Un circuit pariéto-frontal des bascules perceptives en parole : une étude iEEG

Anahita Basirat[1], *Marc Sato*[1], *Jean-Luc Schwartz*[1], *Philippe Kahane*[2,3] *et Jean-Philippe Lachaux*[4]

[1] GIPSA-Lab/ICP, CNRS UMR 5216, Grenoble INP, Université Joseph Fourier, Université Stendhal, Grenoble
[2] Département de Neurologie et Psychiatrie & INSERM U836-UJF-CEA, Hôpital Michallon, Grenoble
[3] CTRS-IDEE, Hospices Civils de Lyon
[4] Unité Dynamique Cérébrale et Cognition, INSERM U821, Lyon

ABSTRACT

The verbal transformation effect refers to perceptual alternations while listening to a speech sequence repeated rapidly. This effect is a rich source of information about the speech processing mechanism in the brain. In addition, the verbal transformation effect provides a tool for studying the mechanisms related to attention and decision making (including speech segmentation). In this work, using intracerebral EEG recordings from two epileptic patients, we found gamma activity related to verbal transformations in the left inferior frontal and the left supramarginal gyri. We discuss these findings in relation to perceptuo-motor links and the dorsal circuit of speech perception. We also discuss the link with a possible parieto-frontal circuit, already displayed in other perceptual tasks.

Keywords: Multistable perception, Verbal transformation effect, Intracerebral EEG, Gamma band activity, Speech perception

1. Introduction

L'effet de transformation verbale, décrit par [19], réfère aux changements perceptifs lorsqu'on écoute une répétition rapide d'une séquence verbale. Par exemple, la mise en boucle du mot anglais "life" fournit la perception du mot "fly". Ce phénomène est une source riche d'information, d'une part sur le traitement cérébral de la parole et d'autre part sur les mécanismes plus généraux de la conscience, de la prise de décision et du liage perceptif. L'étude des bascules perceptives permet notamment une meilleure compréhension des processus de segmentation d'un flux de parole en objets perceptifs. Par exemple, dans une tâche de transformation verbale utilisant le flux /...patapata.../, deux segmentations sont possibles : /...|pata|pata|.../ ou /...|tapa|tapa|.../. Le paradigme de transformation verbale a été également utilisé comme un outil d'investigation dans des études sur l'organisation des représentations phonologiques [16] et dans des expériences sur la parole audiovisuelle [14].

Pendant des années, l'effet de transformation verbale a été considéré comme un phénomène purement auditif. Récemment, Sato et collègues [15] ont montré l'existence d'un biais d'asymétrie des transformations relevant de contraintes purement motrices liées à la cohérence entre gestes articulatoires des séquences répétées. Ceci démontre que des contraintes motrices peuvent participer à la construction des représentations mentales phonologiques. Deux études IRMf utilisant le paradigme de transformation verbale ont montré que les aires frontales et pariétales liées à la perception/production de la parole, sont également actives pendant les transformations verbales [13] [7].

Le but de ce travail est l'étude des activités cérébrales précédant les bascules perceptives durant une tâche de transformations verbales. Pour cela, nous avons enregistré les signaux intracrâniens (iEEG) chez des patients épileptiques pendant la réalisation d'une tâche de transformation verbale. Ce type d'enregistrement est de bonne résolution à la fois temporelle et spatiale ce qui nous permet de bien localiser les régions actives et de pouvoir associer leurs activités à la tâche demandée. Les emplacements des électrodes chez les patients étaient uniquement liés à des raisons thérapeutiques. Pour cette étude, nous avons choisi des patients qui avaient simultanément des électrodes dans le gyrus temporal supérieur gauche, le gyrus supramarginal gauche et le gyrus frontal inférieur gauche, trois régions reliées dans un circuit désormais classique en neuro-anatomie de la perception de la parole [3].

Nous avons effectué des analyses temps-fréquence sur les signaux iEEG recueillis dans l'intervalle 1-160 Hz. Plusieurs études ont montré des oscillations au dessus de 30 Hz (bande gamma) liées aux différentes tâches cognitives : par exemple, dans les tâches de perception visuelle [8] et pendant le paradigme McGurk [6]. Les oscillations en bande gamma sont proposées comme ayant un rôle dans la communication locale et globale entre les neurones [2]. Face à ces résultats, cette étude avait pour but l'observation des activités en bande gamma précédant les changements perceptifs des sujets dans les régions rapportées par [13] et [7], à savoir le gyrus frontal inférieur et le gyrus supramarginal.

2. Expérience iEEG de transformation verbale

2.1. Méthode

Sujets Deux patients épileptiques droitiers de langue maternelle française ont participé à cette étude (Pt1 : femme, 32 ans et Pt2 : femme, 27 ans). Les sujets ne présentaient aucun trouble auditif, ni articulatoire. Le nombre est faible, mais classique dans des expériences de ce type, pour lesquelles il est difficile de trouver des sujets disponibles.

Enregistrement Les enregistrements étaient effectués au moyen, respectivement, de 12 et 14 électrodes semi-rigides pour les patients Pt1 et Pt2. Chaque électrode avait 10 ou 15 contacts distants de 1.5 mm l'un de l'autre (Dixi, Besançon, France. Pour les explications sur cette méthode, voir [5]). Pendant cette expérience, nous avons enregistré 126 sites de l'hémisphère gauche de chaque patient (figure 1). Ces sites, implantés pour des raisons thérapeutiques, comprenaient plusieurs régions précédemment observées pendant les tâches de transformation verbale [13] [7]. Les essais montrant des activités épileptiques ont été supprimés de nos analyses.

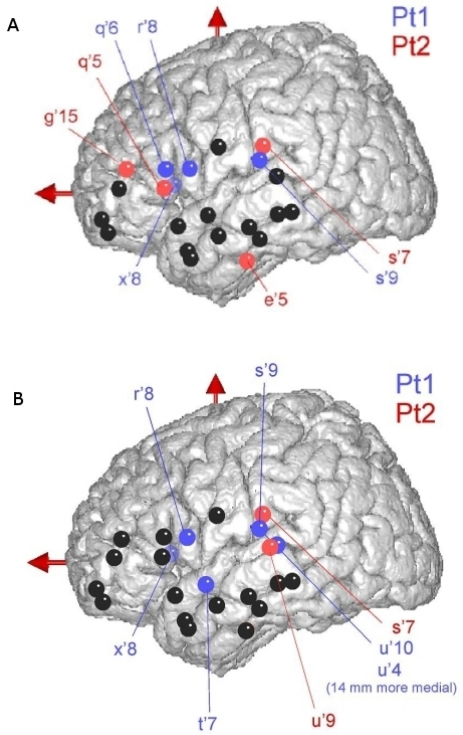

Figure 1: Electrodes implantées pour les patients Pt1 et Pt2. A : condition ENDO, B : condition EXO. Voir tableau 1 pour la localisation des électrodes actives.

Conditions expérimentales De manière à évaluer les activations cérébrales spécifiquement associées aux transformations verbales, nous avons utilisé deux conditions que nous appelons la condition ENDO et la condition EXO. La condition ENDO est la condition de transformation verbale proprement dite, avec des changements perceptifs spontanés ou endogènes : les sujets écoutaient des séquences /pata/ et /tapa/ en boucle et ils signalaient leurs changements perceptifs en appuyant sur un bouton. Dans la condition EXO, les changements perceptifs étaient dus aux changements exogènes dans les stimuli. Dans cette condition, nous avons demandé aux sujets d'écouter des séquences de type /...papapa...tatata.../. Ils appuyaient sur un bouton s'ils percevaient des changements auditifs de /pa/ à /ta/ ou vice versa.

Cette dernière condition permettait de séparer les activités cérébrales dues à l'appui sur le bouton (activités communes dans les deux conditions) et celles dues aux transformations verbales dans la condition ENDO. De plus, les temps de réaction des sujets ont été estimés à l'aide de la condition EXO. Les deux sujets ont effectué la condition EXO avant la condition ENDO.

Stimuli Un ensemble de séquences /pa/ et /ta/ a été enregistré puis numérisé sur 16 bits à une fréquence d'échantillonnage de 48 kHz. Elles ont été contrôlées pour être égalisées au niveau des caractéristiques du signal acoustique (formants de la voyelle, décours temporels de l'intensité et de F0, durées des composantes segmentales). Les séquences /pata/ et /tapa/ ont été construites à l'aide des séquences /pa/ et /ta/ avec un intervalle inter-stimuli [ISI] de 100 ms. La durée des séquences /pa/ et /ta/ était ainsi de 250 ms et celle des séquences /pata/ et /tapa/ était de 500 ms. Pour la condition ENDO, les séquences /pata/ et /tapa/ étaient répétées chacune 300 fois (150 s). Pour la condition EXO, nous avons répété 600 fois les séquences /pa/ et /ta/ d'une durée aléatoire entre 4 s et 8 s pour obtenir des stimuli de la forme /...papapa...tatata.../.

Analyse temps-fréquence Les analyses temps-fréquence ont été effectuées à l'aide du logiciel ELAN-Pack développé au laboratoire INSERM U281, Lyon, France. Pour les deux conditions ENDO et EXO, les périodes d'une seconde avant l'appui sur le bouton ont été comparées avec les périodes neutres pendant lesquelles les sujets ne signalaient aucun changement perceptif. Ces régions neutres ont été choisies au moins une seconde avant et une seconde après les instants d'appui sur le bouton. Nous avons utilisé la fenêtre temps-fréquence $[200ms \times 8Hz]$ pour paver la région -1000 ms à 0 ms avant l'appui sur le bouton en temps et de 1 Hz à 160 Hz en fréquence. Un test Mann-Whitney a été effectué dans cette région pour chaque fenêtre par rapport à la même fréquence dans les régions neutres. Les tests multiples ont été corrigés en utilisant la correction de Bonferroni.

2.2. Résultats

Résultat comportemental Les temps de réaction des sujets ont été calculés dans la condition EXO, en estimant la durée entre le changement auditif dans les stimuli et la détection des sujets (l'appui sur le bouton). La moyenne de ces durées était de 334($\pm$87) ms pour le patient Pt1 et de 601($\pm$371) ms pour le patient Pt2.

Dans la condition ENDO, le nombre total des transformations rapportées était de 70 pour Pt1 et de 58 pour pt2. La moyenne de stabilité de chaque percept était de 3.74($\pm$3.54) s et de 4.86($\pm$2.48) s respectivement pour les patients Pt1 et Pt2.

Résultat iEEG Le tableau 1 présente les électrodes montrant les activités les plus importantes dans la bande gamma dans les conditions ENDO et EXO (par rapport aux périodes neutres). Dans la condition ENDO, ces activités étaient 800-300 ms avant l'appui sur le bouton alors que les activités dans la condition EXO étaient principalement dans l'intervalle 200-0 ms par rapport à cette référence (figure 2).

Table 1: Les électrodes montrant les activités les plus importantes en bande gamma.

Condition ENDO

	Site	Localisation
Pt1	s'9	Lobule pariétal inférieur (BA40)
Pt1	r'8	Gyrus frontal inférieur (BA44/BA6)
Pt1	q'6	Gyrus frontal inférieur (BA44)
Pt1	x'8	Gyrus antérieur brevis de l'insula
Pt2	s'7	Lobule pariétal inférieur (BA40)
Pt2	g'15	Gyrus frontal inférieur (BA45/46)
Pt2	q'5	Gyrus frontal inférieur (BA45)
Pt2	e'5	Gyrus fusiforme (BA36)

Condition EXO

	Site	Localisation
Pt1	s'9	Lobule pariétal inférieur (BA40)
Pt1	r'8	Gyrus frontal inférieur (BA44/BA6)
Pt1	x'8	Gyrus antérieur brevis de l'insula
Pt1	t'7	Partie antérieure du gyrus temporal supérieur (BA41)
Pt1	u'4	Gyrus temporal supérieur (BA41) et Gyrus de Heschl
Pt1	u'10	Partie postérieure du gyrus temporal supérieur (BA42)
Pt2	u'9	Partie postérieure du gyrus temporal supérieur (BA42)
Pt2	s'7	Lobule pariétal inférieur (BA40)

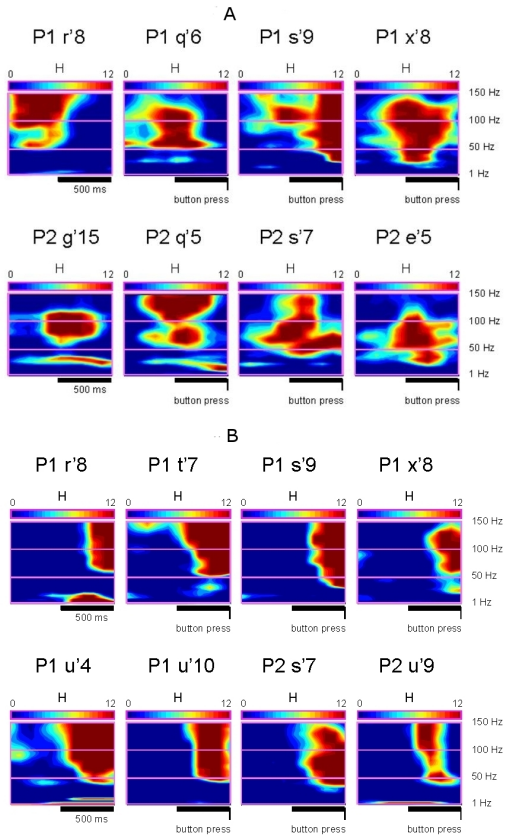

Figure 2: Les représentations temps-fréquence pour les électrodes montrant les activités les plus importantes en bande gamma dans les deux conditions ENDO (A) et EXO (B). La localisation des électrodes est notée dans le tableau 1.

3. Discussion

Comme nous avons eu un nombre limité de sujets, nous concentrons notre discussion sur les régions actives pour les deux patients. Dans la condition de détection de changement auditif (condition EXO), nous avons trouvé des activités gamma dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur gauche et dans une moindre mesure, dans le gyrus supramarginal gauche pour les deux patients. Le gyrus temporal supérieur gauche a été observé actif dans de différentes tâches de la perception de la parole (par exemple : [17]) et aussi pour la détection de changement auditif (oddball) [10]. Cette littérature est cohérente avec la tâche demandée dans cette condition et avec notre résultat. Les activités dans le gyrus supramarginal ont été proposées pour la mémoire phonologique [4] et le jugement phonologique [12]. Nous ne pouvons pas préciser, parmi ces propositions, quel rôle jouent les zones pariétales dans cette condition.

Dans la condition de transformation verbale (condition ENDO), les activités gamma ont été trouvées dans deux régions, le gyrus frontal inférieur gauche et le gyrus supramarginal gauche, 800 à 300 ms avant l'appui sur le bouton pour les deux patients. Nous interprétons ce résultat principalement dans le domaine du traitement de la parole (section 3.1) et en second lieu, selon la littérature sur le couplage pariéto-frontal (section 3.2).

3.1. Le circuit dorsal de traitement de la parole

Notre résultat dans la condition ENDO est cohérent avec plusieurs études en neuro-imagerie sur la perception de la parole qui montrent des activités dans l'hémisphère gauche dans le gyrus temporal supérieur, le lobule pariétal inférieur et le gyrus frontal inférieur (pour une synthèse voir [3]). Récemment, Hickok et Poeppel ont proposé un modèle cortical de traitement de la parole qui consiste en deux circuits, ventral et dorsal. Selon leur modèle, le circuit ventral effectue les traitements sur les signaux acoustiques pour les comprendre (son vers signification) tandis que le circuit dorsal fait une translation du son vers l'action. Dans le circuit dorsal, le lobule pariétal inférieur joue le rôle d'une interface sensorimotrice qui traduit les représentations auditives dans les zones temporales vers les représentations articulatoires dans le gyrus frontal inférieur [3]. En accord avec cette hypothèse et conformément aux activités précédemment observées en IRMf [13][7], les activités pariéto-frontales dans notre étude proposent ainsi l'implication des régions motrices de la parole dans notre tâche de transformation verbale. La précision temporelle de l'iEEG permet de mettre en évidence le rôle du circuit pariéto-frontal dans la prise de décision et l'émergence d'un nouveau percept et suggère ainsi le rôle du couplage perceptuo-moteur classiquement associé à ce circuit dorsal dans cette émergence.

3.2. Le mécanisme général de la prise de décision

Plusieurs études en neuro-imagerie ont trouvé les zones pariétales et frontales actives pendant les tâches de perception multistable en vision (par exemple [9] et [18]). Ces activités pariéto-frontales ont été associées à la conscience visuelle qui fait partie intégrante du phénomène de multistabilité [9]. Dans ce cadre, notre résultat pourrait montrer que la perception multistable en vision et en parole partagent certains mécanismes de base par exemple la conscience et la prise de décision impliquées dans l'émergence de nouveaux percepts dans les deux modalités.

Le couplage pariéto-frontal a été également observé dans les tâches sur l'attention, la mémoire de travail et la mémoire épisodique. Ce couplage a été proposé comme jouant un rôle dans l'intégration de différentes représentations présentes pendant la réalisation de différentes tâches cognitives [11]. Récemment, Erikson et collègues ont proposé que les régions frontales interagissent avec les régions spécifiques postérieures afin de produire la conscience dans différentes modalités sensorielles [1]. Nos travaux futurs visent à tenter d'éclaircir l'éventuel lien entre notre résultat en parole et le couplage pariéto-frontal observé dans les tâches citées ci-dessus.

4. Remerciement

Nous remercions les deux patients pour leur contribution à la réalisation de cette étude et Christian Abry, Vincent Gracco et Pascale Tremblay pour leurs commentaires sur ce travail.

Références

[1] J. Eriksson, A. Larsson, K.R. Ahlstrom, and L. Nyberg. Similar Frontal and Distinct Posterior Cortical Regions Mediate Visual and Auditory Perceptual Awareness. *Cerebral Cortex*, 17(4) :760–765, 2007.

[2] P. Fries, D. Nikolić, and W. Singer. The gamma cycle. *Trends in Neurosciences*, 30(7) :309–316, 2007.

[3] G. Hickok and D. Poeppel. The cortical organization of speech processing. *Nat Rev Neurosci*, 8(5) :393–402, 2007.

[4] G.D. Honey, E.T. Bullmore, and T. Sharma. Prolonged Reaction Time to a Verbal Working Memory Task Predicts Increased Power of Posterior Parietal Cortical Activation. *Neuroimage*, 12(5) :495–503, 2000.

[5] P. Kahane, L. Minotti, D. Hoffmann, J. Lachaux, and P. Ryvlin. Invasive EEG in the definition of the seizure onset zone : depth electrodes. In *Handbook of clinical neurophysiology*, volume 3, pages 109–33, 2004.

[6] J. Kaiser, I. Hertrich, H. Ackermann, K. Mathiak, and W. Lutzenberger. Hearing Lips : Gamma-band Activity During Audiovisual Speech Perception. *Cerebral Cortex*, 15(5) :646–653, 2005.

[7] H.M. Kondo and M. Kashino. Neural mechanisms of auditory awareness underlying verbal transformations. *NeuroImage*, 36(1) :123–130, 2007.

[8] J.P. Lachaux, E. Rodriguez, J. Martinerie, C. Adam, D. Hasboun, and F.J. Varela. A quantitative study of gamma-band activity in human intracranial recordings triggered by visual stimuli. *European Journal of Neuroscience*, 12(7) :2608–2622, 2000.

[9] E.D Lumer, K.J. Friston, and G. Rees. Neural Correlates of Perceptual Rivalry in the Human Brain. *Science*, 280(5371) :1930–1934, 1998.

[10] R. Näätänen. The perception of speech sounds by the human brain as reflected by the mismatch negativity (MMN) and its magnetic equivalent (MMNm). *Psychophysiology*, 38(01) :1–21, 2001.

[11] H.R. Naghavi and L. Nyberg. Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness : Shared demands on integration ? *Consciousness and Cognition*, 14(2) :390–425, 2005.

[12] L. Romero, V. Walsh, and C. Papagno. The Neural Correlates of Phonological Short-term Memory : A Repetitive Transcranial Magnetic Stimulation Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(7) :1147–1155, 2006.

[13] M. Sato, M. Baciu, H. Loevenbruck, J.L. Schwartz, M.A. Cathiard, C. Segebarth, and C. Abry. Multistable representation of speech forms : a functional MRI study of verbal transformations. *NeuroImage*, 23(3) :1143–1151, 2004.

[14] M. Sato, A. Basirat, and J.L. Schwartz. Visual contribution to the multistable perception of speech. *Perception & Psychophysics*, 69(8) :1360–1372, 2007.

[15] M. Sato, J.L. Schwartz, C. Abry, M.A. Cathiard, and H. Lœvenbruck. Multistable syllables as enacted percepts : A source of an asymmetric bias in the verbal transformation effect. *Perception & Psychophysics*, 68(3) :458–474, 2006.

[16] M. Sato, N. Vallee, J.L. Schwartz, and I. Rousset. A Perceptual Correlate of the Labial-Coronal Effect. *Journal of Speech, Language and Hearing Research*, 50(6) :1466, 2007.

[17] S.K. Scott, C.C Blank, S. Rosen, and R.J.S. Wise. Identification of a pathway for intelligible speech in the left temporal lobe. *Brain*, 123(12) :2400–2406, 2000.

[18] P. Sterzer, M.O. Russ, C. Preibisch, and A. Kleinschmidt. Neural Correlates of Spontaneous Direction Reversals in Ambiguous Apparent Visual Motion. *Neuroimage*, 15(4) :908–916, 2002.

[19] M.R. Warren and R.L. Gregory. An auditory analogue of the visual reversible figure. *American Journal of Psychology*, 71 :612–613, 1958.