

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ LUMIÈRE LYON 2

ECOLE DOCTORALE DE SCIENCES COGNITIVES

Présentée par Julien Besle

Pour obtenir le grade de Docteur de l'Université Lyon 2

Spécialité : Sciences Cognitives - Mention : Neurosciences

Interactions audiovisuelles dans le cortex auditif chez l'homme

Approches électrophysiologique et comportementale

Soutenance publique le 22 mai 2007 devant le jury composé de :

M^r Pascal Barone (Examineur)

M^{me} Nicole Bruneau (Rapporteur)

M^r Jean-Luc Schwartz (Rapporteur)

M^{me} Marie-Hélène Steiner-Giard (Directrice de thèse)

M^r Rémy Versace (Examineur)

Table des matières

I	Revue de la littérature	3
1	Convergence audiovisuelle en neurophysiologie	5
1.1	Aires associatives corticales	5
1.1.1	Études électrocorticographique (ECoG) de la convergence multisensorielle	5
1.1.2	Convergence audiovisuelle au niveau du neurone unitaire	8
1.1.3	Aires de convergence dans le cortex frontal	9
1.1.4	Effet de l'anesthésie sur les interactions multisensorielles	9
1.2	Convergence audiovisuelle dans le cortex visuel	10
1.3	Convergence corticale chez l'homme	11
1.4	Convergence sous-corticale	12
1.4.1	Colliculus Supérieur / Tectum optique	13
1.4.2	Autres structures sous-corticales	16
1.5	Études anatomiques de la convergence multisensorielle	17
1.6	Conclusion	19
2	Interactions Audiovisuelles en psychologie	21
2.1	Effets intersensoriels sur les capacités perceptives	22
2.1.1	Effets dynamogéniques	22
2.1.2	Modèles explicatifs de l'effet dynamogénique	22
2.1.3	Effet dynamogénique et théorie de la détection du signal	24
2.1.4	Modèles de détection d'un stimulus bimodal au seuil	24
2.2	Correspondance des dimensions synesthésiques	25
2.2.1	Établissement des dimensions synesthésiques	26
2.2.2	Réalité des correspondances synesthésiques	27
2.2.3	Correspondance des intensités	29
2.2.4	Résumé	30
2.3	Temps de réaction audiovisuels	31
2.3.1	Premières études	31
2.3.2	Paradigme du stimulus accessoire	33
2.3.3	Paradigme d'attention partagée	36
2.4	Conflit des indices spatiaux auditifs et visuels	42
2.4.1	Ventriloquie	43
2.4.2	Facteurs influençant l'effet de ventriloquie	45
2.4.3	Niveau des interactions dans l'effet de la ventriloquie	46

2.5	Conflit des indices temporels	47
2.6	Conclusion	48
3	Perception audiovisuelle de la parole	49
3.1	Contribution visuelle à l'intelligibilité	49
3.1.1	Complémentarité des informations auditives et visuelles de parole	50
3.1.2	Redondance des informations auditives et visuelles de parole	51
3.1.3	Facteurs liés à la connaissance de la langue	51
3.2	Effet McGurk	52
3.2.1	L'hypothèse VPAM	53
3.2.2	Intégration audiovisuelle pré-phonologique	54
3.2.3	Influence des facteurs linguistiques et cognitifs	55
3.3	Facteurs spatiaux et temporels	56
3.4	Modèles de perception de la parole audiovisuelle	58
3.4.1	Modèles post-catégoriels	58
3.4.2	Modèles pré-catégoriels	60
3.5	Conclusion	61
4	Intégration AV en neurosciences cognitives	63
4.1	Comportements d'orientation	63
4.1.1	Orientation vers un stimulus audiovisuel chez l'animal	64
4.1.2	Saccades oculaires vers un stimulus audiovisuel, chez l'homme	65
4.1.3	Expériences chez l'animal alerte et actif	66
4.2	Effet du stimulus redondant	67
4.2.1	Premières études	67
4.2.2	Tâches de discrimination	67
4.2.3	Tâche de détection	68
4.3	Perception des émotions	69
4.4	Objets écologiques audiovisuels	70
4.5	Conditions limites de l'intégration AV	71
4.6	Illusions audiovisuelles	72
4.6.1	Intégration audiovisuelle pré-attentive	72
4.6.2	Application du modèle additif	73
4.6.3	Activités corrélées à une illusion audiovisuelle	74
4.7	Perception audiovisuelle de la parole	74
4.8	Conclusion	77
5	Problématique générale	79
II	Méthodes	81
6	Approches électrophysiologiques	83
6.1	Bases physiologiques des mesures (s)EEG/MEG	83
6.2	ElectroEncéphaloGraphie (EEG)	84

6.2.1	Enregistrement	84
6.2.2	Analyse des potentiels évoqués (PE)	86
6.3	MagnétoEncéphaloGraphie (MEG)	90
6.3.1	Champs magnétiques cérébraux	90
6.3.2	Procédure d'enregistrement	91
6.4	StéréoElectroEncéphaloGraphie (sEEG)	92
6.4.1	Localisation des électrodes	92
6.4.2	Procédure d'enregistrement	93
6.4.3	Calcul du PE et rejet d'artéfacts	94
6.4.4	Résolution spatiale et représentation spatiotemporelle	94
6.4.5	Étude de groupe et normalisation anatomique	95
7	Approche méthodologique de l'intégration AV	99
7.1	Falsification de l'inégalité de Miller	99
7.1.1	Bases mathématiques et postulats	99
7.1.2	Application de l'inégalité	102
7.1.3	Biais potentiels	104
7.1.4	Analyse statistique de groupe	105
7.2	Modèle additif	106
7.2.1	Falsification du modèle additif en EEG/MEG	107
7.2.2	Interprétation des violations de l'additivité en EEG/MEG	109
7.2.3	Comparaison avec le critère d'additivité en IRM fonctionnelle	109
8	Méthodes statistiques en (s)EEG/MEG	111
8.1	Tests multiples	111
8.2	Tests Statistiques sur les données individuelles	113
8.2.1	Tests sur les essais élémentaires	113
8.2.2	Test du modèle additif par randomisation pour des données non ap- pariées	114
8.2.3	Remarques	115
 III Interactions audiovisuelles dans la perception de la parole		
9	Étude en EEG et comportement	119
9.1	Rappel de la problématique	119
9.2	Méthodes	120
9.2.1	Sujets	120
9.2.2	Stimuli	120
9.2.3	Procédure	121
9.2.4	Expérience comportementale complémentaire	122
9.2.5	Analyse des résultats	122
9.3	Résultats	123
9.3.1	Résultats comportementaux	123
9.3.2	Résultats électrophysiologiques	123

9.4	Discussion	125
9.4.1	Comportement	125
9.4.2	Résultats électrophysiologiques	127
10	Étude en sEEG	131
10.1	Introduction	131
10.2	Méthodes	134
10.2.1	Patients	134
10.2.2	Stimuli et procédure	134
10.2.3	Calcul des potentiels évoqués	134
10.2.4	Analyses statistiques	135
10.3	Résultats	136
10.3.1	Données comportementales	136
10.3.2	Réponses évoquées auditives	136
10.3.3	Réponses évoquées visuelles	138
10.3.4	Violations du modèle additif	141
10.3.5	Relations entre réponses auditives, visuelles et interactions audiovisuelles	144
10.4	Discussion	145
10.4.1	Activité du cortex auditif en réponse aux indices visuels de parole	146
10.4.2	Interactions audiovisuelles	149
10.4.3	Comparaison avec l'expérience EEG de surface	151
11	Effet d'indigage temporel	153
11.1	Introduction	153
11.2	Expérience comportementale 1	155
11.2.1	Méthodes	156
11.2.2	Résultats	159
11.2.3	Discussion	162
11.3	Expérience comportementale 2	163
11.3.1	Méthodes	164
11.3.2	Résultats	166
11.3.3	Discussion	169
11.4	Discussion générale	170
IV	Interactions audiovisuelles en mémoire sensorielle	173
12	Introduction générale	175
12.1	MMN Auditive	175
12.2	Rappel de la problématique	176
13	Étude comportementale	179
13.1	Introduction	179
13.2	Méthodes	180

13.2.1 Sujets	180
13.2.2 Stimuli	180
13.2.3 Procédure	181
13.2.4 Analyses	182
13.3 Résultats	182
13.4 Discussion	183
14 Additivité des MMNs auditives et visuelles	185
14.1 Introduction	185
14.2 Méthodes	187
14.2.1 Sujets	187
14.2.2 Stimuli	187
14.2.3 Procédure	187
14.2.4 Analyses	188
14.3 Résultats	188
14.4 Discussion	191
15 Représentation auditive d'une régularité AV	195
15.1 Introduction	195
15.2 Méthodes	196
15.2.1 Sujets	196
15.2.2 Stimuli	196
15.2.3 Procédure	197
15.2.4 Analyses	197
15.3 Résultats	198
15.4 Discussion	201
16 MMN à la conjonction audiovisuelle	205
16.1 Introduction	205
16.2 Méthodes	207
16.2.1 Sujets	207
16.2.2 Stimuli	207
16.2.3 Procédure	207
16.2.4 Analyses	208
16.3 Résultats	208
16.4 Expérience comportementale complémentaire	210
16.5 Discussion	211
V Discussion générale	215
17 Discussion générale	217
17.1 Interactions audiovisuelles précoces dans la perception de la parole	217
17.2 Représentation d'un événement audiovisuel en mémoire sensorielle auditive	218
17.3 Interactions audiovisuelles dans le cortex auditif	219

A Données individuelles des patients	223
B Articles	239
Bibliographie	287

Introduction

Nous appréhendons le monde extérieur par différentes modalités sensorielles. Or certains événements peuvent être perçus par le biais de plusieurs modalités à la fois. Que se passe-t-il lorsque le système cognitif est confronté à un tel événement, par exemple un stimulus défini par des attributs auditifs et visuels ? À quelles étapes de la chaîne des traitements opérés par les différentes structures du système nerveux central, des interactions ont-elles lieu entre les informations provenant des récepteurs visuels et celles provenant des récepteurs auditifs ?

Le phénomène perceptif qui nous intéresse est donc celui de la stimulation simultanée des organes récepteurs des modalités sensorielles auditives et visuelles par un événement bimodal du monde extérieur (les mêmes questions se posent pour d'autres combinaisons de modalités sensorielles, mais nous nous limiterons ici au cas audiovisuel). Cette façon d'aborder le problème des interactions audiovisuelles est relativement récente dans la littérature scientifique. Même dans la littérature concernée directement par les interactions entre modalités sensorielles auditive et visuelle, beaucoup d'études, surtout les plus anciennes, ont utilisé des stimuli auditifs et visuels qui n'avaient pas forcément de rapport avec un événement bimodal plausible, et nous verrons que la notion d'événement audiovisuel, en tant que ce qui donne lieu à des interactions entre les informations auditives et visuelles dans une situation écologique, s'est en fait construite assez progressivement.

Dans l'étude des interactions audiovisuelles, on a coutume de distinguer entre interactions "précoces" et interactions "tardives" (ou convergence) : les premières correspondraient à l'influence que peut avoir une modalité sensorielle sur les traitements propres à une autre modalité sensorielle ; les secondes correspondraient à une convergence des informations auditives et visuelles vers des traitements de plus haut niveau. Une telle distinction suppose implicitement que les traitements auditifs et visuels sont d'abord séparés (pour que des interactions "précoces" puissent avoir lieu), puis convergent à un moment donné vers des traitements communs aux informations des deux modalités (pour pouvoir donner lieu à des interactions "tardives"). De fait, beaucoup d'auteurs ont cherché à caractériser les interactions audiovisuelles en rejetant un modèle de séparation des traitements auditifs et visuels. Nous verrons que cela est vrai aussi bien dans les disciplines biologiques que dans les disciplines psychologiques. Pour beaucoup d'études récentes, le modèle à falsifier est un modèle de convergence tardive dans lequel les traitements auditifs et visuels sont séparés jusqu'à des processus de haut niveau. Or, s'il est évident que les organes récepteurs sont séparés, nous essaierons de montrer, dans une revue de la littérature, que le niveau de traitement, aussi bien en termes temporels, fonctionnels qu'anatomiques, à partir duquel les informations auditives et visuelles convergent n'a jamais réellement fait l'objet d'un

consensus.

Cette revue de la littérature sera organisée à la fois chronologiquement et en fonction des techniques utilisées pour étudier les interactions audiovisuelles.

Nous nous intéresserons d'abord aux données de la neurophysiologie et de la neuroanatomie, qui proviennent essentiellement de l'animal. Dans cette partie nous passerons en revue des études expérimentales, pour la plupart relativement anciennes, qui définissent la convergence audiovisuelle sur des critères neurophysiologiques ou anatomiques.

Ensuite, nous verrons comment des interactions audiovisuelles dans le fonctionnement cognitif humain ont pu être mises en évidence très tôt par des mesures objectives du comportement. Ces études, qui remontent jusqu'au début du siècle dernier, ont mis en évidence des effets intersensoriels de facilitation ou d'inhibition des performances comportementales.

Les résultats concernant la perception de la parole seront regroupés dans une partie indépendante étant donné qu'ils constituent un domaine tout à fait particulier et très riche de la littérature sur les interactions audiovisuelles.

Enfin la dernière partie de l'introduction théorique concernera des études plus récentes qui ont cherché à caractériser les interactions audiovisuelles avec des techniques d'investigation neurophysiologiques en tentant de les relier à des résultats comportementaux chez les mêmes sujets (animaux ou hommes).

Les travaux expérimentaux de cette thèse s'inscriront dans deux axes, soulignés dans cette introduction, pour mettre en évidence des interactions audiovisuelles dans le cortex auditif chez l'homme. Nous étudierons d'une part les processus d'intégration audiovisuelle mis en jeu lors de la perception d'événements audiovisuels ayant une réalité plausible et nous tenterons d'autre part de relier des mesures neurophysiologiques de ces interactions chez l'homme à des phénomènes de facilitation de traitement mis en évidence de façon comportementale.

Nous nous focaliserons sur deux fonctions cérébrales mettant essentiellement en jeu le cortex auditif. Dans la première partie, nous tenterons de montrer par quels processus et à quelles étapes du traitement, les informations visuelles peuvent influencer le traitement auditif de la parole. Pour cela, nous avons utilisé des mesures comportementales, des mesures électrophysiologiques de surface chez des sujets sains et des mesures électrophysiologiques invasives chez des patients épileptiques. Dans la deuxième partie, nous tenterons de montrer comment des informations visuelles peuvent influencer la représentation des sons en mémoire sensorielle auditive lors de la perception d'un événement bimodal. Pour cela nous avons utilisé des mesures comportementales, électrophysiologiques et magnétoencéphalographiques chez le sujet sain.