

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

L'intégration audiovisuelle en fonction du type de stimuli,
de la maturation, de l'intégrité neurologique et de l'expérience

par
Corinne Tremblay

Département de Psychologie
Faculté des Arts et Sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
En vue de l'obtention du grade Ph.D. Psychologie
Option neuropsychologie clinique

Septembre 2008

© Corinne Tremblay, 2008



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :
L'intégration audiovisuelle en fonction du type de stimuli,
de la maturation, de l'intégrité neurologique et de l'expérience

présentée par
Corinne Tremblay

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Dave St-Amour
président-rapporteur

Hugo Théoret
directeur de recherche

Franco Lepore
codirecteur

Jocelyn Faubert
membre du jury

Lotfi Merabet
examineur externe

Marion Froger
représentant du doyen de la FES

Résumé

La présente thèse, rédigée par articles, vise l'investigation de l'intégration multisensorielle audiovisuelle en fonction de la maturation, d'une lésion cérébrale et de la plasticité transmodale. La méthodologie comportementale utilisée dans cette thèse fait appel à des illusions verbales et non-verbales bien connues, en l'occurrence les effets McGurk, de flash illusoire et de fusion. Suite à une introduction générale de la littérature, les études présentées visent à 1) explorer l'impact d'une lésion au collicule inférieur sur l'émergence de l'effet McGurk, 2) à préciser le parcours développemental de la maturation adulte de ces diverses illusions, 3) à investiguer l'influence du niveau de performance auditive sur l'effet McGurk chez des malentendants réafférentés à l'aide d'un implant cochléaire et 4) à explorer l'impact de la réafférentation auditive sur l'émergence du flash illusoire et de l'effet de fusion. Une étude mineure ajoutée à cette thèse vise à explorer le lien entre l'émergence de l'effet McGurk et du flash illusoire. Nos résultats révèlent principalement : 1) que le collicule inférieur est impliqué dans le traitement de l'effet McGurk, puisqu'une diminution de l'émergence de l'illusion est observée dans l'hémichamp visuel traité par le collicule inférieur lésé, 2) que la maturation de l'effet McGurk diffère de la maturation des effets de flash illusoire et de fusion; ainsi les effets de flash illusoire et de fusion présentent un patron adulte à un âge précoce, avant l'âge de 5 ans, alors que l'effet McGurk ne serait mature qu'à la préadolescence, vers l'âge de 10 ans, 3) que l'intégration de l'effet McGurk est accrue chez les malentendants réafférentés qui présentent de bonnes capacités auditives, alors que ceux dont l'audition est plus faible tendent à répondre de façon unisensorielle, voire même visuelle et 4) que la performance aux tâches de flash illusoire et de fusion pourrait être comparable à des gens dont l'audition est normale. Ces résultats sont ensuite discutés à la lumière de la littérature existante, plusieurs limites inhérentes à la méthodologie utilisée sont présentées de même que des idées de recherche future, et une ouverture est faite sur certaines considérations pratiques et applications cliniques possibles liées à la multisensorialité.

Mots clés : multisensorialité, effet McGurk, flash illusoire, intégration multisensorielle, plasticité transmodale, collicule inférieur, implant cochléaire

Summary

The goal of this thesis is to explore multisensory integration in relation with maturation, a cerebral lesion and crossmodal plasticity using well-known illusions. The McGurk, illusory flash and fusion illusions are used for the behavioural methodology throughout the articles that are presented in this document. After introducing the literature, the studies of the next chapters aim to 1) explore the impact of a lesion to the inferior colliculus on McGurk task performance, 2) specify the developmental pathway of these illusions, 3) investigate the impact of auditory performance on the McGurk effect, among reafferented cochlear implant users and 4) explore the impact of reafferenting auditory input on the illusory flash and fusion effects. Also, a minor study aims to explore the link between McGurk task performance and illusory flash performance. Our main results suggest that 1) the inferior colliculus participates in the McGurk effect, since weaker integration is observed in contralateral visual space compared with ipsilateral visual space, 2) the developmental pathway of the McGurk effect is different from that of the illusory flash and fusion effect illusions; these non-verbal illusions seem to reach adulthood levels before age 5, whereas the McGurk effect could reach adult levels at around 10 years of age, 3) more integration is observed on the McGurk task among cochlear implant users when their auditory capacities are good, while others answer more often on a unisensory, visual basis, and 4) performance on the illusory and fusion tasks could be similar between cochlear implant users and normal hearing individuals. These results are discussed and limits related to the methods are presented along with suggestions for future research. Finally, practical and clinical concerns related to multisensory integration are exposed.

Key words : multisensory, McGurk effect, illusory flash, multisensory integration, crossmodal plasticity, inferior colliculus, cochlear implant

Table des matières

CHAPITRE 1 : Introduction générale	1
1. Préambule.....	2
2. Effets comportementaux de la multisensorialité et exposition d'une méthode de recherche.....	3
2.1 Effets comportementaux de la multisensorialité.....	3
2.1.1 Facilitation multisensorielle.....	3
2.1.2 Biais et illusions multisensorielles : une méthode d'étude de l'intégration multisensorielle	5
3. Exposition de la littérature scientifique et des objectifs de recherche....	8
3.1 Mécanismes neurocognitifs et le collicule inférieur.....	8
3.1.1 Mécanismes cognitifs et neurophysiologiques sous-jacents.....	8
3.1.2 Le collicule inférieur : Question et hypothèse de recherche.....	13
3.2 Développement et multisensorialité.....	13
3.2.1 Développement des mécanismes d'intégration multisensorielle au cours de la maturation.....	13
3.2.2 Maturation et intégration multisensorielle : question de recherche et hypothèses.....	16
3.3 Plasticité et réafférentation.....	17
3.3.1 Intégration multisensorielle et plasticité.....	17
3.3.2 Plasticité et réafférentation : questions de recherche et hypothèse.....	22
3.4 Étude mineure : un lien entre l'émergence de l'effet McGurk et du flash illusoire.....	22
3.4.1 Ressemblances et divergences entre ces tâches.....	22
3.4.2 Un lien entre le flash illusoire et l'effet McGurk : Question de recherche et hypothèse.....	24
4. Résumé.....	25
CHAPITRE 2 : Article 1	
<i>A Role for the inferior colliculus in cross-modal speech integration</i>	28
Abstract.....	30
Introduction.....	31
Methods.....	33
<i>Participants</i>	33
<i>Stimuli and Design</i>	33
<i>Procedure</i>	34
Results.....	35
Discussion.....	36

Conclusion.....	38
References.....	39
Figures.....	42

CHAPITRE 3 : Article 2

Speech and non-speech audiovisual illusions: a developmental study.....

.....	44
Abstract.....	46
Introduction.....	47
Methods.....	48
<i>The McGurk effect</i>	49
<i>Illusory flash and fusion effect</i>	50
Results.....	50
<i>McGurk effect</i>	50
<i>Illusory Flash effect and Fusion effect</i>	51
Discussion.....	52
References.....	56
Figures.....	60

CHAPITRE 4 : article 3

Audiovisual fusion and cochlear implant proficiency.....

.....	63
Abstract.....	65
Introduction.....	66
Materials and Methods.....	68
<i>Participants</i>	68
<i>Procedure</i>	68
Results.....	70
<i>Control conditions</i>	70
<i>Audiovisual incongruent conditions</i>	70
Discussion.....	71
References.....	76
Figures.....	82

CHAPITRE 5 : article 4

Non-speech audiovisual integration in cochlear implant users.....

.....	84
Abstract.....	86
References.....	92
Figure.....	94

CHAPITRE 6 : article 5

<i>Evidence for a generic process underlying multisensory integration</i>	95
Abstract.....	97
Introduction.....	98
Materials and Methods.....	99
<i>Participants</i>	99
<i>Stimuli and design</i>	99
<i>Procedure</i>	100
Results.....	101
<i>McGurk effect</i>	101
<i>Illusory flash effect</i>	101
<i>Correlation analysis</i>	102
Discussion.....	102
Conclusion.....	105
References.....	107
Figures.....	110
CHAPITRE 7 : Discussion générale	112
1. Préambule.....	113
2. Bref résumé des études.....	113
2.1 Implication du collicule inférieur.....	113
2.2 Développement de l'intégration multisensorielle.....	114
2.3 Expérience et plasticité.....	114
2.4 Étude corrélacionnelle : l'effet McGurk et de flash illusoire.....	115
3. Apport des données et relation à d'autres études.....	116
3.1 Implication du collicule inférieur.....	116
3.2 Parcours développemental de l'intégration multisensorielle différent selon le matériel.....	117
3.3 Réafférentation auditive et intégration multisensorielle.....	119
4. Limites des études présentées.....	123
4.1 Étude sur le collicule inférieur.....	123
4.2 Développement de l'intégration multisensorielle.....	124
4.3 Réafférentation auditive et intégration multisensorielle.....	125
4.4 Autres études futures reliées à la plasticité cérébrale.....	128
5. Ouverture : considérations pratiques et cliniques.....	129
5.1 Traitement multisensoriel et apprentissage.....	129
5.2 Usage en réadaptation.....	131
6. Conclusion.....	133
CHAPITRE 8 : Références bibliographiques	134

Liste des figures

Chapitre 2

Figure 1 : Coronal (A), sagittal (B) and axial (C) MRI showing a small lesion in the right inferior colliculus..... 42

Figure 2: Schematic representation of the experimental setup (A) and Performance for the incongruent stimuli (B)..... 43

Chapitre 3

Figure 1 : Subjects' performance on the McGurk effect..... 60

Figure 2 : Percent of correct (non-biased) responses in the incongruent condition McGurk effect plotted as a function of age..... 61

Figure 3 : Percent of correct (non-biased) responses in the incongruent condition McGurk effect plotted as a function of lipreading ability..... 61

Figure 4 : Subjects' performance on the Illusory Flash (A) and the Fusion effects (B)..... 62

Chapitre 4

Figure 1 : A) Percent correct identification of stimuli in the visual, auditory, and congruent audiovisual trials. B) Response type in the incongruent audiovisual trials..... 82

Figure 2: Correlation plot of the strength of the McGurk effect (fusion answers) as a function of the proficiency to use a cochlear implant..... 83

Chapitre 5

Figure 1 : Percent correct responses in unimodal (A), congruent bimodal (B) trials. (C) Number of perceived flashes during the illusory flash and fusion effects..... 94

Chapitre 6

Figure 1: Percentage of “auditory-based” /ba/ responses stimuli on the McGurk task. (A) Number of perceived flashes in the three experimental conditions. (B)..... 110

Figure 2: Correlation plot of the strength of the illusory flash effect (number of perceived flashes in the *one flash-two beeps* condition) and the McGurk effect (percentage of visual dominant responses in the *incongruent bimodal* condition)..... 111

Liste des abréviations

ANOVA:	Analyse de variance
CI :	Collicule inférieur
dB :	Décibel
DPOE :	<i>Distortion production otoacoustic emissions</i>
EEG:	Électroencephalographie
fMRI :	Imagerie en résonance magnétique fonctionnelle (<i>Functional Magnetic resonance imaging</i>)
IC:	Implant cochléaire ou <i>inferior colliculus</i>
IMS:	Intégration multisensorielle
MRI :	Imagerie en résonance magnétique (<i>Magnetic resonance imaging</i>)
MS :	Multisensoriel, multisensorialité
ms:	Milliseconde
MSI :	Intégration multisensorielle (<i>Multisensory integration</i>)
NH :	<i>Normal/ Normally –Hearing</i>
npCI :	<i>Non-proficient cochlear implant users</i>
pCI :	<i>Proficient cochlear implant users</i>
SC :	Collicule supérieur (<i>superior colliculus</i>)
STS:	Sulcus temporal supérieur (<i>Superior temporal sulcus</i>)

À mon père

Remerciements

J'ai le bonheur de dire que mon cheminement académique et la rédaction de cette thèse se sont déroulés sans anicroche notable. Différentes personnes ont contribué à ce succès et je serais ingrate de ne pas les en remercier. Un grand merci d'abord à Hugo. J'ai deux souvenirs clairs de notre première rencontre : il m'a dit être un homme pragmatique et m'a dit que j'aurais peut-être intérêt à m'intégrer à un laboratoire plus rodé. La première affirmation s'est avérée vraie, pas la seconde. Le type de direction dont j'ai bénéficié a certainement contribué au parcours rapide et parcimonieux de mes études doctorales, et je n'ai jamais regretté mon choix de directeur. Outre sa compétence et son efficacité, je tiens à souligner ses qualités humaines. Son sens très idiosyncratique de la dédramatisation de tout ce qui entoure la recherche et les connaissances scientifiques m'ont été salutaires à certains moments où j'avais bien besoin de prendre mes études avec un grain de sel. À d'autres moments, c'est avec beaucoup de respect et sans tenter d'intervention envahissante qu'il a fait preuve de flexibilité ou qu'il a accepté que je me retire temporairement, lorsque les événements de vie m'ont empêchée d'être disponible pour la recherche.

Merci également à mon collègue François. Bien que je ne puisse pas passer à côté du coup de main « instrumental » significatif au niveau de l'élaboration de certaines tâches, de la collecte de données et même de la rédaction, je garde surtout en mémoire un souvenir spécial de certaines ballades en auto où cette « personnalité de type A » injurait les autres automobilistes, un grand café à la main, en route vers le centre de réadaptation Raymond-Dewar (sans offense, j'espère!). Je remercie également Christine, Geneviève et Marie-Claude, mes paires et amies, pour ces après-midi et ces repas où nous avons partagé les hauts et les bas (surtout les bas) de la vie d'étudiante au doctorat. Merci aussi à Ingrid et à ma mère. L'une pour avoir tenu mordicus à la concrétisation de cette thèse, l'autre pour avoir vu dans mes yeux et compris lorsque le cœur n'y était pas, toutes les deux, à leur manière respective, pour leur soutien inconditionnel. Merci au tout *Vigilia* de leur soutien, de leur amitié et de leurs prières.

Merci à mes collègues et à ma supérieure du CRDI-TED Montérégie-Est pour leur compréhension et leur flexibilité face à une neuropsychologue pas assez disponible.

Enfin, merci Raffael de ton amour. Tout simplement.

CHAPITRE 1 :

Introduction générale

1. PRÉAMBULE

Notre expérience sensorielle est nettement enrichie par la pluralité de nos sens stimulés. Un séjour à la plage n'est pas uniquement associé au bleu de la mer, mais également au bruit des vagues qui se fracassent sur la rive, à la chaleur du sable et à l'air salin. Un bouquet de fleurs, même savamment agencé et très coloré, peut perdre de son charme s'il est inodore. La vue d'un film d'horreur pourrait également décevoir si ses images sombres n'étaient pas accompagnées d'une atmosphère musicale lourde et angoissante. Par-delà ces impressions subjectives, une littérature scientifique de plus en plus abondante corrobore la caractère unique de la perception lorsque la présentation des stimuli fait appel à plusieurs modalités sensorielles de façon simultanée.

Le but de la présente thèse est de préciser l'effet de trois facteurs sur la multisensorialité. Le niveau de maturation d'un individu, l'expérience sensorielle et l'implication d'une structure peu investiguée constitueront la majeure partie de ce document. Plus précisément, nous ciblerons l'âge développemental, la réactivation de l'audition et l'effet d'une lésion au collicule inférieur, afin de déterminer leur impact sur la perception multisensorielle, à l'aide d'une méthodologie comportementale impliquant des illusions bien connues. En l'occurrence, l'*effet McGurk*, le *flash illusoire* et l'*effet de fusion* seront utilisés tout au cours de ce document. Enfin, une étude mineure sera ajoutée à ce tronc principal, où le lien existant entre ces illusions sera investigué.

Au cours des prochaines sections de cette introduction générale, nous décrirons, en premier lieu, les effets comportementaux facilitateurs et biaisants de la multisensorialité. Cette section servira à illustrer la pertinence d'une méthode de recherche impliquant des illusions. Puis, la littérature pertinente aux trois grands facteurs sera détaillée et mènera à des questions de recherche et des hypothèses spécifiques. Nous débuterons cette revue de la littérature empirique en expliquant les mécanismes cognitifs et neurophysiologiques sous-jacents à l'intégration multisensorielle, pour postuler de l'effet d'une lésion au collicule inférieur sur

l'émergence d'une illusion. Puis, les connaissances actuelles relatives au développement de la multisensorialité jusqu'à l'âge adulte seront rapportées afin d'en faire ressortir les zones obscures et la pertinence d'une nouvelle étude sur le développement. Enfin, nous survolerons la littérature relative à la plasticité transmodale pour explorer plus en profondeur les paramètres relatifs à la réactivation de l'audition chez des malentendants et à ses conséquences potentielles sur la multisensorialité.

2. EFFETS COMPORTEMENTAUX DE LA MULTISENSORIALITÉ ET EXPOSITION D'UNE MÉTHODE DE RECHERCHE

2.1 EFFETS COMPORTEMENTAUX DE LA MULTISENSORIALITÉ

2.1.1 Facilitation multisensorielle

De nombreuses études ayant investigué les effets d'une présentation multisensorielle des stimuli sur le comportement ont mis en relief un effet bénéfique, par le constat d'une certaine facilitation dans l'exécution de diverses tâches. Il a en outre été constaté que la combinaison de deux modalités sensorielles pouvait, dans divers contextes, augmenter la vitesse de réaction (eg. Press et al. 2003; Diederich & Colonius, 2007; Lippert et al., 2007), augmenter la précision dans la détection d'une cible (eg. Kennett et al., 2001; Gillmeister et Eimer, 2007), augmenter l'acuité dans une des modalités (Taylor-Clarke et al., 2004), diminuer le seuil de détection (Schürmann et al., 2004) et même faciliter et optimiser l'apprentissage ne visant pourtant qu'une modalité sensorielle (Seitz et al., 2006). Étonnamment, ce type de gain est parfois aussi constaté dans des contextes où l'information donnée dans l'une ou l'autre des modalités est considérée non-pertinente ou non-informative (Gillmeister et Eimer, 2007; Kennett et al., 2001).

Intégration visuelle et proprioceptive, visuelle et tactile, auditive et tactile

Diverses études ont été effectuées afin de permettre une meilleure compréhension du gain obtenu par la présentation simultanée des modalités visuelle

et proprioceptive, visuelle et tactile et auditive et tactile. Il semble que la vue de son propre bras puisse accélérer la réaction à un stimulus invisible qui touche le bras (Press et al., 2003) et augmenter la résolution spatiale sensorimotrice, spécialement si la vue est magnifiée (Kennett et al., 2001, Taylor-Clarke et al. 2004). Ces études mettent en évidence un effet facilitateur de la vision, mais inversement, le corps ou la sensorimotricité peuvent aussi faciliter le traitement visuel : la réaction à une lumière projetée sur son propre doigt est plus rapide que le temps de réaction à un objet exposé loin du corps (Whiteley et al., 2004). De même, une facilitation vibrotactile a été observée sur la vitesse de réaction à un stimulus visuel (Diederich & Colonius, 2007). Enfin, l'intégration d'une entrée tactile et d'une entrée auditive ont aussi été investiguées, bien que succinctement, révélant l'apport positif d'un stimulus tactile sur la perception auditive. Il apparaît qu'un signal tactile, même non-pertinent, puisse parfois faciliter la détection d'un son et en augmenter l'impression d'intensité sonore (Gillmeister et Eimer, 2007; Schürmann et al., 2004).

Interaction visuelle et auditive

La vision et l'audition sont tout spécialement reconnues pour leur collaboration dans la perception, ce dont une littérature abondante témoigne. Les chapitres suivants seront d'ailleurs concentrés sur ce type d'intégration, considérant la nature audiovisuelle des stimuli utilisés pour les études qui seront présentées. La combinaison auditive et visuelle permet des réponses plus rapides et plus précises que dans l'une ou l'autre modalité seulement (Teder-Sälejarvi et al., 2002; Frassinetti et al., 2002). Ainsi, un son, même non-informatif, permet d'augmenter la vitesse de réaction à un stimulus visuel. Lorsque le son est informatif, le taux de détection s'en trouve également amélioré (Lippert et al., 2007). De façon similaire, un son soudain augmente la détectabilité d'un flash visuel subséquent s'il apparaît au même endroit, une règle à laquelle nous reviendrons plus loin dans cette introduction. Au niveau langagier, une présentation bimodale permet aussi une optimisation de la perception. Ainsi, la vue d'un visage et de lèvres qui articulent permet une amélioration notable de la compréhension auditive dans un environnement bruyant (Ross et al., 2007). La vitesse d'identification de syllabes se trouve également augmentée par l'ajout de la

modalité visuelle (Van Wassenhove et al., 2005; Besle et al., 2004). Enfin, notons que c'est précisément dans le domaine audiovisuel qu'un apprentissage bimodal s'avère bénéfique pour l'apprentissage unisensoriel (Seitz et al., 2006).

2.1.2 Biais et illusions multisensorielles : une méthode d'étude de l'intégration multisensorielle

Si un environnement écologique favorise naturellement une bonne cohérence dans les entrées des diverses modalités sensorielles, permettant aux phénomènes facilitateurs décrits ci-haut d'émerger, il est néanmoins possible, en laboratoire, d'induire une incongruence entre ces informations, afin de vérifier la façon dont l'ensemble de ces informations seront traitées. L'une ou l'autre des modalités pourrait dominer la perception ou alors il pourrait s'en dégager un percept cohérent et unifié. En effet, le besoin de partenariat entre les diverses modalités peut aussi se révéler à travers pareille situation, menant parfois à un biais dans le percept final ou à une illusion. L'usage de stimuli multisensoriels incongruents de par leur nature, leur provenance physique, leur moment d'apparition, leur nombre ou divers autres facteurs constitue donc une méthode parcimonieuse d'investiguer l'intégration multisensorielle sur le plan comportemental. Cette approche a donc été favorisée à travers l'ensemble des études qui seront présentées dans les prochains chapitres.

Divers biais et illusions

Biais

Dans certains contextes, l'incohérence entre les modalités fait en sorte qu'une des modalités est biaisée par l'autre. Par exemple, un changement en modalité auditive peut induire l'impression d'un changement visuel, tel que la direction du mouvement (Wada et al., 2003; Meyer & Wuerger 2001). Inversement, le mouvement visuel peut grandement influencer la perception de vitesse en modalité auditive (Lopez-Moliner & Soto-Faraco, 2007). Dans des jugements d'ordre temporel, lorsqu'une information auditive est ambiguë, le percept est sujet à être influencé par l'entrée visuelle, malgré la dominance typiquement accordée à l'audition dans ce

domaine (Wada et al., 2003). Enfin, une information visuelle conflictuelle peut altérer l'estimation du passage du temps d'un événement auditif en faveur de sa propre durée (Van Wassenhove et al., 2008).)

Illusions

À travers l'investigation de l'intégration multisensorielle en condition d'incongruence, des conditions illusoires ont été répertoriés. Parler de façon à laisser croire que la voix émane d'ailleurs est un art longtemps pratiqué par les Grecs et les Romains durant l'Antiquité (Alais & Burr, 2004). On peut encore de nos jours parvenir à un résultat similaire en créant une disparité spatiale dans la provenance des stimuli visuels et auditifs, ce qui conduit à l'attribution erronée du son en direction de l'indice visuel, une méthode qui rappelle celle du ventriloque avec une marionnette. Cet effet de « ventriloquisme » est aussi associé à un déplacement temporaire de la représentation de l'espace acoustique suite à la situation illusoire (Woods & Recanzone, 2004; Recanzone, 1998). Un effet non-verbal, créé par l'induction d'un biais du mouvement visuel via l'entrée auditive a été observé par Sekuler et collaborateurs (1997). Si deux objets identiques se dirigent l'un vers l'autre sur un écran et se rencontrent, deux interprétations peuvent être données à la suite des événements : les objets peuvent être considérés avoir continué tout droit leur trajectoire ou avoir rebondi l'un sur l'autre. L'ajout d'un son au moment de la collision ou juste avant favorise grandement l'impression illusoire que les deux objets ont rebondi l'un sur l'autre.

Des illusions ont aussi été répertoriées hors du registre audiovisuel. Un seul flash visuel peut être mépris pour deux s'il est agencé à deux tapes sur le doigt (Violentyev et al., 2005). Nous verrons une illusion similaire créée par l'incongruence d'autres modalités sensorielles dans les prochaines paragraphes. Jousmäki et Hari (1998) ont répertorié une illusion appartenant au registre audiotactile où l'augmentation de haute fréquence dans un son a mené à l'impression autorapportée d'avoir les mains plus sèches. Enfin, Durgin et collaborateurs (2007) ont récemment découvert une illusion où le balayage d'une fausse main avec un laser de lumière

induit une sensation thermique et tactile, malgré l'absence d'une quelconque stimulation directe sur leur peau (« touch-from-light illusion »).

Illusions utilisées pour la méthodologie de cette thèse

Deux types de stimuli illusoire ont été retenus pour la présente thèse. Dans un registre verbal, McGurk et McDonald ont découvert en 1976 qu'une illusion pouvait émerger lorsqu'une personne est exposée à une syllabe auditive accompagnée d'un mouvement articulaire visuel incongruent. En joignant les syllabes /ba/ et /ga/ de même que /pa/ et /ka/, une importante perte de la précision de l'habileté à répéter la syllabe effectivement prononcée par l'entrée auditive était observée. Plusieurs réponses données correspondaient soit à la modalité visuelle, à un mélange des phonèmes émis dans les modalités (« combinaison »), ou à une toute nouvelle syllabe (« fusion »). Cette illusion a fait l'objet de nombreuses études depuis afin de mettre à jour les caractéristiques et la robustesse de cet effet. L'effet résiste à un décalage temporel notable entre les entrées visuelle et auditive, pouvant aller jusqu'à 240 ms. Cet effet demeure spécialement robuste lorsque l'entrée visuelle devance l'entrée auditive (Jones & Jarick, 2006; van Wassenhove et al 2007). Il résiste pleinement, et même bénéficie, d'une disparité spatiale entre la provenance du son et de l'image. En effet, l'effet serait supérieur lorsque le son vient de l'arrière (135 à 180 degrés). Ainsi, il n'est pas soumis à la nécessité d'une bonne synchronie spatiale ou temporelle physique des stimuli et n'est même pas pleinement relié à la perception de synchronie par l'observateur. Un individu peut donc conscientiser l'écart entre les deux informations sensorielles, tout en les fusionnant (Jones & Jarick, 2006). L'information provenant de l'hémichamp visuel droit pourrait être plus importante dans l'émergence de l'effet, puisque le recouvrement de cette partie a mené à une illusion atténuée dans un cadre expérimental (Nicholls et al., 2004). L'illusion de McGurk constitue donc une illusion robuste, pertinente à une méthodologie comportementale.

Afin d'obtenir une fenêtre d'observation plus complète sur les aspects comportementaux de la multisensorialité, une seconde illusion a été ciblée pour la

méthodologie. Une étude de Shams et collaborateurs (2000) a révélé la possibilité d'induire une illusion visuelle par le son, et ce dans le cadre d'une tâche non-verbale. Dans cette tâche, une seule cible lumineuse peut sembler avoir clignoté une seconde fois si elle est accompagnée de multiples signaux sonores, créant l'impression d'un « flash illusoire » (« illusory flash », Shams et al., 2000, 2001, 2002). Comme la découverte de cette illusion est plus récente, ses propriétés n'ont pas fait l'objet d'une investigation aussi étendue. Les connaissances actuelles suggèrent néanmoins une certaine robustesse : l'effet résiste à des variations de l'excentricité et du contraste du flash lumineux, de la forme et de la texture du flash et de la durée des stimulations de chaque modalité (Shams et al., 2000). L'effet se maintient malgré une asynchronie audiovisuelle dépassant 100 ms (Shams et al., 2002) et persiste même lorsque l'observateur n'est pas naïf (Shams et al., 2000). Plus récemment, un effet homologue a été observé. Deux clignotements lumineux physiques distincts peuvent être mépris pour un seul clignotement s'ils sont accompagnés d'un seul signal sonore (« Fusion effect », Andersen et al., 2004).

Ces tâches respectivement verbale et non-verbale, leur réponse auditive ou visuelle, et le biais induit par l'information visuelle ou par l'information auditive, permettent une certaine complémentarité et, conséquemment, une investigation plus étendue de l'intégration multisensorielle sur un mode comportemental. Ces illusions seront donc utilisées afin de déterminer le niveau et le mode d'intégration multisensorielle, en fonction, des paramètres de l'âge, d'une lésion au collicule inférieur et de la réafférentation auditive.

3. EXPOSITION DE LA LITTÉRATURE SCIENTIFIQUE ET DES OBJECTIFS DE RECHERCHE

3.1 MÉCANISMES NEUROCOGNITIFS ET LE COLLICULE INFÉRIEUR

3.1.1 Mécanismes cognitifs et neurophysiologiques sous-jacents

Variables influençant l'importance du biais

Des précisions notables ont été apportées au début des années 1980 concernant les mécanismes neurocognitifs sous-jacents à l'intégration multisensorielle. Welch et Warren ont publié en 1980 une revue de littérature au sujet du biais intersensoriel. Des variables influençant l'importance du biais étaient identifiées et classées en facteurs structuraux et cognitifs. L'importance de l'incongruence, la conscience de l'incongruence, le jugement à l'effet que la situation soit crédible (« compelligness of the situation ») et l'assomption d'unité étaient autant de facteurs associés à la magnitude du biais. Notons que l'assomption d'unité (l'impression d'être en présence d'un seul événement) était à la base de l'ensemble de la publication. Des hypothèses théoriques explicatives étaient aussi formulées. L'hypothèse de la modalité la plus appropriée stipulait qu'une modalité puisse être plus habilitée qu'une autre à effectuer certaines tâches, et ainsi biaiser la perception en sa faveur. L'hypothèse de la précision de la modalité suggérait plutôt que la modalité la plus précise lors de l'événement tende à dominer la perception, alors que l'hypothèse de l'attention dirigée proposait que la modalité recevant le plus d'attention domine.

Ces observations reçoivent encore aujourd'hui des appuis divers. Concernant l'hypothèse d'assomption d'unité, il semble que la connaissance que des signaux multisensoriels proviennent du même objet puisse promouvoir l'intégration (Helbig & Ernst, 2007) et qu'à l'inverse, la perception d'une voix et d'un visage incompatibles favorise une meilleure discrimination des événements unisensoriels via une identification facilitée de l'ordre temporel des événements auditif et visuel (Vatakis & Spence, 2007). L'importance de l'assomption d'unité pourrait néanmoins avoir certaines limites, puisqu'une coexistence de l'accès aux événements unisensoriels (via la détermination de l'ordre temporel) et de l'intégration multisensorielle a récemment été observée (Soto-Faraco & Alsius, 2007). Les travaux actuels tendent à confirmer l'importance de diriger l'attention vers le matériel pour favoriser l'intégration, et ce, face à divers types de matériel. Ainsi, l'effet McGurk peut se trouver significativement réduit si une tâche concurrente affecte l'attention dirigée au matériel (Alsuis et al., 2005). L'activité électrophysiologique peut aussi

être altérée par l'attention. En effet, l'étude des potentiels évoqués associés à une tâche non-verbale révèlent une modulation de la composante P50 suivie d'une négativité au niveau des lobes frontaux, et ce uniquement lorsque la tâche bimodale est effectuée avec attention (Alsius et al., 2005). Ainsi, certaines variables identifiées par Welch et Warren (1980) sont validées par des études récentes.

Bases neuronales et neurophysiologiques de l'intégration multisensorielle

Divers travaux de Stein et Meredith chez l'animal (1983, 1986 a et b, 1987) ont permis d'établir le fondement des bases neuronales de l'intégration multisensorielle. Ils ont découvert l'existence de neurones « multisensoriels » au niveau du collicule supérieur, lesquels synthétisent l'information visuelle, auditive, et somatosensorielle et répondent préférentiellement aux modalités sensorielles combinées. Ces neurones déchargent davantage face à des stimuli regroupant des modalités sensorielles qui présentent une bonne cohérence spatiale et temporelle et leur réponse est d'autant plus augmentée par la présentation combinée de stimuli unisensoriels de faible intensité, une règle à laquelle on réfère par l'appellation « efficacité inversée » (« inverse effectiveness »).

Bien que la validation de l'implication du collicule supérieur dans l'intégration multisensorielle soit plus difficile chez l'être humain pour des raisons méthodologiques, certaines études (eg. Leo et al., 2007, Calvert, 2001) ont permis de supporter son importance, notamment comme rôle pivot dans la médiation de l'intégration spatiale multisensorielle chez l'humain, lorsque le comportement implique une réponse d'orientation spatiale (Leo et al., 2008). La règle de cohérence spatiotemporelle a aussi été appuyée à plusieurs reprises chez l'humain. Ainsi, la détection de cibles visuelles peut être facilitée (Frassinetti et al., 2002; Bolognini et al., 2005) et accélérée (Diederich & Colonius, 2007a et b) par une présentation rapprochée dans le temps et dans l'espace des stimuli visuel, auditif et tactile. D'ailleurs, une activité corticale distincte est associée à la perception d'une bonne ou mauvaise correspondance spatiotemporelle. Des entrées qui coïncident modulent l'activité des aires sensorielles primaires impliquées et du sulcus temporal supérieur

(Noesselt et al., 2007; Macaluso et al. 2004), alors que la détection d'une incongruence temporelle pourrait plutôt être associée à une activation de diverses aires multimodales, notamment pariétales et préfrontales (Bushara et al., 2001). D'autres résultats suggèrent plutôt que l'altération de la cohérence spatio-temporelle se traduise par un gain ou une diminution de l'activité (Calvert et al., 2001 b).

Enfin, la règle d'efficacité inversée ne semble pas se limiter à l'animal, ni même au collicule supérieur. Face à du matériel visuel insuffisant, par exemple, la perception est davantage bonifiée par l'apport d'une entrée auditive (Bolognini et al., 2005). Chez les personnes âgées, connues pour leur perte d'efficacité au niveau visuel et auditif (et qui, conséquemment, sont soumis à des stimuli unisensoriels moins forts), le bénéfice obtenu par la multisensorialité semble supérieur à celui obtenu par de jeunes adultes (Peiffer et al., 2007). Notons que la règle semble s'appliquer également à d'autres structures cérébrales, puisque l'étude de la réponse des noyaux gris centraux (substance noire et noyau caudé) a également révélé un fort effet d'efficacité inversée. En effet, une réponse unimodale plus faible prédisait une plus forte augmentation de la réponse MS au niveau de ces structures.

En somme, les travaux de Stein et Meredith concernant la découverte de neurones possédant des propriétés multisensorielles, l'implication du collicule supérieur dans l'intégration et l'importance toute particulière de l'intégration lorsque les stimuli sont faibles demeurent actuels et continuent d'influencer l'orientation théorique d'études plus récentes.

Aires cérébrales associées à la multisensorialité

Outre le collicule supérieur, diverses structures ont été identifiées comme étant impliquées dans le traitement multisensoriel. Par exemple, on a confirmé la nature multisensorielle de structures sous-corticales telles que les noyaux gris centraux et le thalamus. En effet, le noyau caudé et la substance noire semblent présenter une proportion importante de neurones qui répondent préférentiellement à la combinaison de stimuli sensoriels (Nagy et al., 2006) et l'impression d'unité entre les

modalités est associée à une modulation du niveau d'activité au niveau du thalamus postérieur, une propriété partagée par le cervelet, au niveau du vermis postérieur (Bushara et al., 2003). Le cervelet est également associé à une activité altérée face à une illusion propriotactile (Kavounoudias et al., 2008). Des études récentes chez le primate (Falchier et al 2002; Rockland & Ojima, 2003) convergent à indiquer la proximité fonctionnelle des aires corticales sensorielles primaires. En effet, certaines aires sensorielles reçoivent des projections directes d'autres aires sensorielles de même que multimodales (Macaluso 2006 pour une revue). Il n'est donc pas étonnant de constater une implication de ces structures au niveau multisensoriel, ce qui a été répertorié (p.ex.: Callan et al., 2001). D'autres structures corticales peuvent également être impliquées dans l'intégration multisensorielle, en l'occurrence le sulcus temporal supérieur et diverses structures frontales et pariétales. Le rôle d'un secteur spécifique du cortex temporal, le sulcus temporal supérieur, semble assez bien établi dans l'IMS, spécialement au niveau du langage (Kang et al., 2006; Beauchamp et al., 2004; Calvert et al., 2000). Les implications du lobe frontal sont distribuées à travers divers secteurs de la structure. Le cortex préfrontal dorsolatéral (Bushara et al., 2003), ventrolatéral (Sugihara et al., 2006) et l'aire de Broca (Ojanen et al., 2005) pourraient ne constituer que quelques exemples d'aires frontales associées à la multimodalité. Enfin, au niveau pariétal, l'activité du lobule pariétal supérieur s'est révélée modulée à quelques reprises en lien avec des stimuli cohérents et incohérents (Kavounoudias et al., 2008; Bushara et al., 2003). Le traitement multimodal de cette structure a d'ailleurs été validé directement par enregistrements intracrâniens (Molholm et al., 2006). Ainsi, de nombreuses structures cérébrales de différent niveau sont sensibles à la nature multisensorielle des informations.

Le Collicule inférieur

Le collicule inférieur constitue une structure sensorielle importante, puisqu'il s'agit d'un relais obligatoire pour les voies auditives ascendantes et descendantes. Outre son rôle dans la perception auditive, il pourrait également participer à la perception multisensorielle. D'abord, sa position neuroanatomique voisine du collicule supérieur suggèrent la possibilité que le collicule inférieur puisse partager

des propriétés similaires. Ensuite, une étude de Groh et collaborateurs (2001) chez le primate appuie cette possibilité. On a constaté que la fixation visuelle vers diverses positions pouvait influencer la réponse auditive du collicule inférieur à un son blanc. Cette substantielle modulation de la réponse, de l'ordre de 33%, était comparable à celle obtenue par la localisation du son lui-même, révélant une forte influence visuelle du collicule inférieur dans le traitement du son. Face à une tâche de type McGurk similaire à ce qui a été décrit précédemment, Musacchia et collaborateurs (2006) ont observé une influence précoce de la lecture labiale sur le traitement verbal acoustique au niveau du tronc cérébral chez l'humain. Bien que la localisation exacte de cette réponse n'est pas été possible pour des raisons méthodologiques, le délai rapide de la réaction suggérait une localisation qui devance les noyaux thalamiques, laissant ouverte la possibilité d'une réponse des collicules supérieur ou inférieur. Ces deux études suggèrent donc que le traitement auditif du collicule inférieur puisse être influencé par une entrée visuelle modulée.

3.1.2 Le Collicule inférieur : Question et hypothèse de recherche

Si le collicule est une structure multisensorielle et que le traitement sonore est influencé par l'entrée visuelle, une lésion à cette structure devrait mener à un traitement audiovisuel différent, en comparaison à une structure intègre. Dans cette première étude, l'effet McGurk sera investigué chez un enfant présentant une lésion unilatérale au collicule inférieur, afin de vérifier l'impact de cette lésion sur l'émergence de l'effet McGurk, en comparaison au collicule inférieur préservé et à l'intégration observée chez des enfants du même groupe d'âge qui ne présentent pas cette lésion. Plus précisément, il est postulé que l'illusion émergera moins souvent lorsque l'information visuelle contradictoire sera présentée dans l'hémichamp visuel traité par le collicule lésé.

3.2 DÉVELOPPEMENT ET MULTISENSORIALITÉ

3.2.1 Développement des mécanismes d'intégration multisensorielle au cours de la maturation

Sensibilité à la synchronie

Certains mécanismes d'intégration semblent apparaître très tôt dans le développement du cerveau. Après seulement 4 semaines de vie (l'étude ayant ciblé la plus jeune population, à notre connaissance), des indices d'intégration sont déjà mesurables. En outre, ces jeunes enfants présenteraient déjà une sensibilité à la synchronie temporelle des entrées sensorielles (Bahrick, 2001), ce qui renvoie à l'importance de cette caractéristique en perception multimodale. Elle pourrait en effet constituer une base très importante pour organiser le développement perceptuel, afin d'apparier les sons et les indices visuels qui vont ensemble et qui, conséquemment, constituent un seul événement (Bahrick, 2001; Gogate & Bahrick, 1998). Par exemple, une présentation cohérente de stimuli visuels et auditifs favorisent une habituation plus rapide chez des enfants de 5 mois, suggérant que ce contexte de perception soit déjà appréhendé de façon plus habituelle (Schiff et al., 1989). Cette caractéristique constitue également une condition nécessaire à la détection de certaines caractéristiques perceptuelles pour des enfants de 3 à 7 mois, telle que l'émotion dans le discours (Flom & Bahrick, 2007).

Gain multisensoriel

Dès la première année de vie, les jeunes enfants manifestent aussi plusieurs indices de gain multisensoriel. La présentation audiovisuelle de séquences rythmiques entraîne une perception accrue chez des enfants de 3 mois et, conséquemment, une meilleure discrimination du tempo (Bahrick et al., 2002). De même, l'affect émotionnel relatif à un discours n'est perçu qu'à 5 mois ou même 7 mois lorsqu'il est présenté de façon unisensorielle, mais dès 4 mois si la perception est facilitée par une présentation audiovisuelle (Flom & Bahrick, 2007). Au plan spatial, la localisation d'une cible se fait plus rapidement devant une présentation multisensorielle du matériel, et ce dès les premiers mois de vie (Neil et al., 2006). Néanmoins, ce serait seulement vers la fin de la première année de vie, passé l'âge de 8 mois, que cet avantage multisensoriel ne correspondrait pas simplement à une sommation des deux modalités sensorielles indépendantes et manifesterait plutôt une réelle augmentation

multisensorielle. L'étude de l'effet McGurk chez les enfants a contribué à révéler la présence de mécanismes d'intégration dès un jeune âge, même devant un matériel sollicitant le langage. Ainsi, des protocoles de recherche par habituation du regard ont révélé que des enfants aussi jeunes que 4 mois (Burnham & Dodd, 2004) et 5 mois (Rosenblum et al., 1997) sont influencés dans leur traitement des syllabes d'une façon qualitativement similaire aux adultes, dans la mesure où le type de fusion résultant de l'intégration est la même.

Différences avec l'adulte face à une tâche de McGurk

Toutefois, plusieurs études convergent à indiquer des différences d'intégration chez les enfants, en comparaison aux adultes, suggérant une maturation encore incomplète des mécanismes. Même des processus postulés de bas niveau comme la détection d'asynchronie temporelle diffèrent de l'enfance à l'âge adulte. En effet, cette fenêtre serait nettement plus large à l'enfance en comparaison à l'âge adulte (Lewkowicz, 1996). Devant une tâche de type McGurk, les enfants pourraient présenter des mécanismes d'intégration précoce dès 4 mois, mais une analyse plus détaillée révèle que l'intégration n'est cependant pas aussi forte ni consistante que pour les adultes (Desjardins & Werker, 2004). Même à l'âge préscolaire et scolaire, les enfants sont moins influencés par l'entrée visuelle biaisante dans pareille condition. Dans l'étude originale de McGurk et MacDonald (1976), des groupes d'enfants de 3 à 5 ans et de 7 à 8 ans étaient moins sensibles au biais visuel, un constat répété plus tard par Massaro et collaborateurs (1986). Outre cette différence quantitative dans la fréquence des essais biaisés par l'incohérence visuelle, une différence qualitative était observée : lorsque la réponse donnée était unimodale, cette dernière était préférablement auditive chez l'ensemble des enfants, contrairement aux adultes chez qui cette réponse était préférablement visuelle (McGurk & MacDonald, 1976). Le parcours développemental n'ayant pas été complété, la littérature ne permet pas de préciser l'âge développemental à partir duquel le mode d'intégration face à une tâche McGurk devient adulte.

Comportement de l'enfant face à une tâche d'intégration multisensorielle non-verbale

Parallèlement, les connaissances relatives au développement de l'émergence d'une illusion non-verbale et d'une illusion visuelle, induite par l'entrée auditive, sont très limitées à ce jour. Seuls Scheier et collaborateurs (2003) ont testé l'effet de rebondissement de Sekuler et collaborateurs (voir plus haut) chez de jeunes enfants de 4, 6 et 8 mois, à l'aide d'une méthode par habituation. Les résultats suggéraient l'émergence de l'illusion dès les 6 premiers mois de vie, bien que cette intégration soit peut-être encore immature. Il était proposé que l'inférence quant à la relation d'interaction entre les deux stimuli visuels puisse continuer de se développer au cours de la première année de vie. Si cette étude suggère la présence précoce de mécanismes favorisant l'intégration audiovisuelle de stimuli de nature non-verbale et dont le biais est auditif, elle ne permet cependant pas de conclure que ces mécanismes soient comparables à ceux d'adultes, considérant la méthodologie adaptée. Ainsi, l'âge de maturité adulte face à ce type de tâche est obscure, actuellement.

3.2.2 Maturation et intégration multisensorielle: Questions de recherche et hypothèses

- 1) Face à une tâche de type McGurk, certaines différences qualitatives et quantitatives avec l'adulte démontrent une maturation incomplète des mécanismes sous-jacents à l'intégration, même vers 7 ou 8 ans. La littérature actuelle ne permet cependant pas de préciser l'âge où l'enfant présente un mode d'intégration comparable à l'adulte face à une tâche de type McGurk. Une première question de recherche vise à clarifier le parcours développemental de l'émergence de l'effet McGurk à travers le développement. Des groupes d'enfants de 5 à 9, 10 à 14 et 15 à 19 ans seront ainsi comparés face à cette tâche, afin d'identifier des différences et de permettre de préciser l'âge auquel le mode d'intégration prend une forme adulte.

- 2) Dès la première année de vie, certaines indications suggèrent la présence de mécanismes d'intégration favorisant l'émergence d'une illusion audiovisuelle non-verbale, induite par l'entrée auditive. Les connaissances actuelles ne permettent cependant pas de conclure si ces mécanismes sont pleinement matures. Notre deuxième question de recherche vise à vérifier si ces mécanismes mûrent différemment des mécanismes d'intégration propres à l'effet McGurk, et, si tel est le cas, à explorer le parcours développemental qui lui est propre. En utilisant les tâches de flash illusoire et de fusion et une méthodologie comportementale adulte, nous souhaitons clarifier le parcours développemental des mécanismes propres à l'émergence de ce type d'illusion parmi des groupes d'enfants de 5 à 10, 10 à 15 et 15 à 20 ans.

3.3 PLASTICITÉ ET RÉAFFÉRENTATION

3.3.1 Intégration multisensorielle et plasticité

Expérience sensorielle précoce

L'environnement et l'expérience peuvent altérer la façon dont les diverses modalités sensorielles sont fusionnées dans le cerveau. Des études récentes chez le chat ont révélé que l'altération de l'expérience sensorielle en bas âge peut influencer les propriétés de l'IMS à plus long terme. Ainsi, la privation visuelle a un impact sur les neurones multisensoriels, via une augmentation des neurones qui ne sont que modulés par une seconde modalité sensorielle, et par un changement drastique au niveau des règles d'efficacité inversée et de coïncidence spatiotemporelle des neurones multisensoriels étudiés (Carriere et al., 2007). Chez des chats élevés dans un environnement où les stimuli auditifs et visuels émanent de lieux différents, des neurones du collicule supérieur développent une forme d'intégration où les stimuli spatialement disparates sont intégrés de la même façon que s'ils venaient d'un même endroit, suggérant que les principes gouvernant l'intégration des sens puissent être

très plastiques et que ceux-ci s'établissent tôt dans la vie en fonction des propriétés de l'environnement (Wallace & Stein, 2007).

Déprivation sensorielle et plasticité transmodale

La connaissance récente à l'effet que les aires sensorielles spécifiques ne sont pas uniquement intégrées via les aires multimodales, mais que des aires sensoriellement spécifiques reçoivent des projections directes d'autres aires sensorielles spécifiques (Falchier et al., 2002; Rockland & Ojima, 2003) appuie la notion d'une grande proximité et réciprocité entre les sens et ouvre la porte à la notion de plasticité transmodale, en la déafférentation d'une modalité sensorielle. Une littérature abondante est apparue au cours de la dernière décennie afin de décrire diverses formes de recrutement d'une aire sensorielle au profit d'une autre. L'étude des non-voyants, par exemple, a permis une meilleure compréhension du phénomène, par l'évidence de changements comportementaux et neurophysiologiques associés à la privation de la vision. Au plan somatosensoriel, de meilleures habiletés tactiles ont été observées chez une population de non-voyants en comparaison à un groupe témoin, à un point tel que le non-voyant moyen avait l'acuité d'un voyant d'environ 23 ans son cadet (Goldreich & Kanics, 2003). Au niveau auditif, des habiletés perceptuelles supérieures ont été objectivées au niveau de l'identification de la hauteur (Gougoux et al., 2004) et de la localisation (Lessard et al., 1998) du son, suggérant un gain auditif qui pourrait permettre de compenser pour la perte de la vision (Lessard et al., 1998), et ce particulièrement en la perte précoce de cette modalité sensorielle. Des changements neurophysiologiques fonctionnels, particulièrement au niveau du cortex occipital, ont également été observées chez cette population. La perte de la vision tôt dans le développement a été associée à une activation striée et extrastriée en tâche de localisation auditive (Voss et al., 2008). Notons qu'une réorganisation fonctionnelle serait également possible lorsque la perte sensorielle se fait plus tard, même si cette altération peut être plus faiblement tangible sur le plan comportemental (Voss et al., 2006). En somme, la privation de la vision peut conduire à un recrutement d'autres modalités sensorielles, notamment l'audition, ce qui se traduit par des changements mesurables au niveau des habiletés relatives à

cette modalité sensorielle et par des changements fonctionnels dans l'organisation du cerveau.

Le cas des malentendants

Chez les malentendants, certains indices génétiques pourraient suffire, selon Fallon et collaborateurs (2008), à générer un patron de base pour le développement d'un réseau neuronal rudimentaire, même en absence d'une quelconque expérience auditive. Cependant, cette expérience auditive jouerait un rôle essentiel pour paufiner la structure organisationnelle fine du système auditif central. L'étude des potentiels évoqués auditifs chez des enfants privés de l'audition indique une altération des composantes N1 et P1 qui pourrait être évitée par une réafférentation en bas âge, préférablement avant l'âge de 3 ans (Sharma et al., 2002). L'audition serait donc elle aussi sensible à la plasticité, en fonction de l'environnement d'un individu.

Les altérations comportementales et neurophysiologiques qui font suite à la surdité ont été investiguées. Sur le plan comportemental, peu d'habiletés exceptionnelles ont été objectivées, sinon qu'au niveau de l'attention visuelle périphérique (Bavelier et al., 2006; Dye et al., 2007), du traitement des visages et du traitement du mouvement (Mitchell & Maslin, 2007). Néanmoins, plusieurs études convergent à indiquer une réorganisation fonctionnelle du cortex auditif. Nishimura et collaborateurs (1999) ont découvert que le cortex temporal pouvait être activé par le langage signé chez des malentendants, mais non pas chez des signeurs qui possèdent une audition normale. De même, des mouvements visuels entraînent une réponse du cortex auditif droit chez des malentendants, ce que l'on ne retrouve pas chez un groupe témoin (Fine et al., 2005). Des mouvements de bouche amènent une activation temporale supérieure gauche et des mouvements de points sont liés à l'activation du cortex temporal supérieur droit (Sadato et al., 2005). Notons que même une surdité récente peut entraîner une réorganisation des aires auditives. En effet, la lecture labiale peut activer le cortex temporal supérieur gauche aussi tôt que 4 mois après le déclin auditif (Lee et al., 2007), suggérant que ce type de réorganisation ne soit pas systématiquement progressif, mais que certaines régions auditives puissent

augmenter rapidement leur réceptivité aux entrées visuelles, suite à la privation auditive. Toutefois, une surdité prolongée pourrait aussi favoriser le recrutement (Lee et al., 2003). De même, le niveau de recrutement est associé au degré de surdité. Ainsi, le recrutement des aires auditives peut s'étendre jusqu'aux régions primaires chez des individus ayant totalement perdu l'audition, en comparaison à un recrutement limité aux aires auditives associatives chez des individus possédant une audition résiduelle (Lambertz et al., 2005).

Plasticité et réafférentation

Si ce type de plasticité peut être adapté dans le contexte d'une privation auditive, certaines formes de réorganisation peuvent cependant nuire à la réafférentation de l'audition. L'implant cochléaire, un stimulateur qui permet de restaurer l'audition chez des malentendants (Rauschecker & Shannon, 2002), est altéré dans son efficacité par certaines formes de réorganisation du cerveau. Lee et collaborateurs (2001, 2005, 2007) ont démontré que lorsque le métabolisme est restauré par plasticité transmodale dans le cortex auditif, ce dernier ne répond plus aux signaux ou nuit à la restauration fonctionnelle de l'audition. Ces résultats sont soutenus par ceux de Doucet et collaborateurs (2006) qui ont révélé une réorganisation transmodale profonde chez des utilisateurs d'un implant cochléaire avec de moins bons résultats auditifs sur le plan fonctionnel. Selon Lee et collaborateurs (2007), une récupération frontopariétale plutôt que temporale serait garante d'un meilleur pronostic suite à l'implantation.

La plasticité ne se limite toutefois pas au contexte de déprivation de l'audition, mais se poursuit activement lors de la réadaptation suivant l'implantation cochléaire. Diverses études de Giraud et collaborateurs (2000, 2001a et b) ont permis l'investigation de l'activité corticale chez des porteurs d'implant cochléaire. Il ressort d'une première étude (2000) que la spécificité fonctionnelle du cortex temporal supérieur, normalement observée chez des gens qui n'ont pas été privés de l'audition, est altérée chez des porteurs d'un implant. De même, le recrutement des régions situées à l'intérieur et à l'extérieur des aires de langage classiques est plus flexible et

certaines régions visuelles contribuent de façon automatique à la reconnaissance du son. Soulignons que loin de nuire à la reprise de l'audition, cette participation du cortex visuel évoluerait en parallèle avec la réadaptation auditive et produirait un renforcement réciproque de l'audition et de la vision, suite à l'implantation (Giraud et al., 2001).

Plasticité et intégration multisensorielle

Ce travail de collaboration entre les modalités visuelles et auditives suite à l'implantation cochléaire renvoie aux propriétés d'intégration multisensorielle qui peuvent y être associé. Une étude de cas a été effectuée chez un porteur d'implant cochléaire qui présentait un niveau de rendement exceptionnel, face à un discours distorsionné (Goh et al., 2001). À performance équivalente au groupe contrôle en présentation bimodale (audiovisuelle) du discours, le gain obtenu par l'ajout de l'entrée visuelle par rapport à l'entrée auditive seule était supérieur, appuyant une vive contribution visuelle à l'audition chez certains porteurs d'implants cochléaires. Des résultats similaires ont été obtenus à l'écoute de mots disyllabiques par Rouger et collaborateurs (2007), sur un large échantillon. La présentation audiovisuelle du matériel améliorerait la performance à la fois chez le groupe possédant des habiletés auditives normales et chez les porteurs d'un implant. Cependant, tout comme dans l'étude de Goh et collaborateurs, ce gain était supérieur au groupe contrôle, même à des niveaux de performance équivalents. Devant une tâche de type McGurk, des études récentes démontrent que les utilisateurs d'un implant cochléaire peuvent eux aussi fusionner l'information, mais que plusieurs utilisent plus fortement les indices visuels (Schorr et al., 2005; Rouger et al., 2008; Desai et al., 2008). Afin de départager les utilisateurs qui intègrent de façon équilibrée les deux indices de ceux qui se fient davantage sur l'entrée visuelle, il a été suggéré que l'âge d'implantation et l'expérience du langage bimodal (Schorr et al., 2005) de même que la durée de l'expérience avec l'implant (Desai et al., 2008) soient reliés à la quantité d'intégration. Outre ces apports, les connaissances actuelles expliquent peu les variables à l'origine des variations d'intégration multisensorielle chez les porteurs d'un implant cochléaire, dans la compréhension du langage. De plus, la littérature

scientifique actuelle est restreinte à une compréhension de l'intégration multisensorielle face à du matériel verbal. Toutefois, comme détaillé plus haut dans ce chapitre, plusieurs indices suggèrent des divergences dans l'intégration de matériel verbal et non-verbal, ce qui rend difficile la généralisation des connaissances actuelles à du matériel qui ne fait pas appel au langage.

3.3.2 Plasticité et réafférentation : Questions de recherche et hypothèses

- 1) La réorganisation corticale reliée à la déprivation auditive et à la réafférentation entraîne une altération du mode d'intégration audiovisuel verbal, observable sur une tâche de type McGurk. Une première étude vise à préciser l'impact du niveau de performance auditive avec la prothèse sur l'émergence de l'effet McGurk. En vertu des travaux de Giraud et collaborateurs (2001), il est postulé que des porteurs d'un implant cochléaire performants auditivement auront bénéficié de liens réciproques étroits entre leurs aires auditives et visuelles, et qu'ainsi, ils auront davantage tendance à fusionner les informations incongruentes. En contrepartie, ceux qui présentent un faible rendement auditif présenteraient des liens plus faibles entre leurs modalités auditives et visuelles, et ainsi, tendront moins à fusionner les informations, mais plutôt à répondre de façon unisensorielle.
- 2) Le comportement de malentendants réafférentés face à une tâche audiovisuelle non-verbale et induite par la modalité auditive n'a, à notre connaissance, pas encore été exploré. Ce type d'intégration pourrait néanmoins différer du mode d'intégration face à une tâche McGurk. Une deuxième étude vise donc à explorer superficiellement l'émergence des effets de flash illusoire et de fusion chez des malentendants réafférentés, en comparaison à un groupe d'adultes qui présente une audition normale, afin de valider si l'impact de leur plasticité cérébrale influence leur mode d'intégration face à ce type de tâche illusoire.

3.4 ÉTUDE SUPPLÉMENTAIRE : UN LIEN ENTRE L'ÉMERGENCE DE L'EFFET MCGURK ET DU FLASH ILLUSOIRE

3.4.1 Ressemblances et divergences entre ces tâches

Comme vu précédemment, les tâches d'intégration multisensorielle peuvent être de nature diverse. Par exemple, elles peuvent être verbales ou non, associées à une réponse de différentes modalités sensorielles, et un biais peut être induit par différentes modalités sensorielles. Les connaissances actuelles ne permettent pas d'établir clairement dans quelle mesure l'émergence d'illusions face à des tâches et des stimuli différents sont associés à des modules neurocognitifs distincts. Plus précisément, dans la présente thèse, le lien entre les mécanismes menant à l'émergence de l'effet McGurk et de flash illusoire sont méconnus. Ces stimuli présentent néanmoins certaines différences physiques, notamment au niveau de l'aspect langagier ou non de la tâche. En effet, le caractère distinctif du langage par rapport à d'autres sons non-verbaux est une question débattue depuis longtemps (Hauser et al., 2002). Certains arguments suggèrent des mécanismes propres au traitement du langage, alors que d'autres pourraient indiquer des similarités dans le traitement de ces deux types de stimuli.

Distinctions

Au chapitre des arguments en faveur de mécanismes distinctifs pour le langage, Tuomainen et collaborateurs (2005) ont suggéré des processus d'intégration multisensoriels spécifiques à la parole, après avoir constaté davantage d'intégration devant des stimuli verbaux. De même, les règles d'assomption d'unité, de cohérence spatiotemporelle et d'efficacité inversée, discutées précédemment, semblent altérées devant du matériel langagier. À titre d'exemple, l'aide perceptuelle maximale face à un discours bruité par l'ajout d'une entrée visuelle ne serait pas obtenue à la valeur la plus faible, mais plutôt à des valeurs intermédiaires (Ross et al., 2007). La règle temporelle semble très assouplie face au matériel verbal, puisque l'entrée auditive doit retarder l'entrée visuelle de plus de 250 ms pour que l'asynchronie soit détectable (Dixon & Spitz, 1980). De même, l'intégration audiovisuelle verbale n'est pas nécessairement linéaire avec la synchronie spatiale et temporelle (Jones & Jarick, 2006).

Certaines distinctions dans les propriétés relatives à ces illusions convergent également à suggérer des processus distincts. Ainsi, la fenêtre temporelle permettant l'émergence de l'illusion est plus courte pour le flash illusoire que pour l'effet McGurk : Alors que l'effet de flash illusoire se dégrade dès 70 ms et s'affaïsse à plus de 115 ms d'écart (Shams et al., 2002), l'effet McGurk maintient une bonne résistance jusqu'à 240 ms d'asynchronie (Jones & Jarick, 2006). Les aires cérébrales impliquées dans le traitement de ces tâches respectives pourraient, au moins en partie, être de plus bas niveau pour le flash illusoire et de plus haut niveau pour l'effet McGurk. Outre le gyrus temporal supérieur, le percept du flash illusoire altère surtout l'activité dans le collicule supérieur et l'aire VI (Watkins et al., 2006), alors que l'effet McGurk est associé à une augmentation de l'activité dans diverses aires corticales sensorielles associatives et d'intégration (Jones et Callan, 2003; Kaiser et al., 2005).

Arguments en faveur de mécanismes communs

Néanmoins, quelques arguments suggèrent que l'émergence des effets McGurk et de flash illusoire pourraient partager certains mécanismes. Après avoir observé une corrélation positive pour la détection de la synchronies face à des tâches verbales et non-verbales, Besle et collaborateurs (2004) ont suggéré que ces dernières puissent présenter des propriétés de traitement multisensoriel communes. Ensuite, les illusions de flash illusoire et d'effet McGurk semblent s'expliquer et se prédire maximalelement par le même modèle d'intégration (Andersen et al., 2005; Massaro, 1999), ce qui suggère des propriétés communes. Enfin, outre les mécanismes directement reliés aux stimuli, des dispositions personnelles pourraient influencer l'émergence des diverses illusions. En effet, ces illusions émergent à des niveau variables selon les gens, suggérant qu'une partie des mécanismes puissent être idiosyncratiques. Par exemple, l'intensité de l'attention dirigée, une variable proposée par Welch et Warren (1980), pourrait constituer une variable favorisant ou nuisant à l'émergence de ces illusions. En appui à cette hypothèse, Alsius et collaborateurs (2005) ont observé une diminution majeure de l'effet McGurk en maniant l'apport attentionnel à la baisse. Cette variable personnelle conjointement à d'autres

pourraient participer à influencer l'émergence de ces illusions chez une même personne.

3.4.2 Un lien entre le flash illusoire et l'effet McGurk : Question de recherche et hypothèse

Plusieurs arguments suggèrent des processus neurocognitifs distincts pour l'effet McGurk par rapport au flash illusoire. Néanmoins, certaines similarités pourraient suggérer des ressemblances dans ces stimuli. De plus, des variables non associées aux stimuli, telles que les dispositions personnelles, pourraient influencer l'émergence des illusions, indépendamment de leur nature. Afin de vérifier si l'émergence des effets McGurk et de flash illusoire partagent certains mécanismes, la performance à ces deux tâches sera corrélée à un niveau individuel parmi un groupe d'adultes. Une corrélation forte entre l'émergence des deux illusions appuierait la notion d'un mécanisme générique d'intégration multisensorielle, inhérent à l'émergence des deux formes d'illusions.

4. RÉSUMÉ

Cette thèse vise principalement à étudier les effets d'une lésion au collicule inférieur, de la maturation du cerveau et de la réafférentation auditive sur l'intégration audiovisuelle chez l'humain. Dans la présente introduction, nous avons d'abord vu que la multisensorialité entraîne des effets comportementaux observables qui peuvent se traduire sous forme de gain, mais également sous forme de biais ou d'illusions. Nous avons démontré que ces illusions constituent une façon efficace et parcimonieuse d'étudier la multisensorialité et avons présenté l'effet McGurk, le flash illusoire et l'effet de fusion, les stimuli illusoires qui seront utilisés pour fins méthodologiques dans la présente thèse. Nous avons ensuite exposé la littérature associée aux trois grandes variables qui feront l'objet des études principales dans les prochains chapitres, de même que la littérature associée à une étude de moins grande envergure qui vise à investiguer le lien entre les diverses illusions utilisées dans la

méthodologie de cette thèse. Nous rappelons globalement les questions de recherche et hypothèses reliées à chaque grand axe de recherche :

Le collicule inférieur

Parmi plusieurs structures cérébrales, le collicule inférieur pourrait lui aussi présenter des propriétés multisensorielles dont les effets seraient observables sur l'émergence d'une illusion. Dans cette première étude, l'effet McGurk sera investigué chez un enfant présentant une lésion unilatérale au collicule inférieur, afin de vérifier l'impact de cette lésion sur l'émergence de l'effet McGurk.

Développement de l'intégration multisensorielle

1) Face à une tâche de type McGurk, certaines différences avec l'adulte démontrent une maturation incomplète des mécanismes sous-jacents à l'intégration chez les enfants, mais la littérature actuelle ne permet pas de préciser l'âge où l'enfant présente un mode d'intégration comparable à l'adulte. Nous souhaitons clarifier le parcours développemental de l'émergence de l'effet McGurk à travers le développement.

2) Certaines études suggèrent la présence de mécanismes d'intégration favorisant l'émergence d'une illusion audiovisuelle non-verbale, induite par l'entrée auditive, dès la première année de vie. Les connaissances actuelles ne permettent cependant pas de conclure si ces mécanismes sont pleinement matures. En utilisant les stimuli de flash illusoire et de fusion, nous souhaitons vérifier si ces mécanismes se développent différemment des mécanismes d'intégration propres à l'effet McGurk, et, si tel est le cas, explorer le parcours développemental qui leur est propre.

Déprivation auditive et réafférentation

1) La réorganisation corticale reliée à la privation auditive et à la réafférentation entraînent une altération du mode d'intégration audiovisuel verbal, observable sur une

tâche de type McGurk. Une première étude vise à préciser l'impact du niveau de performance auditive après la réafférentation sur l'émergence de l'effet McGurk.

2) Le comportement de malentendants réafférentés face à une tâche audiovisuelle non-verbale et induite par la modalité auditive n'a, à notre connaissance, pas encore été explorée. Ce type d'intégration pourrait néanmoins différer du mode d'intégration face à une tâche McGurk. Une deuxième étude vise donc à explorer superficiellement l'émergence des effets de flash illusoire et de fusion chez des malentendants réafférentés, en comparaison à un groupe d'adultes qui présentent une audition normale.

Étude mineure : lien entre l'effet McGurk et de flash illusoire

Plusieurs études suggèrent des processus neurocognitifs distincts pour l'effet McGurk par rapport au flash illusoire. Néanmoins, certaines similarités pourraient suggérer des ressemblances dans ces stimuli. De plus, des variables non-associées aux stimuli, telles que les dispositions personnelles, pourraient influencer l'émergence des illusions, indépendamment de leur nature. Afin de vérifier si l'émergence des effets McGurk et de flash illusoire partagent certains mécanismes, la performance à ces deux tâches sera corrélée à un niveau individuel parmi un groupe d'adultes.

CHAPITRE 2 :

Article 1

A role for the inferior colliculus in cross-modal speech integration

Par François Champoux, Corinne Tremblay, Claude Mercier, Maryse Lassonde,
Franco Lepore, Jean-Pierre Gagné et Hugo Théoret

Publié dans *Neuroreport*, volume 17 numéro 15, pages 1607 à 1610.

A role for the inferior colliculus in cross-modal speech integration

François **Champoux**^a, Corinne **Tremblay**^{b,c}, Claude **Mercier**^c, Maryse **Lassonde**^{b,c},
Franco **Lepore**^{b,c}, Jean-Pierre **Gagné**^a, and Hugo **Théoret**^{b,c}

^aÉcole d'orthophonie et d'audiologie, Université de Montréal, Québec, Canada

^bDépartement de psychologie, Université de Montréal, Québec, Canada


^cCentre hospitalier universitaire Sainte-Justine, Université de Montréal, Québec,
Canada

Short title: Cross-modal integration and the inferior colliculus

Correspondence should be addressed to:

Dr. Hugo Théoret
Département de Psychologie,
Pavillon Marie-Victorin
90 Vincent d'Indy,
Québec, H2V 2S9, Canada

Tel: (514) 343-6362

Fax: (514) 343-5787


Support: This work was supported by grants from CIHR, FRSQ and NSERC.

Abstract

Multisensory integration (MSI) can occur at relatively low-levels within the central nervous system. Recent evidence suggests that multisensory audio-visual integration for speech may have a subcortical component since acoustic processing in the human brainstem is influenced by lipreading during speech perception. Here, stimuli depicting the McGurk illusion (a demonstration of auditory-visual integration using speech stimuli) were presented to a 12-year-old child (FX) with a circumscribed unilateral lesion of the right inferior colliculus (IC). When McGurk-type stimuli were presented in the contralesional hemifield, illusory perception reflecting bimodal integration was significantly reduced compared to the ipsilesional hemifield and to a group of age-matched controls. These data suggest a functional role for the IC in the audio-visual integration of speech stimuli.

Keywords: Audio-visual integration; Inferior colliculus; Lesion; McGurk effect.

Introduction

The information extracted from different peripheral sensory receptors converges at various levels along the central nervous system. Perceptual processing relies on the integration of these multiple sensory inputs. In speech perception, an observer's final percept is determined by the ability to combine the visual images produced by lip and mouth movements and the acoustic characteristics associated with them [1]. Although multisensory integration (MSI) is crucial for the interpretation of our sensory environment, little is known about the neural mechanism underlying audio-visual speech integration [2].

It was originally suggested that information originating from different sensory modalities is treated independently at the early stages of the perceptual process, converging within high-level cortical structures in feed-forward fashion [3]. Recent evidence, however, clearly shows that MSI occurs at much earlier levels of the cortical hierarchy (for review, see [4]). For example, audio-visual interactions can occur as early as 40 ms after stimulus onset in sensory-specific areas such as the auditory cortex [5]. Notably, the timing of these interactions precludes feedback influences from high-level integration areas. Similarly to auditory cortex, responses in human primary visual cortex can also be altered by sound [6].

Musacchia and collaborators [7] recently reported audio-visual speech interactions in even lower regions of the perceptual brain hierarchy. Using an eloquent example of cross-modal integration, the audio-visual illusion known as the McGurk effect [8], the authors showed that lipreading during speech perception influences acoustic processing in the human brainstem. Audio-visual interactions, indexed as modulations of event-related brainstem potentials, occurred as early as 11 ms following auditory stimulation. Because of the limited spatial resolution of the method, however, the precise location of midbrain audio-visual speech interactions could not be identified. However, timing data from this study suggest that whatever the nature of these interactions, they occur prior to the activation of thalamic nuclei.

This suggests that midbrain structures, such as the superior colliculus (SC) and the inferior colliculus (IC), are likely candidates for the reported effect.

Multimodal interactions are known to occur in subcortical structures such as the SC [9]. This midbrain structure receives visual, auditory, and somatosensory inputs in order to create unified spatial percepts. The existence of spatiotopy at the level of human SC has been verified [10]. Specifically, the data indicate that stimuli presented to the right side of the visual field give rise to a strong preferential response at the level of the left SC. Preferential responses to stimulation from the contralateral ear have also been reported. It has been established that before reaching the deep layers of the SC, auditory signals necessarily course through the mainly ipsilateral IC [11]. Similarly to the SC, multimodal interactions have been shown to occur in the IC [12]. In addition to being an essential relay in auditory processing, the IC has the most diverse connections of any of the auditory structures in the central auditory nervous system [11]. The IC receives auditory input mainly from the contralateral ear [13] in addition to receiving visual [14, 15] and somatosensory inputs [16].

One possible approach to identify the brain circuitry involved in MSI is to observe patterns of behavioral responses with respect to the size and location of brain lesion(s). Here, we report data from psychophysical experiments in an individual who sustained a small traumatic hemorrhage in the right IC. In light of data suggesting audio-visual speech interactions at the level of the human brainstem [7], we aim to better define the role of the IC in the integration of visual and auditory speech information. Classic McGurk illusion stimuli were presented in the ipsilateral or contralateral visual hemifield of participants. Considering the strongly lateralized responses found at the level of the midbrain we predicted that a contralesional deficit in audio-visual speech integration would be found in this individual who sustained a unilateral lesion of the IC.

Methods

Participants. Twelve participants (mean age 12.7, range 9-16 years: 7 males and 5 females) who reported normal hearing and normal (or corrected to normal) visual acuity participated in the experiment. In addition, a 12-year old child (FX) with a small traumatic hemorrhage limited to the right IC (Fig. 1) also participated in the study. This child did not spontaneously complain of hearing or visual loss. Furthermore, he did not report any difficulty in recognizing speech, music, or environmental sounds. Otoloscopic examination revealed normal eardrum appearance bilaterally. Acoustic immittance measurements were within normal limits bilaterally. The tympanograms showed normal compliance, volume, and pressure, bilaterally. Acoustic reflexes were measured at three test frequencies (500, 1000, and 2000 Hz) using both ipsi- and contra-lateral stimulation. The results were within normal limits bilaterally. This latter finding suggests that the lower neural relays of the auditory system are normal. Distortion production otoacoustic emissions (DPOE) were present and within normal limits in both ears at all frequencies tested: 1.5, 2, 3, 4 and 6 KHz. The audiological evaluation suggests that the peripheral auditory system functioned normally, bilaterally. Moreover, available medical records indicated that he had normal visual acuity binocularly and that the results of a neurological examination were within normal limits. All participants were right-handed. The study was approved by the ethics review board of Université de Montréal.

Stimuli and design. A male talker was videotaped saying the consonant-vowel syllables /ba/ and /va/. Production began and ended in a neutral, closed mouth position. One utterance each of /ba/ and /va/, equal in duration, were selected for inclusion in the study. Two congruent conditions were set from these audio-visual utterances. In the first congruent condition, the video sequence of the talker uttering the syllable /ba/ was paired with the audio sequence of the same utterance. In the second congruent condition, audio sequence of the /ba/ utterance was used without the video sequence. In the incongruent condition, the video sequence of the talker uttering the syllable /va/ was paired with the audio sequence of the talker uttering the syllable /ba/. For the incongruent stimulus, the temporal synchrony of the visual /va/

and the auditory /ba/ was achieved by aligning the burst corresponding to the beginning of the /b/ in the auditory stimulus with the beginning of the /v/ in the video sequence. In this representation of the McGurk illusion, the fusion of the incongruent auditory and visual stimuli typically gives rise to the percept /va/ [17].

Procedure. The congruent and incongruent conditions were presented within three blocks of 50 utterances. The auditory stimuli (/ba/ utterance) were always presented via two loudspeakers positioned at ear level and located on each side of a 17" video monitor (Fig. 2a). The visual stimuli (/ba/ or /va/ utterances) were presented from six spatial locations: two positions each on the left, center and right side of the participant. Within each block, half of the trials were presented at the participant's eye level (Fig. 2a, position A-B-C). In order to minimize habituation, on the other half of the trials the visual stimuli were presented 5° below fixation point (positions A'-B'-C'). In the first block of trials, the stimuli were presented directly in front of the subject, at the positions B-B' (Fig. 2a). In that condition, participants used both eyes to perform the task. In the two following blocks of trials, visual stimuli were presented 5° laterally to the left of the fixation point (positions A-A') or 5° laterally to the right of the fixation point (positions C-C'). The eye contralateral to the stimulated visual hemifield was covered with an opaque eye-patch to ensure that the visual stimulation was unilateral. This left-right visual presentation paradigm (positions A-A' or C-C') was used to generate lateralized preferential responses at the level of the midbrain and ensure that visual information was processed within the contralateral midbrain. The participants were asked to watch and listen to the speaker and report what they had heard. In each block of trials, the incongruent stimulus was presented on 16 to 18 trials.

Each participant's response to congruent and incongruent audio-visual stimulations was recorded. Performance was scored as follows: in the incongruent condition, the number of /ba/ responses was used to calculate the proportion of audio-visual integration responses. Specifically, for the stimuli presented in the incongruent condition, an audio-visual integration response was deemed to have occurred whenever the participant reported hearing anything other than a /ba/. For data

analysis, in all blocks of trials, the responses obtained for the stimuli presented at the point of fixation level and those presented at 5° below the fixation point were collapsed.

Two conditions had to be met in order for a subject to be included in the experiment. First, in each of the three blocks of trials (visual presentations in the center as well as in the left and right hemifield), a minimum response rate of 75% correct had to be observed whenever an audio or an audio-visual congruent stimulus was presented. Second, a preliminary comparison of the responses in the first experimental condition had to reveal audio-visual integrations (or McGurk effect) in the central visual field. Specifically, a minimum of 10% fewer /ba/ responses for the incongruent stimuli compared to the congruent stimuli had to occur.

Results

All the participants, including FX, were very accurate in identifying audio and audio-visual congruent /ba/ utterances (all participants' performance was above 75% correct). However, five control participants did not show any audio-visual integration at the central visual field in the first block of trials and did not go forward with the experiment. Data from the seven remaining control participants are presented.

Mean performance for all participants in the incongruent condition are summarized in Figure 2b, which displays the percentage of /ba/ responses as a function of the position of the visual stimulus (left-center-right). In this condition, the control group (square) was inaccurate in identifying the /ba/ utterances in all visual fields, showing consistent audio-visual integrations. The results obtained for FX (triangle) were compared to normative values established from the control group. Differences of more than two standard deviations (dashed lines in Fig. 2b) were deemed abnormal. When the visual stimuli were presented in the central or right visual hemifield, the pattern of results observed for FX (triangle) was within normal limits. However, FX provided substantially more /ba/ responses than the control

group (64,7% vs 18,9%) when the visual stimulus was presented in the left visual hemifield, contralaterally to the IC lesion, indicating reduced audio-visual integration.

Discussion

The results of the present investigation revealed that a unilateral lesion at the level of the IC is associated with reduced audio-visual speech integration when the visual stimulus is presented in the contralesional hemifield. When the visual stimulus is presented in the central or ipsilesional visual hemifield, the pattern of responses does not differ from that of control participants.

It has been suggested that MSI involving auditory stimuli occurs relatively early in the perceptual processing stages. Ettlinger and Wilson [18] observed that lesions at higher levels of the central nervous system did not have specific and predictable effect on MSI that involved auditory material. In addition, recent data has unequivocally shown MSI in cortical areas traditionally believed to be unisensory, such as the primary auditory cortex (for review, see [19]). Most notably, event-related potentials suggest that brainstem structures may also be involved MSI in general and audio-visual speech interactions in particular [7]. Data obtained in patient FX, who has a circumscribed lesion of the IC, are consistent with these assumptions. Notwithstanding the fact that the present results were observed in only one participant, our data suggest that when speech is presented audio-visually, integration of sensory information from different modalities information can occur at the subcortical level. As FX's performance on presentation of congruent stimuli was identical to that of control participants, one cannot attribute the observed contralesional deficits to low-level sensory deficits. Rather, it would appear that the presence of an intact IC is necessary for the interaction between speech sounds and visual lip movements to take place normally.

The question of what is the precise contribution of IC neurons to the integration of audio-visual speech is complex. Sound-source identification errors have been reported contralaterally to a unilateral lesion of the IC in humans [20]. In

addition, Soroker and collaborators [21] have proposed that the neuronal mechanism underlying the audio-visual fusion that occurs during spatial localization is also involved in audio-visual speech processing. One may thus argue that the IC is involved in the determination of multimodal spatial correspondence to achieve the primary scene analysis necessary for binding. However, it has been clearly demonstrated that spatial congruency of the auditory and visual modalities is decisive in spatial localization but not in speech perception [22]. At present time, knowledge of the specific functional role of the IC in human auditory processing is limited. It is however assumed that a unilateral lesion of the IC does not change pure tone detection thresholds or speech recognition performance measured in silence [23]. In recent work conducted in animals, the IC monaural pathway was associated with auditory processes including pattern-recognition [24], temporal processing, and sound-duration selectivity [25]. One or more of these auditory functions may be crucial for multimodal convergence in higher-level structures.

The inferior and superior colliculi are both known to possess multimodal processing capabilities. Before reaching the deep layers of the SC, auditory information must course through the ipsilateral IC [11]. The IC may, to some extent, be involved in the processing of audio-visual speech cues or it may serve as an essential relay to the deep layers of the SC. In a functional MRI study, Watkins & al. [6] have shown activation of the SC during illusory visual perception created by sound. Such findings suggest a functional role for the SC in human MSI. Indeed, although our results suggest that audio-visual interactions involved in speech perception do not occur normally after a unilateral lesion of the IC, it remains arduous to clearly establish the differential role of inferior and superior collicular neurons in that process without timing or double dissociation lesion data. In that sense, it would be of great interest to study audio-visual speech effects in patients with SC lesions to gain a better understanding of midbrain contributions to audio-visual speech integration.

Even if electrophysiological data in healthy subjects previously demonstrated that audio-visual interactions during speech perception involve afferent auditory

brainstem pathways at a very early processing stage [7], our lesion data cannot resolve the question of whether IC contribution to speech integration is dependent upon feedback projections from higher hierarchical levels. Indeed, feedback inputs have been shown to play a critical role in MSI [5]. For example, a recent study has shown that audio-visual interactions in the cat SC are greatly compromised when auditory cortical areas are deactivated [25]. Thus, a valid model of audio-visual speech perception needs to take into account both high- and low-level hierarchical levels and the complex feedforward and feedback interactions that underlie integration of sight and sound into a meaningful percept. Further studies will need to focus on the inferior and the superior colliculi, specifically and independently, to establish functional connectivity of early MSI as it relates to perception of speech stimuli in humans.

Conclusion

In the present report, we have shown the critical role of subcortical regions of the brain in the integration of audio-visual speech. A unilateral lesion of the IC resulted in a significantly reduced McGurk illusion when the visual stimulus was presented in the contralesional hemifield. Together with electrophysiological data showing early audio-visual interactions in the human brainstem, our results highlight the complex nature of speech perception and underscore the need to include subcortical brain areas in current models of speech integration.

References

1. MacDonald J, McGurk H. Visual influences on speech perception processes. *Percept Psychophys* 1978; **24**: 253-257.
2. Joassin F, Maurage P, Bruyer R, Crommelinck M, Campanella S. When audition alters vision: an event-related potential study of the cross-modal interactions between faces and voices. *Neurosci Lett* 2004; **369**: 132-137.
3. Massaro DW. *Perceiving talking faces: from speech perception to a behavioral principle*: MIT Press; 1998.
4. Foxe JJ, Schroeder CE. The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *Neuroreport* 2005; **16**: 419-423.
5. Giard MH, Peronnet F. Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci* 1999; **11**: 473-490.
6. Watkins S, Shams L, Tanaka S, Haynes JD, Rees G. Sound alters activity in human V1 in association with illusory visual perception. *Neuroimage* 2006; **31**: 1247-1256.
7. Musacchia G, Sams M, Nicol T, Kraus N. Seeing speech affects acoustic information processing in the human brainstem. *Exp Brain Res* 2006; **168**: 1-10.
8. McGurk H, MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature* 1976; **264**: 746-748.
9. Meredith MA, Stein BE. Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science* 1983; **221**: 389-391.

10. DuBois RM, Cohen MS. Spatiotopic organization in human superior colliculus observed with fMRI. *Neuroimage* 2000; **12**: 63-70.
11. Winer JA, Schreiner CE. *The inferior colliculus*. New-York: Springer; 2005.
12. Groh JM, Trause AS, Underhill AM, Clark KR, Inati S. Eye position influences auditory responses in primate inferior colliculus. *Neuron* 2001; **29**: 509-518.
13. Oliver DL, Beckius GE, Bishop DC, Kuwada S. Simultaneous anterograde labeling of axonal layers from lateral superior olive and dorsal cochlear nucleus in the inferior colliculus of cat. *J Comp Neurol* 1997; **382**: 215-229.
14. Itaya SK, Van Hoesen GW. Retinal innervation of the inferior colliculus in rat and monkey. *Brain Res* 1982; **233**: 45-52.
15. Mascetti GG, Strozzi L. Visual cells in the inferior colliculus of the cat. *Brain Res* 1988; **442**: 387-390.
16. Paloff AM, Usunoff KG. Projections to the inferior colliculus from the dorsal column nuclei. An experimental electron microscopic study in the cat. *J Hirnforsch* 1992; **33**: 597-610.
17. Rosenblum LD, Schmuckler MA, Johnson JA. The McGurk effect in infants. *Psychophys* 1997; **59**: 347-357.
18. Ettliger G, Wilson WA. Cross-modal performance: behavioural processes, phylogenetic considerations and neural mechanisms. *Behav Brain Res* 1999; **40**: 169-192.
19. Schroeder CE, Foxe J. Multisensory contributions to low-level, 'unisensory' processing. *Curr Opin Neurobiol* 2005; **15**: 454-458.

20. Litovsky RY, Fligor BJ, Tramo MJ. Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hear Res* 2002; **165**: 177-188.
21. Soroker N, Calamaro N, Myslobodsky M. McGurk illusion to bilateral administration of sensory stimuli in patients with hemispatial neglect. *Neuropsychologia* 1995; **33**: 461-470.
22. Calvert GA, Hansen PC, Iversen SD, Brammer MJ. Detection of audio-visual integration sites in humans by application of electrophysiological criteria to the BOLD effect. *Neuroimage* 2001; **14**: 427-438.
23. Oertel D, Wickesberg RE. Ascending pathways through ventral nuclei of the lateral lemniscus and their possible role in pattern recognition in natural sounds. In: Oertel D, Fay RR, Popper AN (eds). *Integrative Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. New-York: Springer-Verlag. pp. 207-237.
24. Casseday JH, Fremouw T and Covey E. The inferior colliculus: hub of the auditory system. In: Oertel D, Fay RR, Popper AN (eds). *Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. New-York: Springer-Verlag; 2002. pp. 207-237.
25. Jiang W, Stein BE. Cortex controls multisensory depression in superior colliculus. *Neurophysiol* 2003; **90**: 2123-2135.

Figures

Figure 1: Coronal (A), sagittal (B) and axial (C) MRI showing a small lesion in the right inferior colliculus (arrow). R = right, L = left.

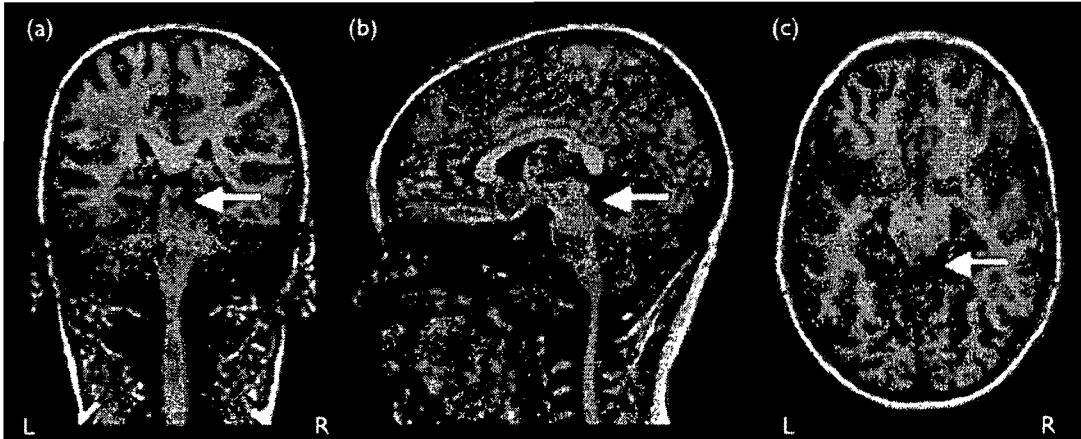
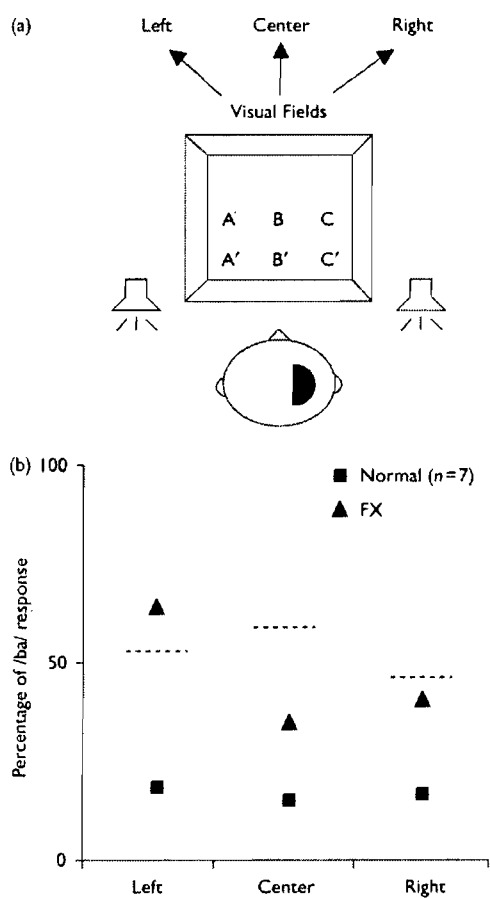


Figure 2: (a) Schematic representation of the experimental setup. In all trials the auditory stimuli were presented in the free-field via loudspeakers positioned on each side of the participant. The visual stimuli were presented at various locations: directly in front of the subject (B-B'), five degrees to the left (A-A') or to the right (C-C') of the point of fixation. The area in black drawn on the participant's stylized head represents the site of FX's lesion at the level of the right IC. (b) Performance for the incongruent stimuli. Data are shown for three experimental conditions in which the visual stimuli were presented either in the center of the monitor, or in the participant's left or right hemifield. The percentage of /ba/ responses given are plotted for FX (triangle) and for the group of matched controls (square). Dashed lines represent values two standard deviations above the mean for the control group, indicating abnormal audio-visual speech integration.



CHAPITRE 3 :**Article 2*****Speech and non-speech audio-visual illusions: A developmental study***

Corinne Tremblay, François Champoux, Patrice Voss, Benoit A. Bacon, Franco
Lepore et Hugo Théoret

Publié dans *PloS ONE*, volume 2 numéro 1 : e742.

Speech and non-speech audio-visual illusions: A developmental study

Corinne Tremblay^{1,2}, François Champoux³, Patrice Voss¹, Benoit A. Bacon⁴, Franco Lepore^{1,2} and Hugo Théoret^{1,2}

¹ Psychology, University of Montreal, Montreal, Canada

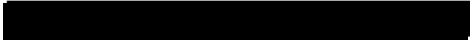
² Research Center, Sainte-Justine Hospital, Montreal, Canada

³ Speech language pathology and Audiology, University of Montreal, Montreal, Canada

⁴ Psychology, Bishop's University, Sherbrooke, Quebec, Canada

Corresponding author:

Hugo Théoret, PhD
Département de Psychologie
Université de Montréal
CP 6128, Succ. Centre-Ville
Montréal, QC, H3C 3J7
Canada
Tel: 514-343-6362
Fax: 514-343-5787



Abstract

It is well known that simultaneous presentation of incongruent audio and visual stimuli can lead to illusory percepts. Recent data suggest that distinct processes underlie non-specific intersensory speech as opposed to non-speech perception. However, the development of both speech and non-speech intersensory perception across childhood and adolescence remains poorly defined. Thirty-eight observers aged 5 to 19 were tested on the McGurk effect (an audio-visual illusion involving speech), the Illusory Flash effect and the Fusion effect (two audio-visual illusions not involving speech) to investigate the development of audio-visual interactions and contrast speech vs. non-speech developmental patterns. Whereas the strength of audio-visual speech illusions varied as a direct function of maturational level, performance on non-speech illusory tasks appeared to be homogeneous across all ages. These data support the existence of independent maturational processes underlying speech and non-speech audio-visual illusory effects.

Key words: McGurk effect; Illusory Flash effect; Fusion effect; Non-specific intersensory effect, Multisensory integration.

Introduction

It has repeatedly been shown that intersensory redundancy, the congruent bimodal presentation of stimuli over two sensory modalities, can enhance perception in both modalities (e.g. [1,2]). It is also well established that when two sensory modalities convey incongruent information (i.e. non-specific intersensory effects; [3]), accuracy of perception can suffer. In the McGurk effect [4], vision biases audition. In this classic demonstration based on the perception of spoken syllables, incongruent lip movements induce the misperception of auditory inputs. For example, upon hearing /baba/ but seeing /gaga/, most subjects will report hearing the fused percept /dada/ [4]. Subsequent studies have confirmed that the McGurk effect is a very robust illusion [5,6]. Although vision was first thought to dominate audio-visual interactions [7], more recent findings suggest that auditory inputs can also bias visual perception. In the “Illusory Flash effect” or “sound-induced flashing” [8] a single visual flash can be perceived as two flashes if it is accompanied by two (rather than one) successive sounds. Conversely, in the “Fusion effect” [9] two physical flashes can be fused as one if they are accompanied by a single auditory signal.

Based on these findings, theoretical accounts relating how the senses interact to create a unified percept have emerged [3,10]. It has recently been suggested that different mechanisms could underlie speech as opposed to non-speech interaction effects. Indeed, in adult observers, audio-visual interaction is stronger when a set of identical stimuli is treated as speech rather than non-speech; this supports a “speech-specific mode of perception” [11]. At the physiological level, intersensory speech and non-speech interactions also appear to rely, at least in part, on distinct mechanisms. McGurk-type illusory effects recruit the posterior parietal cortex around 150 ms before activating occipital areas at around 270 ms [12]. In the Illusory Flash effect, modulation of the visual cortex occurs much earlier (~ 150 ms; [13]). Functional imaging data also show that intersensory interactions rely on multiple brain areas that are differentially involved in the intersensory process (for a review, see [14]). For example, parts of the superior temporal sulcus have been repeatedly shown to play an important role in object recognition, including recognition of audio-visual speech

information, whereas audio-visual spatial processing has predominantly been associated with activation of the intraparietal sulcus [15-17].

Although speech and non-speech intersensory effects have been well characterized in adult observers, developmental patterns remain poorly understood. McGurk-type illusory phenomena have been studied in infants [18-20] and children [4,21,22] but no study has used an age range sufficiently broad to map the developmental course of this phenomenon. Moreover, to our knowledge no study has attempted to map the developmental course of non-specific, non-speech intersensory effects in childhood and adolescence. Indeed, the few studies that touched on intersensory perception in children have centered on their ability to perceive intersensory *equivalence* (see [3]). Finally, to our knowledge, no study has yet simultaneously assessed both speech and non-speech intersensory illusions in children and adolescents.

In the present study, speech (McGurk effect) and non-speech (Illusory Flash effect and Fusion) illusions were presented to the same observers across three age categories (5-9, 10-14 and 15-19 years old). Hence, we aimed at *i*) determining the presence of non-specific, non-speech intersensory effects at different developmental stages; and *ii*) describing and contrasting the developmental course of non-specific speech/non-speech illusory effects.

Methods

Thirty-eight French-speaking subjects (15 males, 23 females) aged 5 to 19 years participated in the study. Each age (e.g. 9 years old) was represented by at least two participants. Three age groups were defined *a priori*: 5-9 (11 subjects), 10-14 (16 subjects), and 15-19 (11 subjects) years of age. The study was approved by the institutional Research Ethics Board of Hôpital Sainte-Justine and written informed consent was obtained from all participants and their parents. Individuals with a diagnosed or suspected neurodevelopmental disorder, attention deficit and

hyperactivity disorder or learning disorder were excluded from the study. All participants had normal or corrected-to-normal vision as well as normal hearing.

Participants were seated in a semi-dark room with the head on a chin rest located 57 cm from the computer screen (and speakers) where the stimuli were presented. The McGurk effect, the Illusory Flash effect and the Fusion effect tasks were performed in a single session, in counterbalanced order. In all tasks, visual stimuli were presented either at fixation or 5 degrees below fixation. This procedure was implemented because the strength of at least one of the illusions used in the present study has been shown to be greater for parafoveal presentations (the Illusory Flash effect; [23]). Stimuli were presented on a 17-inch Viewsonic computer screen using a Powermac G4 computer (Apple Inc., Cupertino, CA, USA). Stimuli were delivered with Psyscope for the McGurk effect and Matlab (The Mathworks Inc., Natick, MA, USA) for the Illusory Flash effect and Fusion effect. To ensure fixation and reject the trials in which fixation did not occur, eye movements were monitored on-line (EyeLink, SR Research, Mississauga, Canada).

The McGurk effect

In the McGurk effect task, the voice of an adult male articulating syllables was presented in either a unimodal (auditory only) or bimodal manner. In bimodal trials, the auditory stimulus and the video of the articulating face (subtending 5 degrees of visual angle) were presented simultaneously. In congruent trials, the auditory (voice) and visual (face) signals carried the same information whereas in incongruent trials, they did not. Five different experimental conditions were used: 1) unimodal auditory /va/; 2) unimodal auditory /ba/; 3) bimodal congruent /va/; 4) bimodal congruent /ba/; and 5) bimodal incongruent auditory /ba/ and visual /va/. The bimodal and unimodal trials were repeated ten times each in random order.

Participants were instructed to look at a fixation cross that was presented at the center of the screen for 1000 ms before each trial. Immediately following the disappearance of the cross, a stimulus was presented. Observers were told to simply

repeat the syllable they had heard as clearly and precisely as possible. A break was systematically offered at 3 different times during the experiment, but participants could also take a break at any moment if needed. All incorrect responses in the incongruent bimodal condition (anything other than /ba/) were considered manifestations of the McGurk effect.

After the McGurk effect task, a mute control task was performed in order to assess the participants' lip-reading abilities. In this task, the stimuli were unimodal visual /ba/ and /va/ lip movements. Again, the stimuli were presented at fixation and 5 degrees below fixation. Each condition was repeated 10 times for a total of 40 trials (2 stimuli x 2 locations x 10 trials).

Illusory Flash effect and Fusion effect

The characteristics of the stimuli used in the Illusory Flash effect task and Fusion effect were similar to those used in Shams et al. [8,13]. The flash was a white circle subtending 2 degrees of visual angle. It had a luminance of 0.02 cd/m. The auditory signal was made of one or two 7 ms beeps with a frequency of 3500 Hz.

Pilot trials revealed that the inter-flash delay of 67 ms used by Shams et al. [8] was too short for many children to be able to visually distinguish one from two flashes. A pre-experimental task was therefore conducted to determine the optimal inter-flash delay for each participant. The fastest delay between flashes in which the participant reached an efficiency score of at least 93% (15/16) was used in the experimental task. Eight conditions (number of flashes (2) X number of beeps (2) X location (2)) were presented in randomized order. Ten trials per condition were presented. Subjects were simply asked to judge the number of flashes that appeared on the screen (one or two).

Results

McGurk effect

For visual-only trials (lip-reading), a 3X2 repeated measures ANOVA with *age* (5-9, 10-14, 15-19) as a between-subjects factor and *position* (center, periphery) as a within-subjects factor indicated that performance in control trials was homogeneous across age groups ($F = 1.9$, $p = 0.15$; Figure 1a). For auditory trials and congruent audiovisual trials, a one-way ANOVA with *age* as a between-subjects factor was conducted. Performance was similar across age groups for both auditory ($F = 0.60$, $p = 0.45$; Figure 1b) and congruent audiovisual ($F = 1.17$, $p = 0.32$; Figure 1c) conditions.

To determine the robustness of the McGurk effect across age groups, a 3X2 repeated measures ANOVA with *age* as a between-subjects factor and *position* as a within-subjects factor was performed on bimodal incongruent trials. There were main effects of *age* ($F = 5.10$, $p = 0.01$) and *position* ($F = 4.11$, $p = 0.05$). The interaction between factors was not significant ($F = 0.67$, $p = 0.52$). Post hoc t-tests revealed that the 5-9 year-old group perceived significantly fewer McGurk illusions than the 10-14 ($p = 0.02$) and the 15-19 year-old groups ($p = 0.04$) (Figure 1d). In addition, more McGurk illusions were perceived when the visual stimuli were presented at fixation ($p = 0.03$).

To further test the effect of age on the McGurk effect, individual subjects' ages were correlated with the number of trials in which a McGurk illusion was perceived. A two-tailed Pearson correlation revealed significant effects in both central ($r = -0.475$, $p = 0.003$) and peripheral ($r = -0.459$, $p = 0.004$) locations, as well as when both these conditions were collapsed ($r = -0.49$, $p = 0.002$; Figure 2). Finally, to determine the influence of lip-reading ability on the integration of audio-visual speech cues, a correlation between participants' correct responses in the mute control task and the number of McGurk illusions was computed. The correlation was not significant ($r = -0.2$, $p = 0.23$; Figure3).

Illusory Flash effect and Fusion effect

The original illusion (Shams, 2000) was replicated as the number of correct responses in the 1 flash / 2 beeps condition was drastically reduced (Figure 4a). A 3X2 repeated measures ANOVA with *age* (5-9, 10-14, 15-19) as a between-subjects factor and *position* (center, periphery) as a within-subjects factor revealed a main effect for *position* ($F = 10.64$, $p = 0.002$), but no main effect for *age* ($F = 0.52$, $p = 0.60$). The interaction was also non-significant ($F = 0.74$, $p = 0.49$). This is in line with previous work, where the Illusory Flash effect has been shown to be more robust at a perifoveal location (Shams et al., 2002). The strength of the illusion was not correlated with participant age (center: $r = 0.12$, $p = 0.456$; periphery: $r = 0.25$, $p = 0.12$). As for the Fusion effect (Figure 4b), there were no significant effects for either *age* ($F = 1.81$, $p = 0.18$) or *position* ($F = 1.76$, $p = 0.19$) and the interaction was non-significant ($F = 0.22$, $p = 0.80$).

There was no correlation between the Illusory Flash effect and the McGurk effect (center: $r = -0.167$, $p = 0.32$; periphery: $r = -0.22$, $p = 0.182$) or the Fusion effect and the McGurk effect (center: $r = -0.28$; periphery: $r = -0.206$, $p = -0.21$).

Discussion

The purpose of this study was to investigate the developmental course of non-specific audio-visual effects on a maturational continuum. Our main finding is a discrepancy in the maturational patterns of speech and non-speech audio-visual effects.

Illusory percepts of audio-visual speech elements have been shown to occur in infants [18-20] but these are weaker and more inconsistent than what is observed in adults, suggesting that experience with speech may be an important component of audio-visual speech perception [20]. In pre-school and school-aged children, previous findings indicate that incongruent visual input has less influence on the final percept resulting from a McGurk illusion [4,21,22] and that when a single modality is chosen for the final bimodal percept in a McGurk illusion, children choose the auditory modality whereas adults choose vision [4,21,22]. Our results are consistent with and

extend previous findings by showing that an important proportion of the maturational processes underlying speech intersensory effects is not completely developed before 10 years of age, since 5-9 year-olds presented a different pattern of intersensory speech effect in comparison with the two older groups. Indeed, the significant correlation between age and the frequency of illusory percepts suggests that audio-visual speech perception continues to evolve during childhood. Massaro et al. [22] have suggested that the weaker McGurk effect observed in young children is due to poorer lip-reading abilities. We found no significant difference in lip-reading abilities across the three age-groups. Although a ceiling effect in the older group of children may have prevented small lip-reading differences from being revealed, the absence of a significant correlation between lip-reading ability and the frequency of McGurk illusions argues against this explanation. In addition, Massaro and collaborators have suggested that lip-reading performance becomes similar to adults “sometime after the child’s 6th year” [22], a notion that is supported by a study showing that speech reading abilities become stable near 7 years of age [24]. Our data are in line with this interpretation and suggest that the weaker influence of visual input on bimodal speech perception in children that are more than 6 years old may be explained by the degree to which visual and speech cues are integrated.

To our knowledge, a single study has shown that non-speech illusions can occur in infants. In the “Streaming - Bouncing” effect [25], two disks move towards the centre of a screen. When the two disks cross in silence, they are perceived as passing through one another. However, when a sound is emitted as the disks meet they appear to bounce off each other. Using this effect, Scheier et al. [26] have shown that this non-specific intersensory capability emerges halfway through the first year of life. Thus, prior to the present investigation, non-speech audio-visual illusions have only been observed in a spatiotemporal task where audition biases vision. The developmental course of non-speech illusory percept remains uncharted. Our findings reveal a homogeneous profile for all ages for the two non-verbal tasks. Therefore, all age groups performed equally on both the Illusory Flash effect and the Fusion effect.

These findings are consistent with the suggestion that audio-visual non-speech integration appears very early in life [26].

It is important to note that both illusion categories not only differ with respect to the speech/non speech content but also in the way participants respond. In the McGurk effect, children must report what they hear whereas in the two non-speech illusions they report what they see. Some have suggested that the strength of a single modality on perceptual judgment depends on the attention it is given [27], which in the present case could explain the different pattern of age-related differences in the two illusory categories. In a study of bimodal speech perception in 6 year old children, however, Massaro [21] showed that directing attention to the speaker's mouth did not modify the proportion of incorrect responses in a McGurk-like task. Electrophysiological data also support the idea that audiovisual integration is a preattentive phenomenon since a mismatch negativity can be evoked by McGurk-like stimuli [28]. As such, some authors have suggested that audiovisual speech perception is an automatic process (see [29] for a review). Conversely, it has been shown that responses to McGurk stimuli differ when participants are asked to respond to the visual or auditory cue [30] and directing attention away from the mouth area significantly reduces the strength of the McGurk effect [29]. Interestingly, contrary to audiovisual stimuli, unisensory responses in the McGurk task do not appear to be influenced by attentional shifts, suggesting that it is integration *per se* that varies with attention [29]. However, when data are fitted in a model of perception (Fuzzy Logical Model of Perception; [31]), predictions are that it is not the integration level that is affected by attention but unisensory processing [29]. These discrepancies highlight the fact it is still premature to ascertain whether it is only the speech/non speech distinction that separates performance on both types of illusions tested here. In addition to attention and modality of response, it may be that the different pattern of results reflects the fact that in young children vision may have less impact on hearing than in older children, whereas hearing has comparable effects on vision across all ages. In this case, the fact that vision biases audition in the McGurk effect and that audition biases vision in the illusory flash effect may also explain parts of the data.

Nevertheless, our results clearly show that the McGurk illusion, which involves speech material, does not follow the same developmental rules than the illusory flash and fusion effects. Further studies are needed to specifically address which factors contribute to this difference, and to what extent.

Finally, the suggestion that speech and non-speech integration follow different developmental time courses does not exclude the possibility that they share common mechanisms. Indeed, it may be hypothesized that both illusory phenomena are subtended similarly at low hierarchical levels whereas audio-visual integration of speech elements requires supplementary processing. For example, it has been shown that brainstem structures are involved in *both* audio-visual speech [32,33] and non-speech integration [34,35], suggesting the existence of common substrates.

References

- 1 Frassinetti F, Bolognini N, Ladavas E (2002) Enhancement of visual perception by crossmodal visuo-auditory interaction. *Exp Brain Res* 147: 332-343.
- 2 Teder-Sälejarvi WA, McDonald JJ, Di Russo F, Hillyard SA (2002) An analysis of audio-visual crossmodal integration by means of event-related potential (ERP) recordings. *Brain Res Cogn Brain Res* 14: 106-114.
- 3 Lewkowicz DJ (2002) Heterogeneity and heterochrony in the development of intersensory perception. *Brain Res Cogn Brain Res* 14: 41-63.
- 4 McGurk H, McDonald J (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264: 746-748.
- 5 Massaro DW, Cohen MM (1990) Perception of synthesized audible and visible speech. *Psychol Sci* 1: 55-63.
- 6 Rosenblum LD, Saldana HM (1996) An audiovisual test of kinematic primitives for visual speech perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 22 : 318-331.
- 7 Welch RB (1999) How can we determine if the sense of presence affects task performance? *Presence Teleoper Virtual Environ* 8: 574-577.
- 8 Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2000) What you see is what you hear. *Nature* 408: 788.
- 9 Andersen TS, Tiippana K, Sams M (2004) Factors influencing audio-visual fission and fusion illusions. *Brain Res Cogn Brain Res* 2: 301-308.

- 10 Shimojo S, Shams L (2001) Sensory modalities are not separate modalities: plasticity and interactions. *Curr Opin Neurobiol* 11: 505-509.
- 11 Tuomainen J, Andersen TS, Tiippana K, Sams M (2005) Audio-visual speech perception is special. *Cognition* 96: 13-22.
- 12 Kaiser J, Hertrich I, Ackermann H, Mathiak K, Lutzenberger W (2005) Hearing lips: gamma-band activity during audio-visual speech perception. *Cereb Cortex* 15: 646-653.
- 13 Shams L, Kamitani Y, Thompson S, Shimojo S (2001) Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport* 12: 3849-3852.
- 14 Calvert GA (2001) Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex* 11: 1110-1123.
- 15 Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ (2000) Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr Biol* 10: 649-657.
- 16 Macaluso E, George N, Dolan R, Spence C, Driver J (2004) Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study. *Neuroimage* 21: 725-732.
- 17 Sestieri C, Di Matteo R, Ferretti A, Del Gratta C, Caulo M et al. (2006) An fMRI study of the binding of audio-visual information: the dissociation between object and space processing. *Cogn Process* 7: 138-139.
- 18 Rosenblum LD, Schmuckler MA, Johnson JA (1997) The McGurk effect in infants. *Percept Psychophys* 59: 347-357.

- 19 Burnham D, Dodd B (2004) Auditory-visual speech integration by prelinguistic infants: perception of an emergent consonant in the McGurk effect. *Dev Psychobiol* 45: 204-220.
- 20 Desjardins RN, Werker JF (2004) Is the integration of heard and seen speech mandatory for infants? *Dev Psychobiol* 45: 187-203.
- 21 Massaro DW (1984) Children's perception of visual and auditory speech. *Child Dev* 55: 1777-1788.
- 22 Massaro DW, Thompson LA, Barron B, Laren E (1986) Developmental changes in visual and auditory contributions to speech perception. *J Exp Child Psychol* 1: 93-113.
- 23 Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2002) Visual illusion induced by sound. *Cogn Brain Res* 14 : 147-152.
- 24 Hnath-Chisolm TE, Laipply E, Boothroyd A. Age-related changes on a children's test of sensory-level speech perception capacity. *J Speech Lang Hear Res* 41: 94-106.
- 25 Sekuler R, Sekuler AB, Lau R (1997) Sound alters visual motion perception. *Nature* 385: 308.
- 26 Scheier C, Lewkowicz DJ, Shimojo S (2003) Sound induces perceptual reorganization of an ambiguous motion display in human infants. *Dev Science* 6: 233-244.
- 27 Welch RB, Warren DH (1980) Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychol Bull* 88: 638-667.
- 28 Colin C, Radeau M, Soquet A, Demolin D, Colin F, Deltenre P (2002) Mismatch

negativity evoked by the McGurk-MacDonald effect: a phonetic representation within short-term memory. *Clin Neurophysiol* 113: 495-506.

29 Tiippana K, Andersen TS, Sams M (2004) Visual attention modulates audiovisual speech perception. *Eur J Cogn Psychol* 16: 457-472.

30 Dekle DJ, Fowler CA, Funnell MG (1992) Audiovisual integration in perception of real words. *Percept Psychophys* 51: 355-362.

31 Massaro DW (1998) *Perceiving talking faces*. Cambridge: MIT Press.

32 Musacchia G, Sams M, Nicol T, Kraus N (2006) Seeing speech affects acoustic information processing in the human brainstem. *Exp Brain Res* 168: 1-10.

33 Champoux F, Tremblay C, Mercier C, Lassonde M, Lepore F, et al. (2006) A role for the inferior colliculus in multisensory integration. *Neuroreport* 17: 1607-1610.

34 Holmes NP, Spence C (2005) Multisensory integration: space, time and superadditivity. *Curr Biol* 15: 762-764.

35 Stein BE (2005) The development of a dialogue between cortex and midbrain to integrate multisensory information. *Exp Brain Res* 166: 305-315.

Figures

Figure 1. Subjects' performance on the McGurk effect. For visual trials (A), auditory trials (B) and congruent audiovisual trials (C), performance was similar across age groups. Performance in the incongruent trials (D) revealed that the 5-9 year-old group perceived significantly fewer McGurk illusions than the two older groups of children. Dark bars: peripheral visual presentation; Light bars: central visual presentation. Error bars represent between-subject SEM. * : $p < 0.05$.

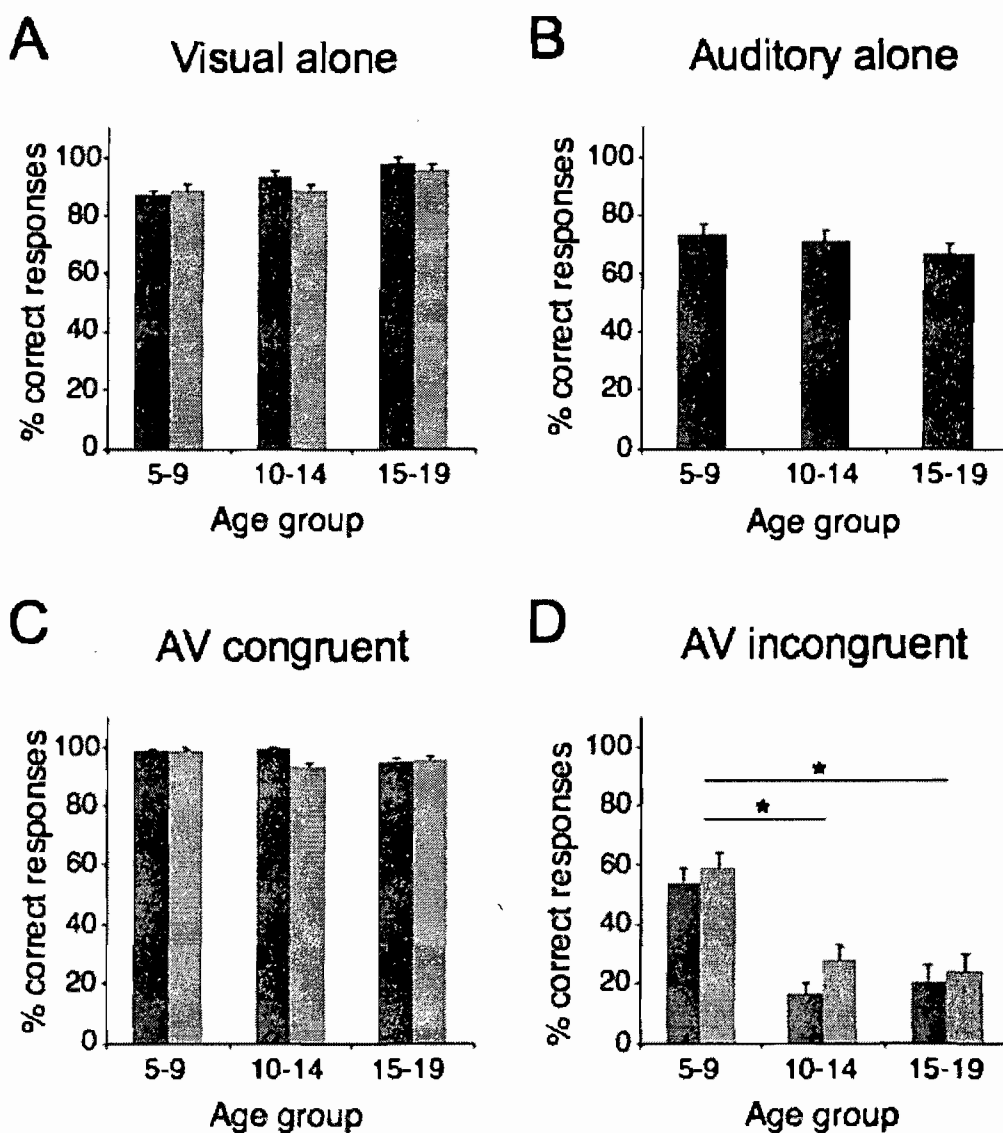


Figure 2. Percent of correct (non-biased) responses in the incongruent condition McGurk effect plotted as a function of age.

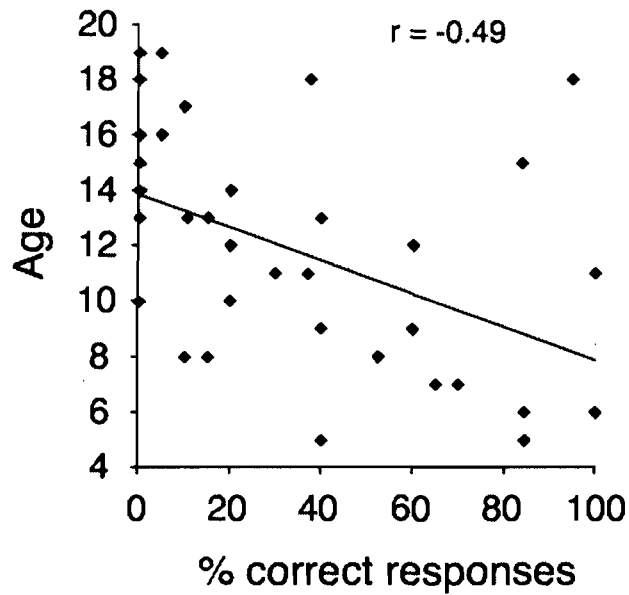


Figure 3. Percent of correct (non-biased) responses in the incongruent condition McGurk effect plotted as a function of lipreading ability.

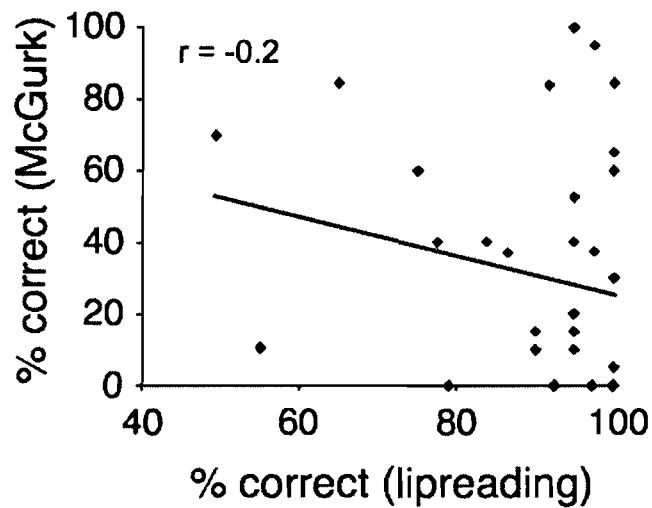
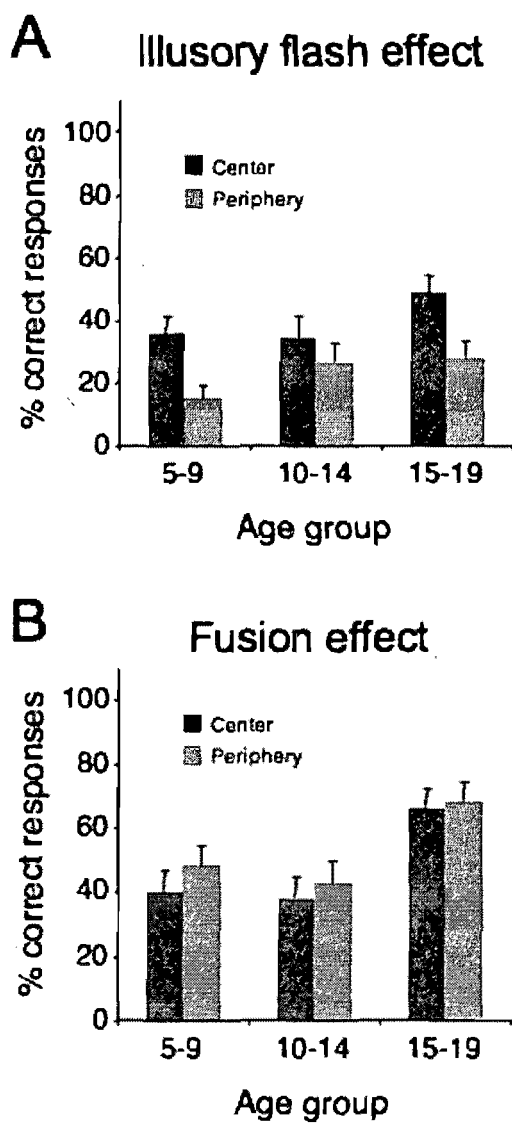


Figure 4. Subjects' performance on the Illusory Flash (A) and the Fusion (B) effects. For both illusory percepts, there was no effect of age. Error bars represent between-subject SEM.



CHAPITRE 4 :**Article 3**

Audiovisual fusion and cochlear implant proficiency

Corinne Tremblay, François Champoux et Hugo Théoret

À paraître dans *Restorative Neurology and Neuroscience*

Audiovisual fusion and cochlear implant proficiency

Corinne Tremblay^{a,b} François Champoux^c, Franco Lepore^a and Hugo Théoret^{a,b}


^aDepartment of psychology, University of Montreal, Montreal, Canada

^bResearch center, Sainte-Justine Hospital, Montreal, Canada

^cSchool of speech language pathology and audiology, University of Montreal,
Montreal, Canada

Correspondence should be addressed to:

Hugo Théoret, PhD
Department of psychology
University of Montreal
CP 6128, Succ. Centre-Ville
Montreal, QC, H3C 3J7
Canada
Tel: 514-343-6362
Fax: 514-343-5787



Abstract

Recent studies suggest that cochlear implant (CI) users have a typical, and perhaps improved, ability to fuse congruent multisensory information. However, the ability to fuse incongruent auditory and visual remains to be fully investigated. Here, performance on a classical audiovisual task (the McGurk effect) was assessed in seventeen cochlear-implanted, postlingually deaf individuals with varied degrees of auditory competency. In line with previous studies, our results revealed audiovisual fusion abilities that were within normal limits in CI users compared to normally-hearing (NH) participants. However, when the CI users were divided into two groups on the basis of bisyllabic word comprehension, marked differences emerged in the pattern of answers that were given during incongruent trials. Whereas proficient CI users and NH participants favored auditory input in bimodal incongruent trials, non-proficient CI users relied on visual cues to resolve audiovisual conflict. In addition, we found a significant correlation between hearing-proficiency and the level of integration in the incongruent audiovisual condition, suggesting that poorer auditory performance leads to reduced integration and increased visually-dominant answers. Taken together, these data extend previous results by showing that audiovisual fusion abilities are directly related to CI proficiency, which is known to be highly variable among CI users. They thus suggest that rehabilitation strategies should be individually tailored by taking into account auditory, visual and audiovisual abilities.

Keywords: Multisensory integration; Cochlear implant; Deafness; McGurk effect

Introduction

In everyday situations, speech understanding is achieved in an audiovisual mode that equates the congruent movement of the lips with matching auditory speech signals. In normally-hearing (NH) individuals, such intersensory redundancy speeds up and enhances perceptual accuracy, as a manifestation of the cooperative advantage that emerges from multisensory perception (McDonald et al., 2000; Teder-Sälejärvi et al., 2002; Frassinetti et al., Lådavas, 2002; Bolognini et al., 2005; van Wassenhove et al., 2005). In deaf individuals, intersensory perception is substituted by a process that favors visual strategies to improve speech recognition through lipreading (Tyler et al., 1997; Kaiser et al., 2003) or sign language (Neville and Lawson, 1987; Proksch and Bavelier, 2002; Brozinsky and Bavelier, 2004). This can lead to a behavioral advantage in the visual modality (see Bavelier et al., 2006), as well as extensive visual-to-auditory cross-modal plasticity in auditory cortex (Pettito et al., 2000; MacSweeney et al., 2002; Armstrong et al., 2002; Finney et al., 2003; Sadato et al., 2005).

It is possible to restore hearing in deaf individuals through the surgical implantation of a cochlear implant (CI), raising questions as to how the auditory and visual modalities interact following reafferentation. It has been repeatedly shown that most CI users integrate *congruent* auditory and visual information appropriately (e.g. Tyler et al., 1997; Kaiser et al., 2003; Geers, 2004; Moody-Antonio et al., 2005). It has also been suggested that CI users better integrate congruent audiovisual signals than NH individuals. Using an audiovisual speech recognition task in adult participants, Rouger and collaborators (2007) found that that CI users had a greater capacity to integrate visual cues and distorted auditory signals, revealing greater speechreading abilities and audiovisual recognition performance. It may be an overstatement to generalize these findings and suggest that CI users display enhanced audiovisual abilities since multisensory integration has been predominantly explored in situations where the auditory and visual stimuli are equated. The ability of CI users to integrate *incongruent* multisensory information has, for its part, been less investigated.

Incongruency between auditory and visual inputs during speech recognition can lead to biased or illusory perception. In the McGurk effect (McGurk & MacDonald, 1976), a perceptual bias is introduced through the presentation of an incongruent lip movement accompanying an auditory speech signal leading to a fused percept of the visual and auditory inputs. For example, upon hearing /ba/ but seeing /ga/, most subjects will report hearing the fused percept /da/. Schorr and coworkers (2005) used McGurk-like stimuli in children with a CI to investigate the likelihood of consistent bimodal fusion as a function of experience with bimodal spoken language. Consistent bimodal fusion was exhibited by all children who received their implant before 30 months of age, whereas bimodal fusion was inconsistent in children who received their implant later in life. In adults, Rouger and collaborators (2008) revealed that CI users showed typical McGurk-like effects and presented similar “sensory specialization” (use of auditory information for voicing and nasality cues and use of visual information for place cues). However, it was also found that contrary to NH individuals, CI users relied predominantly on visual cues to resolve bimodal conflict during speech perception (Rouger et al., 2008; Desai et al., 2008).

Several major parameters should be considered in the investigation of audiovisual fusion in CI users. Performance with the implanted device has been shown to depend on *i*) duration of deafness (Lee et al., 2001); *ii*) communication strategy (i.e., familiarity with lipreading or sign language ability) used before implantation (Hirano et al., 2000); *iii*) onset of deafness (Naito et al., 1997; Giraud et al., 2001); and *iv*) the extent of cross-modal plasticity prior to cochlear implantation (Lee et al., 2001; Doucet et al., 2006; Lee et al., 2007). All these factors interact and influence auditory perception following implantation (Lee et al., 2001; Lee et al., 2007), suggesting that multisensory integration in CI users may reflect the great variability in auditory perception that results from these variables. To our knowledge, no study has specifically addressed the effect of proficiency with the CI on incongruent audiovisual perception. In the present study, audiovisual integration in CI users was investigated with classical McGurk stimuli. Prior to testing, the auditory performance of each CI user was systematically evaluated with a bisyllabic speech

recognition task and later related to audiovisual performance. Proficient and non-proficient CI users were compared to NH participants and CI proficiency was correlated with the degree to which auditory and visual speech stimuli were integrated. The way in which conflicting visual and auditory cues was perceived (audiovisual, auditory-predominant, visual-predominant) was also compared and related to CI proficiency.

Materials and methods

Participants

Seventeen adult CI users (7 males, 11 females) aged 19 to 69 years participated in the study. They were recruited through the Raymond-Dewar Institute, a center for deafness and communication readaptation. The CI users had received their implant from 1.5 to 16 years before the experiment. The large majority of them (n=15) reported progressive hearing loss during their life, until implantation. The etiology of hearing loss was various and unknown in many cases. Twelve normal-hearing adult controls (7 females, 5 males) aged 20 to 28 were also recruited for the experiment to validate stimulus efficiency and reveal a “normal-answering” pattern. They had no declared neurological disorder, and their vision was normal or corrected to normal. The project had been reviewed and approved by three Scientific and Ethics committees (Sainte-Justine Hospital, Raymond-Dewar Institute and University of Montreal). All participants gave written informed consent before participating in the study.

Procedure

Participants were seated in a semi-dark anechoic room with the head on a chin rest located 57cm from a computer screen (and speakers) where the stimuli were presented. The testing was done in a single session. The visual stimuli were presented either at fixation or at 5 degrees below fixation, on a 17-inch Viewsonic computer screen using Presentation (Neurobehavioral Systems) software. Prior to the McGurk task, the CI users had their hearing abilities evaluated, using a list of fourteen

bisyllabic words. CI users were then divided into groups of non-proficient (npCI; n=9) and proficient (pCI; n=8) CI users based on a criterion of 70% correct responses.

The McGurk task was done in two steps. First, combined audiovisual stimuli and control auditory-only stimuli with a static face (lips not moving) were presented. The bimodal presentation of the stimuli included congruent audiovisual /ba/, audiovisual /ga/ and the McGurk illusion which consisted of auditory /ba/ and visual/ga/ (which is known to lead to a /da/ percept illusion). The visual input consisted of the lower part of a young woman's face pronouncing the syllable. The stimulus was designed so that lip movements could be clearly seen. Each condition was presented both on the fixation point and on a parafoveal location (5° under the fixation point). Participants were instructed to look at a fixation cross in the center of the screen that was presented before each trial. A stimulus was presented right after the cross had disappeared. Observers were told to look carefully and to repeat the syllable they had heard as clearly and precisely as possible. All conditions were performed ten times, in a random order. A control lipreading condition was performed immediately after. In this task, unimodal visual /ba/ and /ga/ lip movements were shown. Participants were instructed to lipread and choose if the person on the screen had said /ba/ or /ga/. The stimuli were presented on the fixation point only and each condition was repeated 20 times.

For control conditions (auditory alone, visual alone, audiovisual congruent), the percentage of correct responses was computed and subjected to a mixed ANOVA with group (npCI, pCI, NH) as the between-subjects factor and condition (auditory alone, visual alone, audiovisual congruent) as the within-subjects factor. For incongruent auditivovisual presentations, the percentage of each type of response (auditory, visual, fusion) was computed and subjected to a mixed ANOVA with group (npCI, pCI, NH) as the between-subjects factor and response (auditory, visual, fusion) as the within-subjects factor. Correlational analysis was performed (Pearson's r) with CI proficiency (% correct answers on the auditory bisyllabic task) and fusion answers on incongruent trials (% /da/ answers).

Results

Control conditions

The percent correct responses in each control condition is presented in Figure 1a. In the *visual alone* and *audiovisual congruent* conditions, the three groups performed equally well (correct identifications > 93%). As expected for the *auditory alone* condition, correct identifications were reduced in npCI (74% correct) compared to pCI (89% correct) and NH (99%). A mixed ANOVA with GROUP and CONDITION as factors confirmed these observations. There were main effects of CONDITION ($F = 26.35$; $p < 0.001$) and GROUP ($F = 12.30$; $p < 0.001$) and the interaction was also significant ($F = 9.84$; $p < 0.001$). Differences between each level of the CONDITION factor were further investigated with separate ANOVAs for each group of participants. There was a significant effect for the *auditory* condition only ($F = 13.78$; $p < 0.001$), in which the npCI group gave significantly less correct answers than the pCI ($p = 0.03$) and NH ($p < 0.001$) groups.

Audiovisual incongruent condition

The percentage of each type of answer (auditory, fusion, visual) is presented in Figure 1b. Contrary to control conditions, the pattern of answers varied widely between groups. Auditory (npCI: 4%, pCI: 24%, NH: 54%), fusion (npCI: 27%, pCI: 74%, NH: 45%) and visual (npCI: 54%, pCI: 1%, NH: 0%) responses were not equally distributed between groups. A mixed ANOVA with GROUP and RESPONSE as factors revealed a main effect of GROUP ($F = 4.38$; $p = 0.02$) and a significant interaction between factors ($F = 5.05$; $p = 0.01$). Differences between each level of the RESPONSE factor were further investigated with separate ANOVAs for each group of participants. There was a significant effect for the *auditory* ($F = 4.21$; $p = 0.03$) and *visual* ($F = 18.03$; $p < 0.001$) responses. Participants in the npCI group gave significantly more visual answers than pCI ($p < 0.001$) and NH ($p < 0.001$) participants. Additionally, npCI subjects gave significantly less auditory answers than the NH participant ($p = 0.03$).

Although we were unable to show a statistically significant group difference in the percentage of *fusion* answers in the incongruent audiovisual condition, there was a trend towards significance ($p = 0.1$). A clear discrepancy between groups was revealed when the proportion of individuals experiencing audiovisual fusion was compared. The proportion of pCI participants achieving integration in at least half of the trials (75.0%) was twice that of NH (41.7%) and npCI (33.3%) individuals.

As expected, a significant correlation was found between CI proficiency (% correct answers on the auditory bisyllabic task) and fusion answers in the audiovisual incongruent condition (Figure 2). Indeed, better auditory performance in the bisyllabic words task predicted more fusion answers in the McGurk effect task ($r = 0.58$; $p = 0.02$).

When data from the pCI and npCI users were analyzed together and compared to NH participants, the proportion of fused audiovisual answers (McGurk effect) was highly similar to that found in NH individuals (NH: 45%, CI: 49%). However, a mixed ANOVA with GROUP (CI, NH) and RESPONSE (auditory, visual, fusion) as factors revealed a significant interaction between factors ($F = 3.63$; $p = 0.04$). Differences between each level of the RESPONSE factor were further investigated with separate t-tests for the two groups of participants. Participants in the CI group gave significantly more visual answers than NH ($p = 0.02$) participants. Additionally, CI subjects gave significantly less auditory answers than NH participant ($p = 0.01$).

Discussion

The present study aimed at investigating audiovisual fusion performance among CI users with varying degrees of auditory proficiency. Our results extend previous findings by showing that multisensory integration in cochlear-implanted deaf subjects is highly dependent upon good auditory performance with the CI. The present data also suggest that proficient CI users may have a greater ability to fuse incongruent auditory and visual information than NH individuals.

When data from the pCI and npCI users were analyzed together, the proportion of fused audiovisual answers (McGurk effect) were highly similar to that found in NH individuals. However, CI users and NH individuals showed different patterns of answers when auditory and visual information were not fused. Our results clearly show that NH participants rely on auditory cues rather than visual cues, whereas the opposite bias was found in CI users. These data are in agreement with Rouger et al. (2008) using a similar procedure in postlinguistically cochlear-implanted deaf individuals.

Considering the large variability of auditory recognition performance in CI users, however, the link between CI proficiency and audiovisual integration was explicitly investigated. When pCI and npCI users were analyzed separately, a significant difference emerged between groups. Proficient CI users showed an auditory bias highly similar to that found in NH individuals when auditory and visual information was not integrated. In npCI users, however, answers were biased towards the visual modality when both signals were not integrated to reveal a McGurk effect. Our data also show that the level of integration in the incongruent audiovisual condition is related to hearing proficiency. Indeed, a significant correlation was found between CI proficiency and the level of multisensory integration. Moreover, although it was not confirmed statistically due to large interindividual differences, our results suggest that proficient CI users may have a greater ability to fuse incongruent auditory and visual information compared to NH individuals.

A simple explanation for these findings resides in the unequal peripheral auditory function found among CI users. Cochlear implants, as well as other less effective amplification systems, provide an imperfect auditory signal (Fishman et al., 1997; Shannon, 2007) and CI users may be abnormally disturbed by environmental noise (Fu et al., 1998; Munson and Nelson, 2005). As such, using a speaker's lip and jaw movements to extract meaningful information becomes crucial to understand speech. The benefit of visual cues in discriminative tasks has been repeatedly shown in NH individuals (Frassinetti et al., 2002; Bolognini et al., 2005; van Wassenhove et al., 2005) as well as in CI users (Kaiser et al., 2003; Moody-Antonio et al., 2005;

Rouger et al., 2007). In light of their relatively weak auditory discriminative capabilities, it is not surprising that npCI users relied principally on visual cues to decipher speech signals in bidmodal presentations. In line with previous data (Rouger et al., 2008), our results suggest that when the auditory inputs is near-to-optimal, CI users display well-balanced multisensory integration of incongruent information, although pCI and npCI users show similar abilities to discriminate simple visual speech information. A case study of a very-proficient CI user by Goh and collaborators (2001) reported similar findings with regards to bimodal speech integration. The addition of a visual entry to sinewave speech had a significant facilitation effect in this CI user, which was even greater than that of NH controls.

The possibility that pCI users display greater audiovisual fusion abilities than NH individuals, as found by Rouger et al., (2007) and suggested by the current data, raises the possibility that a more complex mechanism may also underlie audiovisual fusion in CI users. Numerous factors are known to modulate auditory performance following cochlear implantation, some of which are related to visual-to-auditory reorganization (Lee et al., 2001; Lee et al., 2007; Giraud and Lee, 2007). Considering the fact that auditory-visual interactions are associated with complex mechanisms occurring at numerous cortical (e.g. Calvert et al., 2000; Macaluso et al., 2004; Skipper et al., 2005; Saito et al., 2005; Kang et al., 2006) and subcortical (Champoux et al., 2006; Musacchia et al., 2006) levels, it may be argued that extensive visual-to-auditory alterations may not only have an influence on how each unisensory system operates, but also on how these systems interact. The increased ability to integrate audiovisual signals may thus be related to brain reorganization occurring prior or following cochlear implantation.

Cross-modal reorganization has been repeatedly shown to occur in the profoundly deaf (e.g. Finney et al., 2003; Sadato et al., 2005; Bavelier et al., 2006). In these individuals, the use of a CI increases activity in auditory cortical areas (Naito et al., 1995; Okazawa et al., 1996; Wong et al., 1999; Lee et al., 2001; Lee et al., 2007), and modifies the response to auditory speech information (Giraud et al., 2000). In addition, it has been shown that CI users display atypical low-hierarchical visual

activity during speech recognition tasks (Giraud et al., 2001). Such cross-modal interactions tend to increase with CI use (Giraud et al., 2001; Desai et al., 2008), suggesting a possible “mutual reinforcement of hearing by vision and vision by hearing” following cochlear implantation (Giraud et al., 2001). In light of the results found here, it appears that for some reason, functional reorganization of the auditory and/or visual system may be beneficial for some individuals, whereas it can be detrimental to audiovisual performance in others. The reason why plastic changes at one or several levels of the multisensory experience result in skilful vs. unskilful multisensory performance in CI users remains to be investigated.

It has been suggested that rehabilitation strategies should be biased towards the visual modality since CI users show enhanced capabilities to integrate congruent auditory and visual information. Because bimodal training can enhance unimodal perception, it may be useful to take advantage of the audiovisual abilities of CI users to boost auditory function (Rouger et al., 2007). Whereas our data generally support this idea, the strong link that was found between audiovisual integration abilities and auditory performance with the CI suggests that such an approach may be beneficial for some individuals in specific situations but not in others. Although pCI users would probably benefit from audiovisual training, our data suggest that npCI users would not respond particularly well, at least when incongruent material is used, because of their overreliance on visual cues. Considering that multisensory processing in CI users probably depends in part on brain reorganization, it may explain why generic rehabilitation programs have tended to show disappointing results. Consequently, rehabilitation strategies should be chosen following a personalized evaluation process to optimize visual, auditory and audiovisual performance in each patient. The multiple aspects of multisensory integration following auditory reafferentation need to be further investigated to establish which strategy is optimal for rehabilitation.

Acknowledgements

This work was supported by grants from the National Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Canadian Institutes of Health Research.

References

Armstrong BA, Neville HJ, Hillyard SA, Mitchell TV (2002) Auditory deprivation affects processing of motion, but not color. *Brain Res Cogn Brain Res* 14:422-434.

Bavelier D, Dye MW, Hauser PC (2006) Do deaf individuals see better? *Trends Cogn Sci* 10:512-518.

Bolognini N, Frassinetti F, Serino A, Làdavvas E (2005) "Acoustical vision" of below threshold stimuli: interaction among spatially converging audiovisual inputs. *Exp Brain Res* 160:273-282.

Brozinsky CJ, Bavelier D (2004) Motion velocity thresholds in deaf signers: changes in lateralization but not in overall sensitivity. *Brain Res Cogn Brain Res* 21:1-10.

Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ (2000) Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr Biol*. 2000 10:649-657.

Champoux F, Tremblay C, Mercier C, Lassonde M, Lepore F, Gagné JP, Théoret H (2006) A role for the inferior colliculus in multisensory speech integration. *Neuroreport* 17:1607-1610.

Desai S, Stickney G, Zeng FG (2008) Auditory-visual speech perception in normal-hearing and cochlear-implant listeners. *J Acoust Soc Am* 123:428-440.

Doucet ME, Bergeron F, Lassonde M, Ferron P, Lepore F (2006) Cross-modal reorganization and speech perception in cochlear implant users. *Brain* 129:3376-3383.

Finney EM, Fine I, Dobkins KR (2001) Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. *Nat Neurosci* 4:1171-1173.

Fishman KE, Shannon RV, Slattery WH (1997) Speech recognition as a function of the number of electrodes used in the SPEAK cochlear implant speech processor. *J Speech Lang Hear Res* 40:1201-1215.

Frassinetti F, Bolognini N, Làdavas E (2002) Enhancement of visual perception by crossmodal visuo-auditory interaction. *Exp Brain Res* 147:332-343.

Fu QJ, Shannon RV, Wang X (1998) Effects of noise and spectral resolution on vowel and consonant recognition: acoustic and electric hearing. *J Acoust Soc Am* 104:3586-3596.

Geers AE. Speech, language, and reading skills after early cochlear implantation (2004) *Arch Otolaryngol Head Neck Surg* 130:634-638.

Giraud AL, Price CJ, Graham JM, Frackowiak RS (2001) Functional plasticity of language-related brain areas after cochlear implantation. *Brain* 124:1307-1316.

Giraud AL, Truy E, Frackowiak RS, Grégoire MC, Pujol JF, Collet L (2000) Differential recruitment of the speech processing system in healthy subjects and rehabilitated cochlear implant patients. *Brain* 123:1391-1402.

Goh WD, Pisoni DB, Kirk KI, Remez RE (2001) Audio-visual perception of sinewave speech in an adult cochlear implant user: a case study. *Ear Hear* 22:412-419.

Hirano S, Naito Y, Kojima H, Honjo I, Inoue M, Shoji K, Tateya I, Fujiki N, Nishizawa S, Konishi J (2000) Functional differentiation of the auditory association area in prelingually deaf subjects. *Auris Nasus Larynx* 27:303-310.

Kaiser AR, Kirk KI, Lachs L, Pisoni DB (2003) Talker and lexical effects on audiovisual word recognition by adults with cochlear implants. *J Speech Lang Hear Res* 46:390-404.

- Kang E, Lee DS, Kang H, Hwang CH, Oh SH, Kim CS, Chung JK, Lee MC (2006) The neural correlates of cross-modal interaction in speech perception during a semantic decision task on sentences: a PET study. *Neuroimage* 32:423-431.
- Lee DS, Lee JS, Oh SH, Kim SK, Kim JW, Chung JK, Lee MC, Kim CS (2001) Cross-modal plasticity and cochlear implants. *Nature* 409:149-150.
- Lee HJ, Giraud AL, Kang E, Oh SH, Kang H, Kim CS, Lee DS (2007) Cortical activity at rest predicts cochlear implantation outcome. *Cereb Cortex* 17:909-917.
- Macaluso E, George N, Dolan R, Spence C, Driver J (2004) Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study. *Neuroimage* 21:725-732.
- McDonald JJ, Teder-Sälejärvi WA, Hillyard SA (2000) Involuntary orienting to sound improves visual perception. *Nature* 407:906-908.
- McGurk H, MacDonald J (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264:746-748.
- Moody-Antonio S, Takayanagi S, Masuda A, Auer ET Jr, Fisher L, Bernstein LE (2005) Improved speech perception in adult congenitally deafened cochlear implant recipients. *Otol Neurotol* 26:649-654.
- Munson B, Nelson PB (2005) Phonetic identification in quiet and in noise by listeners with cochlear implants. *J Acoust Soc Am* 118:2607-2617.
- Musacchia G, Sams M, Nicol T, Kraus N (2006) Seeing speech affects acoustic information processing in the human brainstem. *Exp Brain Res* 168:1-10.
- Naito Y, Hirano S, Honjo I, Okazawa H, Ishizu K, Takahashi H, Fujiki N, Shiomi Y, Yonekura Y, Konishi J (1997) Sound-induced activation of auditory cortices in cochlear implant users with post- and prelingual deafness demonstrated by positron emission tomography. *Acta Otolaryngol* 117:490-496.

Naito Y, Okazawa H, Honjo I, Hirano S, Takahashi H, Shiomi Y, Hoji W, Kawano M, Ishizu K, Yonekura Y (1995) Cortical activation with sound stimulation in cochlear implant users demonstrated by positron emission tomography. *Brain Res Cogn Brain Res* 2:207-214.

Neville HJ, Lawson D (1987) Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task: an event-related potential and behavioral study. II. Congenitally deaf adults. *Brain Res* 405:268-283.

Okazawa H, Naito Y, Yonekura Y, Sadato N, Hirano S, Nishizawa S, Magata Y, Ishizu K, Tamaki N, Honjo I, Konishi J (1996) Cochlear implant efficiency in pre- and postlingually deaf subjects. A study with H₂(15)O and PET. *Brain* 119:1297-1306.

Petitto LA, Zatorre RJ, Gauna K, Nikelski EJ, Dostie D, Evans AC (2000) Speech-like cerebral activity in profoundly deaf people processing signed languages: implications for the neural basis of human language. *Proc Natl Acad Sci U S A* 97:13961-13966.

Proksch J, Bavelier D (2002) Changes in the spatial distribution of visual attention after early deafness. *J Cogn Neurosci* 14:687-701.

Rouger J, Fraysse B, Deguine O, Barone P (2008) McGurk effects in cochlear-implanted deaf subjects. *Brain Res* 1188:87-99.

Rouger J, Lagleyre S, Fraysse B, Deneve S, Deguine O, Barone P (2007) Evidence that cochlear-implanted deaf patients are better multisensory integrators. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:7295-7300.

Sadato N, Okada T, Honda M, Matsuki K, Yoshida M, Kashikura K, Takei W, Sato T, Kochiyama T, Yonekura Y (2005) Cross-modal integration and plastic changes revealed by lip movement, random-dot motion and sign languages in the hearing and

deaf. *Cereb Cortex* 15:1113-1122.

Saito DN, Yoshimura K, Kochiyama T, Okada T, Honda M, Sadato N (2005) Cross-modal binding and activated attentional networks during audio-visual speech integration: a functional MRI study. *Cereb Cortex* 15:1750-1760.

Schorr EA, Fox NA, van Wassenhove V, Knudsen EI (2005) Auditory-visual fusion in speech perception in children with cochlear implants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:18748-18750.

Shannon RV (2007) Understanding hearing through deafness. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:6883-6884.

Skipper JI, Nusbaum HC, Small SL (2005) Listening to talking faces: motor cortical activation during speech perception. *Neuroimage* 25:76-89.

MacSweeney M, Calvert GA, Campbell R, McGuire PK, David AS, Williams SC, Woll B, Brammer MJ (2002) Speechreading circuits in people born deaf (2002) *Neuropsychologia* 40:801-807.

Teder-Sälejärvi WA, McDonald JJ, Di Russo F, Hillyard SA (2002) An analysis of audio-visual crossmodal integration by means of event-related potential (ERP) recordings. *Brain Res Cogn Brain Res* 14:106-114.

Tyler R, Parkinson AJ, Fryauf-Bertchy H, Lowder MW, Parkinson WS, Gantz BJ, Kelsay DM (1997) Speech perception by prelingually deaf children and postlingually deaf adults with cochlear implant. *Scand Audiol Suppl* 46:65-71.

Tyler RS, Parkinson AJ, Woodworth GG, Lowder MW, Gantz BJ (1997) Performance over time of adult patients using the Ineraid or nucleus cochlear implant. *J Acoust Soc Am* 102:508-522.

van Wassenhove V, Grant KW, Poeppel D (2005) Visual speech speeds up the neural processing of auditory speech. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:1181-1186.

Wong D, Miyamoto RT, Pisoni DB, Sehgal M, Hutchins GD (1999) PET imaging of cochlear-implant and normal-hearing subjects listening to speech and nonspeech. *Hear Res* 132:34-42.

Figures

Figure 1. A) Percent correct identification of stimuli in the visual, auditory, and congruent audiovisual trials. B) Response type in the incongruent audiovisual trials.

* : $p < 0.05$; ** : $p < 0.001$.

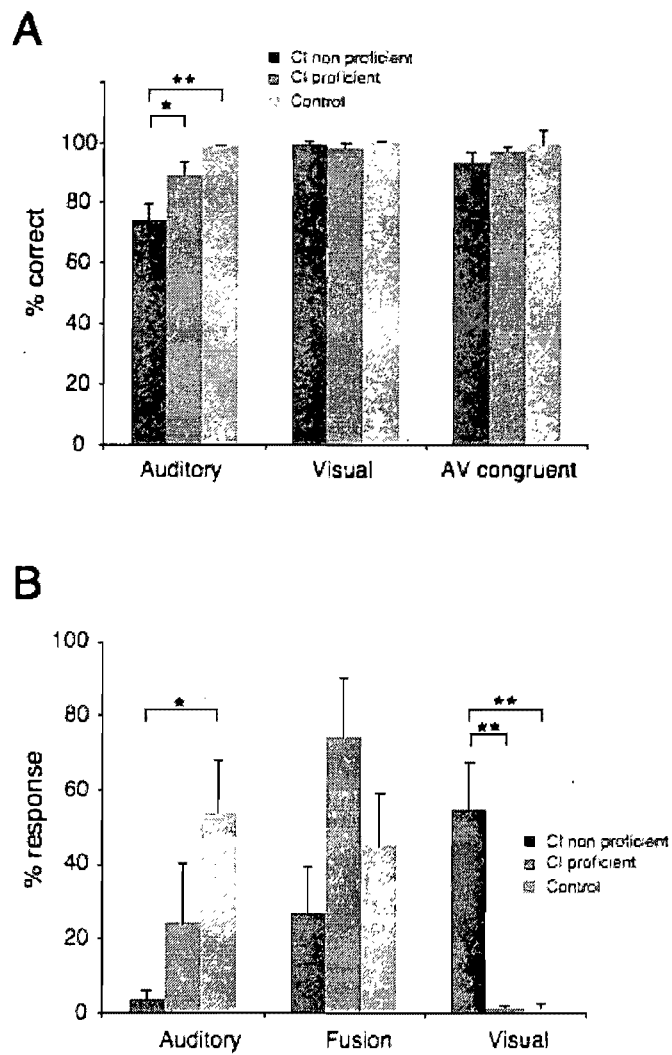
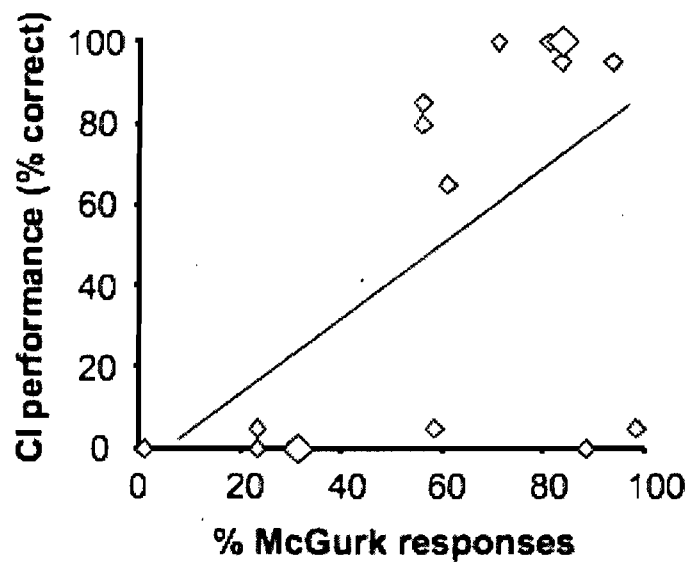


Figure 2. Correlation plot of the strength of the McGurk effect (fusion answers) as a function of the proficiency to use a cochlear implant. Larger symbols reflect two participants with the same x and y values.



CHAPITRE 5 :**Article 4***Non-speech audiovisual integration in cochlear implant users*

Corinne Tremblay, François Champoux, Franco Lepore et Hugo Théoret

En préparation

Non-speech audiovisual integration in cochlear implant users

Corinne Tremblay^{1,2} François Champoux³, Franco Lepore¹ and Hugo Théoret^{1,2}

¹ Département de psychologie, Université de Montréal, Canada

² Centre de recherche de l'hôpital Sainte-Justine, Montréal, Canada

³ Département de sciences biomédicales (audiologie et orthophonie), Université de Montréal, Canada

Corresponding author:

Hugo Théoret, PhD

Département de Psychologie

Université de Montréal


CP 6128, Succ. Centre-Ville

Montréal, QC, H3C 3J7

Canada

Tel: 514-343-6362

Fax: 514-343-5787



Abstract

Cochlear implant (CI) users are better than normally hearing (NH) individuals at integrating multisensory audiovisual speech information. In addition, CI users display a visual bias during the integration of incongruent audiovisual speech material, probably reflecting increased speech reading abilities. Whether the over-reliance of CI users on visual cues and its effect on multisensory integration is limited to speech material is unknown. In the current study, the vulnerability of individuals with a CI to non speech audiovisual illusions (the illusory flash and fusion effects) was assessed and compared to age-matched NH participants. In a limited sample of participants who could perform unisensory control tasks adequately, we found no difference between groups, such that both illusions arose to a similar degree. These data suggest that supranormal multisensory integration abilities in CI users may rest on increased speech reading abilities and not generalize to non speech material.

Deaf individuals in which auditory input has been restored through the use of a cochlear implant (CI) display increased sensitivity to auditory noise (Munson and Nelson, 2005). As a result, CI users appear to develop increased lipreading abilities in order to understand speech, leading to more efficient integration of auditory and visual inputs (Rouger et al., 2007). These data are supported by the greater involvement of visual cortex during auditory speech understanding compared to normally hearing (NH) individuals (Giraud et al., 2001). The increased reliance on visual cues for speech perception in CI users has been further demonstrated using the McGurk effect (McGurk and MacDonald, 1976). This audiovisual illusion enables the determination of the relative contribution of visual and auditory signals to speech comprehension. In line with previous data, it has been shown that CI users perceive a McGurk effect at a level similar to that of NH individuals, but show a bias towards the visual modality in the integration of incongruent bimodal information (Schorr et al., 2005; Rouger et al., 2008). It has been suggested that the extraordinary speech-reading abilities of CI users underlie the visual bias encountered during multisensory integration of incongruent bimodal speech (Desai et al., 2008; Rouger et al., 2008). Indeed, in ambiguous situations, it seems appropriate that the more efficient modality would be favored to achieve a coherent percept. Whether the increased contribution of visual input to multisensory in CI users is limited to speech, however, is unknown.

It has been argued that audiovisual speech integration is a specialized process. Using ambiguous audiovisual speech stimuli, Tuomainen and collaborators (2005) reported fewer integration trials when participants did not perceive the material as speech. Similarly, it has been shown that speech and non-speech audiovisual illusions follow a different maturational timecourse. Whereas the strength of the McGurk effect reaches adult levels at around ten years of age, the illusory flash and fusion effects display a similar pattern to that of adults as early as five years of age (Tremblay et al., 2007). In the illusory flash effect, a single visual flash can be perceived as two flashes if it is accompanied by two (rather than one) successive sounds (Shams et al., 2000) whereas in the fusion effect, two physical flashes can be fused as one if they are accompanied by a single auditory signal (Anderson et al.,

2004). These two illusory phenomena are completely devoid of linguistics information and thus provide the opportunity to verify whether the visual bias that has been observed in CI users is also present when no speech information is available for multisensory perception. In the current study, the strength of the illusory flash and fusion effects was assessed in a group of CI users and age-matched NH individuals.

Eighteen adult CI users (7 males, 11 females) aged 19 to 69 years (mean = 51.8) and 18 normal-hearing (NH) individuals (7 males, 11 females) aged 21 to 69 years (mean = 51.5) participated in the study. The NH participants were paired for sex and age (\pm 5 years) with the CI users. The project was approved by three Scientific and Ethics committees (Sainte-Justine Hospital, the Raymond-Dewar Institute and University of Montreal) and all participants gave written informed consent.

Stimuli were presented on a 17-inch Viewsonic computer screen using a Powermac G4 computer (Apple Inc., Cupertino, CA, USA) and delivered with Matlab (The Mathworks Inc., Natick, MA, USA). The characteristics of the stimuli were similar to those used in Shams et al. (2000, 2001, 2002). The flash was a white circle subtending 2 degrees of visual angle with a luminance of 0.02 cd/m. Between trials, participants fixated on a cross in the center of the screen. The auditory signal was made of one or two 7 ms beeps with a frequency of 3500 Hz. An inter-flash and inter-beep delay of 67 ms was used when there were two of them.

Visual (one flash, two flashes) and auditory (one beep, two beeps) tasks were used to select participants from the NH and CI groups that could achieve 60% correct identification on unimodal presentation of the stimuli. Five participants in the CI group (mean age: 39,8 years) and 6 participants in the NH group (mean age: 42,7 years) met the criterion and were further analyzed. Most participants were excluded because they were unable to discriminate between 1 and 2 flashes. During the experimental auditory and visual bimodal conditions, participants were asked to judge if they had seen one or two flashes appear on the screen while single or double beeps were simultaneously presented, leading to four distinct conditions (1 beep, 1 flash; 2 beeps, 2 flashes; 1 beep, 2 flashes; 2 beeps, 1 flash).

In unimodal control trials, a mixed ANOVA with *condition* (1b, 2b, 1f, 2f) and *group* (CI, NH) as factors revealed a main effect of condition ($f = 7.99$; $p = 0.001$). Post-hoc comparisons showed that participants made significantly more errors in the two flashes condition compared to the one beep condition. In congruent bimodal trials, a mixed ANOVA with *condition* (1b-1f, 2b-2f) and *group* (CI, NH) as factors revealed no main effect or interaction. Importantly, thus, there were no differences between groups in any control condition. In bimodal flash trials (2b-1f), NH participants perceived an average of 1.77 flashes whereas IC participants perceived an average of 1.75 flashes. This difference was not significant ($f = 0.01$; $p = 0.94$). In bimodal fusion trials (1b-2f), NH participants perceived an average of 1.33 flashes whereas IC participants perceived an average of 1.25 flashes. This difference was also not significant ($f = 0.17$; $p = 0.70$).

In the present study, we have shown that that deaf individuals in which auditory input was restored through the use of a CI display typical illusory flash and fusion effects. Although most participants, in both CI and NH groups, could not differentiate between one or two flashed circles due to their close temporal proximity, those that did showed illusory perception at levels that were in line with previous reports (Shams et al., 2000; Anderson et al., 2004). Using congruent speech material, it has been shown that CI users better integrate auditory and visual inputs compared to NH individuals (Rouger et al., 2007; Goh et al., 2001). However, when incongruent speech information is presented, NH and CI subjects perform at similar levels, although a visual bias is observed in CI users (Rouger et al., 2008; Desai et al., 2008). The current data, although resulting from a limited sample, show that multisensory perception of non-speech audiovisual material is normal in NH users, suggesting that speech-reading abilities underlie the visual bias observed in the McGurk illusion.

Normal integration of non-speech audiovisual material in CI users suggests that superior multisensory integration abilities do not generalize to inputs lacking speech information. CI users appear to develop specific skills that enable them to use visual cues provided by the lips and face at near-optimal levels (Rouger et al., 2007). This ability is probably supported by plastic brain changes, such as the increased

involvement of visual areas to speech understanding (Giraud et al., 2001). The visual bias that has been reported during audiovisual speech perception (Desai et al., 2008; Rouger et al., 2008) should have translated into a diminished effect of the auditory cue on visual perception in the two illusions used here. Indeed, if this bias was a general feature of multisensory perception in CI users, weaker flash and fusion effects would have been found compared to NH individuals. Our data are thus in line with the proposition that there exists a multisensory speech-specific mode of perception (Tuomainen et al., 2005). It may also be argued, however, that impaired low-level auditory perception leads to a weaker auditory bias on many trials (Welch & Warren, 1980) but since CI users could be indeed better integrators irrespective of the nature of the stimuli, they could integrate on all other trials, leading to a similar proportion of illusory trials overall.

It must be pointed out that generalization of the present data is limited since many participants failed the pre-experimental control tasks. The CI users that were kept could represent a very specific sample, with above-normal unisensory, mostly visual, capacities. In a previous study, we have shown that auditory proficiency with the CI is a good predictor of audiovisual integration of incongruent bimodal speech material (Tremblay et al., submitted). Indeed, CI users with good auditory perception displayed greater audiovisual integration than non-proficient CI users on a McGurk task. It remains to be determined whether increased low-level visual abilities underlie the normal pattern of susceptibility to non-speech audiovisual illusions in CI users. It is also important to mention that the illusory flash and fusion effects do not only differ from audiovisual speech integration tasks by their linguistic components, but also by the biasing modality. In the illusory flash and fusion effects, it is the auditory input that biases visual perception whereas the opposite occurs in McGurk-type tasks. Additional experiments are necessary to understand the complex interplay that subtends the integration of auditory and visual inputs in CI users.

Acknowledgements

This work was supported by grants from the National Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Canadian Institutes of Health Research to HT.

References

Andersen TS, Tiippana K, Sams M (2004) Factors influencing audio-visual fission and fusion illusions. *Brain Res Cogn Brain Res* 2: 301-308.

Desai S, Stickney G, Zeng FG (2008) Auditory-visual speech perception in normal-hearing and cochlear-implant listeners. *J Acoust Soc Am* 123:428-440.

Giraud AL, Price CJ, Graham JM, Frackowiak RS (2001) Functional plasticity of language-related brain areas after cochlear implantation. *Brain* 124:1307-1316.

Goh WD, Pisoni DB, Kirk KI, Remez RE (2001) Audio-visual perception of sinewave speech in an adult cochlear implant user: a case study. *Ear Hear* 22:412-419.

McGurk H, MacDonald J (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264:746-748.

Munson B, Nelson PB (2005) Phonetic identification in quiet and in noise by listeners with cochlear implants. *J Acoust Soc Am* 118:2607-2617.

Rouger J, Fraysse B, Deguine O, Barone P (2008) McGurk effects in cochlear-implanted deaf subjects. *Brain Res* 1188:87-99.

Rouger J, Lagleyre S, Fraysse B, Deneve S, Deguine O, Barone P (2007) Evidence that cochlear-implanted deaf patients are better multisensory integrators. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:7295-7300.

Schorr EA, Fox NA, van Wassenhove V, Knudsen EI (2005) Auditory-visual fusion in speech perception in children with cochlear implants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:18748-18750.

Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2000) What you see is what you hear. *Nature* 408: 788.

Shams L, Kamitani Y, Thompson S, Shimojo S (2001) Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport* 12: 3849-3852.

Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2002) Visual illusion induced by sound. *Cogn Brain Res* 14:147-152.

Tremblay C, Champoux F, Voss P, Bacon BA, Lepore F, Théoret H (2007) Speech and non-speech audio-visual illusions: a developmental study. *PLoS ONE* 2:2742.

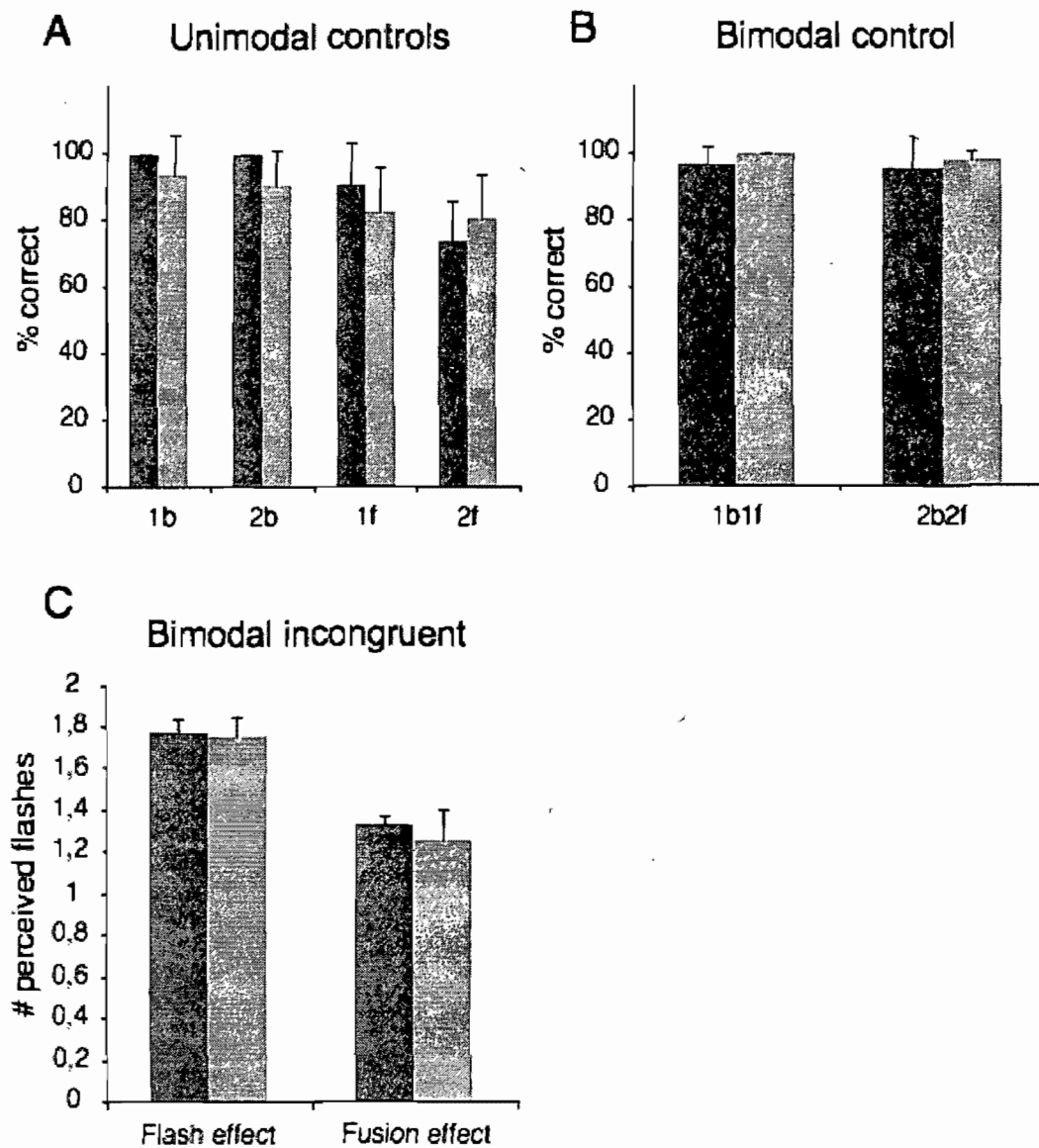
Tremblay C, Champoux F, Théoret H. Audiovisual fusion and cochlear implant proficiency. Submitted.

Tuomainen J, Andersen TS, Tiippana K, Sams M (2005) Audio-visual speech perception is special. *Cognition* 96: 13-22.

Welch RB, Warren DH (1980) Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychol Bull* 88:638-667.

Figure

Figure 1. Percent correct responses in unimodal (A), congruent bimodal (B) trials. (C) Number of perceived flashes during the illusory flash and fusion effects. b: beep; f: flash.



CHAPITRE 6 :

Article 5

Evidence for a generic process underlying multisensory integration

Corinne Tremblay, François Champoux, Benoît A. Bacon et Hugo Théoret

Publié dans *The Open Behavioral Science Journal* volume 1, pages 1 à 4

Evidence for a generic process underlying multisensory integration

Corinne Tremblay^{1,2}, François Champoux³, Benoit A. Bacon⁴, Hugo Théoret^{1,2}

¹ Psychology, University of Montreal, Montreal, Canada

² Research Center, Sainte-Justine Hospital, Montreal, Canada

³ Speech language pathology and Audiology, University of Montreal, Montreal, Canada

⁴ Psychology, Bishop's University, Sherbrooke, Canada

Running title: Multisensory integration

Corresponding author

Hugo Théoret, PhD

Psychology

University of Montreal


CP 6128, Succ. Centre-Ville

Montréal, QC, H3C 3J7

Canada

Tel: 514-343-6362

Fax: 514-343-5787



Abstract

It has been shown repeatedly that the various sensory modalities interact with each other and that the integration of incongruent percepts across two modalities, such as vision and audition, can lead to illusions. Different individual cognitive features (i.e. attention, linguistic experience, etc.) have been shown to modulate the level of multisensory integration. As such, it may be hypothesized that an intra-individual generic process underlies parts of illusory perception, irrespective of illusory material. One simple way to address this issue is to assess whether observers experience multisensory integration to a similar degree when the illusory material varies with respect to its sensory features. Here, performance on two distinct audio-visual illusions (McGurk effect, illusory flash effect) was tested in a group of adult observers. Results show a positive within-subject correlation between both illusions indirectly supporting the existence of a generic process for multisensory integration that could include individual differences in attention.

Key-words: McGurk effect; Illusory flash effect; Multisensory integration.

Introduction

The ability to combine visual stimuli with the auditory stimuli that are related to them is critical. Indeed, identification of an object or its position in space relies on this integration (or segregation) of multiple audio and visual inputs. When vision and audition deliver incongruent information, the interaction between modalities can lead to illusions. The McGurk effect [1] is a well known speech illusion where vision biases audition. In this classic demonstration, incongruent lip movements induce the misperception of spoken syllables. For example, upon hearing /baba/ but seeing /gaga/, most normal subjects will report hearing the fused percept /dada/ [1]. Subsequent studies have confirmed that the McGurk effect is a very robust illusion [2,3]. Although vision was at first believed to dominate audio-visual interactions, recent findings suggest that auditory inputs can also bias visual perception. Shams and collaborators reported that a single visual flash can be perceived as two flashes if it is accompanied by two (rather than one) closely successive sounds [4]. This illusion, known as the illusory flash effect, has been shown to occur in healthy observers despite important differences in contrast, form and texture, duration of flash and auditory signals, as well as spatial disparity between the sound and the flash [4].

There are numerous reports of considerable inter-individual differences in audio-visual integration. For example, the McGurk and illusory flash effects do not occur in all individuals and their respective strength varies widely across observers. Furthermore, motivation and personality [5], linguistic experience [6], sex [7] and attention [8] have all been shown to modulate the level of multisensory integration occurring at the individual level. These data suggest that a generic process could underlie multisensory integration, where specific individual features modulate the strength of audio-visual integration. Following on this, it may be hypothesized that the level of audio-visual integration in one illusion predicts the strength of integration in another illusion. To gain insight into the rules governing different types of multisensory integration, the degree to which observers experienced two well-known audio-visual illusions was assessed in a within-subjects design. To this end, performance on the McGurk effect (a speech illusion where vision biases audition)

and illusory flash effect (a non-speech illusion where audition biases vision) was evaluated and correlated at the individual level. A high correlation across illusions would tend to support the existence of an intra-individual generic process not attributable to specific features of both illusions.

Materials and methods

Participants.

Nineteen observers (11 males, 3 left-handed) between 18 and 30 years of age gave written informed consent and participated in the study. All participants had normal pure-tone audiometric thresholds at octave frequencies between 250 and 8000 Hz. They also had normal or corrected-to-normal vision (Snellen chart). The study was approved by the Research Ethics Board of Sainte-Justine Hospital.

Stimuli and design.

For the McGurk effect task, a male speaker was videotaped saying the consonant-vowel syllables /ba/ and /va/. Production began and ended in a neutral, closed mouth position. One utterance of /ba/ and one utterance of /va/, of the same duration, were selected for inclusion in the study. Two congruent conditions were set from these audio-visual utterances. In the unimodal condition, the audio sequence of the syllable /ba/ was used without the video sequence. In the congruent bimodal condition, the video sequence of the syllable /ba/ was paired with the audio sequence of the same utterance. In the incongruent bimodal condition, the video sequence of the syllable /va/ was paired with the audio sequence of the syllable /ba/. The temporal synchrony of the visual /va/ and the auditory /ba/ was achieved by aligning the burst corresponding to the beginning of the /b/ in the auditory stimulus with the beginning of the /v/ in the video sequence. In this version of the McGurk illusion, the fusion of the incongruent auditory and visual stimuli typically gives rise to the percept /va/ (i.e. vision dominates) [9].

The characteristics of the stimuli used in the illusory flash effect task were similar to those used in the original experiments [4,10,11]. The flash was a white circle subtending 2 degrees of visual angle. It had a luminance of 0.02 cd/m² and it appeared for 67 ms, either once or twice. When it appeared twice, an interval of 67 ms separated the two flashes. The auditory signal consisted of one or two 7 ms beeps that had a frequency of 3500 Hz. When a single beep was presented, it occurred 20 ms before the first flash. When there were two beeps, the first occurred 23 ms before the first flash (or before the single flash), and the second occurred 67 ms later. Between trials, participants fixated on a cross in the center of the screen.

Procedure.

For both effects, the auditory stimuli (/ba/ utterance and beeps) were always projected via two loudspeakers positioned at ear level and located on each side of a 17" video monitor at 60 dB HL. In each task, stimuli were presented at the participant's eye level. The McGurk effect and the illusory flash effect tasks were performed in a single session, in a counterbalanced order. Testing took place in a semi-dark room with participants sitting 57 cm away from the computer monitor. The entire procedure took approximately 30 minutes.

For the McGurk effect, each condition (unimodal, bimodal congruent, bimodal incongruent) was presented 10 times in random order. Participants were asked to watch the screen, listen to the speakers and report whatever they had heard. Performance was determined as the percentage of "auditory-based" responses (/ba/) reported by the participant (out of 10) in the bimodal incongruent condition. This percentage was used to calculate the proportion of audio-visual integration responses. More specifically, an audio-visual integration response was deemed to have occurred whenever the participant reported hearing anything other than a /ba/. For the illusory flash effect, all congruent stimuli (one flash-one beep or two flashes-two beeps) and incongruent stimuli (one flash-two beeps) were presented in randomized order, with ten trials per condition. Subjects were asked to watch, listen and report the number of

flashes that they had seen on the screen (one or two). The average number of reported flashes for each participant was used as the dependent variable.

Results

McGurk effect

Participants were very accurate in non-illusory trials. In the unimodal trials, participants correctly identified the syllable /ba/ in 86% of the trials. Performance increased to 99% correct answers when the congruent visual stimulus /ba/ was added. A one way repeated-measures ANOVA revealed a main effect of CONDITION (unimodal, bimodal congruent, bimodal incongruent; $F_{2,18} = 57.64$, $p < 0.001$). As shown in Figure 1A, participants reported significantly less “auditory-based” /ba/ responses in the bimodal incongruent condition than during the unimodal ($t_{18} = 8.14$, $p < 0.001$) or bimodal congruent ($t_{18} = 8.02$, $p < 0.001$) conditions. This replicates the original findings of McGurk and McDonald [1].

Illusory flash effect

In both control conditions, participants were very accurate in reporting the number of perceived flashes. In the one flash-one beep condition, participants reported an average of 1.02 flashes. In the two flashes-two beeps condition, participants reported an average of 1.94 flashes. A one way repeated-measures ANOVA revealed a main effect of CONDITION (one flash-one beep, two flashes-two beeps, one flash-two beeps; $F_{2,18} = 136.49$, $p < 0.001$). As shown in Figure 1B, the illusory condition (one flash-two beeps) yielded significantly more flash reports than the one flash-one beep condition ($t_{18} = -8.13$, $p < 0.001$) and significantly less than the two flashes-two beeps condition. This replicates the original findings of Shams and collaborators [10].

Correlation analysis

Within-subject correlational analysis (Pearson's r) revealed that perception of both illusions was significantly and positively correlated (Figure 2; $r = 0.6$; $p < 0.05$). In other words, participants that were more susceptible to the McGurk speech illusion (reporting less "auditory-based" /ba/ responses) were also more susceptible to the non-speech illusory flash illusion (reporting more flashes in the one flash-two beeps condition).

Discussion

The results of the present experiment reveal a positive within-subject correlation between the McGurk effect and the illusory flash effect. This suggests that participants susceptible to one illusion are also prone to process other multisensory percepts similarly. Interestingly, our results suggest that within-subject sensitivity is similar in a task where vision biases audition (e.g. McGurk effect) as well as in a task where auditory inputs bias visual perception (e.g. illusory flash effect). Finally, our results indicate that speech and non-speech audio-visual integration may share a common substrate.

Tuomainen and collaborators have argued in favor of a specialized process underlying audio-visual speech integration [12]. This is partly based on the fact that presentation of nonwords in a McGurk-like fashion (auditory-visual incongruence) leads to multisensory integration only when participants are trained to perceive the auditory material as speech. They argue that attentional mechanisms may explain the predominance of integration effects in the 'speech mode', where speech aspects of the material may have enhanced attention to features associated with the phonetic nature of the audio-visual 'object'. Our data are not incompatible with the existence of specific modes of integration. Indeed, multisensory integration relies on complex networks distributed throughout the brain. Many areas have been identified, including the superior colliculus, the insula/claustrum, the thalamus, the superior temporal sulcus, the intraparietal sulcus, the frontal cortex and even sensory-specific cortices

(for a review, see [13]). Parts of these networks have been shown to be differentially implicated in the multisensory integrative processes. As an example, the intraparietal sulcus appears to have a more prominent role in determining spatial location of an object [14,15]. In contrast, the superior temporal sulcus has been repeatedly shown to play an important role in the synthesizing audio-visual speech information [14,16,17]. The presence of distinct multisensory processes underlying specific aspects of audio-visual integration does not, however, preclude the existence of common mechanisms subserving certain aspects of the multisensory experience. Indeed, specialized areas of integration in the human brain reflect a predominance of activation, whereas multiple brain regions are inevitably activated whatever the nature of the multisensory task at hand. It is thus reasonable to assume that in addition to processes dedicated to specific aspects of multisensory integration, general mechanisms are also necessary to combine auditory and visual inputs in a meaningful manner. One may thus wonder what brain mechanisms underlie specific and generic modes of multisensory integration. Recent neuroimaging studies have investigated the neural basis of the McGurk and illusory flash effects. McGurk-type stimuli appear to recruit predominantly superior temporal and posterior parietal cortex during incongruent trials [18-20]. For the illusory flash effect, fMRI and EEG studies suggest that a complex interplay between auditory, visual and polymodal areas underlies the illusory perception of a second flash. Early responses to the illusory flash have been found in early visual areas [10,21], which are followed by activations in superior temporal cortex [21]. Importantly, early modulation of visual cortex by illusory perception of the second flash has been shown to be stronger in participants that are more susceptible to the flash illusion [21]. Furthermore, early visual cortex activity differences between participants who frequently see the illusory flash illusion and those who do not are also present in a variety of audio-visual stimulus combinations [21]. Mishra and collaborators [21] have suggested that individual differences in functional connectivity between sensory areas may explain a general pattern of behavioral response to multiple combinations of auditory and visual material. Further studies are required to determine the neural mechanism underlying individual difference in multisensory integration.

An important issue pertains to the validity of correlational approaches in establishing a direct link between two processes. The fact that performance on both illusory tasks was correlated within subjects does not necessarily imply a common mechanism directly related to multisensory integration. Indeed, as was previously shown, a wide variety of factors such as motivation and personality can influence the strength of multisensory integration [5]. It can therefore be assumed that a general mechanism, which varies at the individual level, is involved in the process linking auditory and visual inputs into a meaningful percept. It may be argued that the efficiency with which individual participants focus attention on the different illusions explains the pattern of responses reported here. Indeed, it has been shown that the McGurk illusion can be practically abolished by having subjects perform a concurrent, unrelated task [8]. If one assumes, then, a constant individual level of attention across tasks, the significant correlation between illusions could reflect interindividual differences in attention rather than multisensory integration. A possible way to investigate the role of attentional mechanisms in the pattern of behavioral responses reported here would be to ask subjects to perform a concurrent, attention-demanding task, during the presentation of both illusions. Individual differences in attention could also be evaluated by standard neuropsychological testing and related to the level of multisensory integration.

Perceptual stability is another factor that could account for the within-subject correlation reported here. Including another perceptual illusion task that does not implicate sensory integration, such as Necker cube reversal, would control for this. As such, strong evidence for an underlying mechanism uniquely responsible for sensory integration can only be provided when specific factors such as attention, motivation and perceptual stability are teased out. Nevertheless, the preliminary findings reported here show that the physical nature of sensory stimuli interacting to produce a perceptual illusion cannot entirely explain individual patterns of illusory perception. Rather, specific factors directly related to multisensory integration or reflecting a general mechanism of sensory processing also have an impact on the degree to which integration occurs. Although the present study cannot determine

which factors are involved in this process and to what degree they influence illusory perception, it shows the importance of probing individual-level multisensory integration to better understand the complex interaction between sensory modalities.

Conclusion

The data presented here show that the strength of two audio-visual illusions with distinct properties (speech vs. non-speech, visual dominance vs. auditory dominance) is correlated at the individual level, which suggest common individual properties in the integration of multisensory material. More studies are needed to establish what specific individual factors underlie the level to which audio-visual integration occurs.

Acknowledgements

This work was supported by grants from CIHR, CFI and FRSQ to HT. CT was supported by a scholarship from FRSQ FC by scholarship from CIHR. We thank Dr Yukiyasu Kamitani for help programming the illusory flash stimulus.

References

- [1] McGurk H, MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature* 1976; 264: 746-48.
- [2] Massaro DW, Cohen MM. Perception of synthesized audible and visible speech. *Psychol Sci* 1990; 1: 55-63.
- [3] Rosenblum LD, Saldana HM. An audiovisual test of kinematic primitives for visual speech perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1996; 22: 318-31.
- [4] Shams L, Kamitani Y, Shimojo S. What you see is what you hear. *Nature* 2000; 408: 788.
- [5] Giolas TG, Butterfield EC, Weaver SJ. Some motivational correlates of lipreading. *J Speech Hear Res* 1974; 17: 18-24.
- [6] Sekiyama K, Tohkura Y. McGurk effect in non-English listeners: few visual effects for Japanese subjects hearing Japanese syllables of high auditory intelligibility. *J Acoust Soc Am* 1991; 90: 1797-805.
- [7] Irwin JR, Whalen DH, Fowler CA. A sex difference in visual influence on heard speech. *Percept Psychophys* 2006; 68: 582-92.
- [8] Alsius A, Navarra J, Campbell R, Soto-Faraco S. Audiovisual integration of speech falters under high attention demands. *Curr Biol* 2005; 15: 839-43.
- [9] Rosenblum LD, Schmuckler MA, Johnson JA. The McGurk effect in infants. *Psychophys* 1997; 59: 347-57.

- [10] Shams L, Kamitani Y, Thompson S, Shimojo S. Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport* 2001; 12: 3849-52.
- [11] Shams L, Kamitani Y, Shimojo S. Visual illusion induced by sound. *Cogn Brain Res* 2002; 14: 147-52.
- [12] Tuomainen J, Andersen TS, Tiippana K, Sams M. Audio-visual speech perception is special. *Cognition* 2005; 96: 13-22.
- [13] Calvert GA. Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex* 2001; 11: 1110-23.
- [14] Macaluso E, George N, Dolan R, Spence C, Driver J. Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study. *Neuroimage* 2004; 21: 725-32.
- [15] Sestieri C, Di Matteo R, Ferretti A, *et al.* "What" versus "where" in the audiovisual domain: an fMRI study. *Neuroimage* 2006; 33: 672-80.
- [16] Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ. Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr Biol* 2000; 10: 649-57.
- [17] Olson IR, Gatenby JC, Gore JC. A comparison of bound and unbound audio-visual information processing in the human cerebral cortex. *Brain Res Cogn Brain Res* 2002; 14: 129-38.
- [18] Jones JA, Callan DE. Brain activity during audiovisual speech perception: an fMRI study of the McGurk effect. *Neuroreport* 2003; 14: 1129-1133.
- [19] Sekiyama K, Kanno I, Miura S, Sugita Y. Auditory-visual speech perception

examined by fMRI and PET. *Neurosci Res* 2003; 47: 277-287.

[20] Kaiser J, Hertrich I, Ackermann H, Mathiak K, Lutzenberger W. Hearing lips: gamma-band activity during audiovisual speech perception. *Cereb Cortex* 2005; 15: 646-653.

[21] Mishra J, Martinez A, Sejnowski TJ, Hillyard SA. Early cross-modal interactions in auditory and visual cortex underlie a sound-induced visual illusion. *J Neurosci* 2007; 27: 4120-4131.

Figures

Figure 1. (A) Percentage of “auditory-based” /ba/ responses stimuli on the McGurk task. (B) Number of perceived flashes in the three experimental conditions. * $p < 0.001$.

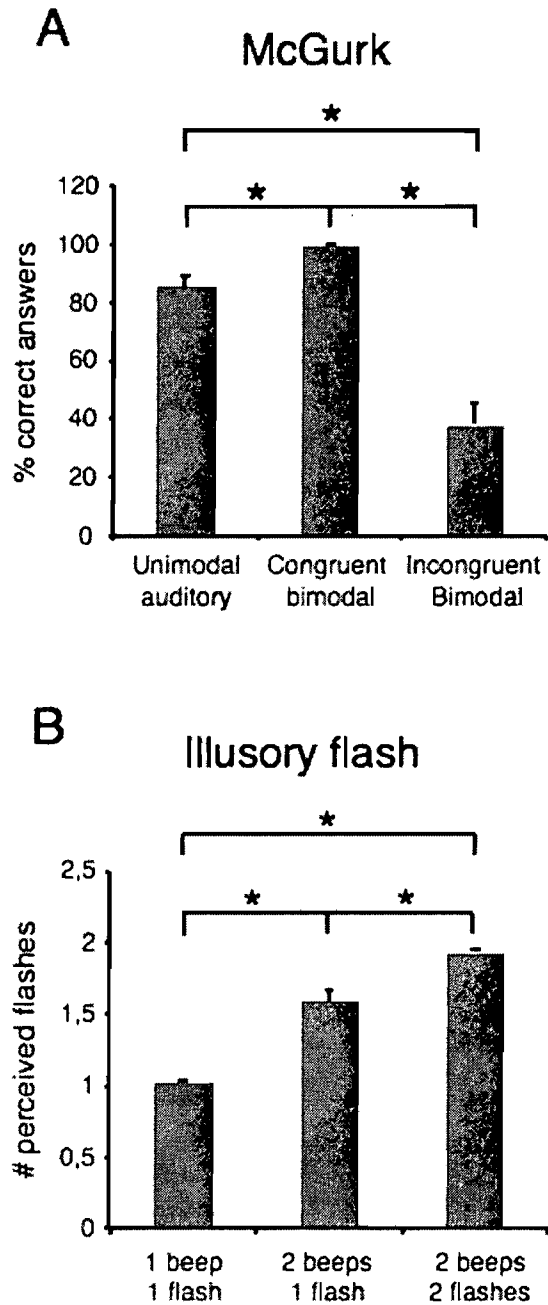
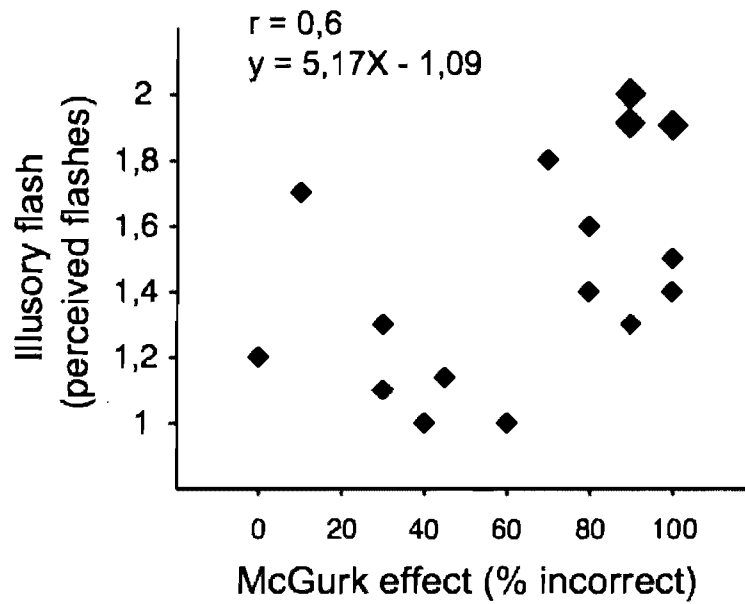


Figure 2. Correlation plot of the strength of the illusory flash effect (number of perceived flashes in the *one flash-two beeps* condition) and the McGurk effect (percentage of visual dominant responses in the *incongruent bimodal* condition). Larger symbols reflect three participants with the same x and y values.



CHAPITRE 7 :**Discussion générale**

1. PRÉAMBULE

Les études présentées dans ce document visaient à investiguer l'intégration multisensorielle en fonction de diverses variables. L'impact d'une lésion cérébrale circonscrite, de la maturation du cerveau et l'expérience sensorielle ont été tour à tour étudiés afin de dégager une compréhension de leur influence sur la façon dont des entrées visuelles et auditives sont mises en commun et interprétées. Une méthodologie comportementale a été utilisée à cette fin, sous forme de tâches où l'incongruence des stimuli visuels et auditifs biaise le percept final, leur conférant des propriétés illusives. Plus spécifiquement, les effets McGurk, de flash illusoire et de fusion ont été choisis pour leur complémentarité quant à leur nature verbale ou non-verbale, la modalité visuelle ou auditive de la réponse sollicitée, et la modalité visuelle ou auditive qui induit le biais perceptuel. Les résultats obtenus à travers cette thèse et leur interprétation constituent un apport à la littérature scientifique actuelle concernant la perception multisensorielle. Nous résumerons d'abord brièvement les objectifs, hypothèses et résultats de chacune de ces études, discuterons de l'apport de ces données, présenterons les limites inhérentes à ces études et idées de recherches futures, avant d'ouvrir sur certaines considérations cliniques et applications pratiques de la multisensorialité.

2. BREF RÉSUMÉ DES ÉTUDES

2.1 Implication du collicule inférieur

L'objectif d'une première étude était d'évaluer l'implication du collicule inférieur dans l'intégration multisensorielle, plus spécifiquement face à une tâche verbale. Pour ce faire, nous avons étudié le cas d'un enfant présentant une lésion cérébrale circonscrite au collicule inférieur droit et avons évalué l'impact de cette lésion face à une tâche de type McGurk. Il était postulé que si le collicule inférieur participe activement à l'intégration, alors il y aura moins de réponses fusionnées face à des stimuli présentés dans l'hémichamp visuel controlatéral à la lésion. Les résultats ont confirmé l'hypothèse, puisqu'une intégration multisensorielle supérieure et

comparable à des pairs était observée dans l'hémichamp ipsilésionnel et au centre, par rapport aux stimuli présentés à gauche. Ces résultats n'étaient pas explicables par une atteinte sensorielle de bas niveau, puisque diverses conditions perceptuelles contrôles avaient été effectuées avec succès par l'enfant. L'étude a ainsi permis de valider l'implication du collicule inférieur dans le traitement audiovisuel du langage.

2.2 Développement de l'intégration multisensorielle

L'objectif d'une seconde étude était de préciser le parcours développemental de l'intégration multisensorielle audiovisuelle face à différents types de matériel. L'hypothèse retenue était que des patrons de maturation différents devraient être observés face à ces diverses tâches. La littérature suggérait que le profil adulte de réponse à une tâche McGurk se dessinerait en âge scolaire, alors que la maturation de tâches non-verbales telles que l'effet de flash illusoire et de fusion pourrait être plus précoce. Les résultats ont confirmé ces hypothèses et précisé la parcours développemental, spécialement face à la tâche de McGurk. Devant la tâche de type McGurk, nos résultats ont suggéré une maturation incomplète des mécanismes avant l'âge de 10 ans. Face aux tâches non-verbales de flash illusoire et de fusion, le profil de réponse s'est avéré homogène entre les différents groupes d'âge, suggérant une maturation complète du processus avant l'âge de 5 ans.

2.3 Expérience et plasticité

Deux études ont été effectuées afin d'investiguer le lien entre la réafférentation auditive et la perception multisensorielle.

Tâche de McGurk et rendement auditif

L'objectif d'une première étude était de vérifier le niveau d'intégration audiovisuelle face à la tâche de McGurk en fonction du niveau de performance auditive, chez des malentendants réafférentés grâce au port d'un implant cochléaire. L'hypothèse était qu'un niveau d'intégration différent serait observé chez les participants réafférentés les plus performants au niveau auditif, en comparaison à

ceux qui étaient moins performants sur le plan auditif. Nos résultats ont confirmé l'hypothèse et révélé une intégration multisensorielle supérieure chez les candidats réafférentés qui présentaient un meilleur rendement auditif. Les porteurs d'un implant dont l'audition était plus faible ont non seulement moins intégré les informations visuelles et auditives, mais ont davantage répondu sur une base visuelle seule. Notons que nos résultats suggèrent même que le niveau d'intégration présenté par les candidats réafférentés possédant une bonne audition puisse être supérieur à celui de gens qui présentent une audition normale.

Tâche de flash illusoire et fusion

Notre seconde étude avec des malentendants réafférentés visait à fournir de premiers indices au sujet de la façon dont des porteurs d'implant cochléaire intègrent du matériel audiovisuel non-verbal, en comparaison à des personnes qui n'ont pas connu ces expériences sensorielles. Considérant l'importance du langage dans la neuroplasticité de ces personnes, nous avons proposé que les expériences successives de déafférentation et de réafférentation puissent se traduire de façon plus modeste face à du matériel non-verbal. Ainsi, il était postulé que des malentendants réafférentés pourraient présenter un patron de réponse comparable à des gens qui présentent une audition normale, face aux tâches de flash illusoire et de fusion. Nos résultats ont confirmé un patron de réponse similaire entre les deux groupes.

2.4 Étude corrélacionnelle : l'effet McGurk et de flash illusoire

Une étude mineure de cette thèse visait à déterminer dans quelle mesure les mécanismes d'intégration multisensorielle sont spécifiques à la tâche d'intégration à effectuer. Nous avons posé pour hypothèse que si le patron de réponse n'est pas uniquement attribuable à la nature du matériel à intégrer, alors deux tâches qui diffèrent à la fois par leur nature verbale ou non, par la modalité de la réponse et par la modalité sensorielle induisant le biais, pourront tout de même être corrélées chez une même personne. Notre étude a en effet révélé une corrélation intrasujet positive entre la fréquence d'émergence de l'effet McGurk et la fréquence d'émergence du

flash illusoire. Ainsi, une même personne très sujette à une première illusion était également plus sujette à la seconde illusion, malgré la différence dans la nature du matériel. Ces résultats permettent de postuler que les caractéristiques physiques des stimuli n'expliquent pas en totalité le profil de réponses observé, mais suggèrent que des caractéristiques personnelles, telles que le niveau d'attention ou de motivation, puissent également contribuer à expliquer les réponses obtenues.

3. APPORT DES DONNÉES ET RELATION À D'AUTRES ÉTUDES

3.1 Implication du collicule inférieur

Divers travaux de Stein et Meredith (eg. 1983, 1986, 1993) ont clairement révélé l'importance du collicule *supérieur* face à diverses tâches multisensorielles et en ont précisé les propriétés d'intégration. Nos résultats s'arriment à ceux de Groh et collaborateurs (2001) pour révéler la nature transmodale et multisensorielle d'une région cérébrale voisine, le collicule inférieur. Groh avait observé que la position de l'œil modulait de façon importante le niveau de réponse auditive du collicule inférieur face à un son, chez le singe. La taille de cet effet était même comparable à la localisation du son lui-même. Leur étude et la nôtre démontrent que la vision peut moduler le traitement auditif au niveau du collicule inférieur. Cependant, il est intéressant de noter que les stimuli utilisés par Groh et collaborateurs étaient non-verbaux, simplement composés de sons purs et de l'influence de la position de l'œil, alors que le langage était utilisé dans la méthodologie de notre étude. Nos résultats ajoutent donc à ceux de Groh et collaborateurs la révélation d'une influence notable du collicule inférieur face à du matériel verbal, de plus haut niveau. Le collicule inférieur étant un relais sensoriel important, il est en effet possible que son action s'étende à un matériel multisensoriel divers. Musacchia et collaborateurs (2006) avaient objectivé l'influence précoce de la lecture labiale sur la réponse électrophysiologique du tronc cérébral face au langage. La localisation précise de la réponse à l'intérieur du tronc cérébral n'avait pas pu être déterminée en raison de limites méthodologiques, mais la possibilité que cette action ait précisément eu lieu au niveau du collicule inférieur n'est pas exclue, considérant le délai temporel.

Notons aussi que l'importance de la modulation de la réponse du tronc cérébral dépendait de la cohérence de l'entrée visuelle avec l'entrée auditive, ce qui pourrait illustrer le mode d'action d'une tâche de type McGurk telle que celle utilisée dans notre méthodologie. Enfin, notre étude appuie la thèse suggérant que les processus d'intégration multisensorielle se fassent à la fois à des niveaux de traitement de bas et de haut niveau. En effet, bien que l'implication corticale soit bien démontrée (eg. : Calvert et al., 2000; Callan et al., 2001), et ce même pour des structures d'intégration telles que le cortex frontal, l'implication de structures du tronc cérébral telles que les collicules inférieur et supérieur est également indéniable. Des mécanismes de rétroaction entre ces diverses structures pourraient sous-tendre le percept final.

3.2 Parcours développemental de l'intégration multisensorielle différent selon le matériel

Le résultat le plus notable obtenu par notre étude sur le développement de l'intégration multisensorielle est probablement le constat à l'effet que la maturation de l'effet McGurk et des effets de flash illusoire et de fusion connaissent des parcours différents. Rappelons que nos résultats ont suggéré une maturation incomplète des mécanismes reliés à l'effet McGurk avant l'âge de 10 ans, alors que le profil de réponse s'est avéré homogène entre les groupes face aux tâches non-verbales de flash illusoire et de fusion, suggérant une maturation complète du processus avant l'âge de 5 ans.

Une explication a été proposée par Massaro afin de rendre compte des distinctions entre adultes et enfants face à l'effet McGurk (Massaro et al., 1986). Ce dernier a proposé que les habiletés de lecture labiale soient en cause. Ces habiletés étant inférieures chez les enfants, ceci pourrait expliquer une moins grande influence de cette entrée sensorielle chez les enfants, et conséquemment mener à des différences dans les patrons de réponses. Par extrapolation, nous pouvons affirmer que si la performance est attribuable à la lecture labiale, alors pareille différenciation entre enfants et adultes ne sera pas observée avec les tâches de flash illusoire et de fusion, qui ne font pas appel à cette habileté. Bien que l'hypothèse se tienne sur le

plan théorique, nos résultats n'appuient pas cette hypothèse explicative. L'absence de différence inter-groupes d'âge face à la tâche de lecture labiale pourrait s'expliquer par l'aisance de la tâche de lecture labiale et un effet plafond, mais nous n'avons pas non plus été à même d'objectiver une corrélation qui révélerait des habiletés de lecture labiale plus limitées chez des enfants pour qui l'effet McGurk émerge moins.

Une explication alternative peut être formulée avec les résultats d'une étude de Robinson et Sloutsky (2004), laquelle suggère une véritable dominance attentionnelle auditive chez les très jeunes enfants. La vision et le traitement simultané des deux modalités augmenterait graduellement au fil du développement, avec de premières compétences à diriger leur attention vers la modalité non-dominante visuelle sur commande vers l'âge de 4 ans. Il se pourrait que pareille dominance attentionnelle auditive, si elle perdure durant la première décennie de vie, puisse expliquer au moins en partie nos résultats. En effet, bien que l'importance de l'apport attentionnel n'ait pas pleinement fait l'unanimité (Colin et al, 2002; Massaro, 1984), il a été rapporté que la qualité de l'attention puisse influencer la qualité de l'intégration (Tiipana et al., 2004), en accord avec l'hypothèse de l'attention dirigée (Welch & Warren, 1980). Ainsi, du côté de l'effet McGurk, une diminution de l'effet de fusion, voire même des réponses unisensorielles auditives, pourrait s'expliquer par cette dominance attentionnelle auditive, par opposition à une attention davantage visuelle ou combinée chez l'adulte, laquelle rend également compte des résultats davantage fusionnés ou visuels pour ce groupe d'âge. Face aux tâches de flash illusoire et de fusion, si l'entrée auditive est dominante, elle pourrait aisément tendre à biaiser efficacement la réponse visuelle, et ce tôt dans le développement. Théoriquement, le biais aurait même pu être supérieur aux adultes, considérant ce biais auditif. Nos résultats tendent à appuyer un développement précoce des mécanismes permettant au flash illusoire et à l'effet de fusion d'émerger, lorsque des paramètres unisensoriels sont contrôlés. Il est cependant difficile, pour des raisons méthodologiques, de déterminer si ces mécanismes sont déjà pleinement matures chez les très jeunes enfants.

3.3 Réafférentation auditive et intégration multisensorielle

La performance auditive prédit l'intégration multisensorielle

Nos résultats appuient globalement ceux obtenus récemment par Rouger et collaborateurs (2008) et Desai et collaborateurs (2008). Ainsi, lorsque les résultats de l'ensemble du groupe des implantés cochléaires qui ont participé à la tâche sont considérés, ils tendent à indiquer une capacité d'intégration au moins comparable à des gens possédant une audition normale, face à une tâche de type McGurk. Les porteurs d'un implant cochléaire constituent cependant un groupe plus ou moins homogène. La durée de la privation auditive, l'utilisation du langage parlé ou signé avant l'implantation et bien entendu le niveau de réorganisation cérébrale antérieur à l'implantation sont autant de facteurs pouvant influencer la perception auditive avec l'implant cochléaire (p.ex.: Lee et al., 2001; Hirano et al., 2000; Giraud et al., 2001). Dans notre étude, le niveau de performance auditive a été ciblé afin de déterminer son lien avec le niveau d'intégration devant une tâche de McGurk. Nos résultats ont révélé que le niveau de performance auditive est lié au niveau d'intégration multisensorielle chez les malentendants réafférentés. En effet, une intégration multisensorielle accrue a été objectivée chez des porteurs d'un implant cochléaire dont le niveau de performance auditive était supérieur. Ce niveau d'intégration pourrait même être supérieur à celui de gens qui présentent une audition normale. Par ailleurs, les porteurs d'un implant dont l'audition était plus faible ont non seulement moins intégré les informations visuelles et auditives, mais ont répondu davantage sur une base visuelle seule. Notons que ce résultat corrobore des observations effectuées dans d'autres études (Schorr et al., 2005; Rouger et al., 2008; Desai et al., 2008).

Deux hypothèses explicatives ont été retenues afin de rendre compte de ce patron de résultats : D'abord, il pourrait être attribuable au fonctionnement unisensoriel auditif. Ainsi, les porteurs d'un implant dont le fonctionnement auditif est faible pourraient à la fois moins bien entendre l'information auditive et ainsi en faire une utilisation moins efficace. Parallèlement, l'information visuelle étant quant à elle mieux perçue chez cette population, elle ferait davantage l'objet de réponses. Ce

rationnel explique aisément les nombreuses réponses visuelles obtenues parmi le groupe dont l'audition est faible. Chez les utilisateurs d'un implant dont le niveau auditif est accru, l'information acoustique étant plus disponible, elle pourrait être intégrée plus aisément à la réponse. Une explication alternative renvoie à des mécanismes plus complexes, liés à l'intégration multisensorielle au cerveau. Cette hypothèse propose que des mécanismes propres à la multisensorialité soient en cause. Ainsi, tel que stipulé par Giraud et collaborateurs (2001), une plus grande collaboration audiovisuelle sur le plan neurophysiologique pourrait participer à réadapter l'audition. Rappelons que cette proposition a été appuyée par l'étude du cas d'un malentendant réafférenté dont l'audition était exceptionnelle et qui s'est avéré faire fortement usage des indices visuels pour sa compréhension auditive, plus que des gens dont l'audition est normale (Goh et al., 2001). Ce renforcement mutuel pourrait se révéler à travers une plus grande intégration audiovisuelle chez les malentendants réafférentés qui présentent un bon niveau auditif. Cette collaboration étant moins efficiente chez des porteurs d'un implant moins performants sur le plan auditif, la réponse serait davantage unisensorielle.

Notre étude suggère également la possibilité de capacités d'intégration accrues chez des porteurs d'un implant cochléaire performants au niveau auditif, en comparaison à des gens possédant une audition normale. Ce résultat intrigant a cependant déjà été suggéré par d'autres études (Goh et al., 2001; Rouger et al., 2007), bien qu'il se soit alors plutôt révélé à travers des tâches verbales où les entrées étaient cohérentes. Si la tendance que nous avons observé s'avère valide, alors cette habileté d'intégration ne serait pas limitée au matériel audiovisuel redondant, mais généralisée à des tâches où les entrées auditives et visuelle sont divergentes, comme proposé par des stimuli de type McGurk. Une possible explication renvoie à la règle de l'efficacité inversée de Meredith et Stein (1986) qui propose un déploiement plus important des ressources multisensorielles lorsque la perception unisensorielle est moins précise. En effet, bien que l'acuité auditive soit plutôt bonne chez les porteurs d'un implant ayant de bons résultats, il pourrait être postulé que la réception auditive demeure malgré tout inférieure à une personne possédant des habiletés auditives normales, et qu'à ce

titre, l'intégration optimale des informations unisensorielles reçues soit spécialement aidante, notamment dans un contexte de compréhension du langage verbal. Ce rationnel explique cependant difficilement les résultats obtenus chez les porteurs d'un implant cochléaire dont la perception est faible. En effet, fidèles à la règle de l'efficacité inversée, leur intégration multisensorielle devrait être supérieure à la fois à ceux qui possèdent une audition normale et aux autres porteurs d'implant qui bénéficient d'une bonne performance auditive, considérant leur lacune sur le plan unisensoriel auditif, ce que nous n'avons pourtant pas observé dans nos résultats. Une explication alternative renvoie à la proposition, par Giraud et collaborateurs (2001), d'un renforcement mutuel entre vision et audition chez les porteurs d'un implant. Il se pourrait que la qualité de la performance auditive soit le résultat de cette coopération audiovisuelle exceptionnelle en cours de réadaptation, et que l'intégration face à toute tâche audiovisuelle en soit par la suite le reflet. Ainsi, il pourrait s'agir d'une sous-population dont le renforcement audiovisuel mutuel est exceptionnel et qui, avec l'implant cochléaire, présenteraient les caractéristiques d'une intégration audiovisuelle accrue et d'un rendement auditif supérieur. Précisons que cette explication demeure hypothétique et que de nouvelles études auront à être faites pour confirmer le résultat d'une intégration accrue chez les porteurs d'implant ayant une bonne audition et pour explorer le motif sous-jacent.

Performance similaire lorsque le matériel ne présente pas d'aspect linguistique

Nous retenons d'une deuxième étude avec des malentendants porteurs d'un implant cochléaire que l'intégration multisensorielle pourrait être comparable à celle de personnes qui présentent une audition normale, face à des tâches non-verbales telles que le flash illusoire et l'effet de fusion. En d'autres mots, la réorganisation cérébrale reliée à la privation auditive et à la réafférentation pourrait ne pas avoir d'impact objectivable sur la façon dont ce type de matériel est intégré, contrairement à des tâches verbales où davantage de réponses visuelles et de réponses fusionnées sont données par cette population (Schorr et al., 2005; Rouger et al., 2008; Desai et al., 2008).

Trois hypothèses ont été retenues afin d'expliquer ce résultat : D'abord, un biais d'échantillonnage pourrait avoir été créé par le mince échantillon retenu suite aux exercices contrôles (voire limites). Les résultats pourraient n'être représentatifs que d'un groupe biaisé, possédant des qualités spécifiques sur le plan unisensoriel. Conséquemment, ce profil d'intégration multisensoriel pourrait être difficile à généraliser à un groupe plus hétérogène. Rappelons en effet que la précision de la perception unisensorielle est appelée à influencer la perception multisensorielle (eg. : Massaro, 1999; Welch et Warren, 1980). Une deuxième hypothèse propose que les résultats, bien que similaires, soient néanmoins le fruit de mécanismes distincts entre le groupe expérimental et le groupe contrôle. Par exemple, l'entrée auditive moins précise pour les porteurs d'un implant cochléaire pourrait atténuer le biais induit par l'entrée auditive lors de plusieurs essais. Cependant, comme une certaine littérature attribue une intégration accrue chez les porteurs d'un implant (Goh et al., 2001; Rouger et al., 2007), il pourrait être proposé que ces derniers intègrent plus fréquemment que le groupe contrôle lors des autres essais, révélant une proportion d'essais illusoire semblables, au final.

Notre troisième et dernière hypothèse suggère un profil d'intégration semblable entre les porteurs d'un implant et le groupe témoin, suggérant que la réorganisation cérébrale n'ait pas d'impact notable sur les processus neurocognitifs propres à l'intégration de matériel verbal chez des malentendants réaffectés. Notre constat d'une maturation différente pour l'effet McGurk et les effets de flash et de fusion nous permettent de proposer une dissociation entre les processus cognitifs sous-jacents à ces tâches, ce qui est intuitif considérant leur nature différente au niveau notamment de l'usage du langage. Ainsi, le comportement d'une population face à une tâche n'est pas garant du comportement face à l'autre type de tâche. Dans ce cas précis, bien que la modalité de la réponse et de l'entrée biaisante divergent aussi entre les deux types de tâches, peu d'arguments militent en faveur de ce type d'explication. En effet, la performance auditive des porteurs d'implants étant globalement inférieure aux sujets contrôles, il apparaît contre-intuitif d'attribuer un impact équivalent du biais auditif, en vertu de l'hypothèse de la précision de la

modalité (Welch & Warren, 1980). En contrepartie, le langage pourrait constituer une variable importante en lien avec la réorganisation cérébrale chez les porteurs d'un implant cochléaire. En effet, la plasticité qu'ils présentent sur le plan neurophysiologique semble plus spécifiquement inclure les aires de langage (Giraud et al., 2000), et sur le plan fonctionnel, l'expérience du langage pourrait influencer de façon importante l'intégration multisensorielle (Schorr et al., 2005). Il est donc possible que les expériences successives de déafférentation et de réafférentation se traduisent de façon différente face à du matériel verbal ou non, sur le plan multisensoriel. Comme proposé ci-haut, le besoin d'une intégration accrue est moins présent pour cette population, face à du matériel visuel, considérant qu'aucun déficit unisensoriel ne justifie d'accentuation de la multisensorialité.

4. LIMITES DES ÉTUDES PRÉSENTÉES

4.1 Étude sur le collicule inférieur

Limites :

Plusieurs limites sont à souligner sur le plan méthodologique pour notre étude sur l'implication du collicule inférieur dans l'intégration multisensorielle. D'abord, comme les participants qui présentent ce type de lésion sont difficiles à recruter, il s'agit d'un cas unique. Un patron d'intégration multisensorielle spécifique à ce jeune garçon pourrait nous avoir mené à conclure à tort que le patron est explicable par la lésion. Notons également qu'une forme de plasticité post-lésionnelle ne peut pas être exclue. Les conséquences de cette réorganisation cérébrale, plutôt que la lésion en elle-même, pourraient avoir mené aux résultats observés. Le jeune garçon pourrait également adopter des stratégies comportementales spécifiques en résolution de tâche, par exemple pour cacher ses déficits, lesquels auraient pu conduire aux résultats obtenus. La méthodologie purement comportementale de cette étude nous contraint aux informations psychophysiques obtenues, uniquement. Comme le recrutement de cas multiples est difficile pour semblable lésion, des informations plus

précises pourraient néanmoins être amenées par l'utilisation de techniques d'imageries chez ce même sujet.

Études futures :

Notre étude ne permet pas de préciser le mode d'implication ni les propriétés multisensorielles du collicule inférieur. Des études futures pourraient investiguer les propriétés multisensorielles à un niveau neuronal, notamment chez l'animal. Nos résultats, conjointement à ceux obtenus par Groh et collaborateurs (2001), suggèrent une action du collicule inférieur à la fois face à du matériel verbal et non-verbal. Il serait intéressant de vérifier si elle est également étendue à une tâche où la réponse est visuelle. En effet, l'impact face à une réponse auditive nous apparaît plus intuitif considérant que le collicule inférieur fait partie intégrante de la voie neuronale auditive. Néanmoins, l'influence de cette structure face à une tâche où la réponse visuelle est biaisée par l'entrée auditive (telle que le flash illusoire et l'effet de fusion) serait intéressante à investiguer pour préciser la réponse à cette question. De plus, les quelques études qui ont été publiées à ce jour se sont toutes concentrées, à notre connaissance, sur la nature audiovisuelle de cette structure. Considérant la nature également sensorimotrice du collicule supérieur, une étude future pourrait viser à explorer à quelles modalités sensorielles s'étend la nature multisensorielle du collicule inférieur et si les caractéristiques neuronales sont identiques à celles du collicule supérieur.

4.2 Développement de l'intégration multisensorielle

Limites :

Il est à souligner qu'une méthodologie transversale a été choisie auprès de divers enfants pour former les groupes d'âge, plutôt qu'une étude longitudinale auprès des mêmes enfants où l'impact de la maturation aurait été mieux contrôlé. Ainsi, d'autres variables reliées aux enfants eux-mêmes, plutôt que l'âge, auraient pu influencer les résultats. Par exemple le niveau d'attention portée au matériel pourrait avoir contribué à biaiser les résultats chez certains participants. De même, des

capacités unisensorielles caractéristiques pourraient avoir mené aux résultats obtenus. Encore une fois, la méthodologie comportementale ne permet pas de faire d'inférence très précise quant au lien entre les résultats et le développement de la neurophysiologie parmi les groupes d'âge.

Études futures :

Afin de préciser les caractéristiques neurophysiologiques reliées aux différents patrons d'intégration multisensorielle parmi les groupes d'âge, des études futures pourraient utiliser la neuroimagerie en concomitance avec la ou les tâche(s) d'intégration. Il serait également intéressant de préciser l'âge auquel l'intégration face à une tâche non-verbale où l'audition biaise le percept visuel (tels que les effets de rebondissement, de flash illusoire et de fusion) devient adulte. En effet, notre étude ne peut qu'affirmer que cette maturation est comparable à l'adulte à l'âge de 5 ans, sans néanmoins pouvoir préciser à quel âge ce processus est complété. Considérant les difficultés méthodologiques envisagées avec les plus jeunes, les stimuli pourraient devoir être adaptés, de même que la méthodologie. De plus, la neuroimagerie pourrait être utilisée pour contribuer à préciser la question. Enfin, un intérêt émergent soulève la question de la multisensorialité chez les aînés (eg : Diederich et al., 2008), mais à notre connaissance, seules des études de facilitation multisensorielle ont été effectuées. Nous proposons ici d'utiliser dans des études futures des tâches illusoires telles que celles que nous avons utilisées dans cette thèse. La connaissance du parcours développemental de la modification de l'intégration des sens chez les adultes d'âge mûr et les aînés pourrait en effet compléter le tableau des processus d'intégration à travers les différentes étapes de la vie. Précisons que cette étude aurait intérêt à être mise en relation avec la perception unisensorielle chez cette population.

4.3 Réafférentation auditive et intégration multisensorielle

Étude de l'effet McGurk en fonction du fonctionnement auditif

Limites :

Nos données suggèrent une meilleure capacité d'intégration chez les porteurs d'un implant cochléaire (malentendants réafférentés). Néanmoins, notre étude ne peut véritablement le démontrer, considérant que les entrées unimodales n'étaient pleinement comparables entre les groupes. En effet, nous n'avons pas contrôlé sur le plan sensoriel pour les limites auditives des personnes réafférentées par rapport au groupe contrôle. Il aurait été préférable de dégrader le stimulus auditif des participants ayant une audition normale en fonction des capacités auditives des malentendants auxquels ils étaient appariés, afin de vérifier si leur intégration demeure supérieure, malgré une perception unisensorielle comparable. De plus, nos conclusions quant au lien entre la performance auditive et l'intégration face à du matériel langagier auraient pu être émises avec plus d'assurance si les détails reliés à la surdité, tels que l'étiologie et la durée de même que les détails reliés à l'implantation avaient été mieux connus. Il est entendu qu'un porteur d'implant cochléaire pour qui l'entrée auditive est très faible utilisera davantage l'information visuelle disponible. Ainsi, ce résultat est peu surprenant. Néanmoins, lorsque l'ensemble des résultats des porteurs d'implant cochléaire sont considérés, ceux-ci tendent à appuyer les observations de Rouger et collaborateurs (2008) et Desai et collaborateurs (2008) qui suggèrent que les malentendants réafférentés sont généralement capables d'intégrer adéquatement l'information, bien qu'ils demeurent tributaires de la qualité de l'information unisensorielle auditive qu'ils reçoivent. Nos données suggérant une meilleure capacité d'intégration multisensorielle chez les porteurs d'implant plus performants au niveau auditif sont plus excitantes, cependant ce résultat n'est pas significatif. Un plus grand groupe permettrait de confirmer ou invalider cette hypothèse.

Études futures :

Il serait bénéfique que des études futures reprennent notre question de recherche en prenant soin de recueillir avec plus de précisions les spécificités relatives à la surdité et à la réafférentation des participants. De même, une véritable

recherche d'équivalence dans l'émission des stimuli sur le plan unisensoriel aurait à être envisagée, afin d'exclure que l'intégration accrue puisse être attribuable à un déficit unisensoriel. Idéalement, les habiletés unisensorielles auditive et visuelle seraient équivalentes entre les porteurs d'implant et leur contrôle, de façon à véritablement pouvoir déterminer si les capacités d'intégration sont différentes chez les malentendants réafférentés. Encore une fois, l'utilisation d'outils d'exploration neurophysiologique constituerait un apport notable dans la compréhension de l'intégration multisensorielle verbale chez cette population, considérant que déjà quelques études comportementales ont été effectuées.

Étude exploratoire du flash illusoire et de l'effet de fusion

Limites :

Au premier plan, le faible nombre de participants, tant pour le groupe expérimental que pour le groupe contrôle, nous oblige à traiter nos résultats avec beaucoup de réserve. Comme nous l'avons exposé précédemment, nos résultats pourraient être liés à un biais de sélection, auprès d'un groupe qui possède des habiletés caractéristiques sur le plan unisensoriel, ce qui leur aurait permis de réussir les épreuves unimodales contrôles. En somme, cette étude constitue plutôt une première étude exploratoire dont les résultats auront à être répliqués.

Études futures :

Cette étude devra être répétée en augmentant la taille de l'échantillon. Pour ce faire, la méthodologie pourrait être adaptée en optimisant le délai interstimulus en fonction des capacités de chaque participant, une méthodologie qui a été utilisée avec succès dans notre étude sur le développement des enfants. Ceci permettrait à plus de sujets porteurs d'implant et contrôles de participer, et rétablirait une sélection moins biaisée. Ces mêmes propriétés inter-stimulus seraient maintenues dans la condition expérimentale, bisensorielle. Il serait intéressant de préciser les paramètres de surdité (durée, étiologie, âge) et relatifs au port de l'implant (durée, efficacité auditive) afin

de pouvoir cibler des variables affectant le patron de réponse chez les implantés, s'il y a lieu.

4.4 Autres études futures reliées à la plasticité cérébrale

Bien que d'autres paramètres n'aient pas fait l'objet d'études dans cette thèse, diverses autres formes d'expériences peuvent ou pourraient entraîner certaines particularités dans la façon dont les entrées sensorielles sont intégrées.

Plasticité sensorielle et transmodale :

Au niveau des expériences sensorielles, l'effet de la réorganisation cérébrale suivant une privation sensorielle pourrait être étudiée chez d'autres gens déafférentés en introduisant une incongruence entre les modalités sensorielles qui demeurent fonctionnelles. Chez des non-voyants, des informations différentes pourraient être émises simultanément par voix auditive et à la lecture du Braille, ou sur le plan sensorimoteur et auditif. Il serait intéressant de vérifier si leur réorganisation cérébrale, fortement détaillée dans la littérature, modifie leur forme d'intégration, en comparaison à des gens qui ne présentent pas ce vécu sensoriel. Une étude semblable a été effectuée chez des enfants malentendants, afin de vérifier si un effet homologue à l'effet McGurk (mais unimodal) pouvait être induit par des indices manuels incongruents avec les mouvements labiaux (Alegria & Lechat, 2005). Les résultats ont révélé un biais similaire à celui de l'effet McGurk, puisque ces enfants ont présenté une perte de précision avec les indices visuels incohérents. Une autre étude intéressante auprès de la population des non-voyants pourrait s'appuyer sur l'avancée des techniques de substitution sensorielle, laquelle permet par exemple à des non-voyants de convertir une information visuelle en stimulation électro-tactile sur la langue (Chebat et al., 2007). Ce type d'information pourrait être combinée à des informations auditives dans des tâches illusoire adaptées, afin de vérifier si ces modalités sont intégrées de façon semblable à l'intégration audiovisuelle typique attendue devant ce type de tâche.

5. OUVERTURE : CONSIDÉRATIONS PRATIQUES ET CLINIQUES

La présente thèse suggère un aspect bénéfique de l'intégration multisensorielle. Bien que certains participants aient manifesté de l'inconfort à l'idée d'avoir été biaisé par l'une ou l'autre de leur modalité sensorielle et que leur réponse ait ainsi été « erronée », divers indices convergent à indiquer que l'intégration multisensorielle soit, en fait, bénéfique. D'abord, notre étude sur le développement indique que la magnitude du biais face à certaines tâches s'accroît en lien avec la maturation normale du cerveau. De plus, chez les malentendants réafférentés, ceux qui présentaient la meilleure performance auditive étaient également ceux qui intégraient davantage les deux modalités, devenant ainsi aux prises de l'effet McGurk. Comme stipulé plus haut, nous croyons que cette proximité visuelle et auditive pourrait, en soit, constituer un agent facilitateur de la réadaptation auditive chez une telle population.

5.1 Traitement multisensoriel et apprentissage

La littérature actuelle tend à associer l'intégration multisensorielle à un bon fonctionnement cognitif. Bien que la présente thèse ait investigué la multisensorialité sur une base fondamentale, certaines observations cliniques ont été effectuées au cours de la dernière décennie, spécialement au niveau de l'apprentissage. Une tâche de McGurk a été effectuée chez des enfants qui présentent un trouble de l'apprentissage et chez des enfants qui ne présentent pas cette difficulté (Hayes et al., 2003). Bien que les enfants ayant un trouble d'apprentissage aient été moins efficaces en lecture labiale, ils rapportaient davantage entendre la modalité unisensorielle visuelle que les autres enfants, qui combinaient ou fusionnaient davantage les deux modalités. Afin d'exclure la possibilité que cette distinction soit attribuable à un délai de maturation, une étude semblable a été effectuée auprès d'adultes (Norrix et al., 2006). À cet âge également, les gens qui présentaient un trouble d'apprentissage ont moins fusionné les deux modalités, suggérant que cette caractéristique demeure stable plus tard dans le développement. Enfin, notons que le jugement d'ordre temporel entre diverses modalités sensorielles (audiotactile et visuotactile) a nécessité une plus

longue asynchronie chez des adultes dyslexiques (Laasonen et al., 2002). Bien que cette lenteur puisse être reliée à un ralentissement général (eg : Norrix et al., 2006), une altération du traitement multisensoriel pourrait aussi être en cause. Ainsi, les connaissances actuelles tendent à indiquer un traitement multisensoriel affaibli chez des gens qui présentent des troubles d'apprentissage.

Le constat d'un traitement multisensoriel altéré et d'une intégration plus faible des modalités chez des gens qui présentent des troubles de l'apprentissage tels que la dyslexie questionnent quant au motif menant à une telle différence. Une étude de Kujala et collaborateurs (2001) sur la réadaptation de la dyslexie suggère que les difficultés rencontrées en dyslexie soient au moins en partie reliées à une dysfonction sensorielle générale plutôt qu'à des déficits spécifiques aux processus phonologiques. Ainsi, des difficultés visuelles, auditives, mais également audiovisuelles pourraient contribuer aux difficultés de lecture. En appui à cette hypothèse, Raij et collaborateurs (2000) ont fait une étude sur la nature des lettres, à travers laquelle se sont révélés des propriétés multisensorielles. En utilisant la MEG, ils ont présentés à des participants des lettres en modalité visuelle, auditive et audiovisuelle. Ils ont constaté un effet suppressif de la présentation audiovisuelle de lettres en comparaison aux modalités unisensorielles, suggérant une nature multimodale au traitement des lettres. De plus, la neurophysiologie sous-jacente à la perception indiquait une convergence de l'information au niveau du sulcus temporal supérieur, connu pour ses propriétés multisensorielles. Ainsi, une dysfonction du traitement audiovisuel impliquant, par exemple, le sulcus temporal supérieur, pourrait également se répercuter sur la compréhension des lettres et sur le décodage en lecture. Une deuxième piste d'explication renvoie à l'étude de Seitz et collaborateurs (2006) qui révélait un apprentissage visuel plus rapide et plus efficace chez un groupe de personnes entraînées de façon audiovisuelle. Il pourrait être posé pour hypothèse qu'un apprentissage, quel qu'il soit, soit facilité par une bonne collaboration multisensorielle, et qu'à l'inverse, une personne qui présente des altérations au niveau du traitement multimodal puisse davantage présenter de difficultés dans ses apprentissages.

5.2 Usage en réadaptation

Les propriétés de la multisensorialité offrent une ouverture intéressante au niveau de la réadaptation. D'une part, une modalité sensorielle peut être ajoutée afin de faciliter ponctuellement la détection lorsqu'une modalité est lésée. D'autre part, la multisensorialité peut être utilisée pour des fins de modification cérébrale à long terme.

Réadaptation par facilitation ou biais intersensoriel

Lorsque l'efficacité d'une modalité est affaiblie, l'exposition de plusieurs modes sensoriels peut aider à pallier pour ce déficit par facilitation multisensorielle. Pareille stratégie a été utilisée face au syndrome neuropsychologique d'héminégligence, caractérisée par un déficit de l'attention dans un hémichamp de l'espace. Frassinetti et collaborateurs (2002) ont exposé sept patients souffrant d'héminégligence visuelle gauche à une tâche de détection de lumière de façon unisensorielle ou bisensorielle. Ces derniers ont bénéficié de l'ajout d'une modalité, et ce particulièrement dans les endroits où le déficit était le plus important. Ainsi, ces patients semblent avoir bénéficié à la fois d'un effet de facilitation multisensorielle et d'un effet d'efficacité inversée, permettant à la sphère la plus atteinte l'amélioration la plus importante avec l'ajout d'une deuxième modalité. De façon similaire, des patients cérébrolésés avec des déficits somatosensoriels ont été exposés à une tâche de discrimination de deux points somatosensoriels (Serino et al., 2007). Fidèle à l'effet de facilitation multisensorielle, la détection a été facilitée par la vue du bras. Les auteurs ont proposé que ce type de facilitation visuo-somatosensorielle puisse constituer une avenue intéressante pour la réadaptation de patients cérébrolésés. En effet, en plus d'une amélioration immédiate ou à court terme, ces derniers ont proposé qu'une amélioration à long terme puisse éventuellement se mettre en place par une réorganisation cérébrale.

Modifications à long terme

Par-delà une facilitation ponctuelle par l'ajout d'autres modalités sensorielles, des gains peuvent également être obtenus à long terme, par une réorganisation des réseaux synaptiques, tel que l'ont proposé Serino et collaborateurs (2007). Giraud et collaborateurs (2001) avaient proposé qu'un renforcement mutuel de la vision et de l'audition puisse contribuer à réadapter l'audition chez des malentendants porteurs d'un implant cochléaire. Sur une base fondamentale, nous avons déjà fait état de l'étude de Seitz et collaborateurs (2006) qui expose les vertus d'un mode d'apprentissage audiovisuel sur la vitesse et la précision de l'apprentissage visuel. À un niveau clinique, d'autres gains peuvent être obtenus en vue d'une réadaptation efficace.

Chez des patients souffrant d'hémianopsie (perte ou diminution d'un champ visuel), une nouvelle approche de réadaptation basée sur la stimulation audiovisuelle de l'hémichamp gauche a été tentée, afin de vérifier si cette forme de stimulation peut induire une amélioration à long terme (Bolognini et al., 2005). Cette intervention a été pratiquée à raison de quatre heures par jour pendant deux semaines. Les résultats ont révélé une amélioration progressive de la détection visuelle et de l'exploration oculomotrice qui s'est maintenue pendant le mois suivant. Kujala et collaborateurs (2001) ont quant à eux tenté de réadapter les habiletés de lecture chez des enfants dyslexiques. Le but était de vérifier si un entraînement audiovisuel sans matériel linguistique pouvait améliorer les compétences en lecture. Suite à l'entraînement, le groupe d'enfants dyslexiques entraîné à ce type de tâche a été apte à lire plus de mots correctement, à une vitesse marginalement plus rapide que des enfants dyslexiques non-entraînés. Face à ce constat, les auteurs ont postulé que l'entraînement perceptuel avec des stimuli non-verbaux puisse amener des changements dans le substrat neuronal de la discrimination du son de même qu'une amélioration des habiletés en lecture. À la lumière de ces deux études cliniques, il semble que l'entraînement multisensoriel, spécialement audiovisuel, puisse contribuer à réadapter à la fois des atteintes neurologiques acquises et des problématiques développementales. L'utilisation de la multisensorialité en réadaptation semble donc constituer une avenue prometteuse, face à diverses problématiques neurocognitives.

6. CONCLUSION

Dans la présente thèse, nous avons exploré la perception multisensorielle en fonction du développement, d'une lésion cérébrale circonscrite et de la réafférentation de l'audition chez des malentendants, ce à l'aide d'illusions audiovisuelles bien connues. Dans une étude de moins grande envergure, nous avons fait état du lien qui existe entre ces illusions. De façon globale, nous retenons que divers mécanismes d'intégration multisensorielles ne se développent pas tous au même moment, certains étant matures à un âge préscolaires, alors que d'autres continuent de mûrir jusqu'à la préadolescence. Nous retenons également que le collicule inférieur, jusqu'alors peu connu pour ses propriétés multisensorielles, contribue à l'intégration audiovisuelle. Ainsi, une lésion à cette structure affaisse le niveau d'intégration propre à son champ spatial de traitement sensoriel. Chez des malentendants qui ont retrouvé l'audition à l'aide d'un implant cochléaire, le niveau de performance auditive influence à la fois le niveau d'intégration audiovisuelle, supérieur chez des patients ayant une bonne audition, et la modalité de la réponse lors d'une réponse unisensorielle, visuelle lorsque l'efficacité auditive est faible et auditive lorsque l'efficacité est supérieure.

Ces résultats ont été discutés, mis en relation avec la littérature actuelle et diverses limites ont été exposées. Enfin, il a été vu que l'intégration multisensorielle présente des possibilités prometteuses sur le plan de la réadaptation. Nous croyons que les possibilités de l'intégration multisensorielle au niveau clinique sont à approfondir, afin de permettre à ces connaissances fondamentales d'être récupérées par des gens dans le besoin.

CHAPITRE 8 :**Références bibliographiques**

Alais D, Burr D. (2004) The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Curr Biol.*, 14(3):257-62

Alsius A, Navarra J, Campbell R, Soto-Faraco S. (2005) Audiovisual integration of speech falters under high attention demands. *Curr Biol* 15: 839-43.

Andersen TS, Tiippana K, Sams M (2004) Factors influencing audio-visual fission and fusion illusions. *Brain Res Cogn Brain Res* 2: 301-308.

Andersen TS, Tiippana K, Sams M. (2005) Maximum Likelihood Integration of rapid flashes and beeps. *Neurosci Lett.* 380(1-2):155-60.

Armstrong BA, Neville HJ, Hillyard SA, Mitchell TV. (2002) Auditory deprivation affects processing of motion, but not color. *Brain Res Cogn Brain Res.* 14(3):422-34

Bahrick LE, Flom R, Lickliter R. (2002) Intersensory redundancy facilitates discrimination of tempo in 3-month-old infants. *Dev Psychobiol.* 41(4):352-63.

Bahrick LE. (2001) Increasing specificity in perceptual development: infants' detection of nested levels of multimodal stimulation. *J Exp Child Psychol.* 79(3):253-70

Bavelier D, Dye MW, Hauser PC. (2006) Do deaf individuals see better? *Trends Cogn Sci.* 10(11):512-8

Beauchamp MS, Lee KE, Argall BD, Martin A. (2004) Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron.* 41(5):809-23.

Besle J, Fort A, Delpuech C, Giard MH. (2004) Bimodal speech: early suppressive visual effects in human auditory cortex. *Eur J Neurosci.* 20(8):2225-34.

Bolognini N, Rasi F, Coccia M, Làdavas E. (2005) Visual search improvement in hemianopic patients after audio-visual stimulation. *Brain* 128(Pt 12):2830-42

- Brozinsky CJ, Bavelier D. (2004) Motion velocity thresholds in deaf signers: changes in lateralization but not in overall sensitivity. *Brain Res Cogn Brain Res*. 21(1):1-10
- Burnham D, Dodd B (2004) Auditory-visual speech integration by prelinguistic infants: perception of an emergent consonant in the McGurk effect. *Dev Psychobiol* 45: 204-220.
- Bushara KO, Grafman J, Hallett M. (2001) Neural correlates of auditory-visual stimulus onset asynchrony detection. *J Neurosci*.21(1):300-4
- Bushara KO, Hanakawa T, Immisch I, Toma K, Kansaku K, Hallett M. (2003) Neural correlates of cross-modal binding. *Nat Neurosci*. 6(2):190-5
- Callan DE, Callan AM, Kroos C, Vatikiotis-Bateson E. (2001) Multimodal contribution to speech perception revealed by independent component analysis: a single-sweep EEG case study. *Brain Res Cogn Brain Res* 10(3):349-53
- Calvert GA (2001) Crossmodal processing in the human brain: insights from functional neuroimaging studies. *Cereb Cortex* 11: 1110-1123.
- Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ (2000) Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr Biol* 10: 649-657.
- Calvert GA, Hansen PC, Iversen SD, Brammer MJ.(2001) Detection of audio-visual integration sites in humans by application of electrophysiological criteria to the BOLD effect. *Neuroimage* 14: 427-438.
- Carriere BN, Royal DW, Perrault TJ, Morrison SP, Vaughan JW, Stein BE, Wallace MT.(2007) Visual deprivation alters the development of cortical multisensory integration. *J Neurophysiol* 98(5):2858-67

Casseday JH, Fremouw T and Covey E. The inferior colliculus: hub of the auditory system. In: Oertel D, Fay RR, Popper AN (eds). *Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. New-York: Springer-Verlag; 2002. pp. 207-237.

Champoux F, Tremblay C, Mercier C, Lassonde M, Lepore F, Gagné, JP, Théoret, H. (2006) A role for the inferior colliculus in multisensory integration. *Neuroreport* 17: 1607-1610.

Chebat DR, Rainville C, Kupers R, Ptito M. (2007) Tactile-'visual' acuity of the tongue in early blind individuals. *Neuroreport* 18(18):1901-4

Colin C, Radeau M, Soquet A, Demolin D, Colin F, Deltenre P (2002) Mismatch negativity evoked by the McGurk-MacDonald effect: a phonetic representation within short-term memory. *Clin Neurophysiol* 113: 495-506.

Dekle DJ, Fowler CA, Funnell MG (1992) Audiovisual integration in perception of real words. *Percept Psychophys* 51: 355-362.

Desai S, Stickney G, Zeng FG (2008) Auditory-visual speech perception in normal-hearing and cochlear-implant listeners. *J Acoust Soc Am* 123:428-440.

Desjardins RN, Werker JF (2004) Is the integration of heard and seen speech mandatory for infants? *Dev Psychobiol* 45: 187-203.

Diederich A, Colonius H, Schomburg A. (2008) Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model. *Neuropsychologia* 46 (10):2556-62

Diederich A, Colonius H. (2007) Modeling spatial effects in visual-tactile saccadic reaction time. *Percept Psychophys* 69(1):56-67

Diederich A, Colonius H. (2007) Why two "Distractors" are better than one: modeling the effect of non-target auditory and tactile stimuli on visual saccadic reaction time. *Exp Brain Res* 179(1):43-54

Dixon NF, Spitz L. (1980) The detection of auditory visual desynchrony. *Perception* 9(6):719-21.

Doucet ME, Bergeron F, Lassonde M, Ferron P, Lepore F. (2006) Cross-modal reorganization and speech perception in cochlear implant users. *Brain* 29(Pt 12):3376-83

DuBois RM, Cohen MS. (2000) Spatiotopic organization in human superior colliculus observed with fMRI. *Neuroimage* 12: 63-70.

Durgin FH, Evans L, Dunphy N, Klostermann S, Simmons K. (2007) Rubber hands feel the touch of light. *Psychol Sci.* 18(2):152-7.

Dye MW, Baril DE, Bavelier D. (2007) Which aspects of visual attention are changed by deafness? The case of the Attentional Network Test. *Neuropsychologia.* 9;45(8):1801-11

Ettlinger G, Wilson WA. (1999) Cross-modal performance: behavioural processes, phylogenetic considerations and neural mechanisms. *Behav Brain Res* 40: 169-192.

Falchier A, Clavagnier S, Barone P, Kennedy H. (2002) Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *J Neurosci.* 22(13):5749-59.

Fallon JB, Irvine DR, Shepherd RK. (2008) Cochlear implants and brain plasticity. *Hear Res.* 238(1-2):110-7

Fine I, Finney EM, Boynton GM, Dobkins KR. (2005) Comparing the effects of auditory deprivation and sign language within the auditory and visual cortex. *J Cogn Neurosci.* 17(10):1621-37.

Finney EM, Clementz BA, Hickok G, Dobkins KR. (2003) Visual stimuli activate auditory cortex in deaf subjects: evidence from MEG. *Neuroreport* 6;14(11):1425-7

Fishman KE, Shannon RV, Slattery WH. (1997) Speech recognition as a function of the number of electrodes used in the SPEAK cochlear implant speech processor. *J Speech Lang Hear Res.* 40(5):1201-15

Flom R, Bahrick LE. (2007). The development of infant discrimination of affect in multimodal and unimodal stimulation: The role of intersensory redundancy. *Dev Psychol.* 43(1):238-52

Foxe JJ, Schroeder CE. (2005) The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *Neuroreport* 16: 419-423.

Frassinetti F, Bolognini N, Ladavas E (2002) Enhancement of visual perception by crossmodal visuo-auditory interaction. *Exp Brain Res* 147: 332-343.

Frassinetti F, Pavani F, Ladavas E. (2002) Acoustical vision of neglected stimuli: interaction among spatially converging audiovisual inputs in neglect patients. *J Cogn Neurosci.* 14(1):62-9

Fu QJ, Shannon RV. (1998) Effects of amplitude nonlinearity on phoneme recognition by cochlear implant users and normal-hearing listeners. *J Acoust Soc Am.* 104(5):2570-7

Geers AE. (2004) Speech, language, and reading skills after early cochlear implantation. *Arch Otolaryngol Head Neck Surg.* 130(5):634-8

Giard MH, Peronnet F. (1999) Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci* 11: 473-490.

Gillmeister H, Eimer M. (2007) Tactile enhancement of auditory detection and perceived loudness *Brain Res* 1160:58-68.

Giolas TG, Butterfield EC, Weaver SJ. (1974) Some motivational correlates of lipreading. *J Speech Hear Res* 17: 18-24.

- Giraud AL, Lee HJ. (2007) Predicting cochlear implant outcome from brain organisation in the deaf. *Restor Neurol Neurosci.* 25(3-4):381-90
- Giraud AL, Price CJ, Graham JM, Frackowiak RS (2001) Functional plasticity of language-related brain areas after cochlear implantation. *Brain* 124:1307-1316.
- Giraud AL, Price CJ, Graham JM, Frackowiak RS. (2001) Functional plasticity of language-related brain areas after cochlear implantation. *Brain* 124(Pt 7):1307-16.
- Giraud AL, Price CJ, Graham JM, Truy E, Frackowiak RS. (2001) Cross-modal plasticity underpins language recovery after cochlear implantation. *Neuron* 30(3):657-63.
- Giraud AL, Truy E, Frackowiak RS, Grégoire MC, Pujol JF, Collet L. (2000) Differential recruitment of the speech processing system in healthy subjects and rehabilitated cochlear implant patients. *Brain* 123 (Pt 7):1391-402.
- Gogate LJ, Bahrack LE. (1998) Intersensory redundancy facilitates learning of arbitrary relations between vowel sounds and objects in seven-month-old infants. *J Exp Child Psychol.* 69(2):133-49
- Goh WD, Pisoni DB, Kirk KI, Remez RE (2001) Audio-visual perception of sinewave speech in an adult cochlear implant user: a case study. *Ear Hear* 22:412-419.
- Goldreich D, Kanics IM. (2003) Tactile acuity is enhanced in blindness. *J Neurosci.* 23(8):3439-45
- Gougoux F, Lepore F, Lassonde M, Voss P, Zatorre RJ, Belin P. (2004) Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind. *Nature* 430(6997):309.
- Groh JM, Trause AS, Underhill AM, Clark KR, Inati S. (2001) Eye position influences auditory responses in primate inferior colliculus. *Neuron* 29: 509-518.

Hamilton RH, Shenton JT, Coslett HB. (2006) An acquired deficit of audiovisual speech processing. *Brain Lang.* 98(1):66-73

Hauser MD, Chomsky N, Fitch WT. (2002) The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298(5598):1569-79.

Hayes EA, Tiippana K, Nicol TG, Sams M, Kraus N. (2003) Integration of heard and seen speech: a factor in learning disabilities in children. *Neurosci Lett.* 351(1):46-50

Helbig HB, Ernst MO. (2007) Knowledge about a common source can promote visual- haptic integration. *Perception* 36(10):1523-33

Hirano S, Naito Y, Kojima H, Honjo I, Inoue M, Shoji K, Tateya I, Fujiki N, Nishizawa S, Konishi J. (2000) Functional differentiation of the auditory association area in prelingually deaf subjects. *Auris Nasus Larynx* 27(4):303-10

Hnath-Chisolm TE, Laipply E, Boothroyd A. (1998) Age-related changes on a children's test of sensory-level speech perception capacity. *J Speech Lang Hear Res* 41: 94-106.

Holmes NP, Spence C (2005) Multisensory integration: space, time and superadditivity. *Curr Biol* 15: 762-764.

Irwin JR, Whalen DH, Fowler CA. (2006) A sex difference in visual influence on heard speech. *Percept Psychophys* 68: 582-92.

Itaya SK, Van Hoesen GW. (1982) Retinal innervation of the inferior colliculus in rat and monkey. *Brain Res* 233: 45-52.

Jiang W, Stein BE. (2003) Cortex controls multisensory depression in superior colliculus. *Neurophysiol* 90: 2123-2135.

- Joassin F, Maurage P, Bruyer R, Crommelinck M, Campanella S. (2004) When audition alters vision: an event-related potential study of the cross-modal interactions between faces and voices. *Neurosci Lett* 369: 132-137.
- Jones JA, Callan DE. (2003) Brain activity during audiovisual speech perception: an fMRI study of the McGurk effect. *Neuroreport* 14: 1129-1133.
- Jones JA, Jarick M. (2006) Multisensory integration of speech signals: the relationship between space and time. *Exp Brain Res*. 174(3):588-94
- Jousmäki V, Hari R. (1998) Parchment-skin illusion: sound-biased touch. *Curr Biol*. 8(6):R190.
- Kaiser AR, Kirk KI, Lachs L, Pisoni DB. (2003) Talker and lexical effects on audiovisual word recognition by adults with cochlear implants. *J Speech Lang Hear Res*. 46(2):390-404
- Kaiser J, Hertrich I, Ackermann H, Mathiak K, Lutzenberger W (2005) Hearing lips: gamma-band activity during audio-visual speech perception. *Cereb Cortex* 15: 646-653.
- Kang E, Lee DS, Kang H, Hwang CH, Oh SH, Kim CS, Chung JK, Lee MC. (2006) The neural correlates of cross-modal interaction in speech perception during a semantic decision task on sentences: a PET study. *Neuroimage* 32(1):423-31
- Kavounoudias A, Roll JP, Anton JL, Nazarian B, Roth M, Roll R. Proprio-tactile integration for kinesthetic perception: an fMRI study. *Neuropsychologia*. 2008 Jan 31;46(2):567-75
- Kennett S, Taylor-Clarke M, Haggard P. (2001) Noninformative vision improves the spatial resolution of touch in humans. *Curr Biol*. 11(15):1188-91

- Kujala T, Karma K, Ceponiene R, Belitz S, Turkkila P, Tervaniemi M, Näätänen R. (2001) Plastic neural changes and reading improvement caused by audiovisual training in reading-impaired children. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 98(18):10509-14
- Laasonen M, Service E, Virsu V. (2002) Crossmodal temporal order and processing acuity in developmentally dyslexic young adults. *Brain Lang.* 80(3):340-54
- Lambertz N, Gizewski ER, de Greiff A, Forsting M. (2005) Cross-modal plasticity in deaf subjects dependent on the extent of hearing loss. *Brain Res Cogn Brain Res.* 25(3):884-90.
- Lee DS, Lee JS, Oh SH, Kim SK, Kim JW, Chung JK, Lee MC, Kim CS. (2001) Cross-modal plasticity and cochlear implants. *Nature* 409(6817):149-50
- Lee HJ, Giraud AL, Kang E, Oh SH, Kang H, Kim CS, Lee DS. (2007) Cortical activity at rest predicts cochlear implantation outcome. *Cereb Cortex* 17(4):909-17
- Lee HJ, Kang E, Oh SH, Kang H, Lee DS, Lee MC, Kim CS. (2005) Preoperative differences of cerebral metabolism relate to the outcome of cochlear implants in congenitally deaf children. *Hear Res.* 203(1-2):2-9.
- Lee JS, Lee DS, Oh SH, Kim CS, Kim JW, Hwang CH, Koo J, Kang E, Chung JK, Lee MC. (2003) PET evidence of neuroplasticity in adult auditory cortex of postlingual deafness. *J Nucl Med.* 44(9):1435-9
- Leo F, Bertini C, di Pellegrino G, Làdavas E. (2008) Multisensory integration for orienting responses in humans requires the activation of the superior colliculus. *Exp Brain Res.* 186(1):67-77
- Lessard N, Paré M, Lepore F, Lassonde M. (1998) Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature* 395(6699):278-80
- Lewkowicz DJ (2002) Heterogeneity and heterochrony in the development of intersensory perception. *Brain Res Cogn Brain Res* 14: 41-63.

- Lewkowicz DJ. (1996) Perception of auditory-visual temporal synchrony in human infants. *J Exp Psychol Hum Percept Perform.* 22(5):1094-106.
- Lippert M, Logothetis NK, Kayser C. (2007) Improvement of visual contrast detection by a simultaneous sound. *Brain Res.* 1173:102-9.
- Litovsky RY, Fligor BJ, Tramo MJ. (2002) Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hear Res* 165: 177-188.
- López-Moliner J, Soto-Faraco S. (2007) Vision affects how fast we hear sounds move. *J Vis.* 7(12):6.1-7.
- Macaluso E, George N, Dolan R, Spence C, Driver J (2004) Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study. *Neuroimage* 21: 725-732.
- Macaluso E. (2006) Multisensory processing in sensory-specific cortical areas. *Neuroscientist* 12(4):327-38.
- MacDonald J, McGurk H. (1978) Visual influences on speech perception processes. *Percept Psychophys* 24: 253-257.
- MacSweeney M, Woll B, Campbell R, McGuire PK, David AS, Williams SC, Suckling J, Calvert GA, Brammer MJ. (2002) Neural systems underlying British Sign Language and audio-visual English processing in native users. *Brain* 125(Pt 7):1583-93
- Mascetti GG, Strozzi L. (1988) Visual cells in the inferior colliculus of the cat. *Brain Res* 442: 387-390.
- Massaro DW (1984) Children's perception of visual and auditory speech. *Child Dev* 55: 1777-1788.
- Massaro DW (1998) Perceiving talking faces. Cambridge: MIT Press.

Massaro DW, Cohen MM (1990) Perception of synthesized audible and visible speech. *Psychol Sci* 1: 55-63.

Massaro DW, Thompson LA, Barron B, Laren E (1986) Developmental changes in visual and auditory contributions to speech perception. *J Exp Child Psychol* 1: 93-113.

Massaro DW. *Perceiving talking faces: from speech perception to a behavioral principle*: MIT Press; 1998.

Massaro DW. (1999) Speechreading: illusion or window into pattern recognition. *Trends Cogn Sci*.3(8):310-317.

McDonald JJ, Teder-Sälejärvi WA, Hillyard SA. (2000) Involuntary orienting to sound improves visual perception. *Nature* 407(6806):906-8.

McGurk H, MacDonald J (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264:746-748.

Meredith MA, Nemitz JW, Stein BE. (1987) Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *J Neurosci*. 7(10):3215-29

Meredith MA, Stein BE. (1983) Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science* 221: 389-391.

Meredith MA, Stein BE. (1986) Spatial factors determine the activity of multisensory neurons in cat superior colliculus. *Brain Res*. 365(2):350-4

Meredith MA, Stein BE. (1986) Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *J Neurophysiol*. 56(3):640-62

Meyer GF, Wuerger SM. (2001) Cross-modal integration of auditory and visual motion signals. *Neuroreport* 12(11):2557-60

Mishra J, Martinez A, Sejnowski TJ, Hillyard SA. (2007) Early cross-modal interactions in auditory and visual cortex underlie a sound-induced visual illusion. *J Neurosci* 27: 4120-4131.

Mitchell TV, Maslin MT.(2007) How vision matters for individuals with hearing loss. *Int J Audiol.* 46(9):500-11

Molholm S, Sehatpour P, Mehta AD, Shpaner M, Gomez-Ramirez M, Ortigue S, Dyke JP, Schwartz TH, Foxe JJ. (2006) Audio-visual multisensory integration in superior parietal lobule revealed by human intracranial recordings. *J Neurophysiol.* 96(2):721-9

Moody-Antonio S, Takayanagi S, Masuda A, Auer ET Jr, Fisher L, Bernstein LE. (2005) Improved speech perception in adult congenitally deafened cochlear implant recipients. *Otol Neurotol.* 26(4):649-54

Munson B, Nelson PB (2005) Phonetic identification in quiet and in noise by listeners with cochlear implants. *J Acoust Soc Am* 118:2607-2617.

Musacchia G, Sams M, Nicol T, Kraus N (2006) Seeing speech affects acoustic information processing in the human brainstem. *Exp Brain Res* 168: 1-10.

Nagy A, Eöördegh G, Paróczy Z, Márkus Z, Benedek G. (2006) Multisensory integration in the basal ganglia. *Eur J Neurosci.* 24(3):917-24

Naito Y, Hirano S, Honjo I, Okazawa H, Ishizu K, Takahashi H, Fujiki N, Shiomi Y, Yonekura Y, Konishi J. (1997) Sound-induced activation of auditory cortices in cochlear implant users with post- and prelingual deafness demonstrated by positron emission tomography. *Acta Otolaryngol.* 117(4):490-6

Naito Y, Okazawa H, Honjo I, Hirano S, Takahashi H, Shiomi Y, Hoji W, Kawano M, Ishizu K, Yonekura Y. (1995) Cortical activation with sound stimulation in cochlear implant users demonstrated by positron emission tomography. *Brain Res Cogn Brain Res.* 2(3):207-14

Neil PA, Chee-Ruiter C, Scheier C, Lewkowicz DJ, Shimojo S. (2006) Development of multisensory spatial integration and perception in humans. *Dev Sci.* 9(5):454-64.

Neville HJ, Lawson D. (1987) Attention to central and peripheral visual space in a movement detection task. III. Separate effects of auditory deprivation and acquisition of a visual language. *Brain Res.* 405(2):284-94

Nicholls ME, Searle DA, Bradshaw JL. (2004) Read my lips: asymmetries in the visual expression and perception of speech revealed through the McGurk effect. *Psychol Sci.* 15(2):138-41.

Nishimura H, Hashikawa K, Doi K, Iwaki T, Watanabe Y, Kusuoka H, Nishimura T, Kubo T. (1999) Sign language 'heard' in the auditory cortex. *Nature* 397(6715):116

Noesselt T, Rieger JW, Schoenfeld MA, Kanowski M, Hinrichs H, Heinze HJ, Driver J. (2007) Audiovisual temporal correspondence modulates human multisensory superior temporal sulcus plus primary sensory cortices. *J Neurosci.* 27(42):11431-41

Oertel D, Wickesberg RE. Ascending pathways through ventral nuclei of the lateral lemniscus and their possible role in pattern recognition in natural sounds. In: Oertel D, Fay RR, Popper AN (eds). *Integrative Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. New-York: Springer-Verlag. pp. 207-237.

Ojanen V, Möttönen R, Pekkola J, Jääskeläinen IP, Joensuu R, Autti T, Sams M. (2005) Processing of audiovisual speech in Broca's area. *Neuroimage* 25(2):333-8

Oliver DL, Beckius GE, Bishop DC, Kuwada S. (1997) Simultaneous anterograde labeling of axonal layers from lateral superior olive and dorsal cochlear nucleus in the inferior colliculus of cat. *J Comp Neurol* 382: 215-229.

Olson IR, Gatenby JC, Gore JC. (2002) A comparison of bound and unbound audiovisual information processing in the human cerebral cortex. *Brain Res Cogn Brain Res* 14: 129-38.

Paloff AM, Usunoff KG. (1992) Projections to the inferior colliculus from the dorsal column nuclei. An experimental electron microscopic study in the cat. *J Hirnforsch* 33: 597-610.

Peiffer AM, Mozolic JL, Hugenschmidt CE, Laurienti PJ. (2007) Age-related multisensory enhancement in a simple audiovisual detection task. *Neuroreport* 18(10):1077-81

Press C, Taylor-Clarke M, Kennett S, Haggard P. (2004) Visual enhancement of touch in spatial body representation *Exp Brain Res* 154(2):238-45

Proksch J, Bavelier D. (2002) Changes in the spatial distribution of visual attention after early deafness. *J Cogn Neurosci*. 14(5):687-701

Raij T, Uutela K, Hari R. (2000) Audiovisual integration of letters in the human brain. *Neuron* 28(2):617-2

Rauschecker JP, Shannon RV. (2002) Sending sound to the brain. *Science* 295(5557):1025-9

Recanzone GH. (1998) Rapidly induced auditory plasticity: the ventriloquism aftereffect. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 95(3):869-75

Robinson CW, Sloutsky VM. (2004) Auditory dominance and its change in the course of development. *Child Dev*. 75(5):1387-401

Rockland KS, Ojima H. (2003) Multisensory convergence in calcarine visual areas in macaque monkey. *Int J Psychophysiol*. 50(1-2):19-26.

Rosenblum LD, Saldana HM (1996) An audiovisual test of kinematic primitives for visual speech perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 22 : 318-331.

Rosenblum LD, Schmuckler MA, Johnson JA (1997) The McGurk effect in infants. *Percept Psychophys* 59: 347-357.

Ross LA, Saint-Amour D, Leavitt VM, Javitt DC, Foxe JJ. (2007) Do you see what I am saying? Exploring visual enhancement of speech comprehension in noisy environments. *Cereb Cortex* 17(5):1147-53.

Rouger J, Fraysse B, Deguine O, Barone P (2008) McGurk effects in cochlear-implanted deaf subjects. *Brain Res* 1188:87-99.

Rouger J, Lagleyre S, Fraysse B, Deneve S, Deguine O, Barone P (2007) Evidence that cochlear-implanted deaf patients are better multisensory integrators. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:7295-7300.

Sadato N, Okada T, Honda M, Matsuki K, Yoshida M, Kashikura K, Takei W, Sato T, Kochiyama T, Yonekura Y. (2005) Cross-modal integration and plastic changes revealed by lip movement, random-dot motion and sign languages in the hearing and deaf. *Cereb Cortex*. 15(8):1113-22

Scheier C, Lewkowicz DJ, Shimojo S (2003) Sound induces perceptual reorganization of an ambiguous motion display in human infants. *Dev Science* 6: 233-244.

Schorr EA, Fox NA, van Wassenhove V, Knudsen EI (2005) Auditory-visual fusion in speech perception in children with cochlear implants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 102:18748-18750.

Schroeder CE, Foxe J. (2005) Multisensory contributions to low-level, 'unisensory' processing. *Curr Opin Neurobiol* 15: 454-458.

Schürmann M, Caetano G, Jousmäki V, Hari R. (2004) Hands help hearing: facilitatory audiotactile interaction at low sound-intensity levels. *J Acoust Soc Am*. 115(2):830-2.

Seitz AR, Kim R, Shams L. (2006) Sound facilitates visual learning. *Curr Biol*. 16(14):1422-7.

Sekiyama K, Kanno I, Miura S, Sugita Y. (2003) Auditory-visual speech perception examined by fMRI and PET. *Neurosci Res* 47: 277-287.

Sekiyama K, Tohkura Y. (1991) McGurk effect in non-English listeners: few visual effects for Japanese subjects hearing Japanese syllables of high auditory intelligibility. *J Acoust Soc Am* 90: 1797-805.

Sekuler R, Sekuler AB, Lau R (1997) Sound alters visual motion perception. *Nature* 385: 308.

Serino A, Farnè A, Rinaldesi ML, Haggard P, Làdavas E. (2007) Can vision of the body ameliorate impaired somatosensory function? *Neuropsychologia* 45(5):1101-7

Sestieri C, Di Matteo R, Ferretti A, Del Gratta C, Caulo M et al. (2006) An fMRI study of the binding of audio-visual information: the dissociation between object and space processing. *Cogn Process* 7: 138-139.

Sestieri C, Di Matteo R, Ferretti A, et al. (2006) "What" versus "where" in the audiovisual domain: an fMRI study. *Neuroimage* 33: 672-80.

Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2000) What you see is what you hear. *Nature* 408: 788.

Shams L, Kamitani Y, Shimojo S (2002) Visual illusion induced by sound. *Cogn Brain Res* 14:147-152.

Shams L, Kamitani Y, Thompson S, Shimojo S (2001) Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport* 12: 3849-3852.

Shannon RV. (2007) Understanding hearing through deafness. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 104(17):6883-4

Sharma A, Dorman MF, Spahr AJ. (2002) A sensitive period for the development of the central auditory system in children with cochlear implants: implications for age of implantation. *Ear Hear.* 23(6):532-9

Shimojo S, Shams L (2001) Sensory modalities are not separate modalities: plasticity and interactions. *Curr Opin Neurobiol* 11: 505-509.

Skipper JI, Nusbaum HC, Small SL. (2005) Listening to talking faces: motor cortical activation during speech perception. *Neuroimage* 25(1):76-89

Soroker N, Calamaro N, Myslobodsky M. (1995) McGurk illusion to bilateral administration of sensory stimuli in patients with hemispatial neglect. *Neuropsychologia* 33: 461-470.

Soto-Faraco S, Alsius A. (2007) Conscious access to the unisensory components of a cross-modal illusion. *Neuroreport* 18(4):347-50

Staller SJ, Beiter AL, Brimacombe JA, Mecklenburg DJ, Arndt P. (1991) Pediatric performance with the Nucleus 22-channel cochlear implant system. *Am J Otol.* 12 Suppl:126-36

Stein BE (2005) The development of a dialogue between cortex and midbrain to integrate multisensory information. *Exp Brain Res* 166: 305-315.

Sugihara T, Diltz MD, Averbeck BB, Romanski LM. (2006) Integration of auditory and visual communication information in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *J Neurosci.* 26(43):11138-47

Taylor-Clarke M, Kennett S, Haggard P. (2004) Persistence of visual-tactile enhancement in humans. *Neurosci Lett.* 354(1):22-5.

Teder-Sälejarvi WA, McDonald JJ, Di Russo F, Hillyard SA (2002) An analysis of audio-visual crossmodal integration by means of event-related potential (ERP) recordings. *Brain Res Cogn Brain Res* 14: 106-114.

Tiippana K, Andersen TS, Sams M (2004) Visual attention modulates audiovisual speech perception. *Eur J Cogn Psychol* 16: 457-472.

Tremblay C, Champoux F, Bacon BA, Théoret H (2007). Evidence for a generic process underlying multisensory integration, *The Open Behavioral Science Journal* 1: 1-4

Tremblay C, Champoux F, Lepore F, Théoret F. Non-speech audiovisual integration in cochlear implant users, en préparation

Tremblay C, Champoux F, Théoret H. Audiovisual fusion and cochlear implant proficiency, *Experimental Brain Research*, *Soumis*.

Tremblay C, Champoux F, Voss P, Bacon BA, Lepore F, Théoret H (2007) Speech and non-speech audio-visual illusions: a developmental study. *PLoS ONE* 2:2742.

Tuomainen J, Andersen TS, Tiippana K, Sams M (2005) Audio-visual speech perception is special. *Cognition* 96: 13-22.

Tyler RS, Fryauf-Bertschy H, Kelsay DM, Gantz BJ, Woodworth GP, Parkinson A. (1997) Speech perception by prelingually deaf children using cochlear implants. *Otolaryngol Head Neck Surg.* 117(3 Pt 1):180-7

van Wassenhove V, Buonomano DV, Shimojo S, Shams L. (2008) Distortions of subjective time perception within and across senses. *PLoS ONE* 3(1):e1437

van Wassenhove V, Grant KW, Poeppel D. (2007) Temporal window of integration in auditory-visual speech perception. *Neuropsychologia* 45(3):598-607

van Wassenhove V, Grant KW, Poeppel D. (2005) Visual speech speeds up the neural processing of auditory speech. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 102(4):1181-6

Vatakis A, Spence C. (2006) Temporal order judgments for audiovisual targets embedded in unimodal and bimodal distractor streams. *Neurosci Lett.* 408(1):5-9

Violyentyev A, Shimojo S, Shams L. (2005) Touch-induced visual illusion. *Neuroreport* 16(10):1107-10

Voss P, Gougoux F, Lassonde M, Zatorre RJ, Lepore F. (2006) A positron emission tomography study during auditory localization by late-onset blind individuals. *Neuroreport* 17(4):383-8.

Voss P, Gougoux F, Zatorre RJ, Lassonde M, Lepore F. (2008) Differential occipital responses in early- and late-blind individuals during a sound-source discrimination task. *Neuroimage* 40(2):746-58

Wada Y, Kitagawa N, Noguchi K. (2003) Audio-visual integration in temporal perception *Int J Psychophysiol.* 50(1-2):117-24.

Wallace MT, Stein BE. (2007) Early experience determines how the senses will interact. *J Neurophysiol.* 97(1):921-6

Watkins S, Shams L, Tanaka S, Haynes JD, Rees G. (2006) Sound alters activity in human V1 in association with illusory visual perception. *Neuroimage* 31: 1247-1256.

Welch RB (1999) How can we determine if the sense of presence affects task performance? *Presence Teleoper Virtual Environ* 8: 574-577.

Welch RB, Warren DH (1980) Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychol Bull* 88: 638-667.

Whiteley L, Kennett S, Taylor-Clarke M, Haggard P. (2004) Facilitated processing of visual stimuli associated with the body. *Perception* 33(3):307-14

Winer JA, Schreiner CE. *The inferior colliculus*. New-York: Springer; 2005.

Wong D, Miyamoto RT, Pisoni DB, Sehgal M, Hutchins GD. (1999) PET imaging of cochlear-implant and normal-hearing subjects listening to speech and nonspeech. *Hear Res.* 132(1-2):34-42

Woods TM, Recanzone GH. (2004) Visually induced plasticity of auditory spatial perception in macaques *Curr Biol.* 14(17):1559-64