articulatoire (lèvres, langue, mâchoire).

2.6.4. Analyse statistique de groupe : Suite au calcul des contrastes individuels, nous avons procédé à une

analyse de second niveau dite "à effets aléatoires" (Random effects ou RFX) consistant en une analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées à un facteur (geste) de trois niveaux (lèvres, langue, mâchoire), le facteur sujet étant dans cette analyse implicite. Trois nouveaux contrastes *t* ont été calculés de manière à déterminer les régions spécifiquement activées lors des 3 tâches motrices par rapport à la condition contrôle de repos, selon un seuil statistique défini à $p < .005$ corrigé FWE et une taille minimale des clusters supérieure à 25.

3. RÉSULTATS

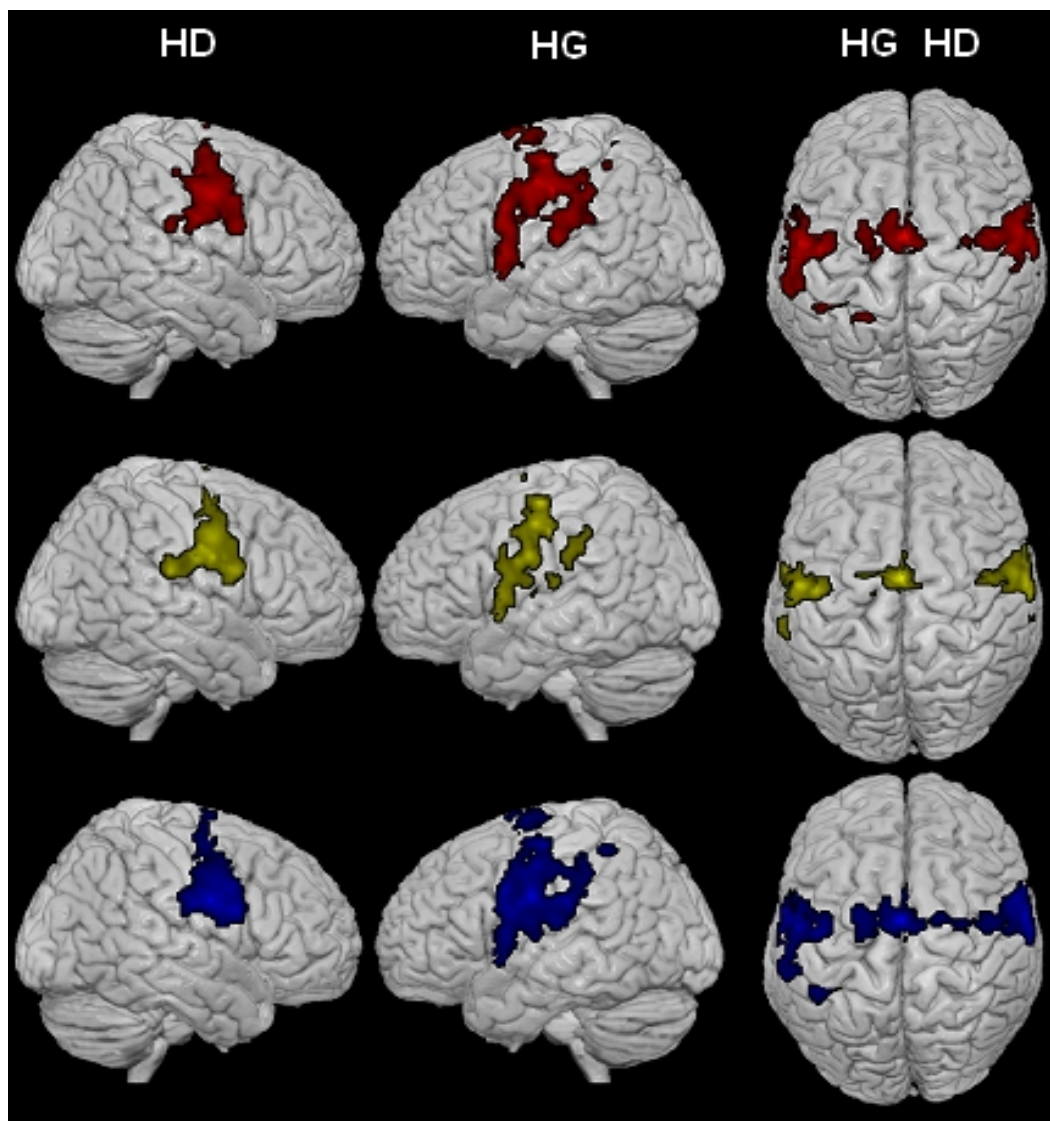
3.1. Analyse de groupe

Les résultats de l'analyse à effets aléatoires démontrent un ensemble d'activations bilatérales corticales et sous-corticales commun à la réalisation des trois tâches motrices (voir Figure 1 et Table 1). Ce réseau neural inclut des régions classiquement dévolues au contrôle moteur et observées lors de précédentes études liées à la réalisation de mouvements orofaciaux [Lot00][Hes04][Wat04][Bro07]. Il comprend notamment des activations du cortex moteur primaire orofacial (exécution de mouvements) et du cortex somatosensoriel adjacent (proprioception), de l'aire motrice supplémentaire dont l'activation s'étend au cortex cingulaire médian (initiation de patterns de mouvements), du cortex prémoteur ventral (planification motrice), du gyrus frontal inférieur, notamment la pars opercularis de la région de Broca (réalisation de mouvements complexes, notamment orofaciaux, et inhibition de réponses motrices inappropriées), de l'insula (coordination de gestes articulatoires), du putamen (sélection du mouvement particulier à réaliser), du thalamus (programmation motrice), du cervelet (coordination musculaires), et du lobule pariétal inférieur (site d'intégration d'informations somesthésiques et de coordination spatio-temporel de mouvements).

Enfin, il est à noter que les pics d'activations observés dans les cortex moteur primaire gauche et droit suggèrent une organisation dorso-ventrale de type lèvres-mâchoire-langue [Pen50] et, pour les lèvres et la langue, sont similaires à ceux observés lors de précédentes études IRMf [Lot00][Hes04][Pul04][Bro07]. Cependant, du fait de l'étendue des clusters activés lors des trois tâches motrices et leur recouvrement important, cette analyse de groupe ne permet pas d'établir une réelle somatotopie motrice des trois articulateurs.

3.2. Analyses individuelles

Les comparaisons individuelles ont néanmoins permis de montrer des différences spatiales entre les activations observées au sein du cortex moteur primaire pour chacun des articulateurs (voir Figure 2 et Table 2). Ainsi, pour tous les sujets, on observe une différenciation systématique des distances sur un plan dorso-ventral entre les centres de gravité dans le cortex moteur relatifs



Région	x y z t	x y z t	x y z t	Région	x y z t	x y z t	x y z t
Hémisphère gauche	lèvres	mâchoire	langue	Hémisphère droit	lèvres	mâchoire	langue
Aires frontales				Aires frontales			
AMS (B6)	-2 -4 60 28.02	-2 -4 60 9.75	-2 -4 60 32.91	AMS (B6)	12 -4 64 10.87		12 2 64 11.69
Cortex prémoteur(B6)	-54 -10 48 22.44	-46 -12 60 2.81	-62 0 28 21.02	Cortex prémoteur(B6)	42 -10 50 25.06	42 -10 50 22.57	60 -4 30 29.50
M1 (B4)	-48 -14 42 8.29	-48 -14 42 5.67	-56 -6 30 30.96	M1 (B4)	56 -4 40 20.86	40 -12 40 15.77	54 -12 34 14.32
GFI (B44)	-56 8 34 19.42		-56 8 34 21.18	GFI (B44)	60 8 24 16.96	54 2 30 15.12	60 8 24 23.37
Aires pariétales				Aires pariétales			
Cortex som-sen	-58 -18 48 18.36	-58 -16 48 15.63	-36 -40 50 12.78	Cortex som-sen	52 -24 28 15.21	64 -12 28 18.50	64 -12 28 20.59
GPI	-58 -26 30 18.00		-58 -24 28 19.44	GPI			40 -34 52 18.46
GTS		-52 8 0 15.62		GTS			
Cortex cingulaire	-6 8 38 12.86	-4 0 50 12.48	-6 8 40 11.62	Cortex cingulaire	6 12 40 13.84	6 12 40 13.43	6 12 40 13.84
Cervelet			-16 -62 -20 13.10	Cervelet			16 -58 -22 12.40
Insula		-40 -2 -4 17.55	-40 0 -2 18.55	Insula	40 -2 -4 18.70	44 -28 22 13.59	
Putamen	-24 2 -4 14.00	-24 2 -4 16.37		Putamen		26 6 -6 14.80	26 4 -6 14.83
Thalamus		-12 -18 4 14.23		Thalamus		12 -20 4 12.89	
				Tronc cérébral		8 -26 -4 11.84	

Figure 1 & Table 1: Projections surfaciques des activations observées lors de la réalisation des mouvements des lèvres (rouge), de la mâchoire (jaune) et de la langue (bleu) et coordonnées dans l'espace MNI (Montreal Neurological Institute) des pics d'activation observés pour les trois articulateurs. Analyse de groupe, $p < .005$ corrigé, taille minimale des clusters supérieure à 25. HG : hémisphère gauche, HD : hémisphère droit, AMS : aire motrice supplémentaire, M1 : cortex moteur primaire, GFI : gyrus frontal inférieur, GPI : gyrus pariétal inférieur, GTS : gyrus temporal supérieur.

aux lèvres et à la mâchoire et entre ceux liés à la mâchoire et à la langue. Cette représentation somatotopique des 3 articulateurs sur un plan dorso-ventral, en accord avec les travaux de Penfield et Rasmussen [Pen50], est confirmée par les résultats de l'ANOVA montrant un effet geste significatif ($F(2,18) = 18.39, p < .00005$). Des analyses post-hoc (tests LSD de Fisher) démontrent de plus une localisation plus dorsale des lèvres par rapport à la mâchoire ($p < .02$) et à la langue ($p < .0001$), et une localisation plus ventrale de la langue par rapport à la mâchoire ($p < .005$).

Il est également à noter l'absence de différences significatives de localisation des centres de gravité entre les cortex moteur gauche et droit ($F(1,9) = .05, p = .82$) et d'interaction entre les variables "geste" et "hémisphère" ($F(2,18) = 2.92, p = .08$). Ces derniers résultats suggèrent ainsi une organisation motrice bilatérale somatotopique dorso-ventrale.

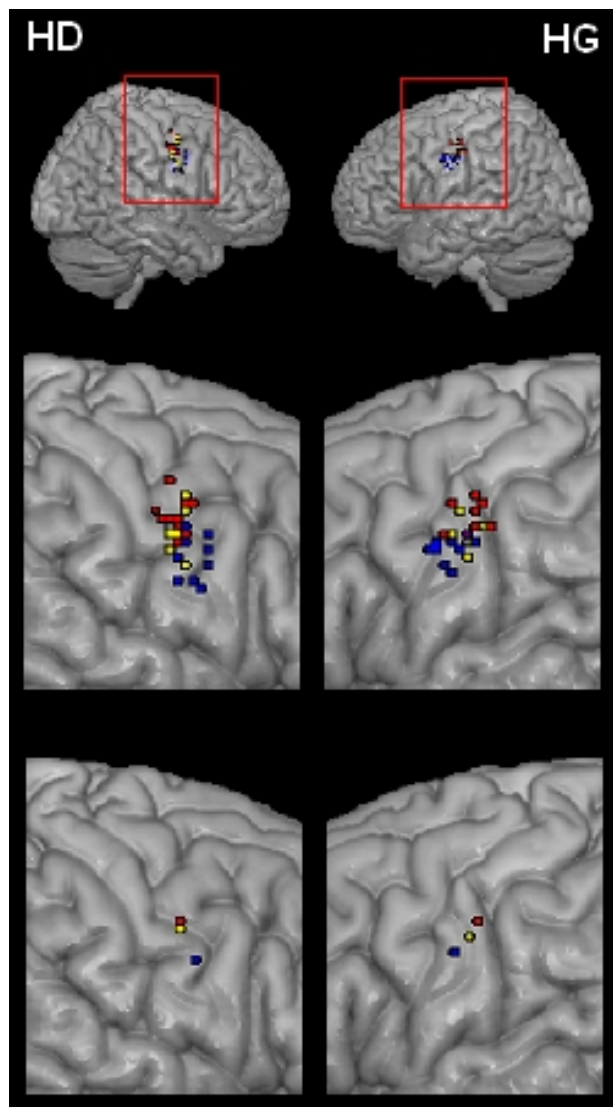


Figure 2 : Centres de gravités individuels (en haut) et moyens (en bas) observés dans le cortex moteur lors de la réalisation des mouvements des lèvres (rouge), de la mâchoire (jaune) et de la langue (bleu). Analyse individuelle par régions d'intérêt, $p < .005$ corrigé FWE. HG : hémisphère gauche, HD : hémisphère droit.

	Lèvres			Mâchoire			Langue		
Coordonnées	x	y	z	x	y	z	x	y	z
HG	50(3)	-14(4)	41(4)	-48(4)	-13(3)	37(3)	-54(5)	8(4)	34(3)
HD	52(4)	-7(3)	42(5)	51(4)	-7(2)	39(5)	56(4)	-3(4)	32(6)

Table 2 : Coordonnées moyennes dans l'espace MNI (Montreal Neurological Institute) des centres de gravité observés dans le cortex moteur pour les trois articulateurs. Analyse individuelle par régions d'intérêt, $p < .005$ corrigé FWE. L'erreur standard entre parenthèses.

De manière intéressante, cette analyse individuelle montre néanmoins une concordance relative entre les dix participants quant aux centres de gravité liés à chacun des articulateurs. Ce résultat explique ainsi partiellement le regroupement des activations motrices observé lors de l'analyse de groupe pour les 3 tâches motrices.

4. CONCLUSION & PERSPECTIVES

En plus de la mise en évidence d'un réseau neuro-anatomique fonctionnel commun associé au contrôle moteur des lèvres, de la mâchoire et de la langue, cette étude a permis de montrer une somatotopie individuelle dorso-ventrale dans le cortex moteur liée au contrôle des lèvres, de la mâchoire et de la langue. Une telle organisation topographique de ces trois articulateurs, parfaitement cohérente avec les résultats obtenus par stimulations électriques de Penfield et Rasmussen [Pen50], est ainsi démontrée pour la première fois via l'utilisation de la technique d'IRMf. De plus, l'observation de pics d'activations pour les lèvres et la langue, similaires à de précédentes études en IRMf, appuie la validité et la robustesse de ce résultat.

Les résultats obtenus lors de cette étude, compte tenu de surcroît d'un délai d'acquisition relativement limité, démontrent également l'intérêt de l'utilisation du paradigme d'acquisition de type "sparse sampling", paradigme qui à notre connaissance n'avait jamais encore été testé dans la recherche d'un gradient somatotopique des représentations motrices. Ce paradigme d'acquisition pourrait ainsi s'avérer d'un grand intérêt dans le cadre de recherches et d'applications cliniques futures, par exemple pour l'étude des mécanismes de plasticité motrice ou comme outil de localisation préalable dans le domaine de la neurochirurgie.

Différentes perspectives à cette étude sont également envisagées. Ainsi, l'enregistrement de nouveaux sujets et l'ajout de tâches motrices supplémentaires, notamment liées au contrôle du larynx, permettrait d'affiner nos connaissances sur l'organisation cérébrale des articulateurs de la parole, tout en permettant de valider les réseaux neuraux et l'organisation somatotopique motrice obtenus. Enfin, les activations observées pourront être utilisées en tant que localisateurs moteurs des différents articulateurs de la

parole dans des études ultérieures. Cette étude s'inscrit en effet dans le cadre d'un projet plus vaste qui a pour but d'établir une cartographie précise des activations motrices, somatosensorielles et auditives liées à la perception et production des voyelles du français et, de là, de tester de possibles interactions fonctionnelles entre les systèmes de perception et de production de la parole.

REMERCIEMENTS

Cette étude s'inscrit dans le cadre du BQR "Modyc: Modélisation dynamique de l'activité cérébrale" financé par l'Institut National Polytechnique de Grenoble.

RÉFÉRENCES

- [Boh06] Bohland J.W., Guenther F.H. (2006), "An fMRI investigation of syllable sequence production", *NeuroImage*, vol. 32(2), pp. 821-841.
- [Bro07] Brown S. et al. (2007), "Larynx area in the human motor cortex", *Cerebral Cortex*, vol. 18, pp. 837-845.
- [Byr99] Birn R. et al. (1999). "Event-related fMRI of tasks involving brief motion", *Human Brain Mapping*, vol. 7(2), pp. 106-114.
- [Eic05] Eickhoff S.B. et al. (2005), "A new SPM toolbox for combining probabilistic cytoarchitectonic maps and functional imaging data", *NeuroImage*, vol. 25, pp. 1325-1335.
- [Grac05] Gracco V.L., Tremblay P., Pike G.B. (2005), "Imaging speech production using fMRI", *Neuroimage*, vol. 26, pp. 294-301.
- [Hes04] Hesselmann V. et al. (2004), "Discriminating the cortical representation sites of tongue and lip movement by functional MRI", *Brain Topography*, vol. 16, pp. 159-167.
- [Lot00] Lotze M. et al. (2000), "The representation of articulation in the primary sensorimotor cortex", *Neuroreport*, vol. 11, pp. 2985-2989.
- [Lou07] Loucks T. et al. (2007), "Human brain activation during phonation and exhalation: common volitional control for two upper airway functions", *Neuroimage*, vol. 36, pp. 131-143.
- [Mal03] Maldjian J.A. et al. (2003), "An automated method for neuroanatomic and cytoarchitectonic atlas-based interrogation of fMRI data sets", *NeuroImage*, vol. 19, pp. 1233-1239.
- [Olf71] Oldfield R.C. (1971). "The assessment and analysis of handedness: The Edinburgh inventory", *Neuropsychologia*, vol. 9, pp. 97-114.
- [Pen37] Penfield W., Boldrey E. (1937), "Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation", *Brain*, vol. 60, pp. 389-443.
- [Pen50] Penfield W., Rasmussen T. (1950), "*The Cerebral Cortex of Man*". New York: Macmillan.
- [Pul06] Pulvermüller F. et al. (2006), "Motor cortex maps articulatory features of speech sounds", *PNAS*, vol. 103, pp. 7865-7870.
- [Sor06] Sörös P. et al. (2006), "Clustered functional MRI of overt speech production", *Neuroimage*, vol. 32(1), pp. 376-387.
- [Wat04] Watanabe J. et al. (2004), "The human parietal cortex is involved in spatial processing of tongue movement - an fMRI study", *NeuroImage*, vol. 21(4), pp. 1289-1299.