

L'illusion de continuité auditive : une étude MEG

Joan Llobera

Résumé

Dans une scène sonore typique, un auditeur doit traiter simultanément un grand nombre de sources superposées. Néanmoins, il est capable d'organiser cette scène en flux, groupements perceptuels liés à la représentation mentale des sources. Il a depuis longtemps été démontré par des expériences psychophysiques que même si un flux est masqué par un autre son pendant une durée de temps brève, il conservera sa cohérence perceptive. Ce phénomène est appelé *illusion de continuité auditive*.

Cette étude vise à étudier les bases neuronales de cette illusion en combinant psychophysique et imagerie cérébrale par magnétoencéphalographie (MEG). Un ensemble de sons a été étudié où la manipulation d'un paramètre physique permettait d'obtenir des sons similaires mais provoquant ou ne provoquant pas l'illusion. Les sons consistent en un bruit modulé en amplitude, interrompu par un bruit non modulé. Les auditeurs entendent la modulation comme continue. Des expériences psychophysiques ont permis de montrer qu'un intervalle de silence de durée suffisante après le bruit non modulé permet de casser la continuité illusoire.

L'imagerie cérébrale montre que la réponse MEG habituellement associée à la présence de stimuli modulés en amplitude, la réponse stationnaire ou *ASSR*, n'est pas reconstruite pendant l'illusion. En revanche, l'illusion apparaît corrélée à l'activité gamma précoce. Celle-ci est définie comme une activité évoquée qui se produit entre 30 et 80 ms après la stimulation, entre 35 et 57 Hz. Dans cette expérience, elle est liée avec le début du bruit modulé après l'intervalle de silence.

Sous l'hypothèse que l'organisation de la scène sonore se réalise d'abord par la ségrégation des flux puis par la caractérisation des attributs perceptifs de ceux-là, l'activité gamma serait liée à l'attribution d'un flux aux nouveaux événements sonores.

Cadre de Travail

Cette étude a été effectuée au sein du département de Perception et Cognition Musicales (PCM) de l'Institut de Recherche et Coordination en Acoustique et Musique (IRCAM) (CNRS UMR 9912) en collaboration avec le Centre d'imagerie Cérébrale de l'Hôpital de la Pitié Salpêtrière (LENA CNRS UPR 640), et a été encadrée par Daniel Pressnitzer (PCM), Stephen McAdams (PCM) et Sylvain Baillet (LENA).

Table des matières

1	Introduction	4
1.1	L'illusion de continuité auditive	4
1.1.1	Le phénomène	4
1.1.2	Les études psychophysiques de l'illusion	4
1.1.3	Interprétation de l'illusion de continuité auditive	6
1.1.4	Caractérisation neuronale	8
1.2	Les outils utilisés	10
1.2.1	L'imagerie cérébrale	10
1.3	But et méthodes de cette étude	11
2	Caractérisation psychophysique	12
2.1	Choix des signaux utilisés	12
2.1.1	Signaux utilisés	12
2.1.2	Comment casser l'illusion ?	13
2.1.3	Conclusion	13
2.2	Caractérisation phénoménologique	14
2.2.1	Procédure	14
2.2.2	Résultats	15
3	Enregistrements MEG	16
3.1	Procédure	16
3.1.1	Stimuli	16
3.1.2	sujets	16
3.1.3	Matériel	17
3.1.4	Méthodes	17
3.2	Résultats de l'analyse des données	19
3.2.1	Latences moyennes	19
3.2.2	Analyse temps/fréquence	20
3.2.3	Réponse Stationnaire	20
3.2.4	Activité gamma	22
3.2.5	Analyse statistique	23
3.2.6	Estimations de dipôles	25
4	Discussion	26
4.1	Résumé des résultats	26
4.2	Révision des hypothèses	26
4.2.1	Facilitaion neuronale.	26
4.2.2	Reconstruction du signal	27
4.2.3	Traitemennt de l'information contextuelle	27
4.3	Une absence d'activité	28
4.3.1	Pas d'activité gamma	28
4.3.2	Pas d'activité liée aux potentiels de latence moyenne	28

4.4	Intégration contextuelle et illusion de continuité	29
4.5	Parallèle avec la vision	29
4.6	Conclusion	30
4.6.1	Interprétation des résultats	30
4.6.2	Développements futurs	31
A	Expériences préliminaires	32
A.1	Préliminaire 1 : psychophysique	32
A.1.1	Procédure	32
A.1.2	Résultats	32
A.1.3	Conclusion	32
A.2	Préliminaire 2 : enregistrements MEG combinés avec psychophysique	33
A.2.1	Procédure	33
A.2.2	Résultats	34
A.2.3	Discussion	35
A.2.4	Conclusion	36
A.3	Préliminaire 3 : MEG sans tache	37
A.3.1	Procédure	37
A.3.2	Résultats	38
A.3.3	Discussion	39
A.3.4	Conclusion	40
A.4	Préliminaire 4 : Introduction d'une stimulation visuelle	40

Chapitre 1

Introduction

1.1 L'illusion de continuité auditive

1.1.1 Le phénomène

Dans un environnement sonore typique, un auditeur traite simultanément un grand nombre de sources sonores, et il est capable de focaliser son attention vers l'une d'entre elles en la séparant du reste. Néanmoins, le flux¹ engendré par une source sonore peut être par instants totalement masqué par une autre source. C'est ainsi le cas quand un bruit bref couvre complètement la source sur laquelle l'auditeur est focalisé. Ceci peut se produire quand, par exemple, dans un concert, l'auditeur est attentif à la ligne mélodique d'un violon, et que celle-ci est masquée par une percussion de l'orchestre ou quand, pendant une discussion dans un café, un bruit ambiant masque la voix de la personne que nous écoutons. Dans ces cas-là, même si le signal est masqué, le percept lié à celui-ci est continu. Si le morceau de signal masqué est éliminé au laboratoire, le stimuli est discontinu et, par contre, la perception de celui-ci est continue. Ce phénomène reçoit le nom d'*illusion de continuité auditive* ou de *complétion auditive*.

1.1.2 Les études psychophysiques de l'illusion

L'illusion de continuité auditive a été caractérisée pour la première fois en 1950 par Miller et Licklider [19]. Elle a par la suite fait l'objet de nombreuses études dont le but était de trouver les conditions sous lesquelles se produit cette illusion. Différentes sortes de stimuli ont été analysées :

Parole

Dans la première étude de cette illusion qui a été réalisée, Miller et Licklider [19] ont décrit comment un signal de parole était jugé plus aisé à suivre lorsqu'il était interrompu par des bouffées de bruit blanc que quand il était interrompu par du silence. Il était notamment perçu, en présence du bruit blanc, comme continu. Malgré cela, les mesures objectives de scores d'intelligibilité ne variaient pas entre les différentes conditions de stimulation. Dans leur expérience, les sons de parole et de bruit étaient émis en alternance entre 10 et 15 fois par seconde. Ils ont appelé l'illusion de continuité le *picket fence effect*. Il est intéressant de remarquer que quand Vicario [29] redécouvrit indépendamment cet effet en 1960, il l'appela, en

¹flux est la traduction de la notion de *stream* définie dans [3] p.10, et qui constitue l'équivalent sonore de la notion d'objet dans le visuel, *id est*, un regroupement perceptuel lié à la représentation mentale des sources.

tenant aussi une métaphore issue du système visuel, *acoustic tunnel effect*.

Warren [30] a réalisé quelques expériences en remplaçant dans une phrase des phonèmes choisis par des bouffées de bruit, qui étaient alors perçus comme masqués. Il a montré que l'illusion de continuité auditive permettait de récupérer un phonème éliminé et que l'auditeur, même s'il avait entendu et les mots et le bruit masquant, avait du mal à juger de la position temporelle du bruit par rapport à l'ordre des phonèmes. Ainsi, dans la phrase *The state governors met with their respective legiXlatures convening in the capital city*, où *X* indique le phonème masqué, l'erreur moyenne de placement du bruit était plus grande que la longueur du mot. Il a aussi été montré que quand l'information masquée permettait une ambivalence lexicale (*G. Sherman*, étude non publiée, commenté par Warren [30]), et donc une ambivalence phonémique, l'information contextuelle de la phrase était utilisée pour déterminer le percept. Finalement, il est remarqué que le sujet était incapable de distinguer entre les phonèmes reconstruits et ceux effectivement présentés.

Sons purs

Miller et Licklider [19] avaient déjà mentionné que l'effet pouvait se produire avec des sons purs. Néanmoins, c'est Thurlow et Elfner [28] qui ont continué l'étude du phénomène en réalisant des expériences avec ce type de son à partir de 1957. Leur étude consistait en un jugement subjectif de continuité sur des sujets, en entraînant les sujets avant l'expérience. Ils ont établi de seuils de *continuité* sur les limites de la durée de l'interruption, l'écart en fréquence entre sons et les rapports d'intensité. Ainsi, avec cette étude et nombreuses études successives, l'illusion de continuité auditive a été caractérisée avec des interruptions de durées variables et différents types de sons.

Sons avec traits temporaux

Mis à part les sons de parole, d'autres sons présentant des traits temporaux ont été utilisés pour réaliser des études de ce phénomène. La complémentation auditive a été étudiée pour des sons périodiques infratonaux [32]. Warren, Wrightson et Puretz ont utilisé des répétitions de fragments de bruits gaussiens *gelés* et répétés pour leurs expériences. Ils ont étudié les différences des seuils de l'illusion pour des sons infratonaux et des sons tonaux, et ont montré que les seuils de l'illusion et de masquage étaient parallèles mais que leur relation changeait avec la fréquence (voir figure 1.1).

G. Dannenbring en 1976 [4] a caractérisé la présence et les propriétés du phénomène en utilisant des sons composés de rampes fréquentielles, en se plaçant dans le cadre de la ségrégation de la scène sonore. Il a établi que la durée du son complété avant et après le masquage avait un rôle dans le seuil de durée du masquage dans lequel l'illusion se produisait. Il a aussi réfléchi à propos des raisons qui menaient à percevoir les rampes masquées comme un seul flux sonore, et a mis en avant l'importance des transitions entre les différents fragments de ces stimuli pour cette discrimination.

Drake et McAdams [6] ont aussi étudié la dimension temporelle du phénomène. Ils se sont interrogés à propos de comment était perçue l'illusion en variant la relation de durée du son interrompu et du son masquant. En se plaçant dans le cadre proposé par Bregman, *id est*, que l'organisation de la scène auditive se produit avant la computation des attributs perceptifs, comme suggéré par des expériences qu'ils avaient réalisé antérieurement [15], ils ont proposé un mécanisme de focalisation attentionnelle pour expliquer les biais dans le jugement d'intensité généralement associés à l'illusion de continuité auditive.

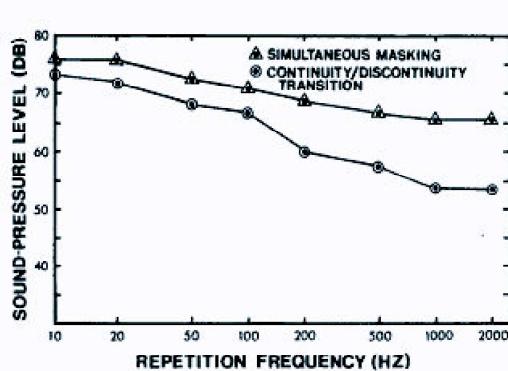


FIG. 1.1: Il peut être observé que l'illusion de continuité auditive se produit toujours au-dessous du seuil de masquage. En abscisses, fréquence de répétition du bruit *gelé*. En ordonnées niveau physique d'intensité. Extrait de [32].

Autres caractérisations du phénomène

Kashino et Warren [13] ont montré que des différences de phase entre les oreilles, comme celles qui seraient produites par des sources placées à des positions spatiales différentes, peuvent jouer un rôle dans l'induction de l'illusion. Ainsi, une différence interaurale de phase du son masquant provoque un rabaissement du seuil de perception de la complémentation auditive d'un son pur de 5 dB. Il est remarqué que le seuil de détection d'un son pur dans un bruit blanc est toujours au-dessus du seuil de l'illusion, et que la variation de ce seuil en fonction de la différence interaurale de phase est d'environ 10 dB. Ceci indique que l'intégration de l'information interaurale joue un rôle dans l'illusion de continuité auditive, et que ce rôle n'est pas directement assimilable au masquage.

Finalement, il faut aussi signaler les études réalisées par Miller et al. [18] et Petkov et al. [21], où il est montré que l'induction auditive se produit aussi pour des primates non humains, autant dans le cas de sons familiers et ayant un *sens* pour le sujet, comme le sont les appels spécifiques à l'espèce [18], que dans des cas avec des sujets entraînés à des tâches spécifiques de détection d'interruptions dans des rampes de signaux FM [21]. Par conséquent, le phénomène est assez général pour être observé chez l'animal, et donc il est plausible que des bases neuronales lui soient dédiées. C'est ce que nous allons essayer de caractériser dans notre étude.

1.1.3 Interprétation de l'illusion de continuité auditive

Conditions nécessaires

Les différents éléments exposés antérieurement demandent une caractérisation générale de l'illusion. Quelles sont les conditions pour produire une illusion de continuité auditive ? Comment peut-elle être caractérisée ? La synthèse des résultats expérimentaux indique qu'il est nécessaire que deux flux soient présents, et donc par définition perçus comme distincts dans une scène sonore, dont un soit de durée assez brève (de 120 à 300 ms en fonction des stimuli et des auteurs) et ayant des composantes capables de masquer l'autre flux, qui aura généralement une durée plus longue (pour une expérience en inversant ces relations, voir [6]).

Il faut donc deux flux sonores et un masquage de durée brève pour que l'illusion de continuité auditive se produise. Dans ce cadre, s'il n'y a aucun élément contextuel pour supposer que le flux sonore masqué n'est pas continu, même si il est physi-

quement interrompu pendant le masquage, il sera perçu comme continu. En effet, l'illusion de continuité auditive peut être cassée de nombreuses façons, mais celles-ci ont toutes en commun le fait que les variations des stimuli introduites permettent de percevoir un indice de la non continuité de celui-ci pendant le masquage.

Parallèle avec la vision

Un parallèle de cette illusion dans le domaine de la vision peut être établi : c'est la compléTION visuelle. Quand un objet est partiellement caché par un autre objet, le premier n'est pas perçu comme interrompu. Par contre, si il était vu de façon isolée, il serait perçu comme interrompu, comme un fragment. Ce phénomène peut être observé dans les figures 1.2 et 1.3.

Malgré cela, ce parallèle est limité. Dans le domaine visuel, les mécanismes de compléTION visuelle sont généralement classés entre des phénomènes a-modaux et modaux. Ces derniers sont liés à la modalité sensorielle dans laquelle elles se produisent. Dans l'illusion classique du triangle de Kanisza (figure 1.4), les contours d'un triangle sont effectivement perçus, et la perception subjective de la couleur à l'intérieur de ce contour illusoire en est modifiée. Cela est un phénomène modal : il y a un *remplissage* perceptif de la forme absente. Par contre, une voiture qui rentre dans un tunnel pour apparaître quelques secondes plus tard de l'autre côté constitue l'objet d'une illusion a-modale : la voiture n'est pas reconstruite perceptivement pendant qu'elle traverse le tunnel, mais un sujet sera très surpris de ne pas la voir sortir de l'autre côté à un moment plus ou moins précis. Pour une discussion à propos de la distinction entre compléTION modale et a-modale voir l'article de Pessoa [20], spécialement la section 3.

La caractérisation de l'illusion de continuité auditive dans ce contexte n'est pas établie. La restauration phonémique décrite par Warren [30], ainsi que la constatation que le son apparaît continu de façon très claire dans certaines conditions, au moins d'après les jugements subjectifs des sujets, auraient tendance à faire penser qu'il s'agit d'un phénomène modal, comme l'illusion de Kanisza. Malgré cela, la compléTION auditive, pour créer le percept illusoire, intègre les informations contextuelles de façon très large, ce qui mènerait à la caractériser comme un phénomène a-modal : un morceau du stimulus est reconnu et l'ensemble des connaissances du monde contextuel contribuent à intégrer le percept. Une discussion de la modalité ou l'a-modalité de l'illusion de continuité auditive après l'analyse des résultats est proposée en section 4.5.

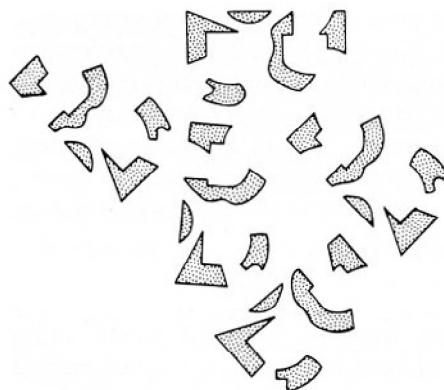


FIG. 1.2: Lettres brisées. Des formes ne sont pas reconstruites avec les fragments.
Extrait de [3]

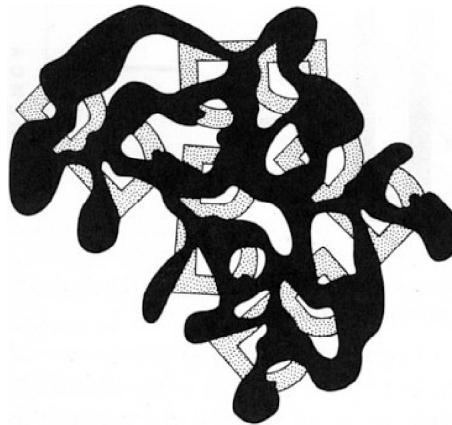


FIG. 1.3: Lettres brisées avec une tache qui introduit l'idée de masquage. Des formes cohérentes sont reconstruites beaucoup plus spontanément avec les fragments.

1.1.4 Caractérisation neuronale

Différentes interprétations

Différentes études de l'illusion ont proposé des hypothèses sur les mécanismes neuronaux responsables de l'illusion. Voici le résumé des quelques propositions existantes dans la littérature.

Le premier mécanisme comme base neurophysiologique de l'illusion a été proposé par Thurlow et Elfner [28]. Après avoir étudié la complétion d'un son pur quand celui-ci est interrompu par un autre son pur plus intense, ils proposèrent que le phénomène pourrait être dû à une facilitation de décharge provoquée par le son plus intense sur les neurones codant le son moins intense, ce qui provoquerait une décharge continue des unités neuronales qui correspondent au son reconstruit. Il faut souligner que dans ce modèle, le son le plus intense ne devait pas nécessairement être capable de stimuler directement les unités correspondant au son illusoire, mais plutôt faciliter leur décharge.

Houtgast [9] proposa une interprétation différente en 1972. En utilisant des bruits comme signal masquant et des sons purs comme sons masqués, il considéra que l'illusion de continuité était étroitement liée au masquage des interruptions du signal *continu*, et considéra que le phénomène apparaissait dès que la transition entre le bruit masquant et le son pur n'était pas accompagné par une augmentation perceptible de l'activité nerveuse dans aucune bande fréquentielle de la cochlée.

Warren proposa en 1972 ([31] p.139) la règle suivante pour caractériser l'illusion : si il y a des évidences contextuelles que un son devrait être présent à un moment déterminé, et si les unités périphériques stimulées par un son plus intense incluent celles qui seraient stimulées par le son si il était présent, alors l'induction de l'illusion se produit. C'est une règle qui reprend la lecture de Houtgast en ajoutant la notion de contextualité.

Bregman [3] a un point de vue proche de celui de Warren, mais propose quelques différences qu'il convient d'indiquer. Il accorde avec Warren l'importance de l'information contextuelle, spécialement de l'information très proche au masquage liée aux transitions. Néanmoins, en se plaçant dans le cadre de l'analyse de la scène sonore par flux, il considère que ce n'est pas que le système analyse ce qui a pu être masqué à partir des connaissances qu'il a du masquage. Il propose que la scène est d'abord séparée en flux puis, quand la caractérisation des attributs perceptifs du flux masqué est réalisée, n'ayant aucune raison pour supposer qu'il a été interrompu, il suppose alors qu'il est continu.

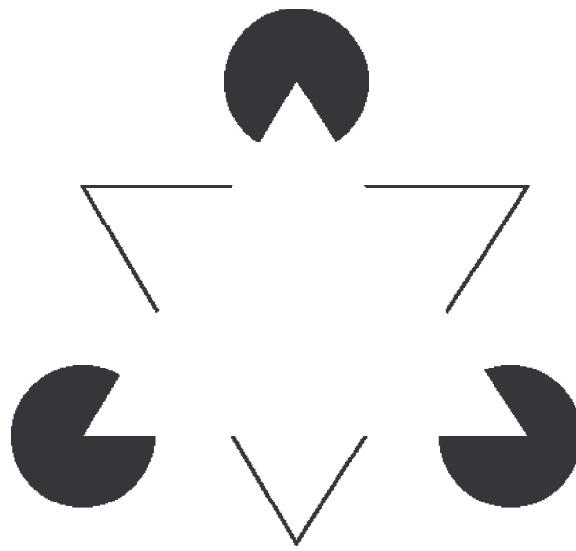


FIG. 1.4: Triangle de Kanizsa, décrit pour la première fois en [12]. Même si le triangle n'est pas dessiné, et même en s'apercevant qu'il n'est pas dessiné, le triangle est perçu, et la couleur apparente de l'intérieur et de l'extérieur semble différente.

Par ailleurs, il faut remarquer que ces deux dernières interprétations introduisent de notions telles que la contextualité ou le traitement par flux don la caractérisation neuronale n'est pas bien établie. Une interprétation dans ce cadre demandera la caractérisation neuronale de celles-ci.

Jusqu'à une date très récente, l'illusion de continuité auditive n'avait fait l'objet d'aucune étude utilisant les techniques d'imagerie cérébrale. La seule étude publiée à ce jour a été faite par Carlyon [17], qui a réalisé une étude EEG avec des techniques MMN (*Miss Match Negativity*) de l'illusion de continuité auditive. Les enregistrements MMN sont associés avec des mécanismes de détection de changement automatiques et préattentionnels. Cette étude a montré que le traitement cortical lié à la présence, ou absence, de l'illusion devient manifeste dès -au plus- 200 millisecondes après la stimulation. Elle a aussi mis en avant le caractère préattentionnel de l'illusion, et a placé les traces électrophysiologiques qui lui sont associées dans le cortex auditif.

Résumé des différentes possibilités

Plusieurs hypothèses existent quant aux bases neuronales de l'illusion de continuité auditive :

1. *Complétion neuronale.* *Cette hypothèse reprend la suggestion faite à l'origine par Thurlow et Elfner en 1959 [28]. La complétion auditive serait produite par un mécanisme qui, en traitant un stimuli masquant, produirait une réponse neuronale qui contiendrait la réponse constituant le percept du signal perçu comme continu. Pour justifier cette hypothèse, nous devrons donc trouver un pattern de réponse du son masqueur qui contienne le pattern de réponse associé au son illusoire.*
2. *Reconstruction du signal.* *Cette hypothèse suppose que le mécanisme qui sous tend la continuité acoustique est une reconstruction active du percept. Si le percept de continuité auditive est reflété par une activité cérébrale, cette activité sera liée à la formation d'une onde cérébrale, cette onde sera retrouvée*

quand l'illusion se produit, car elle sera produite par le système neuronal. Le lien entre le percept et la présence de l'onde cérébrale sera donc étudié.

3. *Traitements contextuels. L'hypothèse de Warren parle d'évidences contextuelles qui impliquent qu'un son devrait être présent à un moment donné, au vu des caractéristiques habituelles des scènes sonores. Bregman aussi lie l'illusion de continuité au traitement des stimuli contextuels, notamment à la détection et caractérisation des sons aux transitions entre différents flux. L'existence d'un lien entre le traitement de cette information contextuelle et l'activité enregistrée avec la MEG va donc devoir être étudiée.*

1.2 Les outils utilisés

1.2.1 L'imagerie cérébrale

Introduction

La Magnétoencéphalographie (MEG) est une technique cérébrale qui a été développée à partir des années 70. Elle consiste à enregistrer les champs magnétiques à la surface du scalp. Ces champs magnétiques sont produits par les déplacements d'ions induits par l'activité des neurones. Tout comme l'Electroencéphalographie (EEG), la plus ancienne technique d'imagerie cérébrale, elle est non invasive, par opposition aux méthodes d'imagerie cérébrale métaboliques comme la Résonance Magnétique et la Tomographie par Émission de Positrons, qui introduisent des champs magnétiques de haute intensité ou un produit radioactif dans l'organisme. En termes de résolution, l'EEG et la MEG offrent l'avantage d'une excellente précision temporelle, de l'ordre de la milliseconde.

Pourquoi choisir la Magnétoencéphalographie ?

L'intérêt de la MEG en opposition à l'EEG réside dans le fait que le crâne contient des couches ayant des conductivités assez différentes, et se comporte plutôt comme un conducteur, ce qui introduit une forte distorsion dans la distribution géométrique du signal électrique. C'est pour cette raison que la MEG, en enregistrant les champs magnétiques, permet d'avoir une plus grande précision spatiale. Néanmoins, il faut remarquer le caractère complémentaire de ces techniques : la MEG privilègiera les orientations de dipôles parallèles au scalp, et donc l'activité principalement localisée dans les sillons, tandis que l'EEG privilègiera les dipôles perpendiculaires au scalp, plus caractéristiques des gyri. Les techniques métaboliques auront beaucoup moins de précision temporelle, mais apporteront en revanche une excellente précision spatiale.

La MEG a donc été choisie par sa grande précision temporelle, nécessaire pour pouvoir étudier des phénomènes d'une durée de l'ordre de la dizaine de millisecondes, mais aussi à cause de sa précision spatiale. En effet, l'illusion pouvant être à priori multimodale, il est intéressant de pouvoir localiser les sources de l'activité. Une dernière raison a aussi incité à ce choix : le cortex auditif est localisé dans un sillon, et comme les enregistrements MEG détectent mieux l'activité dans les sillons, l'utilisation de la MEG pour étudier des phénomènes auditifs a une grande tradition. Il en suit que ce choix permettra de comparer de façon plus proche les enregistrements réalisés et les interprétations d'autres articles.

1.3 But et méthodes de cette étude

Pour étudier expérimentalement laquelle des hypothèses proposées reflète les mécanismes sous-jacents à l'illusion de continuité, un protocole combinant la psychophysique et l'imagerie cérébrale est mis en place.

Afin d'établir des conditions de stimulation les plus similaires possible, les stimuli utilisés auront des variations aussi faibles que possible qui induisent la rupture de l'illusion, mais conservent le reste du percept le plus invariant possible. Le traitement contextuel sera ainsi assez similaire, et un reflet électrophysiologique de cette illusion psychophysique sera caractérisé. Le but de cette étude sera donc de corrélér l'activité enregistrée avec la magnétoencéphalographie et la présence ou absence du phénomène étudié².

²Des enregistrements antérieurs au début du stage existent utilisant la MEG avec des stimuli similaires [23]. Ceux-là ont constitué une première étude exploratoire de l'illusion de continuité auditive. Ces données seront introduites occasionnellement le long du texte pour aider à l'interprétation des données.

Chapitre 2

Caractérisation psychophysique

2.1 Choix des signaux utilisés

2.1.1 Signaux utilisés

Les caractérisations psychophysiques de l'illusion de continuité les plus nombreuses ont été faites en utilisant des sons purs. Néanmoins, une large différence de niveau entre le son pur et le bruit masquant est nécessaire pour produire l'illusion, ce qui implique des sons purs d'intensité faible si les masqueurs gardent un niveau d'intensité raisonnable. L'utilisation de sons de bande large, comme par exemple des bruits, semble plus intéressante parce que cela permet d'occuper de façon uniforme plusieurs octaves fréquentielles, ce qui permet d'espérer une réponse neuronale plus importante.

Le signal choisi pour être perçu comme continu est un bruit blanc filtré et modulé en amplitude qui sera appellé I (comme *Inducee*, en anglais). L'intérêt de ce type de stimulus d'un point de vue psychophysique est qu'il a un trait temporel (au contraire que les sons purs ou les bruits blancs), mais n'est pas un signal de parole. L'utilisation de signaux avec un trait temporel est intéressante parce qu'elle demande l'induction de sons illusoires ayant une variation temporelle de leurs attributs, en évitant des possibles effets *haut-niveau* qui pourraient être présents avec l'utilisation de la parole. Ces signaux n'ont pas été encore utilisés à ce jour dans des études psychophysiques de l'illusion.

Le choix de signaux AM est pertinent aussi pour des raisons liées à l'enregistrement de l'activité cérébrale. Comme l'a étudié en détail Bernhard Ross [24, 25], avec une stimulation auditive consistée d'un signal modulé en amplitude, une onde cérébrale à la fréquence de modulation peut être enregistrée. Cette activité, décrite pour la première fois par Galambos et al.[7] et très bien caractérisée par Bernhard Ross, a une période de formation d'environ 200 ms (en fonction des conditions de stimulation) et reflète l'intégration du stimulus auditif au niveau du cortex. Elle présente un couplage en fréquence avec le stimulus et une amplitude maximale à 40 Hz, décroissant avec l'augmentation de la fréquence.

Pour masquer l'interruption de I , un bruit blanc filtré qui sera appellé M (comme *Masker*) 20 dB plus intense et ayant les mêmes composantes spectrales a été choisi. Cette différence d'intensité est importante parce que l'illusion de continuité auditive se produit quand le percept illusoire est physiquement masqué. Une grande différence dans le niveau d'intensité est aussi souhaitable à cause de la similitude perceptive de I et M . En effet, des expériences informelles indiquent que si des sti-

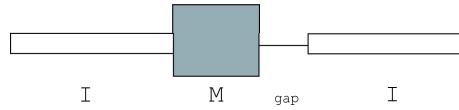


FIG. 2.1: Schéma montrant comment les stimuli sont combinés : le bruit modulé I puis le bruit non modulé plus intense M , suivis d'un *gap* et du bruit modulé I .

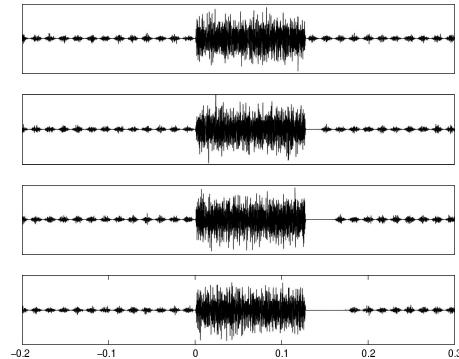


FIG. 2.2: Stimuli utilisés pour la caractérisation psychophysique de l'illusion de continuité auditive. Les différentes durées de *gap* constituent la seule différence entre conditions de stimulation. En abscisses, les secondes. L'origine de temps est le même utilisé pour l'analyse des données d'imagerie.

muli sont construits en combinant ces deux signaux à la même intensité, le percept ressemblera plutôt à un flux dont la rugosité change en fonction de la présence ou absence de la modulation plutôt que à deux flux dont un est masqué par l'autre. Or, il a déjà été discuté du besoin de deux flux sonores pour que l'illusion de continuité auditive se produise, ce qui montre le besoin de cette différence d'intensité. Un schéma de comment ces stimuli sont combinés est montré en figure 2.1.

2.1.2 Comment casser l'illusion ?

Le but de cette étude est de comparer les réponses cérébrales à des stimuli aussi similaires que possibles, mais dont certains produisent une illusion de continuité et d'autres non. Pour déterminer comment contrôler la présence ou l'absence de l'illusion de continuité auditive, il faut choisir un paramètre de variation des stimuli. Nous avons choisi d'introduire des intervalles très courts de silence, des interruptions, pour casser l'illusion. Ceci semble une manipulation simple pour casser de façon claire l'illusion de continuité auditive en changeant très peu la scène contextuelle. Ainsi, des interruptions progressivement plus longues peuvent être introduites pour détecter le seuil de rupture de l'illusion et analyser, par le biais des différents enregistrements, le lien de celle-ci avec l'activité cérébrale.

2.1.3 Conclusion

Les signaux I et M décrits antérieurement, ainsi que des *gap*, intervalles de silence de durée variable, seront utilisés. Les différentes composantes des stimuli utilisées sont (voir aussi figure 2.2) :

1. Un bruit masqueur M , bruit blanc gaussien (moyenne nulle, variance 1) filtré (filtre Butterworth d'ordre 2, fréquences de coupure 500 Hz et 3000 Hz) avec une durée de 128 ms.

2. Un bruit blanc gaussien I (moyenne nulle, variance 1) filtré aux mêmes fréquences et modulé en amplitude (62.5 Hz, 100 % de profondeur de modulation), d'une durée de 384 ms. La fréquence de modulation de 62.5 Hz est choisie parce qu'elle est proche du maximum mesuré [24], mais n'est pas de 40 Hz, et elle n'est pas un multiple de 50Hz, ce qui permet d'éviter la présence de parasites liés à l'alimentation électrique. La profondeur de modulation est choisie parce qu'elle provoque la plus grande amplitude de la réponse.
3. Un intervalle de silence (un *gap*) de durée variable, variant entre 0 ms et 100 ms, passant d'interruption non détectable à facilement détectable.

Des rampes de 2 ms seront utilisées pour tous les onset et les offset des signaux afin de réduire les *clics* produits par des changements trop brusques d'intensité. Afin de déterminer les durées relatives des stimuli, les résultats de Carolyn Drake et Stephen McAdams [6] ont été pris en compte : les durées des sons I sont bien plus longs que ceux des sons M , ce qui est nécessaire pour que l'illusion de continuité auditive se produise.

2.2 Caractérisation phénoménologique

Ce type d'expérience psychophysique permet de caractériser ce que, *à leur avis*, perçoivent les sujets. C'est pour cela que nous pouvons parler d'un statut phénoménologique : cette caractérisation a une validité que en tant que percept conscient du sujet.

2.2.1 Procédure

stimuli

Les stimuli décrits en section 2.1.3 ont été utilisés. Afin de ne pas permettre d'anticipation de la part du sujet, des allongements aléatoires au début et à la fin de ces stimuli ont été distribués suivant une loi uniforme entre 0 et 160 ms. Pour cette tâche, les 4 conditions principales du protocole MEG ont été retenues, *id est*, un *gap* de 00, 15, 30 et 45 ms après la bouffée de bruit (figure 2.2). Le choix des durées a été déterminé en fonction des résultats des expériences préliminaires (voir annexes A.1 et A.2).

Sujets

Les 8 sujets ayant participé aux expériences d'imagerie décrites au chapitre suivant ont réalisé après l'expérience MEG une séance de psychophysique afin de caractériser le percept lié aux stimulations acoustiques introduites lors de l'enregistrement. Un sujet issu additionnel a été inclus, avec un total de 9 sujets.

Tâche

Il a été demandé aux sujets de répondre à la question *Est-ce que ce son est continu ?*, avec pour réponse deux choix alternatifs, *oui* ou *non*.

Matériel

Les expériences psychophysiques ont été réalisées dans une cabine insonorisée à double paroi (IAC), en présentant les sons avec un casque Senheiser HD 250 II. L'ordinateur utilisé est équipé d'une carte son RME Hammerfall, de convertisseurs externes RME ADI8-Pro dont la sortie est amplifiée par un amplificateur Yamaha

P2075. L'expérience est menée sous environnement Matlab, ce dernier gérant à la fois la génération des sons et l'interface utilisateur.

Méthodes

La courbe psychophysique a été estimée par la méthode des constantes. Les différentes conditions de stimulation ont été mélangées de façon aléatoire, de manière à ce que chaque sujet juge 10 répétitions de chaque condition [14]. 5 répétitions ont été réalisées avec cette méthode. Le premier essai étant considéré un entraînement, les 4 derniers essais ont été retenus.

2.2.2 Résultats

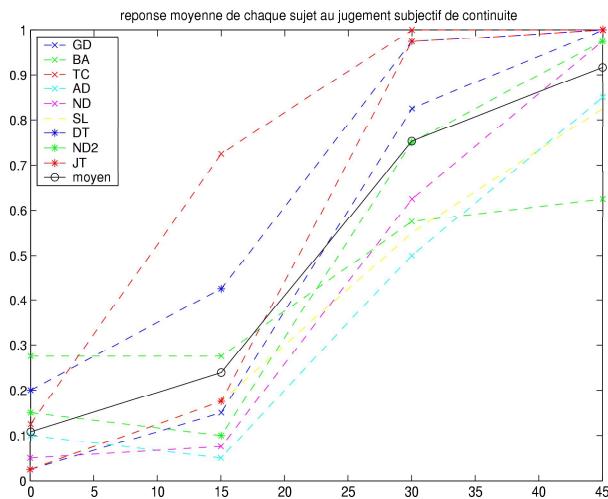


FIG. 2.3: Résultats de l'expérience de jugement subjectif pour chaque sujet. En abscisses, durée du gap. En ordonnées, ratio de réponses négatives.

Comme le montre la figure 2.3, la réponse des sujets montre une différence de percept entre conditions. Deux types de réponse peuvent être établis : une constituée par les conditions avec l'intervalle de silence de 00 et 15 ms, l'autre constituée par les conditions avec le *gap* de 30 et 45 ms, même si dans chacun de ces deux groupes le taux de réponse pour chacune des conditions n'est pas exactement le même.

Chapitre 3

Enregistrements MEG

3.1 Procédure

3.1.1 Stimuli

Cinq conditions de stimulation auditive ont été retenues, avec cinq durées de *gap* différentes : 00, 15, 30, 45 et 100 ms (voir annexe A.3).

Pour des raisons expérimentales spécifiques à la MEG, les stimuli décrits en section 2.1.3 sont assemblés en segments de 12 stimuli sans interruption. Ceci permet de réaliser plus de répétitions des stimuli en moins de temps, ce qui permet d'atteindre une relation signal/bruit suffisante dans les enregistrements MEG.

Il est à noter que, à cause de la variation aléatoire de la durée de chaque stimulation, l'emplacement temporel exact des stimuli dans l'ensemble du segment, ainsi que la durée de *I* au début et à la fin de chaque séquence, varie de façon aléatoire pour chaque répétition. Ceci permet de ne pas avoir des effets d'anticipation trop prononcés de la part du sujet. La figure 3.1 montre un segment de stimulation typique.

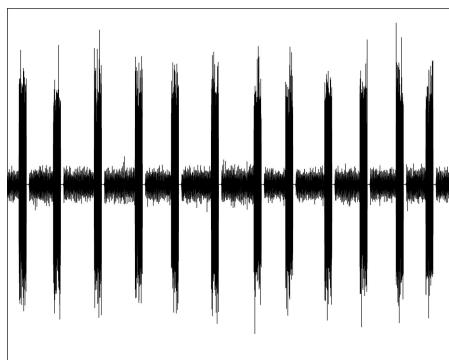


FIG. 3.1: Segment de stimulation utilisé pour les enregistrements MEG : 12 répétitions de la séquence *I + M + gap*

3.1.2 sujets

Huit sujets masculins droitiers entre 25 et 35 ans ont passé l'expérience. Ils étaient volontaires et indemnisés pour leur participation.

3.1.3 Matériel

Le système Omega 151 de la société CTF, constitué de 151 capteurs SQUID (bobines supraconductrices), a été utilisé pour les enregistrements MEG. L'ensemble des enregistrements MEG a été réalisé au service d'imagerie cérébrale du Centre MEG-EEG Hôpital Pitié Salpêtrière. La stimulation auditive a été réalisée avec le système piezoélectrique EAR 3 à travers une carte RME Multiface Hammerfall DSP connectée par PCMCIA à un labtop DELL Latitude D600.

3.1.4 Méthodes

Le seuil de détection du bruit non modulé est mesuré. Les stimulations M sont placés à 70 dB au-dessus du seuil d'audition, et les stimuli I à 50 dB.

Afin de maintenir un niveau d'éveil satisfaisant, des fragments d'un film (*Fenêtre sur cour*, d'Alfred Hitchcock) sont montrés pendant la durée de l'expérience (voir annexe A.4). Il est aussi demandé au sujet de ne pas cligner des yeux pendant la durée des stimuli auditifs, et de fixer un point afin de diminuer le plus possible les saccades oculaires.

Des séances de 5 blocs d'enregistrement sont réalisées, une par condition de stimulation, chacune ayant une durée d'une vingtaine de minutes. L'ordre des blocs est décidé aléatoirement. Entre chaque bloc, l'expérimentateur prend soin de parler au sujet et lui propose, si il le souhaite, de se lever et de marcher un peu, afin qu'il maintienne un niveau d'éveil satisfaisant.

Analyses des données d'imagerie

Les analyses des données vont être réalisés, pour la plupart, avec des routines implémentées spécifiquement à cet effet sous environnement matlab, ainsi que avec les scripts linux associés aux logiciels CTF, et certaines routines appartenant à la boîte à outils d'analyse de données et d'imagerie cérébrale Brainstorm.

Préliminaires

L'ensemble des données fait l'objet d'un nettoyage pour exclure les mouvements musculaires ainsi que les clignements des yeux. Les enregistrements contenant des artefacts oculaires ou de l'activité musculaire sont exclus de l'analyse. Certains capteurs squid fonctionnant mal et enregistrant des pics d'activité très intense qui sont en réalité absents, toute variation de plus de 2 pT est aussi exclue.

Potentiels évoqués

Les potentiels évoqués sont les réponses cérébrales qui gardent un délai temporel constant avec le stimulus. Pour les estimer, un moyennage des différents essais est réalisé, afin de pouvoir améliorer le rapport Signal/Bruit. Les très basses fréquences ($< 2 \text{ Hz}$) sont ensuite éliminée, afin de mieux visualiser les données. Les fréquences au-dessus de 120 Hz sont aussi éliminées, car elles sont une source potentielle de bruit¹.

Dans un premier temps, cette analyse montre les *middle latency potentials*, c'est-à-dire, les potentiels de latence moyenne. Ceux-ci sont le résultat de l'activation synchrone de grands groupes de neurones. Ils constituent une grande partie de l'énergie des potentiels évoqués, concentrée pour la plupart dans les fréquences en-dessous de 25 Hz. Ces potentiels sont associés aux différentes phases de traitement du stimulus dans le cortex auditif primaire et secondaire [8]. D'autres activités peuvent être mises en évidence par filtrage, comme c'est décrit par la suite.

¹ Dans cette étude, ni les *sustained field* ni les ondes trop rapides ont été étudiées.

Analyse des potentiels de latence moyenne

Pour caractériser leur présence, la superposition de tous les canaux après moyen-nage des différents essais est visualisée. Aux endroits où l'activité présente un pic d'activité, la visualisation de la distribution de l'activité sur les différents capteurs permet de déterminer la polarité de l'onde électrique qui lui est associée. Par exemple, une M100 est associée à une N100, qui donne une distribution de champs magnétiques inverse à celle provoquée par la P50. Ceci permet d'interpréter le type d'onde dont il s'agit.

Analyse temps/fréquence

Pour analyser les réponses évoquées avec plus de détail, le capteur ayant l'activité la plus intense est choisi pour réaliser une visualisation temps/fréquence. Pour éviter que l'activité des potentiels de latence moyenne masque les autres activités, un filtrage au dessus de 25 Hz est réalisé, car c'est en-dessous de cette fréquence que la plupart de l'énergie liée aux potentiels de latence moyenne se concentre. Les activités en-dessous de 25 Hz ne sont pas visualisées dans une carte temps/fréquence parce qu'elles peuvent être mieux analysées en visualisant le déroulement temporel de la réponse évoquée.

La visualisation des activités temps/fréquence est réalisée avec des transformées discrètes de Fourier avec recouvrement maximal, avec différentes valeurs de la fenêtre d'intégration (160 ou 250 échantillons) en fonction de la précision désirée.

Afin de vérifier la représentativité et la distribution des activités caractérisées pour le capteur présentant l'activité la plus intense, une visualisation spatiale de la carte temps/fréquence de tous les capteurs sera réalisée, afin de pouvoir comparer toutes les activités enregistrées.

Analyse de la *ASSR*

L'onde appellée Auditory Steady State Response a la propriété d'avoir la même fréquence que la fréquence de modulation du stimulus auditif. Une réponse est donc attendue autour de 62.5 Hz. Pour la visualiser, un filtrage à phase nulle² entre 57 et 67 Hz sera réalisé. Cette activité sera visualisée dans son déroulement temporel.

Synchronie de la phase

Afin de déterminer l'éventuelle présence de l'activité *ASSR* pendant le bruit *M*, une étude de l'amplitude et la synchronie de phase du capteur ayant la plus grande énergie est réalisé. Après avoir filtré le signal autour de la fréquence d'intérêt, la valeur absolue de celui-ci est filtrée (filtrage à phase nulle) avec une fenêtre carrée d'une durée d'une période du signal dont l'enveloppe doit être extraite, ce qui permet d'obtenir l'amplitude du signal.

Pour calculer la synchronie de phase avec une onde à la fréquence de modulation à partir du signal *x*, le calcul suivant est réalisé :

$$\phi_x(t) = \text{angle}(x_h) - 2 * \pi * f_m / f_e - \phi_0$$

où *x_h* représente le signal analytique de *x* obtenu à l'aide de la transformée de Hilbert, *f_m* la fréquence de modulation, *f_e* la fréquence d'échantillonage et ϕ_0 la phase moyenne pendant les dernières 100 ms, phase qui est évaluée de la même façon (à exception de la soustraction de ϕ_0 , bien entendu).

²Un filtrage à phase nulle est un filtrage qui est sélectif en fréquence mais n'introduit pas de distorsion de phase. Ceci est obtenu en filtrant d'abord avec le filtre utilisé puis avec le filtre inversé temporellement. La réponse est modifiée par le carré de l'amplitude de réponse du filtre, ce qui ne fait que le rendre plus sélectif en fréquence.

Activité gamma

L'activité gamma est définie comme l'activité présente dans les bandes entre 30 et 80 Hz. Deux types d'activité gamma sont bien caractérisées : l'activité gamma tardive, une activité induite³ à latence variable, et l'activité gamma précoce, qui est étudiée ici, est une activité évoquée entre 30 et 80 ms après la stimulation et généralement centrée autour de 40 Hz, même si elle peut dans certains cas arriver jusqu'à 80 Hz [27]. Pour analyser la présence de cette activité, les données sont filtrées entre 35 et 57 Hz. Il faut remarquer que 57 Hz est la fréquence la plus grande à laquelle peut être réalisé le filtrage afin de pouvoir éliminer l'énergie liée à la *ASSR*.

Analyse statistique

Afin de déterminer la significativité statistique de la variation d'un type d'activité entre conditions, des comparaisons multiples des moyennes obtenues avec des estimations anova de l'énergie de l'activité évoquée pendant une durée de temps sont réalisées. Cette durée de temps est déterminée en fonction de la latence et la durée de l'onde dont nous essayons de déterminer la présence. Le début et la fin de l'intervalle objet de l'analyse sont déterminés non pas en fonction du temps d'enregistrement mais en fonction de la latence au début d'un stimulus, début qui peut changer entre conditions de stimulation.

Estimation de dipôles

Dans les enregistrements MEG, les activités dipolaires dans le cortex cérébral peuvent être estimées -en première approximation- comme le résultat d'un dipôle de courant élémentaire ayant une position et une orientation fixes.

Même si ce problème ne présente pas une solution optimale (la solution est optimale vis-a-vis du critère d'erreur choisi pour l'algorithme, mais ce critère d'erreur n'est pas unique), des algorithmes d'estimation ont été développés afin d'estimer le mieux possible cette solution. Ceci dit, ils ne convergent pas toujours vers une solution vraisemblable. C'est pour cela que des critères pour rejeter une estimation de dipôles qui est aberrante sont utilisés, notamment une distance minimale par rapport au plan sagittal [25].

3.2 Résultats de l'analyse des données

L'activité évoquée a été caractérisée à travers les analyses suivantes :

3.2.1 Latences moyennes

L'analyse des potentiels à latence moyenne (figure 3.2) montre une absence de réponse M100 liée à l'on-set du signal après le gap. Ceci peut être contrasté avec la réponse à la bouffée de bruit, où apparaissent autant la M50 que la M100. Même pour une durée du gap de 100 ms, la réponse n'est pas appréciable. Ceci est aussi le cas pour les sujets individuels. L'analyse des sujets individuels permet de constater que les activités résiduelles présentes n'ont pas une distribution spatiale caractéristique de ces ondes. Ce résultat était déjà indiqué par les résultats préliminaires (voir figure A.7).

³Une réponse induite, par opposition à une activité évoquée, est une réponse qui ne garde pas une relation de phase constante avec le stimulus.

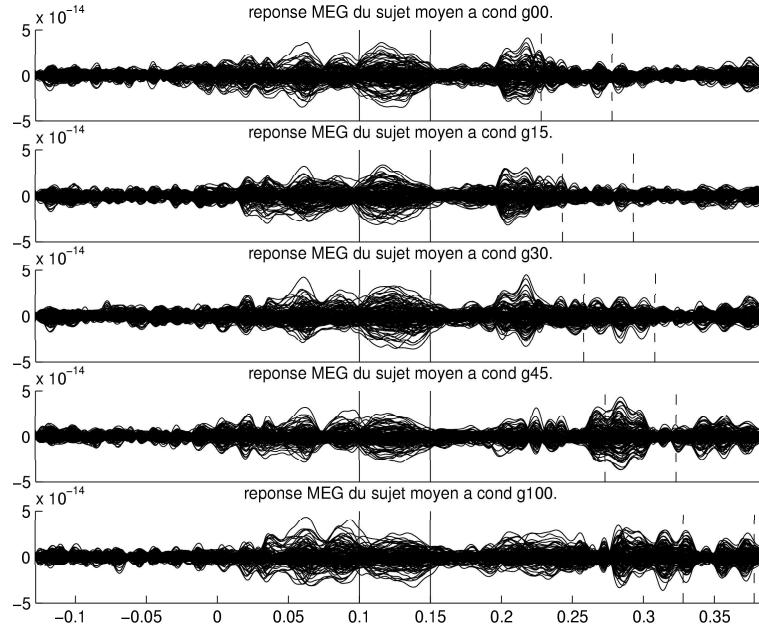


FIG. 3.2: Réponses évoquées pour chaque condition de stimulation, après moyennage entre les différents sujets. En abscisses, les secondes après le début de la stimulation M . En ordonnées, amplitude de la réponse enregistrée en Teslas. La réponse de chaque capteur a été moyennée entre tous les essais, puis filtrée entre 2 et 120 Hz. Les réponses des 151 capteurs sont superposées. Les intervalles verticaux correspondent aux latences de la M100 en réponse à la bouffée de bruit M et au début de I après le stimulus.

3.2.2 Analyse temps/fréquence

Afin de caractériser mieux l'activité à plus haute fréquence, une analyse temps/fréquence a été réalisée. Comme le montre la figure 3.3, la *ASSR* est l'élément le plus saillant dans les fréquences au-dessus de 25 Hz.

3.2.3 Réponse Stationnaire

L'observation de l'activité évoquée filtrée entre 57 et 67 Hz permet de voir le déroulement temporel de l'onde stationnaire *ASSR* (figure 3.4). La fréquence de cette synchronicité est la même que la fréquence de modulation de la stimulation, et garde une notable stabilité entre les sujets. Il faut aussi remarquer sa sensibilité au déroulement temporel des stimuli.

Une analyse de la phase et l'enveloppe de cette activité (figure 3.5) montre que la synchronie disparaît effectivement pendant la durée du bruit : non seulement l'amplitude de la *ASSR* est faible ou nulle pendant la durée du bruit, mais une absence de synchronie à 62.5 Hz est aussi observée, comme l'indique la phase du signal. Ainsi, aucun de ces deux indices peut être lié à une possible activité résiduelle.

L'extraction de l'enveloppe montre que le pic d'amplitude lié à l'onset du signal varie en latence en fonction de la condition. Par contre, cette variation ne semble pas corrélée avec le percept du signal. Il est aussi remarqué que le maximum d'amplitude se produit quand le signal est en phase avec le stimulus, contrairement aux résultats montrés par Ross avec des stimuli modulés à 40 Hz [24]. En effet, Ross montre que le maximum d'amplitude se produit quand l'activité à 40 Hz n'est pas en phase avec la modulation, et il associe ce maximum d'amplitude à de l'activité gamma.

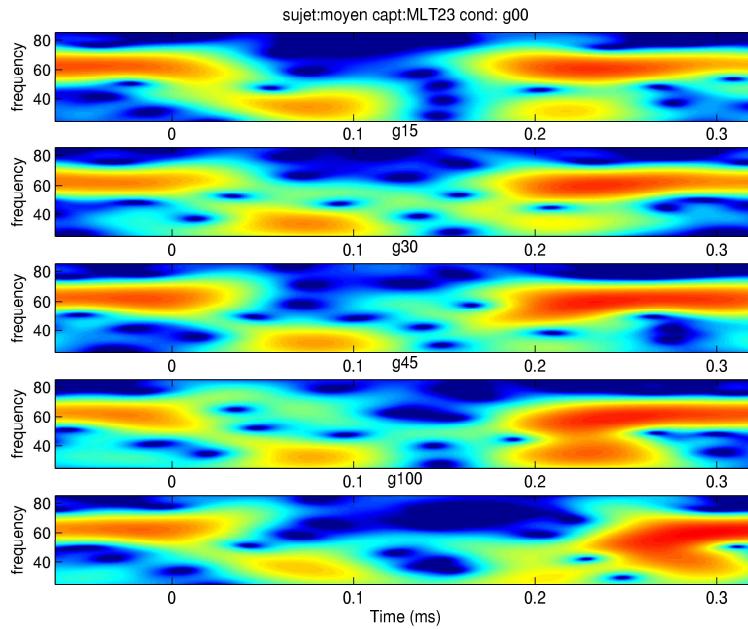


FIG. 3.3: Carte temps/fréquence entre 25 et 85 Hz de la réponse évoquée du sujet moyen pour chaque condition de stimulation, après moyennage entre les différents sujets. La réponse du capteur présentant la plus grande activité a été considérée (capteur MLT23, situé au-dessus du lobe temporal gauche).

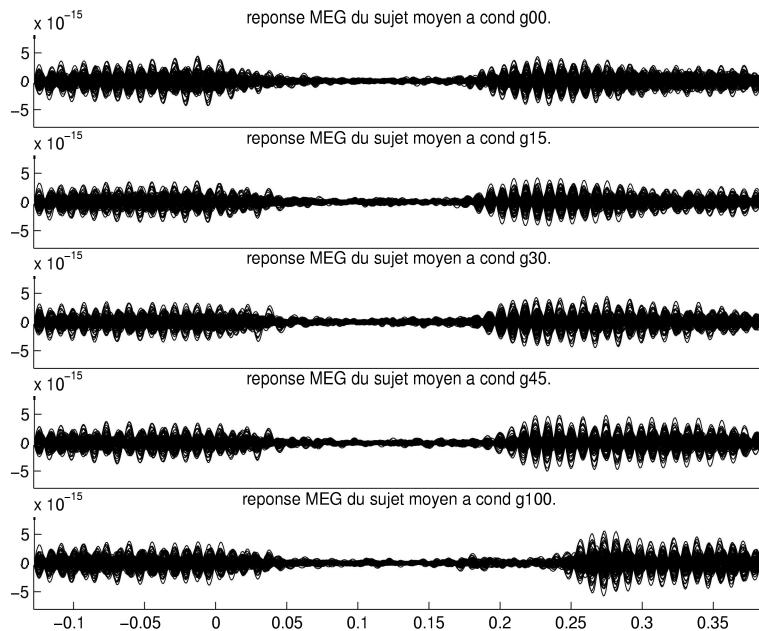


FIG. 3.4: Réponse évoquée du sujet moyen filtrée entre 57 et 67 Hz

Nos résultats indiquent une absence d'activité gamma à ces fréquences : l'activité observée est uniquement celle liée à la réponse stationnaire.

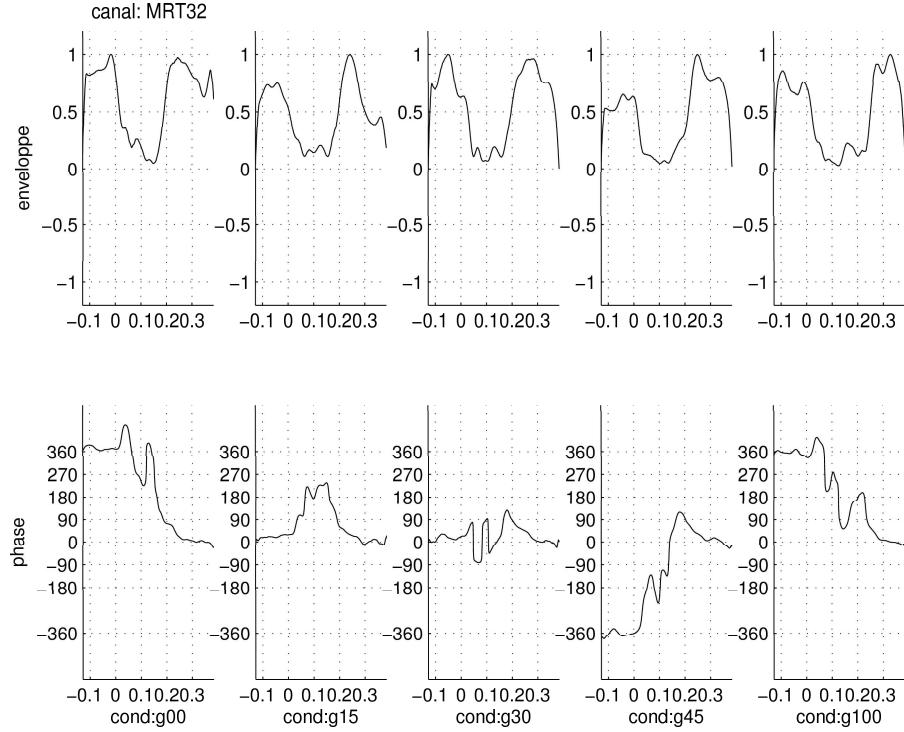


FIG. 3.5: Enveloppe et phase de l'activité du capteur plus actif (pour la *ASSR*, MRT32) pour le sujet moyen, filtrée entre 57 et 67 Hz. La phase a fait l'objet d'une soustraction à la phase équivalente à un stimulus de 62.5 Hz. La phase moyenne pendant les 100 dernières millisecondes a été considérée comme la phase nulle.

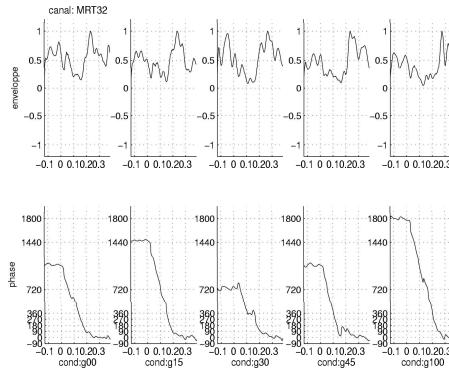


FIG. 3.6: Enveloppe et phase de l'activité du capteur déjà analysé pour le sujet moyen, filtrée entre 35 et 67 Hz.

3.2.4 Activité gamma

Le spectrogramme de la figure 3.3 montre aussi, à part la *ASSR*, une activité entre 30 et 80 ms après la fin de l'intervalle de silence qui peut être caractérisée pour certaines conditions.

Cette activité est définie comme une activité entre 35 et 57 Hz avec une latence entre 30 et 80 ms qui varie en fonction de la condition de stimulation. Même si il est possible que cette activité se produise à des fréquences supérieures à 57 Hz, la volonté de séparer cette activité de la *ASSR* motive le choix de cette fréquence

maximale.

Afin d'essayer d'établir un lien entre cette activité et la *ASSR* (de façon analogue aux études de Bernhard Ross [24, 25, 26]), une nouvelle analyse de l'enveloppe et la phase est réalisé en incluant cette activité, comme c'est montré figure 3.6. Dans le cadre décrit par Ross, il serait attendu qu'aux latences caractéristiques de l'activité gamma l'enveloppe présente un maximum, et que la relation de phase avec le stimulus ne soit pas constante. Or il peut être vu que ceci n'est pas le cas : le maximum est postérieur et il correspond à un instant où les signaux sont déjà en phase avec le stimulus. Ceci implique que le cadre de travail utilisé par Ross ne peut pas être utilisé quand l'activité gamma et la *ASSR* ont des fréquences différentes.

3.2.5 Analyse statistique

Hypothèse

L'activité de certains capteurs, comme celui dont la carte temps/fréquence est montrée figure 3.3, indiquent un possible lien entre la variation de l'activité gamma précoce et la présence de l'illusion. Ainsi, il peut être avancé comme hypothèse de travail qu'il existe un lien entre les variations de l'activité gamma précoce et la rupture de l'illusion de continuité auditive. La présence ou absence de l'illusion a été déterminée en fonction des résultats psychophysiques. La validité de cette hypothèse est par la suite analysée avec des outils statistiques.

Activité gamma

Afin de vérifier cette hypothèse, un test statistique a été réalisé. Pour chaque capteur, il a été testé si l'énergie moyenne entre 30 et 80 ms après la fin de l'interruption entre 35 et 57 Hz est significativement différente de celle correspondant à la condition *gap00*. Les résultats sont montrés figure 3.7. Il est remarqué que, afin d'éviter les fausses alarmes, l'alpha du test statistique est extrêmement petit (0.0001). Ainsi, même en réalisant le test une fois pour chaque capteur (151 fois), la probabilité d'avoir une fausse alarme est faible (de l'ordre de 1,5%, correction de bonferroni).

Ce test montre une activité en accord avec l'hypothèse et statistiquement significative dans les zones temporales avec une dominance de l'hémisphère droit. Les groupes qui peuvent être établis en fonction des conditions de stimulation incite à penser que l'activité remarquée n'est pas un reflet de la variation progressive de l'interruption, mais plutôt que cette activité a un lien avec la perception ou pas de l'interruption. Il est aussi intéressant de remarquer que parmi ces capteurs il y a les capteurs les plus actifs analysés antérieurement, et que ces capteurs sont proches du cortex auditif. Par ailleurs, il existe aussi 1 capteur de la zone occipitale. Il faut néanmoins remarquer(voir figure 3.8) que les différences entre conditions pour ce dernier capteur ne présentent pas un pattern qui permette de les séparer en groupes distincts. En effet, la réponse au *gap* de 15 ms semble aussi lointaine de la stimulation sans interruption que celle liée au *gap* de 30 ms.

Potentiels de latence moyenne

L'absence de potentiels de latence moyenne en réponse aux stimuli modulés en amplitude a été montrée en section 3.2.1. Afin de vérifier statistiquement cette absence d'activité, le même test avec l'activité liée aux potentiels de latence moyenne a été réalisé, en prenant l'activité de 2 à 25 Hz entre 100 et 150 ms après la fin de l'intervalle de silence. Les capteurs qui montrent des différences significatives et en accord avec l'hypothèse ne permettent pas de caractériser un pattern de réponse lié avec une caractéristique perceptive. Il est donc considéré que le lien entre les

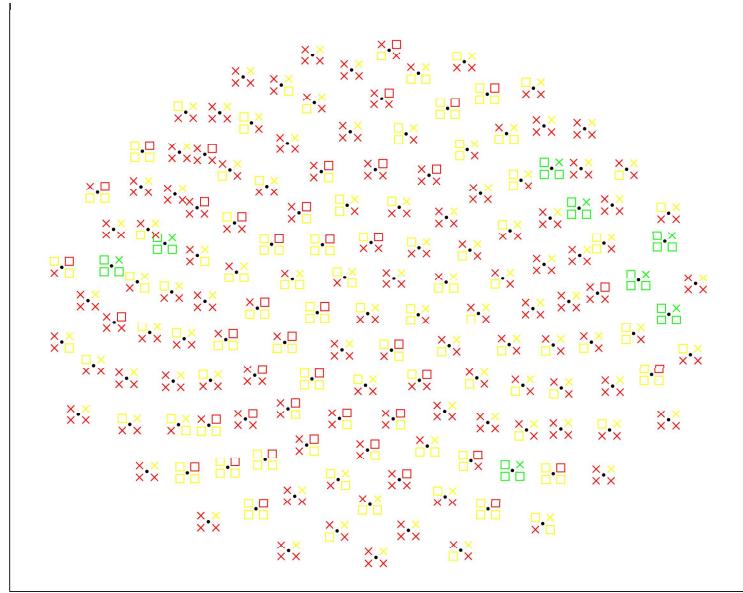


FIG. 3.7: *Test de la significativité de la réponse gamma.* La différence d'énergie en bande gamma entre 30 et 80 ms du début du bruit module en amplitude après l'intervalle entre chaque condition et la condition sans interruption (g00) a été testée. Pour chaque capteur, le résultat de ce test a été dessiné pour chaque condition. Les conditions testées sont rangées dans le sens horaire en commençant en haut à droite : interruption de 15, 30, 45 ou 100 ms. Une croix indique que la différence avec la condition de référence (g00) n'est pas significative, un carré indique qu'elle est significative (test anova, alpha=0.0001). Les couleurs orange et rouge indiquent si le test statistique est, pour chaque condition, en accord ou pas avec l'hypothèse reliant les différents conditions de stimulations avec le percept caractérisé en psychophysique. Les capteurs où toutes les conditions sont en accord avec l'hypothèse ont l'ensemble des réponses a été coloriée en vert.

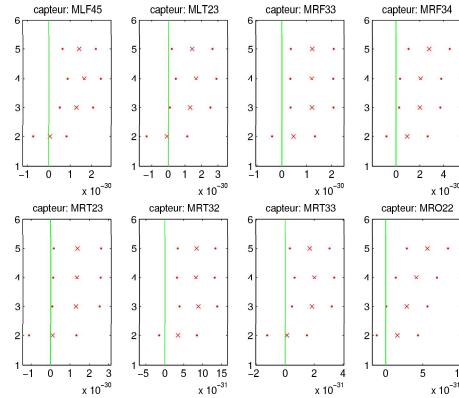


FIG. 3.8: Différences d'énergie dans la bande gamma estimées en fonction des conditions pour les capteurs ayant une différence significative en accord avec l'hypothèse. Il est notable que, pour tous les capteurs sauf le capteur occipital, les différences permettent de classer les données en groupes (groupe où l'illusion de continuité est présente, groupe où elle ne l'est pas) et ne suivent pas de façon linéaire l'évolution du paramètre physique.

potentiels de latence moyenne et le percept du stimulus interrompu ne peut pas être établi.

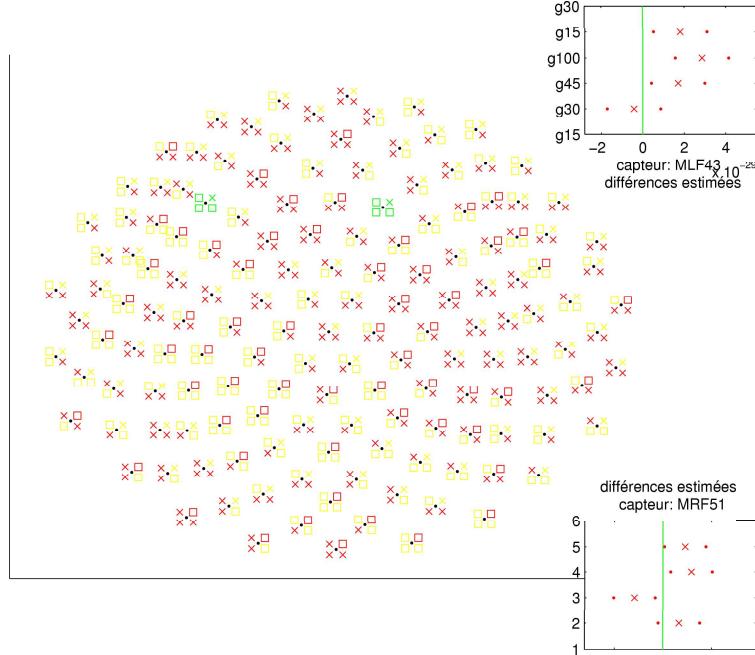


FIG. 3.9: Le même test que la figure 3.7 pour l'activité évoquée filtrée entre 2 et 25 Hz, entre 100 et 150 ms après la fin de l'intervalle de silence. A droite sont montrées les différences estimées pour les deux capteurs en accord avec l'hypothèse et significatifs.

3.2.6 Estimations de dipôles

Des estimations de l'origine des activités décrites ci-dessus ont été réalisées pour chaque sujet. Les résultats indiquent que l'origine des activités gamma et *ASSR* ne sont pas les mêmes, car pour chaque sujet elles sont séparées, de façon systématique, d'environ 5 mm. Ces activités sont placées au niveau temporal. Ceci est cohérent avec les résultats de Ross [24], qui localise aussi ces activités séparément. Malgré cela, et par manque de temps, des analyses plus précises quant à l'origine des activités n'ont pas pu être réalisées.

Chapitre 4

Discussion

4.1 Résumé des résultats

Un bruit modulé en amplitude I et un bruit non-modulé plus intense M ont été utilisés pour induire l'illusion de continuité auditive. Pour casser celle-ci, des interruptions des stimuli après le bruit M ont été introduites. La caractérisation psychophysique montre que avec une interruption d'une durée de 15 ms l'illusion se produit de façon analogue à l'absence d'interruption. Des durées plus longues, par contre, provoquent la disparition de l'illusion de continuité. L'analyse de la réponse MEG montre les résultats suivants :

1. La *ASSR* est présente à 62.5 Hz, et montre un lien avec la présence ou absence physique de ce stimulus, mais non pas avec son caractère phénoménologique, *id est*, avec son existence en tant que percept. L'activité liée aux potentiels de latence moyenne ne présente pas de lien avec le début du bruit I après l'intervalle de silence, que cet intervalle soit perçu ou pas.
2. L'activité à une fréquence inférieure, caractérisée comme une activité gamma précoce, est corrélée à la phénoménologie du stimulus. Les enregistrements significativement corrélés sont proches du niveau du cortex auditif.
3. La caractérisation de l'activité gamma par une analyse du déroulement temporel de l'amplitude et de la relation de phase entre le stimulus et la réponse cérébrale, ainsi que la localisation des activités gamma précoce et *ASSR* par estimation de dipôles, apportent des indications quant à l'indépendance de l'activité de la première par rapport à la deuxième.

4.2 Révision des hypothèses

Plusieurs mécanismes ont été proposés comme candidats pour expliquer l'illusion de continuité auditive (voir section 1.1.4).

4.2.1 Facilitaion neuronale.

Le premier décrivait les mécanismes liés à l'illusion comme une facilitation des neurones codant le son perçu comme continu, facilitation provoquée par le bruit masquant. Ceci, qui est envisageable pour des sons purs, semble difficile à concevoir pour des sons de parole ou d'autres sons présentant un trait temporel, comme c'est le cas des stimuli utilisés dans cette expérience. De plus, avec l'utilisation d'un stimulus modulé en amplitude, dont la présence est reflétée par la formation de la *ASSR*, si une facilitation comme celle caractérisée par la première hypothèse se

produisait, on s'attendrait à trouver une activité synchrone résiduelle dans cette bande de fréquences. Or ce n'est pas le cas. Par ailleurs, il est possible d'imaginer que la *ASSR* ne reflète pas une activité qui code la perception de la modulation d'amplitude. Contre cet argument, les résultats de Ahissar et al. [1] montrent qu'il existe une relation de phase entre, d'un côté la modulation d'amplitude contenue dans un stimulus de parole et, de l'autre côté, la *ASSR* et la compréhension de ce discours. Bien sur, il peut être argumenté que un recodage de cette activité est réalisé *a posteriori*, par exemple, la *ASSR* est recodée en taux de décharge, et ce taux de décharge est continu pendant l'illusion. Ceci serait alors en accord avec l'hypothèse de facilitation. Nous ne disposons pas de données qui puissent appuyer ou rejeter cette possibilité.

4.2.2 Reconstruction du signal

Nous n'avons pas observé d'activité supportant l'hypothèse de la reconstruction du signal. Le manque de synchronie même résiduelle qui a été mis en évidence pendant la durée du masquage (figure 3.4) montre que une relation similaire à celle établie par Ahissar et al. [1] ne peut être établi. Par contre, la possibilité d'un activité résiduelle sans relation de phase constante avec le stimulus doit être envisagée. En effet, l'activité évoquée met en évidence seulement les activités qui gardent une relation de phase constante avec les stimuli à travers les différents essais. Une activité résiduelle à cette fréquence pourrait donc se produire. Mais cette activité ne présenterait pas de cohérence de phase, et la relation entre la cohérence perceptive et la relation de phase constant ne pourrait pas être établie.

4.2.3 Traitement de l'information contextuelle

L'hypothèse de Bregman reformulait la proposition d'*évidences contextuelles* de Warren pour en faire une lecture en termes de traitement de flux sonores. Au niveau neuronal, il peut être supposé que la chaîne de traitement corticale assigne des parties du son perçu à un flux ou un autre, puis caractérise ceux-ci de façon indépendante. Ceci est équivalent à l'hypothèse faite par Bregman qui propose que la ségrégation de la scène sonore est antérieure au calcul des attributs acoustiques tels que la hauteur, le timbre, etc. (cette hypothèse est décrite dans le cadre de l'illusion de continuité par McAdams et al. [6]). Sous cette hypothèse, la notion d'*évidences contextuelles* peut être caractérisée dans un cadre neuronal. Sous cette hypothèse, la différence d'activité détectée -des bouffées d'activité gamma précoce- serait partie de ce traitement contextuel.

Comment est décrite cette activité dans la littérature ? La spécificité fonctionnelle de cette activité n'est pas encore caractérisée de façon bien établie (voir les reviews de Thallon-Baudry et Bertrand [27] et [2]). Néanmoins, quelques propositions ont été avancées. Joliot [11] a interprété cette activité comme liée au liage perceptif. En stimulant avec deux stimuli très brefs (des clics) et très proches temporellement, il a caractérisé un ou deux pics d'amplitude en fréquence gamma de façon corrélée avec la perception d'un ou deux évènements sonores. Ross [24] a étudié le lien entre cette activité et la *ASSR* en utilisant des stimuli modulés en amplitude à des fréquences très proches de 40 Hz. Ainsi, la description qu'il a réalisé ressemble plutôt à une caractérisation en tant que réponse transitoire de la *ASSR*, la période de mise en phase. Nos expériences montrent que ceci n'est pas le cas général, et donnent des indices à propos de l'indépendance fonctionnelle de la *ASSR* et l'activité gamma.

4.3 Une absence d'activité

4.3.1 Pas d'activité gamma

Pour pouvoir interpréter l'absence d'activité lié à la présence de l'illusion, il est nécessaire d'introduire l'hypothèse suivante :

L'organisation perceptive de la scène sonore utilise le principe perceptif *old plus new*. Ainsi, quand le nouveau stimulus plus intense apparaît, il est supposé que le flux sonore moins intense perçu antérieurement continue. Le système perceptif attribue un flux aux nouveaux événements et le rajoute à la scène sonore, avec les autres flux existants : les nouveaux événements se rajoutent à la scène sonore caractérisée avec les vieux événements. Cette hypothèse est introduite par Bregman [3] et est décrite dans le cadre de l'illusion dans [15].

Cette hypothèse est écologiquement plausible parce que, comme cela a déjà été expliqué, à partir du moment où il y a masquage, le traitement après la membrane basilaire et le statut phénoménologique du percept lié aux stimuli utilisés est identique à un cas où le stimulus serait réellement continu.

Sous cette hypothèse, l'activité gamma peut être interprétée comme liée à l'assignation du nouvel événement (l'arrivée d'un stimulus particulier) ou du nouveau matériel à traiter à l'un ou l'autre des flux sonores existants. Ainsi, dans ce cadre, à la fin du masquage, quand le stimulus *I* n'est plus masqué et l'interruption n'est pas perçue, l'activité gamma est naturellement absente. En effet, il n'est pas nécessaire de considérer une *attribution de flux* à un événement sonore, puisque il n'y a eu aucun événement qui puisse supposer un changement dans ce flux. Par contre, pour le cas où l'intervalle de silence est perçu, l'arrivée de nouveau matériel sonore après ce silence demande une attribution de flux, ce qui générera l'activité gamma. Ceci explique pourquoi l'activité gamma n'est pas lié aux variations temporelles des stimuli mais apparaît uniquement quand il y a un événement lié à la ségrégation de la scène sonore en flux. Joliot [11] a lié cette activité à l'apparition d'un nouvel événement sonore perçu. Ainsi, il paraît possible d'attribuer à l'activité gamma précoce un rôle dans le traitement temporel de la scène sonore et, à cause du manque de réponse aux variations temporelles des stimuli, à l'attribution de flux.

Des études spécifiques à ce type d'activité devront être réalisés afin de mieux caractériser le lien de cette activité avec le traitement temporel de la scène sonore et notamment la ségrégation de celle-ci.

4.3.2 Pas d'activité liée aux potentiels de latence moyenne

Le manque d'activité liée aux potentiels de latence moyenne, par opposition à l'activité gamma, montre l'indépendance fonctionnelle de l'activité gamma par rapport aux potentiels de latence moyenne.

Par ailleurs, cette absence peut être interprétée au moins de deux façons. Premièrement, il peut être considéré que l'activité provoquée par le signal étudié est trop faible, est qu'elle est masquée par l'activité liée à la bouffée de bruit *1M*. C'est à dire, que l'activité existe, mais qu'elle est trop faible pour être enregistrée. Cette hypothèse est raisonnable si nous acceptons que la bouffée de bruit est beaucoup plus saillante perceptivement que le signal modulé en amplitude, et donc que l'intensité du traitement cognitif qui lui est associée est plus forte. Mais ceci est peu probable pour des durées de silence longues telles que 100 ms, qui donnent lieu à des événements sonores qui ne sont pas forcément moins saillants que la bouffée de bruit.

Deuxièmement, sous l'hypothèse du traitement sonore par flux, l'absence des potentiels de latence moyenne peut être interprétée en argumentant que le système de traitement reconnaît l'événement comme un flux déjà traité et caractérisé, et

donc que la réponse massive que suppose l'arrivée d'un nouvel évènement ne se fait pas. Par conséquent, il n'y a pas de réponse P50 ni N100 au signal après le gap. Cette deuxième interprétation permet aussi d'expliquer l'absence d'activité décrite par Ross [25] pour des signaux très similaires (bruit modulés en amplitude) interrompus par des intervalles de silence brefs.

4.4 Intégration contextuelle et illusion de continuité

Un autre aspect dont la discussion semble nécessaire est celui de l'intégration contextuelle. Jusqu'ici le phénomène a été décrit en relation avec la ségrégation de la scène sonore. Mais les études psychophysiques de l'illusion de continuité ont bien montré que l'intégration de l'information se fait de façon très large.

L'interprétation de l'activité gamma comme liée à la ségrégation de la scène sonore est cohérente avec cette capacité d'intégration. En effet, les 50 ms de latence de l'activité gamma semblent un temps trop bref pour réaliser le calcul des attributs perceptifs. Par exemple, s'il est considéré que le mot entier est pris en compte pour réaliser la restauration phonémique décrite par Warren [30], l'activité gamma ne peut pas être liée à ce traitement : 50 ms après le masquage l'ensemble du mot n'a pas encore été prononcé. Bien sur, l'activité gamma pourrait aussi être liée à un prétraitement visant à caractériser les attributs perceptifs des évènements sonores. Mais l'absence d'activité gamma liée aux variations temporelles des différents flux (par exemple, la modulation d'amplitude) ne semble pas permettre cette interprétation.

En attribuant à l'activité gamma un rôle dans la ségrégation de la scène sonore en flux, cette étude s'inscrit naturellement dans le cadre proposé par Bregman [3] et décrit dans le cadre de l'illusion de continuité par McAdams et al. [15], cadre qui propose que l'organisation de la scène sonore réalise d'abord une ségrégation de flux puis la caractérisation perceptive de chacun d'eux. Ainsi, les biais constatés dans la caractérisation phénoménologique peuvent en effet être provoqués par des phénomènes top/down comme c'est proposé par McAdams et al. [15] pour l'assignation d'intensité aux différents flux.

Ce cadre ouvre par contre quelques questions qu'il convient d'énoncer ici. Si le calcul des attributs perceptifs se fait après la ségrégation sonore, il faut alors peut-être considérer un remplissage pour chaque flux sonore ? Les idées de remplissage (*filling-in*) peuvent-elles être décrites dans ce cadre ? Cette possibilité est discutée dans la section suivante, à partir des points de vue proposés par Pessoa et Dennet pour le cas visuel.

4.5 Parallèle avec la vision

À l'introduction de ce rapport, plusieurs exemples de phénomènes visuels susceptibles d'être sous tendus par des mécanismes similaires ont été présentés. Ces parallèles présentés sont revus.

L'illusion de continuité auditive est liée à un phénomène de liage perceptif dans lequel un flux sonore en cache un autre. La raison par laquelle ce phénomène se produit est liée à la physiologie du système perceptif : la réponse mécanique de la cochlée et son codage par le nerf auditif définit les seuils de masquage. Il peut donc être affirmé que cette illusion est lié avec une caractéristique morphologique du système auditif.

La métaphore du *picket fence effect* proposée en introduction semble appropriée dans la mesure où les deux sont liées à un principe général de masquage : quand un

objet ou un flux sont masqués par un autre objet ou flux, le premier ne disparaît pas, mais continue. Ceci a déjà été énoncé sous la forme du principe *old plus new*. Mais ce qui est troublant dans le cas de l'illusion de continuité auditive, c'est que le signal est entendu comme continu : dans le cas d'un phonème masqué, le sujet n'est pas capable de distinguer les phonèmes masqués et ceux qui le sont pas.

C'est pour cette raison que, pour comparer ce phénomène avec la vision, il apparaît utile d'introduire la tâche aveugle de l'oeil (*blind spot*) et les mécanismes de traitement cognitif qui conduisent à résoudre le manque d'information liée à cette morphologie. La possibilité d'un remplissage neuronal a été considérée comme a priori possible, mais l'absence de *ASSR* qui reflète un possible remplissage a été montrée. Pessoa [20] aussi admet de la possibilité empirique d'un remplissage perceptif lié à un liage neuronal, mais propose un point de vue alternatif à partir des propositions de Dennett [5].

Le cerveau réalisera ainsi du *finding-out* plutôt que du *filling-in* : de la même façon que le système visuel ignore l'absence liée à la tâche aveugle en complétant (perceptuellement) l'information absente avec l'information contextuelle et celle en provenance de l'autre oeil, le système auditif détermine le percept avec l'information contextuelle (avec le mécanisme *old plus new*, mais aussi en utilisant l'information postérieure au masquage) et l'information en provenance de l'autre oreille (comme le montre [13]). Les mécanismes liés à ce *finding-out* semblent plutôt liés à l'ignorance d'une absence (l'information masquée) que au remplissage neuronal de celle-ci. En plus, étant donné que ces *trous perceptifs* sont constamment présents, il ne semble pas nécessaire de réaliser un remplissage : le système est déjà organisé pour ignorer cette absence. Ainsi, la notion assez large de *finding-out* serait liée au calcul des attributs perceptifs, calcul qui inclut des processus bottom/top et top/down en intégrant de façon très large l'information contextuelle et les connaissances implicites du monde.

La distinction entre modalité et a-modalité introduite antérieurement semble en premier temps caractériser l'illusion de continuité auditive comme un phénomène modal, lié à des traitements caractéristiques de la ségrégation de flux, et donc étroitement lié au système auditif. Par contre, la possibilité d'intégrer des informations à un sens très large pour déterminer les attributs perceptifs, en incluant des mécanismes top/down comme l'intégration d'un lexique semble plus proche de l'a-modalité. En effet, la complétion phonémique décrite dans [30] peut sans doute être biaisée avec l'effet de McGurk [16], typiquement multimodale. Ainsi, la distinction introduite à l'introduction ne semble pas très adéquate pour caractériser cette illusion, ni dans un plan perceptif, ni dans un plan neuronal.

Par contre, la tâche aveugle (*blind spot*) de l'oeil apparaît comme un parallèle raisonnable de l'illusion de continuité auditive : dans les deux cas il existe une base anatomique à son origine, l'information qui est utilisée pour réaliser le remplissage perceptif est tirée de l'information contextuelle ainsi que de l'intégration de l'information en provenance de l'autre oeil, la continuité par défaut est un principe perceptif qui est présent, et des phénomènes top/down comme par exemple l'utilisation d'un lexique, écrit ou oral, semblent pouvoir être utilisés pour la caractérisation du percept.

4.6 Conclusion

4.6.1 Interprétation des résultats

L'illusion de continuité auditive a été induite ou cassée en introduisant une interruption juste après le masquage. Elle a été liée à une variation dans l'intensité de l'activité gamma précoce. Il a été proposé que cette activité a un lien avec

l’attribution d’un flux au nouveau matériel sonore, en interprétant que l’organisation perceptuelle de la scène sonore se réalise d’abord par une ségrégation de la scène en flux, puis par le calcul des attributs perceptifs. La très large capacité d’intégration perceptive liée à l’illusion de continuité auditive et les biais perceptifs remarqués peuvent ainsi être expliqués de façon compatible avec les résultats issus de l’imagerie cérébrale. La possibilité d’un remplissage perceptif a été discutée puis refusée, et un parallèle avec la tache aveugle (*blind spot*) a été proposé.

4.6.2 Développements futurs

Une étude analysant spécifiquement le lien entre l’activité gamma précoce et la ségrégation de la scène sonore en flux semble intéressante à réaliser, et l’illusion de continuité propose un cadre intéressant où l’étudier, car elle permet de séparer un évènement sonore d’une assignation de flux en vertu du principe perceptif *old plus new*. Ceci permet de différencier entre le traitement général lié à un nouvel évènement sonore et un traitement précis lié à l’assignation de flux.

Par ailleurs, les mécanismes décrits ne permettent pas d’expliquer les limites temporelles de l’illusion de continuité auditive. Pourquoi l’illusion de continuité auditive ne se produit que quand le masquage est de durée brève ? Il est possible d’imaginer une habituation au bruit plus intense qui dominera sur le principe *old plus new*. Dans ce cas de figure, il est possible que une nouvelle bouffée gamma soit liée au retour du signal moins intense après la bouffée de bruit.

Des études utilisant d’autres façons de casser l’illusion sans varier le déroulement temporel des stimuli, comme par exemple des variations dans la largeur de bande du son masqueur, ou dans la relation d’intensité des stimuli, seraient aussi très intéressantes, car elles permettraient de séparer plus clairement l’activité gamma du traitement temporel des stimuli.

D’un autre côté, des études pour savoir jusqu’à quel point des informations multimodales pourraient biaiser l’illusion de continuité, comme par exemple la combinaison du masquage phonémique avec l’illusion de McGurk, pourraient aussi être intéressantes.

Finalement, l’activité gamma précoce demande à être mieux caractérisée. La généralité de l’illusion de continuité auditive indique que l’organisation de la scène sonore en flux est une stratégie partagée au moins entre les primates. Si l’activité gamma est un reflet électrophysiologique de cette organisation en flux, elle devrait se retrouver aussi dans l’ensemble des primates. Une meilleure caractérisation de son origine pourrait apporter des informations à propos de son rôle fonctionnel.

Ainsi, l’illusion de continuité auditive est un phénomène dont l’exploitation semble utile pour mieux comprendre comment l’organisation perceptive d’une scène sonore est réalisée au niveau neuronal.

Annexe A

Expériences préliminaires

A.1 Préliminaire 1 : psychophysique

Afin de mettre au point le protocole expérimental, plusieurs expériences préliminaires ont été réalisées.

Premièrement, des tests subjectifs de continuité ont été réalisés pour déterminer le seuil auquel les paramètres retenus provoquaient la rupture de l'illusion de continuité auditive. A cette fin, différentes conditions et durées d'interruption ont été étudiées.

A.1.1 Procédure

La procédure est analogue à celle décrite en 2.2.1, à l'exception des détails décrits par la suite.

Stimuli

Les stimuli décrits en section 2.1.3 ont été utilisés, composés de la façon suivante : $I + M + gap + I$ ou bien $I + gap + M + I$.

Sujets

Trois sujets ont effectué l'expérience, dont un n'était pas familier avec les tâches psychophysiques et le type de signaux utilisés. Celui-ci a refait la tâche 6 fois, puis les deux derniers essais ont été retenus. Pour les deux autres sujets, 2 essais ont été réalisés.

A.1.2 Résultats

Comme le montre la figure A.1, le seuil de transition entre le jugement de I continu et discontinu nécessite des intervalles de silence plus grands quand le *gap* est après M . Ainsi, en prenant la durée de l'intervalle de silence comme paramètre de variation, il y aura plus de marge pour prendre des conditions de stimulation avec et sans illusion dans le cas où le *gap* est placé après M . Cette courbe a aussi, en effectuant une moyenne entre les sujets, une transition plus abrupte, ce qui permettra de se placer de façon univoque de part et d'autre du seuil.

A.1.3 Conclusion

La condition de stimulation avec l'intervalle de silence après le bruit masquant est retenue, car la marge pour choisir la durée de l'interruption où celle-ci n'est pas

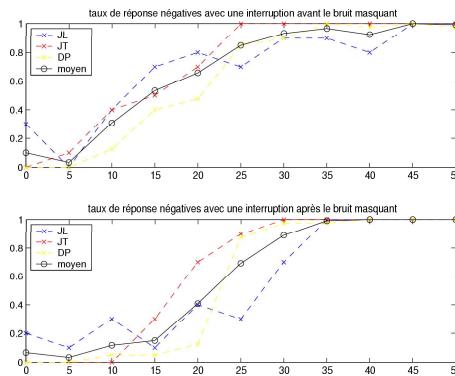


FIG. A.1: Réponses subjectives pour les différentes conditions de durée de *gap*. En abscisses, les millisecondes de durée du gap. En ordonnées, ratio de réponses négatives à la question *est-ce que ce son est continu ?*.

perçue est beaucoup plus grande.

A.2 Préliminaire 2 : enregistrements MEG combinés avec psychophysique

La tâche psychophysique précédente, avec le type de stimulation retenu, a été combinée avec des enregistrements MEG de l'activité cérébrale. Le sujet sélectionné a déjà fait l'objet d'enregistrements MEG antérieurs, ce qui permettra de comparer l'activité enregistrée dans ce protocole avec celle d'un protocole antérieur, sans tâche.

La raison pour essayer de combiner les enregistrements MEG et la psychophysique est que ceci permettrait de corrélérer le percept et la réponse MEG pour chaque essai de chaque sujet, et d'établir ainsi un lien très précis entre le percept et l'activité cérébrale.

A.2.1 Procédure

La procédure est en général analogue à celle décrite section 3.1, sauf pour les détails précisés par la suite.

Stimuli

Les stimuli décrits en 2.1.3 sont utilisés. Le type et la durée du *gap* retenue est : *gap* après le bruit masqueur, avec 6 durées entre 0 et 50 ms, par intervalles de 5 ms.

Tâche

La tâche décrite en section 2.2.1 est retenue.

Sujets

Un sujet masculin droitier ayant déjà réalisé des expériences MEG a été choisi. Des enregistrements de sa réponse à des stimuli similaires sont disponibles (issus de [23]). De plus, il est familiarisé avec les stimuli utilisés et la tâche psychophysique demandée.

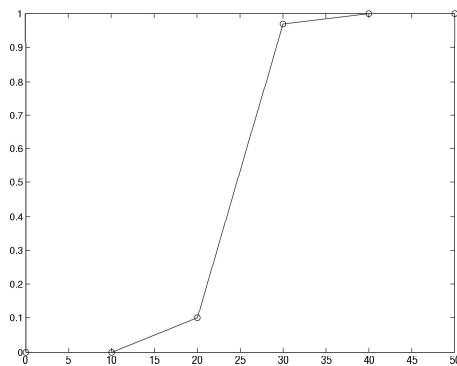


FIG. A.2: Résultats de l’expérience de jugement subjectif réalisé avec des enregistrements MEG. En abscisse , durée du gap. En ordonnée, ratio de réponses *non continu*.

Méthodes

A cause des limites de temps de l’expérience MEG, et ayant retenu 6 conditions avec une réponse psychophysique demandée, pour chaque durée de silence seulement 100 répétitions ont été réalisées. Avec ces paramètres l’expérience dure 1h15 au total. Les stimulations liées à chaque condition de *gap* ont été mélangées aléatoirement. Les 600 paires stimulation/réponse ont été séparées en 4 blocs afin de permettre au sujet de réaliser des pauses entre blocs.

La réponse se fait à travers deux boutons appuyés avec le même doigt de la main droite. Dans les consignes du protocole, il a été demandé au sujet de ne répondre qu’à la fin de la stimulation afin d’éviter, dans la mesure du possible, la présence d’activité motrice dans l’enregistrement de la réponse sensorielle aux stimulations.

A.2.2 Résultats

Données psychophysiques

Comme le montre la figure A.2, la courbe psychophysique qui fixe la limite de la durée du gap dans laquelle le percept est jugé continu est une courbe avec une transition très brusque.

Analyse des données d’imagerie

Analyse des potentiels de latence moyenne Une réponse *onset* au bruit constituée d’une onde P50 et d’une N100 est visible, ce qui est une réponse classique pour les potentiels évoqués auditifs au début d’un son [8]. Par contre, une telle réponse est absente au début du stimulus I après le *gap*, même quand ce début est effectivement perçu par le sujet (voir figure A.3). Une variation du patron de réponse en fonction de la condition de stimulation n’est pas visible par inspection visuelle.

Par ailleurs, une activité à 300 ms après le début du bruit *M* est remarquée (figure A.4), et ceci indépendamment de la durée du gap. Cette activité n’était pas présente lors d’enregistrements antérieurs avec ce sujet. Ces enregistrements antérieurs comportaient des conditions de stimulation identiques au nouveau protocole mais sans tâche spécifique. Cette activité à 300 ms est interprétée comme liée à la tâche cognitive demandée au sujet. Cette activité est gênante car il serait possible de trouver des réponses liées au début de *I* après le *gap* autour de cet instant.

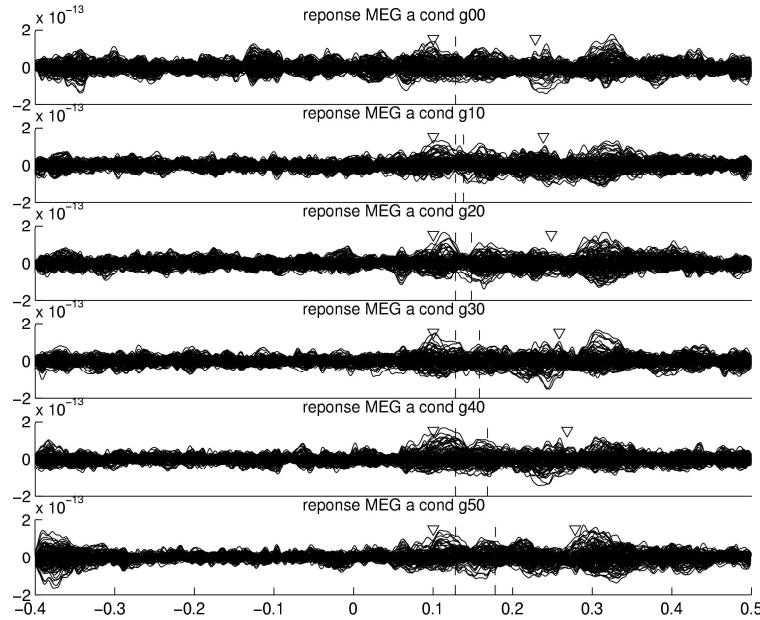


FIG. A.3: Réponses évoquées pour chaque condition de stimulation. La réponse de chaque capteur a été moyennée entre tous les essais, puis filtrée entre 2 et 120 Hz. La réponse des 151 capteurs est superposée. Pour chaque condition, les lignes verticales montrent la présence d'ugap et les 'v' indiquent la position où les réponses N100 liées au début de *M* et au début de *I* après l'intervalle de silence sont attendues.

Analyse temps/fréquence Dans la figure A.5, une activité autour de 62.5 Hz peut être remarquée, ainsi que des activités entre 25 et 60 Hz. Les activités en-dessous de 25 Hz, bien que plus intenses, peuvent être assimilées à des réponses correspondant aux potentiels de latence moyenne.

Afin de mieux caractériser l'activité à 62.5 Hz, activité appelée *ASSR* (*Auditory Steady State Response*), un filtrage autour de cette fréquence est réalisé, puis son déroulement temporel est visualisé (figure A.6). Cette activité est continue pendant la durée de la stimulation modulée en AM [24], mais ici juste quelques fragments discontinus peuvent être visualisés. Les interruptions de la *ASSR* pendant la stimulation indiquent que le rapport signal/bruit des signaux MEG n'est pas suffisant.

A.2.3 Discussion

L'analyse des données permet de dégager certains changements nécessaires au protocole.

Premièrement, il serait intéressant d'arriver à mettre en relation le début de la *ASSR* avec le début du stimulus *I*, pour pouvoir analyser ensuite le déroulement temporel de la *ASSR*. Pour un signal modulé qui se prolonge dans le temps, le temps d'intégration de la *ASSR* est de 300 ms environ. Il serait intéressant de voir si le temps d'intégration de la *ASSR* change dans le cas illusoire. Or, le signal enregistré est trop bruité pour permettre de réaliser cette analyse.

Deuxièmement, la réponse à 300 ms n'apparaissait pas lorsque les stimuli ont été introduits sans tâche à réaliser (voir figure A.4). Il faut signaler que dans cette activité cérébrale ne permet pas de déterminer la décision qu'a pris le sujet : la réponse à la tâche ne conditionne pas une variation particulière de l'activité liée à la tâche. Cette activité est interprétée comme une activité due à l'attention vers la tâche (ondeP300a), mais non pas liée au processus décisionnel (comme ce serait le

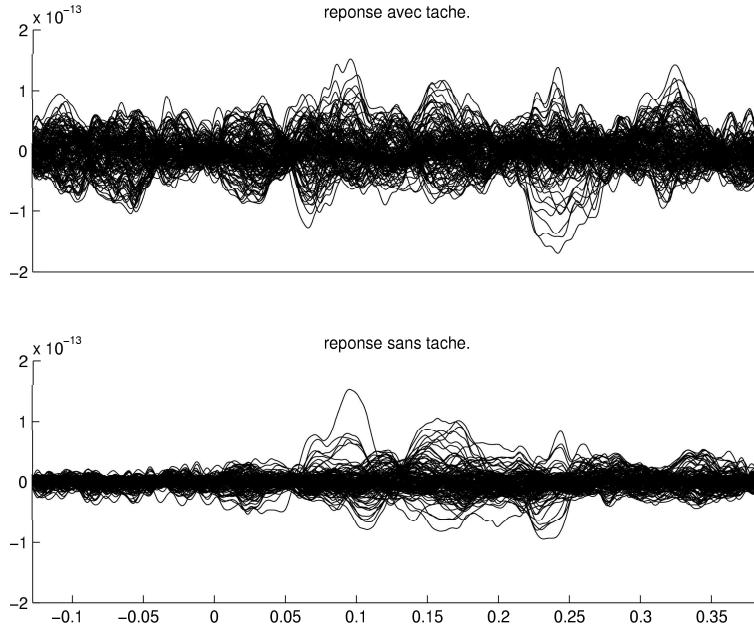


FIG. A.4: Réponse évoquée : La réponse de chaque capteur a été moyennée entre tous les essais, puis filtrée entre 2 et 120 Hz. Les réponses des 151 capteurs sont superposées. a) réponse évoquée pour la première condition de stimulation (*gap* de durée nulle), dans un contexte où une tâche est demandée, b) réponse aux même stimuli sans tâche. L'activité à 300 ms est clairement remarquée. La différence dans le niveau de bruit de fond est due au nombre d'essais moyennés (100 contre 600).

cas pour une onde P300b) [22].

A cause de la présence de cette onde attentionnelle et du mauvais rapport signal/bruit dû au faible nombre de répétitions, nous devons abandonner l'idée de réaliser une tâche psychophysique simultanément à l'enregistrement MEG. Nous corrélerons plutôt l'activité MEG avec des données psychophysiques moyennes.

Il pourrait aussi être argumenté que le manque d'attention lié à l'absence de tâche changerait l'intensité de la réponse corticale. Ceci n'est pas le cas, comme le montre la figure A.4., où les réponses pour les deux protocoles avec et sans tâche ont la même amplitude. Il est donc possible de supposer que les réponses cérébrales qui ont été caractérisées ne varient pas en grande mesure avec l'attention, et donc que la présence ou absence d'une tâche psychophysique ne change pas l'intensité de la réponse. Les résultats de [17] vont aussi dans ce sens.

A.2.4 Conclusion

La tâche ne semble pas changer le niveau de réponse, et la focalisation attentionnelle liée à la présence de la tâche ne semble pas favoriser une plus grande amplitude du signal. Le nombre de paramètres et la présence de la tâche imposent un nombre de répétitions faible qui donne des signaux très bruités. Il faut aussi constater l'apparition d'une activité cérébrale à 300 ms du début de *M*, activité qui n'était pas présente lors d'enregistrements antérieurs réalisés sans tâche. Pour les enregistrements MEG à venir, deux critères sont retenus :

1. Moins de paramètres. La *SNR* doit augmenter, au moins pour pouvoir suivre l'évolution de l'amplitude de la *assr*. Le nombre d'essais par valeur de paramètre devra donc augmenter.

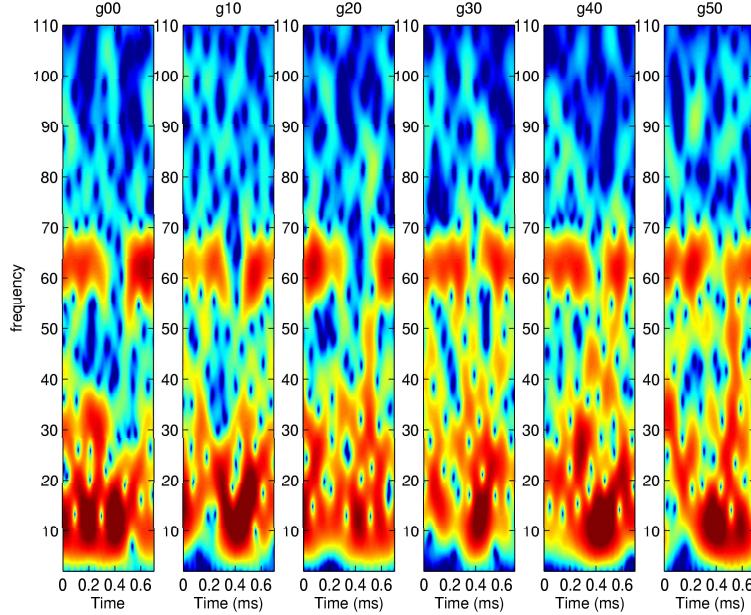


FIG. A.5: Spectrogramme évoqué pour chaque condition de stimulation, pour le capteur avec l'activité la plus intense. La réponse a été filtrée entre 2 et 120 Hz.

2. Pas de tâche. Ne pas avoir de tâche permettrait de ne pas avoir de réponse à 300 ms liée à la tâche. En tenant compte que pour certaines valeurs de gap une onde N100 à 300 ms du début du bruit est attendue, onde qui serait liée au début du son *I*, la nuisance que suppose une onde à cet instant est évidente. La réponse au son *I* pourrait facilement être masquée par cette onde à 300 ms.

Un protocole psychophysique devra être envisagé parallèlement aux enregistrements MEG afin de caractériser le percept moyen des sujets.

A.3 Préliminaire 3 : MEG sans tache

A.3.1 Procédure

Stimuli

A partir des résultats psychophysiques antérieurs, 4 conditions de stimulation ont été retenues, prenant comme paramètre de variation la durée du *gap*. Des intervalles de 0, 15, 30 et 45 ms ont été choisis. Pour chaque condition, 50 séquences de 12 stimuli ont été synthétisées.

Sujets

Un sujet masculin droitier pour lequel des enregistrements MEG issus de [23] étaient disponibles a été choisi.

Méthodes

50 séquences de stimulation ont été réalisées pour chaque condition, avec un total de 600 essais. L'expérience a été séparée en 4 blocs, chacun liée à une condition de stimulation. L'ordre des conditions a été choisi aléatoirement.

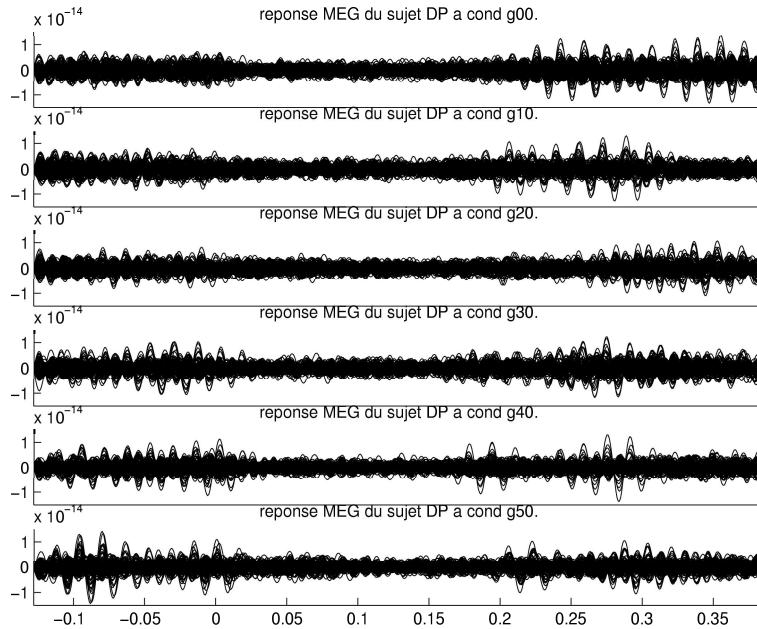


FIG. A.6: Réponse évoquée filtrée entre 57 et 67 Hz pour chaque condition de stimulation

A.3.2 Résultats

Données psychophysiques

Les données psychophysiques n'ont pas été obtenues, mais un patron de réponse similaire aux expériences antérieures est supposé.

Analyse de données d'imagerie

Analyse des potentiels de latence moyenne Une réponse onset à la bouffée de bruit que l'on identifie comme une M50 et surtout une M100 à 100 millisecondes apparaissent comme les activités les plus intenses. Par ailleurs, on sait que les réponses de plus forte amplitude qui apparaissent plus tardivement (entre 0,170 et 0,210 secondes) sont liées au même stimulus : une réponse très similaire avait été observée pour le même sujet avec seulement ce bruit comme stimulation. En plus, comme le montre la figure A.7, la réponse est très similaire pour les différentes conditions.

Par contre, une réponse évoquée liée au début du stimulus après l'intervalle de silence n'est pas observée, même quand ce silence est effectivement perçu par le sujet. La réponse évoquée généralement la plus saillante, la M100, devrait être observée à 100 ms de la stimulation, c'est-à-dire, à environ 0,228, 0,243, 0,258 et 0,273 secondes pour les différentes conditions dans la figure A.7.

Par ailleurs, l'activité à 300 ms détectée dans le protocole précédent n'est plus présente, ce qui confirme que l'activité était bien liée à la tâche demandée.

Analyse temps/fréquence Comme le montre la figure A.9, la réponse décrite par la suite peut être considérée comme illustrant de façon représentative les capteurs des zones temporales, où l'enregistrement des activités provenant du cortex auditif est plus intense.

En visualisant le spectrogramme des différentes conditions (figure A.8), le pattern de réponse apparaît très similaire à l'activité décrite dans l'expérience

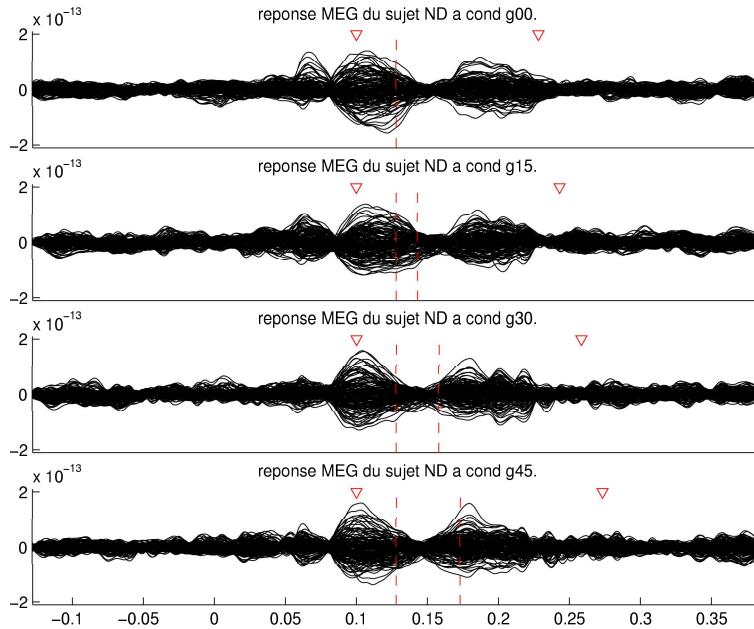


FIG. A.7: Réponses évoquées pour chaque condition de stimulation. Les réponses des 151 capteurs sont superposées

précédente. Par contre, maintenant que le rapport Signal-Bruit est meilleur, l'activité liée à la *ASSR* peut être mieux caractérisée.

Analyse de la *ASSR* Comme le montre la figure A.10, le déroulement temporel de la *ASSR* semble, au moins pour les deux dernières conditions, être lié au début du stimulus après l'intervalle de silence. En effet, la réponse est un peu plus tardive pour la dernière condition que pour l'avant-dernière.

A.3.3 Discussion

Comme cela a été décrit, l'activité M100 liée au début de *I* après le bruit n'est pas détectée. Néanmoins, afin de vérifier la nature de cette absence, une condition additionnelle introduisant un intervalle de silence beaucoup plus long, de 100 ms, sera introduite dans le protocole. En effet, l'absence de N100 peut être interprétée de deux façons.

1. La réponse au stimulus n'apparaît pas parce que le stimulus n'est pas suffisamment saillant et le traitement cérébral qui constitue le percept n'est pas assez intense pour qu'il apparaisse par-dessus le niveau de bruit de fond. Ceci ne devrait plus être le cas quand le *gap* est beaucoup plus long, car le traitement de *M* est plus lointain, et le percept du début de *I* est plus saillant.
2. L'absence de réponse N100 enregistrée peut aussi être interprétée simplement comme une absence de ce type de réponse pour ce sujet donné.

Le début de l'activité dans la bande de la *ASSR* a été interprétée [24] comme une activité *gamma*, dont on peut considérer qu'elle constitue une réponse transitoire de formation de la *ASSR*. Néanmoins, l'activité *gamma* est un terme assez large qui s'applique à plusieurs types de réponses qui sont typiquement autour de 40 Hz, mais qui peuvent arriver jusqu'à 80 Hz, autant dans l'activité induite que évoquée, et dont le rôle fonctionnel n'est pas encore bien établi. Dans les expériences il sera vérifié si le décalage temporel du stimulus perçu se produit de façon correlée avec le

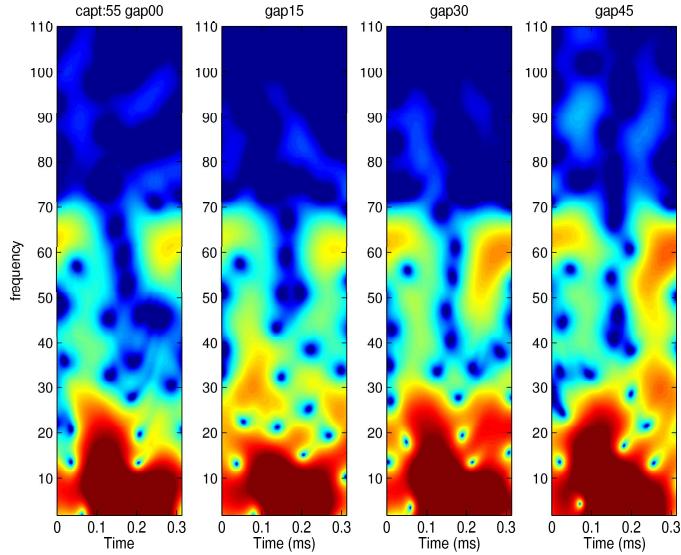


FIG. A.8: Spectrogramme évoqué en fonction des conditions, pour le capteur MLT15.

décalage temporel de l'activité gamma. L'analyse de la formation de la *ASSR* sera aussi réalisée.

A.3.4 conclusion

Une cinquième condition avec un *gap* de 100 ms sera introduite, afin de vérifier la présence ou l'absence de la réponse évoquée avec les *middle latency potencials*.

A.4 Préliminaire 4 : Introduction d'une stimulation visuelle

L'amplitude des signaux qui peuvent potentiellement être corrélés avec l'activité neurale ne semble pas varier en fonction de l'attention, comme cela a été vérifié en section A.2. [17] fait l'hypothèse que l'illusion de continuité est un processus préattentionnel. Malgré cela, l'amplitude de la *ASSR* varie avec le niveau d'éveil[10], et l'activité alpha diminue avec l'éveil. C'est pour celà qu'une stimulation visuelle non corélée avec les stimulations auditives a été introduite. Celle-ci consistait en des extraits visuels d'un film (*Fenêtre sur cour*, d' Alfred Hitchcock).

Le premier sujet de l'expérience décrite au chapitre 3 a permis de vérifier que cette stimulation n'introduisait pas une plus grande énergie de bruit, et que cette stimulation permettait d'avoir un plus grand niveau d'éveil.

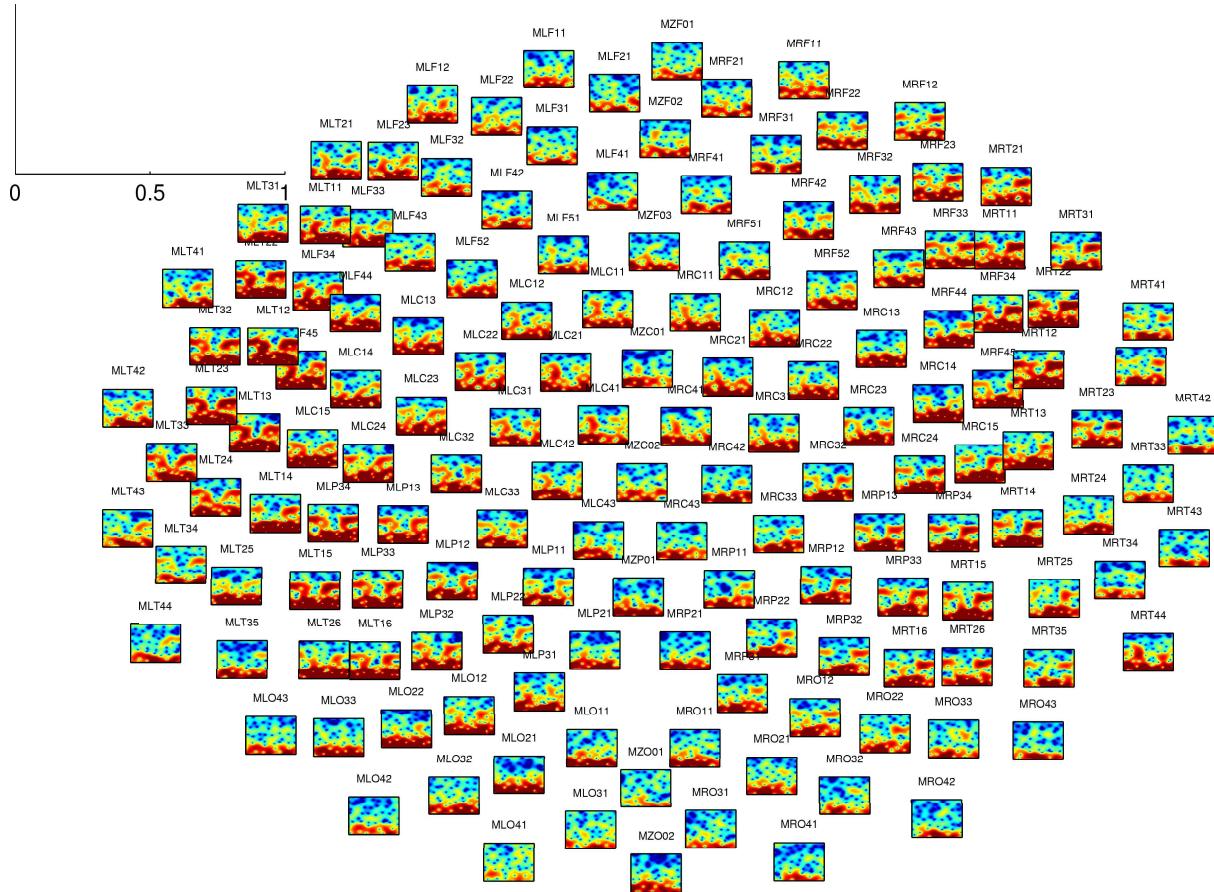


FIG. A.9: Distribution spatiale du spectrogramme évoqué. L'uniformité de la réponse sur les zones temporales peut être observée.

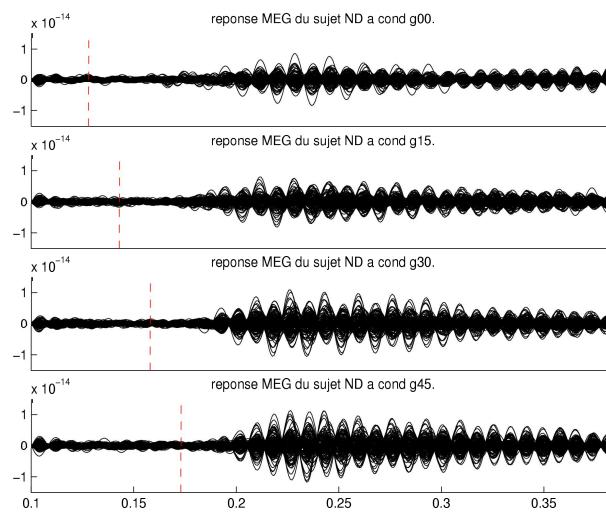


FIG. A.10: Potentiel évoqué des différentes conditions de stimulation, filtré entre 57 et 67 Hz, qui montre la *ASSR*. La barre verticale montre le début de *I* après l'intervalle de silence

Bibliographie

- [1] E Ahissar, S Nagarajan, M Ahissar, A Protopapas, H Mahncke, and MM Merzenich. Speech comprehension is correlated with temporal response patterns recorded from auditory cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(23) :13367 – 13372, november 2001.
- [2] O Bertrand and C Tallon-Baudry. Oscillatory gamma activity in humans : a possible role in object representation. *International Journal of psychophysiology*, 38 :211–223, 2000.
- [3] AS Bregman. *Auditory Scene Analysis, the perceptual organization of sound*. 1990.
- [4] GL Dannenbring. Perceived auditory continuity with alternately rising and falling frequency transitions. *Canadian Journal of Psychology*, 30 :99–114, 1976.
- [5] DC Dennett. Filling in versus finding out : A ubiquitous confusion in cognitive science. In Knill Pick, Van den Broek, editor, *Cognition, Conception and Methodological Issues*. American Psychological Association, 1992.
- [6] C Drake and S McAdams. The auditory continuity phenomenon : Role of temporal sequence structure. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 106(6) :3529–3538, March 1999.
- [7] R Galambos, S Makeig, and PJ Talmachoff. A 40-hz auditory potential recorded from the human scalp. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 78(4) :2643–2647, April 1981.
- [8] SA Hillyard and TW Picton. Electrophysiology of cognition, chapter 13. In *Handbook of physiology - The nervous system V*, pages 519 – 539.
- [9] T Houtgast. Psychophysical evidence for lateral inhibition. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 51(6) :1885–1894, April 1972.
- [10] JR Jerger, JD Chmiel, J Frost, and journal = Ear and Hearing year = 1986 volume = 7 pages = 240-245 Coker. N, title = Effect of sleep on the auditory steady state evoked potential.
- [11] M Joliot, U Ribary, and R Llinás. Human oscillatory brain activity near 40 hz coexists with cognitive temporal binding. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91 :11748–11751, November 1994.
- [12] G Kanizsa. *Rivista di Psicologia*, 49 :3–19, 1955.
- [13] M Kashino and RM Warren. Binaural release from temporal induction. *Perception and psychophysics*, 58(6) :899–905, 1996.
- [14] H Levitt. Transformed up-down methods in psychoacoustics. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 49(2) :467–475, February 1971.
- [15] S McAdams, MC Botte, and C Drake. Auditory continuity and loudness computation. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 103(3) :1580–1591, March 1998.

- [16] G McGurk and MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature*, 264 :746–748, 1976.
- [17] C Micheyl, RP Carlyon, Y Shtyrov, O Hauk, T Dodson, and F Pullvermüller. The neurophysiological basis of the auditory continuity illusion : A mismatch negativity study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(5) :1–12, Jan 2003.
- [18] CT Miller, E Dibble, and MD Hauser. Amodal completion of acoustic signals by a nonhuman primate. *Nature Neuroscience*, 4(8) :783–784, august 2001.
- [19] GA Miller and JCR Licklider. The intelligibility of interrupted speech. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 22(2) :167–173, March 1950.
- [20] L Pessoa, E Thompson, and A Noë. Finding out about filling in : a guide to perceptual completion for visual science and the philosophy of perception. *Behavioral and Brain Sciences*, 6 :723–748, December 1998.
- [21] CI Petkov, KN O'Connor, and ML Sutter. Illusory sound perception in macaque monkeys. *The Journal of Neuroscience*, 23(27) :9155–9161, March 2003.
- [22] J Polich and A Kok. Cognitive and biological determinants of p300 : an integrative review. *Biological Psychology*, 45 :103–146, 1995.
- [23] D Pressnitzer, R Ragot, A Ducorps, D Schwartz, and S Baillet. Is the auditory continuity illusion based on a change-detection mechanism ? a meg study. In *CFA/DAGA '04, 7ème congrès français d'acoustique, salon européen de l'acoustique, Strasbourg, France*, mars 2004.
- [24] B Roß, C Borgmann, and R Draganova. A high-precision magnetoencephalography study of human auditory steady-state responses to amplitude-modulated tones. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 108(2) :679–690, August 2000.
- [25] B Roß, C Borgmann, and R Draganova. Temporal integration in the human auditory cortex as represented by the development of the steady-state magnetic field. *Hearing Research*, 165 :68–84, 2002.
- [26] B Roß and C Pantev. Auditory steady-state responses reveal amplitude modulation gap detection thresholds. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 115(5) :2194–2206, May 2004.
- [27] C Tallon-Baudry and O Bertrand. Oscillatory gamma activity and its role in object representation. *Trends in cognitive sciences*, 3(4) :41–52, april 1999.
- [28] WR Thurlow and LF Elfner. Continuity effects with alternately sounding tones. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 31(10) :1337–1339, October 1959.
- [29] G Vicario. L'effetto tunnel acustico. *Rivista di psicologia*, 54 :41–52, 1960.
- [30] RM Warren. Perceptual restoration of missing speech sounds. *Science*, 167(917) :392–393, Jan 1970.
- [31] RM Warren. Auditory perception, a new analysis and synthesis. *Cambridge University Press*, 1999.
- [32] RM Warren, JM Wrightson, and J Puretz. Illusory continuity of tonal and infratonal periodic sounds. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 84(4) :1338–1342, October 1988.