



**HAL**  
open science

# Dynamique de la construction de la perception auditive consciente : Aspects électrophysiologiques et corrélats informationnels neuronaux

Alexandre Veyrie

► **To cite this version:**

Alexandre Veyrie. Dynamique de la construction de la perception auditive consciente : Aspects électrophysiologiques et corrélats informationnels neuronaux. Sciences cognitives. Aix-Marseille Université, 2023. Français. NNT : . tel-04610664

**HAL Id: tel-04610664**

**<https://hal.science/tel-04610664v1>**

Submitted on 13 Jun 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université  
le 12 Mai 2023 par

## Alexandre VEYRIÉ

Dynamique de la construction de la perception auditive  
consciente : Aspects électrophysiologiques et corrélats  
informationnels neuronaux

### Discipline

Biologie santé

### Spécialité

Neurosciences

### École doctorale

ED 62 Sciences de la Vie et de la Santé

### Laboratoire/Partenaires de recherche

ONERA - Office National des Études sur  
les Recherches Aérospatiales  
Équipe ICNA - Ingénierie Cognitive et  
Neurosciences Appliquées  
LNC - Laboratoire de Neurosciences Cognitives  
Équipe DNA - Dynamique Neuronale et Audition

### Composition du jury



Nathan FAIVRE Chargé de Recherche	Rapporteur CNRS, LPNC
Alexandre ZÉNON Chargé de Recherche	Rapporteur CNRS, INCIA
Frédéric ALEXANDRE Directeur de Recherche	Examineur CNRS, IMN
Mireille BONNARD Directrice de Recherche	Présidente du jury CNRS, INS
Laurent PEZARD Professeur des Universités	Directeur de thèse CNRS, LNC
Jean-Christophe SARRAZIN Ingénieur de Recherche	Co-Directeur de thèse ONERA

# Affidavit

Je soussigné, Alexandre Veyrié, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Laurent Pezard et Jean-Christophe Sarrazin, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Marseille le 15/11/2022



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

# Liste de publications

## Liste des publications réalisées dans le cadre du projet de thèse :

1. Veyrié, A. ; Noreña, A. ; Sarrazin, J.C. and Pezard, L. Investigating the influence of masker and target properties on the dynamics of perceptual awareness. PLOS ONE, 2023, 8, 3, e0282885
2. Veyrié, A., Noreña, A., Sarrazin, J.C. and Pezard, L. Information Theoretic Approaches of EEG Correlates of Auditory Perceptual Awareness under Informational Masking. Biology, Submitted.

# Résumé

Dans le cadre de situations opérationnelles en aéronautique, un pilote peut ne pas percevoir une alarme sonore pourtant bien au-dessus du seuil de détection, engendrant ainsi un risque important pour la sécurité des opérations aériennes. Détecter une cible auditive d'intérêt représente un phénomène de perception auditive consciente, basé sur une analyse de la scène auditive. Actuellement, un défi majeur consiste à pouvoir aider au diagnostic et à la prédiction de l'accès conscient et à la dynamique de sa construction au moyen de marqueurs physiologiques. En vue de fournir des neurofeedbacks aux pilotes dans les futurs neuro-cockpits, il est nécessaire de caractériser la perception à des niveaux comportementaux et électrophysiologiques. L'objectif de cette thèse a donc été d'étudier la pertinence de certains indicateurs des propriétés de l'activité cérébrale dans la caractérisation de la perception auditive consciente. Ce travail a cherché à caractériser la dynamique de la construction de la perception auditive consciente à travers des aspects comportementaux, électrophysiologiques et des corrélats informationnels neuronaux macroscopiques. Pour y parvenir, nous avons étudié la conscience perceptive auditive chez l'être humain adulte sain sur la base d'expérimentations de psychologie expérimentale et d'électroencéphalographie dans une situation de masquage informationnel. Nous avons réalisé deux études expérimentales, l'une comportementale et l'autre électrophysiologique. La première étude nous a permis de montrer qu'il est possible : i) d'étudier l'influence de facteurs du stimulus sur la construction de la dynamique de la conscience perceptive dans le masquage informationnel spécifiquement à l'aide de modèles d'analyse de données de temps à l'évènement (ou modèles de données de survie) ; et ii) d'utiliser des combinaisons spécifiques de facteurs du stimulus auditif afin de « régler » cette dynamique et de permettre l'examen des processus cognitifs et neuronaux sous-jacents. En utilisant ces combinaisons, la seconde étude nous a permis de montrer : i) une reproduction des corrélats neuronaux de potentiels liés à l'évènement issus de la littérature de la perception auditive consciente dans le masquage informationnel ; et que, la perception auditive consciente entraîne ii) une modification du contenu en information et en complexité du signal neuronal ; iii) une modification des patterns de transmission de l'information au sein de réseaux cérébraux avec notamment la présence d'un centre informationnel pariétal postérieur vers lequel se dirige de l'information et enfin iv) une hausse de l'intégration de l'information au sein des cortex auditifs. Plusieurs indicateurs issus de ce travail pourront être utilisés pour caractériser l'accès conscient d'une cible auditive et ainsi apporter des solutions au problème de l'absence de perception de l'alarme sonore par un pilote.

Mots clés : Audition, Perception, Dynamique, Information, Électrophysiologie

# Abstract

In some operational situations in aeronautics, a pilot may not perceive an audible alarm even though it is well above the detection threshold, thus creating a significant risk for the safety of air operations. Detecting an auditory target of interest is a phenomenon of conscious auditory perception, based on an analysis of the auditory scene. Currently, a major challenge is to be able to assist in the diagnosis and prediction of the conscious access and its construction dynamics by means of physiological markers. In order to provide neurofeedbacks to pilots in future neurocockpits, it is necessary to characterize perception at behavioral and electrophysiological levels. The objective of this thesis was therefore to study the relevance of some indicators of brain activity properties in the characterization of conscious auditory perception. This work sought to characterize the dynamics of the construction of conscious auditory perception through behavioral, electrophysiological and macroscopic neural informational correlates. To achieve this, we studied auditory perceptual awareness in healthy adult humans based on experimental psychology and electroencephalography experiments in an informational masking situation. We conducted two experimental studies, one behavioral and the other electrophysiological. The first study allowed us to show that it is possible: i) to study the influence of stimulus factors on the construction of perceptual awareness dynamics in informational masking specifically using time-to-event data analysis models (or survival data models); and ii) to use specific combinations of auditory stimulus factors to "tune" these dynamics and allow the examination of underlying cognitive and neural processes. Using these combinations, the second study allowed us to show: (i) a reproduction of the neural correlates of event-related potentials from the literature of conscious auditory perception in informational masking; and that, conscious auditory perception leads to (ii) a modification of the information content and complexity of the neural signal; (iii) a modification of information transmission patterns within brain networks with notably the presence of a posterior parietal informational center to which information is directed and finally (iv) an increase in information integration within auditory cortices. Several indicators resulting from this work could be used to characterize the conscious access of an auditory target and thus bring solutions to the problem of the absence of perception of the sound alarm by a pilot.

Keywords: Audition, Perception, Dynamics, Information, Electrophysiology

# Remerciements

Merci en premier lieu à ma Famille, mère et père, frère et soeur, oncle, tante, cousins et cousines avec leurs pitchous respectifs. Vous avez toujours été là, et m'avez soutenu sans conditions. J'espère que ce travail de thèse pourra vous apporter quelque chose. Sachez qu'il n'a pu voir le jour que par votre amour.

Laurent, merci pour avoir été un homme bienveillant, profondément humain et d'une très haute rigueur. Merci de m'avoir fait confiance une nouvelle fois et de m'avoir amené et accompagné jusqu'au bout de ce long tunnel. Merci pour m'avoir transmis et partagé autant de connaissances qui, j'espère me seront utiles pour la suite. En fait, merci pour avoir façonné certaines facettes de mon prisme.

Jean-Christophe et Bruno, merci de m'avoir accepté en thèse avec vous au sein de l'ONERA et de m'avoir accompagné. Merci pour les nombreuses discussions ainsi que pour le matériel mis à disposition qui ont également permis de développer ce prisme.

Je remercie sincèrement les membres rapporteurs, examinateur et examinatrice de ce jury de thèse. Mme Mireille Bonnard, Mr Alexandre Zénon, Mr Nathan Faivre et Mr Frédéric Alexandre, merci à vous d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Arnaud, merci pour avoir été là depuis si longtemps maintenant. Tes conseils sont quelques choses de très précieux, j'en suis conscient.

Merci à mes amis, ceux qui m'ont apporté leur soutien pendant toutes ces années, et avec qui j'ai passé tellement de temps que les liens tissés se sont matérialisés. Antoine, Joris, Mathias, Mehdi, Quentin, Jay Geo, Mimou, Mathieu, Coom et Sarah, Nico, Hugo, Bastou, Nini, Sacha.

Merci aux différents collègues doctorants et doctorantes de l'ONERA et du LNC, avec vous j'ai passé beaucoup de moments vraiment cools :D

Merci à certains collègues pour leur présence et leur aide spécifique par moment. Je pense notamment à Bertille pour m'avoir familiariser avec EPrime et pas que. Merci à Mickou, Flo and Flo, Raphi, François, Mathieu, Quentin, Gemma, Adrien, Emma, Anne-Laure, Kelly, Marin and Marine, Olivier, Jérôme, Nico P., Vinay, Falco, Elza, et plein d'autres. Merci à Andréa pour la mise à disposition des données. Merci beaucoup Simon pour ton aide sur les serveurs de calcul et codes shell. Merci beaucoup Loïc, Jean-Luc, Philippe, Greg, Patrick, Fabrice, Nico M., Christian et Nawfel pour les aides

techniques et maintenances info en tout genre.

Merci aux membres des équipes RH qui facilitent tellement de choses : Francine, Christelle, Corinne, Paolo, Dominique, Nadia, Mme Aufray, merci beaucoup :)

Merci à tous les Sujets (Humains avant tout) ayant participé aux différentes manip.

Merci également à Mme Lavergne.

Merci Aïsha.

Merci Soumaya.

Enfin, merci à tous ceux que j'oublie.



# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>1</b>
Contexte opérationnel . . . . .	1
Problématiques opérationnelles . . . . .	5
Objectifs expérimentaux . . . . .	7
Organisation du document . . . . .	9
<b>I Contexte théorique et scientifique</b>	<b>11</b>
<b>1 Perception auditive consciente et ses corrélats neuronaux</b>	<b>13</b>
1.1 Système auditif et traitement de l'information auditive . . . . .	13
1.1.1 Système auditif périphérique . . . . .	13
1.1.2 Système auditif central . . . . .	18
1.2 Analyse de la scène auditive et masquage auditif . . . . .	21
1.2.1 Analyse de la scène auditive . . . . .	21
1.2.2 Les différents types de masquage auditif . . . . .	24
1.2.2.1 Masquage énergétique . . . . .	24
1.2.2.2 Masquage informationnel . . . . .	25
1.2.3 Facteurs influençant le masquage informationnel . . . . .	26
1.2.3.1 Incertitude . . . . .	26
1.2.3.2 Similarité . . . . .	28
1.2.3.3 Variabilité inter-individuelle . . . . .	29
1.3 Perception consciente et modèles de conscience . . . . .	30
1.3.1 Conscience, perception consciente et multistabilité du percept . . . . .	30
1.3.2 Les modèles de la conscience . . . . .	32
1.3.2.1 Théorie de l'espace de travail global . . . . .	33
1.3.2.2 Théorie des récurrences locales . . . . .	34
1.3.2.3 Théorie de l'hypothèse du noyau dynamique . . . . .	35
1.3.2.4 Théorie de l'information intégrée de la conscience . . . . .	35
1.4 Perception auditive consciente et ses corrélats neuronaux . . . . .	37
1.4.1 Étude de la perception auditive consciente . . . . .	37
1.4.2 Corrélats neuronaux de la perception auditive consciente . . . . .	39
1.4.2.1 Potentiels liés à la perception auditive consciente . . . . .	39
1.4.2.2 Localisations et événements liés à la perception auditive consciente . . . . .	41
1.4.2.3 Processus «top-down» / «bottom-up» et orientation de l'attention . . . . .	44
1.4.2.4 Intégration et traitement cérébral distribué . . . . .	46
1.4.2.5 Taux de tonalités cibles et réponses neurales . . . . .	48
1.4.2.6 Report conscient de la ségrégation des flux cible/masqueur ou de la détection d'un pattern ? . . . . .	49
1.5 Conclusion . . . . .	51

<b>2</b>	<b>Méthodes de caractérisation de la dynamique cérébrale associée à la conscience</b>	<b>53</b>
2.1	Théorie de l'information et mesures associées	54
2.1.1	Théorie de l'information	54
2.1.2	Mesures de la théorie de l'information	55
2.1.2.1	Entropie	55
2.1.2.2	Entropie jointe	55
2.1.2.3	Entropie conditionnelle	55
2.1.2.4	Entropie relative	56
2.1.2.5	Information mutuelle	56
2.1.2.6	Entropie de transfert	58
2.1.3	Mesures d'entropie et de complexité du signal	59
2.1.3.1	Mesures d'entropie	60
2.1.3.2	Mesures de complexité	62
2.1.4	Études comparatives de différentes mesures du signal	64
2.2	Théorie de l'information intégrée	66
2.2.1	Théorie et aspects fondamentaux	66
2.2.1.1	Formalisme	66
2.2.1.2	Informations intrinsèque et extrinsèque	66
2.2.1.3	Contraintes théoriques pour une mesure d'information intégrée	68
2.2.1.4	Partition d'information minimale	68
2.2.2	Mesures et études expérimentales de la TII	70
2.2.2.1	Mesures d'information intégrée	70
2.2.2.2	Études expérimentales de la TII	71
2.3	Conclusion	75
<b>II</b>	<b>Contribution expérimentale</b>	<b>77</b>
<b>3</b>	<b>Masquage informationnel et analyses de données</b>	<b>79</b>
3.1	Construction des stimuli	80
3.2	Analyses de survie des temps de détection	82
3.2.1	Objectifs et fondements	82
3.2.2	Modèles de survie	86
3.2.3	Modèle de régression à risques proportionnels de Cox	86
3.2.4	Modèle de Cox avec effets mixtes : «Modèle à fragilité»	88
<b>4</b>	<b>Étude 1 : Influence des paramètres de la cible et du masqueur dans le MI</b>	<b>91</b>
4.1	Matériel et Méthodes	92
4.1.1	Participants	92
4.1.2	Stimuli	92
4.1.3	Procédure	94
4.1.4	Expériences	95
4.1.5	Analyses	95
4.2	Résultats expérimentaux	96
4.2.1	Expérience I	96
4.2.2	Expérience II	98
4.2.3	Expérience III	100
4.2.4	Résumé	101
4.3	Discussion	102

4.4	Conclusion	107
<b>5</b>	<b>Étude 2 : Caractérisation électrophysiologique de la perception consciente dans le MI</b>	<b>109</b>
5.1	Matériel et Méthodes	111
5.1.1	Participants	111
5.1.2	Stimuli	111
5.1.3	Procédure	111
5.1.4	Enregistrements EEG	113
5.1.5	Traitements et analyses des enregistrements EEG	113
5.2	Résultats comportementaux	114
5.3	Corrélat neuronal ERPs dans le MI	118
5.3.1	Analyses	119
5.3.2	Résultats	125
5.3.2.1	Composante ARN	126
5.3.2.2	Composante P300	131
5.3.3	Synthèse et discussion sur les analyses des ERPs	132
5.4	Contenu informationnel et complexité de l'EEG dans le MI	135
5.4.1	Prétraitement et agrégation des électrodes	136
5.4.2	Analyses statistiques	137
5.4.3	Algorithmes de calcul des mesures d'entropie et de complexité	138
5.4.3.1	Mesures d'entropie	138
5.4.3.2	Mesures de complexité	141
5.4.4	Résultats des mesures d'entropies	145
5.4.5	Résultats des mesures de complexité	152
5.4.6	Synthèse et discussion pour les mesures d'entropie et de complexité	161
5.5	Transmission de l'information à l'échelle cérébrale dans le MI	165
5.5.1	Procédure	166
5.5.1.1	Prétraitement	166
5.5.1.2	Tests statistiques par permutation de clusters non-paramétriques	166
5.5.2	Algorithmes de calcul	167
5.5.3	Résultats des analyses sur les mesures de transfert d'information	169
5.5.4	Synthèse et discussion pour les mesures de transfert d'information	172
5.6	Intégration de l'information dans le MI	174
5.6.1	Mesures d'information intégrée	175
5.6.2	Procédure	177
5.6.2.1	Prétraitement et traitement	177
5.6.3	Analyses statistiques	178
5.6.4	Résultats	178
5.6.4.1	Cluster Temporal	178
5.6.4.2	Cluster Sagittal	184
5.6.5	Synthèse et discussion pour les mesures d'information intégrée	189
5.7	Conclusion	192
<b>III</b>	<b>Discussion générale, limites et perspectives</b>	<b>195</b>
<b>6</b>	<b>Discussion générale, limites et perspectives</b>	<b>197</b>
6.1	Rappel des objectifs de la thèse	197
6.2	Influence des paramètres de la cible et du masqueur (Étude I)	198

6.3	Caractérisation électrophysiologique de la perception consciente (Étude II) . . . . .	202
6.3.1	Analyses des potentiels reliés à l'évènement . . . . .	202
6.3.2	Contenu informationnel et complexité du signal EEG . . . . .	205
6.3.3	Transmission de l'information . . . . .	208
6.3.4	Intégration de l'information . . . . .	210
6.4	Limites et perspectives associées à ce travail de thèse . . . . .	213
6.4.1	Sur le protocole psychoacoustique et le masquage informationnel . . . . .	213
6.4.2	Sur le report de la perception consciente . . . . .	214
6.4.3	Sur le protocole EEG et les mesures utilisées . . . . .	214
<b>7</b>	<b>Conclusion</b>	<b>219</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>223</b>
	<b>Liste des figures</b>	<b>252</b>
	<b>Liste des tableaux</b>	<b>253</b>

# Introduction

---

## Contexte opérationnel

En 2017, le Réseau de Sécurité de l'Aviation <sup>1</sup> a enregistré plus de 36 millions de vols d'avions dans le monde, soit l'équivalent de plus d'un vol chaque seconde, réalisés par quelques 27 000 avions de ligne. Actuellement, on dénombre plus de 15 000 aéroports dans le monde et environ 127 passagers prennent l'avion par aéroport chaque seconde selon le Groupe d'Action du Transport Aérien <sup>2</sup>. En France, ce sont plus de 5 personnes qui s'envolent d'un aéroport français toutes les secondes, soit l'équivalent de près de 461 000 passagers chaque jour et 163 millions par an. L'Association Internationale du Transport Aérien <sup>3</sup> prévoit d'ici 2037 que le nombre de passagers à l'international pourrait doubler pour atteindre environ 8 milliards de voyageurs aériens. Elle prévoit également plus de 37 000 nouvelles livraisons d'avions neufs sur cette période, amenant une estimation de la flotte mondiale à plus de 50 000 avions en service.

Malgré ce grand nombre de vols, le transport aérien est actuellement considéré comme le mode de transport le plus sûr avec en moyenne un accident pour 7 millions de vols. Grâce aux progrès technologiques, à un savoir-faire aiguisé et à une réglementation de certification exigeante, les systèmes critiques en aéronautique sont dits «ultra-sûrs» (Amalberti, 1998). Bien que les systèmes critiques embarqués ne connaissent que très rarement de défaillances qui remettent en cause la sécurité, la question de l'automatisation a été soulevée très tôt en aéronautique. Ainsi, depuis l'avènement des commandes électriques sur les avions de ligne vers la fin des années 1980, la place de l'humain a fondamentalement changé dans les cockpits. Les pilotes ont rapidement reconnu l'instabilité de leur appareil et leur difficulté à gérer l'ensemble des paramètres de vol. Le développement d'aides au pilotage est donc devenu une nécessité avec l'évolution technologique et l'utilisation croissante de l'automatisation. Le pilote n'agit plus désormais stricto sensu sur les commandes de vol et a été mis en retrait des fonctions de contrôle manuel des systèmes. Parmi elles, on note la planification des procédures, la prise de décision, la sélection des actions à venir et l'implémentation de stratégies au long cours (Moray, 1986; Bainbridge, 1983).

De fait, cet éloignement du pilote a eu des conséquences sur les performances et cette nouvelle attribution des tâches a forcé les pilotes à adapter leurs routines et leurs compétences (Somon, 2018).

---

1. Aviation Safety Network. L'ASN est une initiative privée et indépendante fondée en 1996 par Harro Ranter. Disponible en ligne depuis janvier 1996, l'ASN couvre les accidents et les questions de sécurité concernant les avions de ligne, les avions de transport militaire et les avions d'affaires. La base de données de sécurité de l'ASN contient des descriptions détaillées de plus de 20 300 incidents, détournements d'avions et accidents. Leur déclaration de mission est : «Fournir à toute personne ayant un intérêt (professionnel) pour l'aviation des informations actualisées, complètes et fiables faisant autorité sur les accidents d'avions de ligne et les questions de sécurité».

2. Air Transport Action Group. L'ATAG est une association à but non lucratif qui représente tous les secteurs du transport aérien. L'ATAG fournit une plateforme financée par ses membres permettant au secteur de l'aviation commerciale de travailler ensemble sur les questions de durabilité à long terme. L'ATAG compte quelque 40 membres dans le monde tels que des aéroports, des compagnies aériennes, des fabricants de pièces, des prestataires de services de navigation aérienne, etc.

3. International Air Transport Association. L'IATA est la principale association professionnelle des compagnies aériennes du monde entier. Elle représente quelques 290 compagnies aériennes, soit 83% du trafic aérien total. Elle soutient de nombreux domaines de l'activité aéronautique et aide à formuler la politique de l'industrie sur les questions essentielles de l'aviation.

Les fonctions de contrôle manuel se sont transformées en de la supervision/compréhension des actions du système, de la vérification d'états et une reprise en main uniquement lors d'urgences (Moray, 1986; Sheridan and Verplank, 1978). Le pilote est ainsi devenu un véritable superviseur qui gère un système de plus en plus automatisé et complexe, dont il assume la responsabilité en liaison avec les autres acteurs de l'espace aérien. La sécurité inhérente à la maîtrise de tels systèmes complexes dépend en premier lieu de la capacité du pilote à réagir rapidement et correctement à la situation. Les opérations se font bien souvent dans un environnement dynamique incertain, où les décisions doivent être prises de manière rapide, amenant le pilote à commettre des erreurs. Malgré ce risque, l'impact positif des différentes actions de l'opérateur humain couplé à la complexité des stratégies opérationnelles rendent impossible une automatisation complète de ces systèmes. La conception des systèmes interactifs est désormais centrée sur l'opérateur et les différents usages, et se nourrit du retour d'expérience.

Les innovations technologiques ayant conduit à l'amélioration de la sécurité aérienne rendent de plus en plus évidente la présence d'une responsabilité humaine dans les accidents aériens. En aviation civile ou militaire, les analyses révèlent que les responsabilités sont attribuables à l'opérateur humain dans 70 à 80 % des cas d'accidents (O'Hare et al., 1994; Shappell and Wiegmann, 2003). Ces statistiques sont à l'origine d'un nombre important d'études en facteurs humains depuis le début des années 1980. Une enquête a rapporté pas moins de six accidents aéronautiques majeurs liés à une incapacité à surveiller correctement le système automatisé et/ou les paramètres de vol (Billings, 1991). Les études scientifiques ont permis de nombreux progrès dans la compréhension des mécanismes à l'origine de l'erreur humaine. Les différentes approches proposées pour expliquer les causes de tels accidents mettent en avant l'importance des états cognitifs, perceptifs, attentionnels et de vigilance des opérateurs dans le risque d'erreur humaine.

En dépit de récents résultats, les risques d'erreurs humaines, en particulier ceux liés à des informations présentées mais insuffisamment intégrées, continuent de remettre en cause la sécurité aérienne. Le pilotage d'un avion nécessite des capacités de réflexion et de raisonnement «instinctives» et sollicite massivement les fonctions d'intégration de haut niveau pour traiter rationnellement le flux informationnel. La dimension cognitive de l'opérateur est omniprésente dans le domaine des systèmes aéronautiques et doit être prise en compte dans le renforcement de la performance et de la sécurité des systèmes. Ainsi, l'un des objectifs principaux de la recherche en aéronautique et en facteurs humains est d'améliorer la performance des systèmes et d'augmenter la sécurité en veillant à ce que l'humain puisse jouer son rôle exactement là où il est attendu. Un enjeu essentiel dans ce type de recherches est la compréhension des processus cognitifs mis en œuvre par l'opérateur en situation d'incertitude.

En aéronautique, l'environnement du pilote oriente les opérations, procédures et prises de décisions à engager en situation opérationnelle. L'une des sources pouvant conduire à d'importants risques pour la sécurité aérienne est la présence d'incertitude dans cet environnement. La façon dont le pilote perçoit les composantes de cet environnement, dynamique, bruité et incertain est essentielle pour lui permettre une analyse de situation décisionnelle critique. Une source d'incertitude non négligeable s'est révélée être la multiplicité des informations sonores dans le cockpit. Malgré des techniques d'isolation avancées utilisées pour diminuer la quantité de nuisance sonore dans le cockpit, ce dernier reste un environnement acoustique bruité présentant un niveau d'incertitude élevé (Rotger, 1997). Quatre sources sonores principales sont perceptibles à l'intérieur d'un avion à réaction : i) les fluctuations de pression dans la couche limite ; ii) les moteurs, qui produisent du bruit de jet et du bruit de soufflante transmis dans la cabine par voie aérienne ; iii) les vibrations transmises par voie structurale et enfin iv) les équipements de la cabine et du poste de pilotage (conditionnement d'air, système hydraulique, refroidissement des instruments d'avionique, évacuations sanitaires, etc...). À ces sources d'incertitude sonore multiples dans le cockpit viennent s'ajouter celles liées aux conditions météorologiques, aux différentes alertes auditives ou encore aux paroles des autres membres de l'équipage.

Les alertes auditives sont des indices acoustiques importants pour les tâches complexes de résolution de problèmes et de prise de décision effectuées par le pilote. En situation opérationnelle, il arrive que

les systèmes automatisés aient à prévenir le pilote de la survenue d'un problème imminent au sein de l'avion. Par exemple, l'implémentation du train d'atterrissage rétractable a nécessité la mise en place d'une alarme pour avertir le pilote en cas d'oubli de sortie du train. Un rôle principal des alertes auditives du poste de pilotage est d'attirer l'attention du pilote sur un événement particulier du système. La manière dont un pilote est alerté d'un état anormal du système vient influencer l'exécution des tâches ultérieures après la détection de l'alerte (Wickens and Hollands, 2000). Lors de la présentation d'une alerte, le pilote doit chercher à la reconnaître et à analyser sa signification par rapport aux informations présentées dans le poste de pilotage. De cette manière, le pilote pourra viser à résoudre toute condition d'exploitation anormale ou dangereuse (Peryer et al., 2005; Hawkins, 2017; Pritchett, 2017). Les alertes auditives sont connues pour présenter divers avantages dans les situations d'urgence par rapport aux stimuli visuels (Dehais et al., 2012; Scannella et al., 2013). En effet, elles fournissent des informations aux pilotes sans nécessiter de mouvements de la tête ou de l'œil (Edworthy et al., 1991). En outre, elles sont associées à des temps de réaction plus courts que les alertes visuelles (Stephan et al., 2000; Wheale, 1981).

Une analyse des rapports de sécurité aérienne a révélé qu'un nombre conséquent d'accidents est dû à un manque de réaction aux alarmes auditives (Bliss, 2003). L'absence de réaction lors de la présentation de telles alertes est, en conséquence, un risque majeur pour la sécurité aérienne (Bliss, 2003; Dehais et al., 2010, 2012; Scannella et al., 2013). Plusieurs explications ont été proposées pour expliquer l'absence de réaction aux alarmes auditives. La première impliquerait principalement le manque de fiabilité de ces systèmes d'alerte, susceptibles de provoquer un biais cognitif (Breznitz and Wolf, 1984; Wickens et al., 2009). Cela conduirait les pilotes à se méfier des alarmes (Shapiro, 1994; Song and Kuchar, 2001; Sorkin, 1988) notamment en condition de forte charge de travail (Bliss and Dunn, 2000; Dehais et al., 2012). Une deuxième explication porterait plus spécifiquement sur la nature agressive, distrayante et dérangeante des alarmes auditives (Doll et al., 1984; Edworthy et al., 1991). Cette nature serait à même de considérablement augmenter le niveau de stress du pilote lors des événements d'alerte (Peryer et al., 2005; Dehais et al., 2012). Dans de telles circonstances, les pilotes considèrent les alertes auditives comme une source d'irritation (Patterson, 1982). Si une alerte auditive agit comme un facteur de stress ou de confusion chez le pilote, ce dernier cherchera dans l'immédiat un moyen de faire taire le bruit plutôt que d'analyser sa signification et de résoudre les conditions de fonctionnement dangereuses.

Ces éléments ne sont cependant pas suffisants pour expliquer entièrement la perception erronée ou simplement la cécité perceptive du pilote vis-à-vis des alertes auditives critiques. Du moins, c'est ce que suggèrent les rapports d'analyses d'accidents (Bea, 1993; Bliss, 2003) et les données observées en simulateurs de vol (Dehais et al., 2012, 2014, 2017). Une recherche complémentaire a ainsi considéré le rôle des processus perceptifs et attentionnels engagés lors de la présentation d'alertes auditives. Un pilote en situation opérationnelle est susceptible d'éprouver de la difficulté à entendre, percevoir, ou intégrer à un niveau conscient une alerte auditive qui lui est présentée. Le fait qu'une information puisse apparaître hors de l'état attentionnel du sujet ou «cécité attentionnelle», a été mis en avant pour expliquer cette incapacité du pilote à prendre en compte les alertes auditives (Dehais et al., 2014, 2017, 2019; Scannella et al., 2013). Comme le vol est une activité multimodale sollicitant massivement le traitement visuel, ce phénomène est plus susceptible de se produire dans le cockpit, entraînant une négligence de l'alarme auditive (Scannella et al., 2018). L'effet de «canalisation attentionnelle» est très présent lors d'évènement relativement dangereux tel que la remise de gaz, puisqu'il demande une extrême concentration au pilote : le pilote est tellement focalisé dans son action qu'il ne perçoit quasiment plus le reste. De cette manière, certains sons attendus ou non peuvent dès lors ne pas atteindre la conscience (Dehais et al., 2017; Molloy et al., 2015; Macdonald and Lavie, 2011; Raveh and Lavie, 2015). Ainsi, l'environnement du pilote contribue à la capacité ou l'incapacité de ce dernier à pouvoir détecter et percevoir certains signaux critiques comme les alarmes auditives.

Dans le système auditif humain, la perception d'un signal sonore est basée sur un aspect de l'analyse de la scène auditive appelé ségrégation des flux auditifs (Bregman, 1994). Elle consiste à organiser les

entrées acoustiques provenant de multiples sources sonores en objets auditifs cohérents comme dans la situation classique de «Cocktail Party» (Cherry, 1953; McDermott, 2009). Cette situation représente celle où un système (*i.e.*, le pilote) doit ségréger une source sonore cible (*i.e.*, l'alarme) à partir d'une mixture acoustique (*i.e.*, l'environnement sonore incluant l'alarme). La capacité à percevoir un signal auditif est donc basée sur une prise de conscience subjective de l'individu d'un objet auditif de l'environnement.

La perception auditive consciente dépend fondamentalement d'une interaction fine entre des processus ascendants de saillance des caractéristiques de l'objet et des processus descendants de «canalisation» attentionnelle d'ordre plus centraux (Elhilali et al., 2009b). Certains sons saillants mais inattendus peuvent passer inaperçus dans des situations demandant une attention particulière (Cherry, 1953; Koreimann et al., 2014; Spence and Read, 2003; Vachon et al., 2011; Wood and Cowan, 1995). Les processus attentionnels permettent de mieux comprendre la perception consciente mais ne peuvent, à eux-seuls, en rendre compte puisque les propriétés de l'objet auditif peuvent faciliter ou non la construction d'un percept conscient. Le focus attentionnel et l'émergence des propriétés de l'objet auditif à la conscience d'un individu rendent sa perception dépendante de l'activité intégrée de toute une structure hiérarchique de traitement de l'information auditive. De fait, la cécité attentionnelle seule, peut ne pas être à même de rendre pleinement compte de l'incapacité du pilote à percevoir une alerte auditive dans le cockpit.

Depuis plusieurs décennies maintenant, l'étude du phénomène de la conscience a émergé comme un domaine de recherche légitime très attractif et actif. De plus en plus d'études se sont intéressées aux mécanismes sous-tendant la conscience (Cohen and Sweet, 2010; Dehaene and Changeux, 2011; Khamassi, 2021). De nombreuses expériences ont été réalisées pour comparer le cerveau et les comportements des sujets en état d'éveil normal et en cas de perte de conscience physiologique (par exemple, veille versus sommeil), pharmacologique (par exemple, l'anesthésie) et pathologique (par exemple, l'épilepsie). La conscience, en tant que notion protéiforme, a donné lieu à des définitions et des conceptions différentes (Dehaene and Changeux, 2011; Kleiner, 2020; Sattin et al., 2021; Taylor, 2011). Les modèles de la conscience se sont dès lors ancrés sur des théories issues des neurosciences et sur des outils de neuroimagerie pour permettre l'étude du substrat neuronal et de ses dynamiques en lien avec les états et les contenus de conscience (Aru et al., 2012; Dehaene and Changeux, 2011; Khamassi, 2021; Kleiner, 2020; Sattin et al., 2021; Tagliazucchi et al., 2013; Taylor, 2011; Yaron et al., 2021). Bien que les études sur la conscience aient grandement proliférées ces dernières décennies, l'impressionnante masse de littérature accumulée doit encore converger vers une théorie largement acceptée. En ce sens, la détermination des états et des contenus de conscience s'est avérée être un problème pratique et théorique difficile.

Aujourd'hui, la conscience peut être étudiée sur la base de ces différents états ainsi qu'au travers des contenus neuronaux associés aux processus cérébraux. L'immense majorité des travaux précédents portant sur la conscience s'est montrée limitée à une approche statique. La dynamique des processus d'accès amenant à une conscience de l'information n'ayant été que très peu prise en compte précédemment. Les mécanismes et processus associés à la conscience n'ont été étudiés principalement qu'en fonction de l'information présente à un instant donné. Cependant, ces processus et mécanismes conscients présentent des propriétés dynamiques fondamentales. Actuellement, il n'existe pas de consensus scientifique sur les mécanismes neuronaux propres à la prise de conscience et à sa construction dans le temps. Un défi majeur consiste dès lors à être capable de diagnostiquer un accès conscient sur la base de l'activité cérébrale d'un individu en étudiant la construction de cet accès sur le temps (Khamassi, 2021). Cette perspective est particulièrement critique dans le domaine médical, où certains patients sont dans des états de conscience modifiée tels que les coma, anesthésie et autres, et leur diagnostic est fondamental. Cependant, comme nous venons de le présenter, cet aspect est tout aussi critique dans le domaine aéronautique où le défaut de la prise de conscience d'une alarme sonore peut engendrer une faille critique majeure dans la sécurité (Bea, 1993; Bliss, 2003; Dehais et al., 2010, 2014, 2017, 2019; Scannella et al., 2013, 2018).

## Problématiques opérationnelles

Dans le milieu aéronautique, les évaluations en laboratoire ou en situation écologique permettent de caractériser certains types de comportements, d'analyser les interactions du pilote avec les systèmes et de détecter les difficultés rencontrées. Aujourd'hui, il existe un réel paradoxe auquel les concepteurs d'interfaces sont confrontés, soulevant une problématique actuelle (Dehais et al., 2010, 2014, 2017, 2019; Scannella et al., 2013, 2018), qui est de savoir :

### *Comment alerter un humain de son absence de réaction vis-à-vis d'une alerte présentée ?*

Pour apporter des réponses à cette problématique, la neuroergonomie<sup>4</sup> encourage la multidisciplinarité et la mise en œuvre de dispositifs d'imagerie cérébrale pour comprendre le fonctionnement cognitif dans des situations réelles complexes (Parasuraman and Rizzo, 2008). Elle ouvre ainsi des perspectives prometteuses pour répondre à de telles problématiques issues de la recherche opérationnelle. Dans les années à venir, la conception d'interfaces cerveau-machine (ICM) issues de la recherche opérationnelle prendra très vraisemblablement une part non-négligeable dans les systèmes à hauts risques. D'une part, les concepteurs devront s'assurer que les alertes présentées aux pilotes possèdent des caractéristiques appropriées permettant une compréhension rapide et précise. D'autre part, les feedbacks renvoyés aux pilotes par les différents systèmes devront être basés sur des caractéristiques pertinentes, robustes et fiables dans leurs capacités à indiquer les possibles défauts de perception du pilote.

Disposer de méthodes adéquates permettant une caractérisation pertinente de l'accès conscient sur la base de la dynamique de l'activité cérébrale recueillie au moyen d'outils de neuroimagerie fonctionnelle est fondamental. Le développement de technologies neuroadaptatives à partir d'ICM pour les neurocockpits de demain nécessite de s'intéresser profondément à de tels indicateurs dans leur capacité à caractériser l'accès conscient. Un accès à l'activité cérébrale fonctionnelle a été permis avec l'émergence et le développement de nouvelles technologies d'imagerie cérébrale (Cohen and Sweet, 2010). Parmi ces technologies, l'électroencéphalographie (EEG) enregistre directement et en temps réel l'activité électrique générée par le fonctionnement neuronal avec une excellente résolution temporelle, de l'ordre de la milliseconde. En outre, l'EEG est un outil de neuroimagerie qu'il est possible d'utiliser dans un cockpit. À ce titre, l'utilisation en temps réel d'indicateurs tels que des neuromarqueurs recueillis au moyen de tels outils de neuroimagerie fonctionnelle portatifs comme l'EEG est une perspective très intéressante. En effet, avertir directement l'opérateur qu'il n'a pas pris en compte un signal cible spécifique en provenance des systèmes de pilotage au moyen de neurofeedbacks est une solution pratique réelle aux problèmes de perception des alarmes. La base empirique d'une telle situation opérationnelle où le pilote présente l'incapacité à percevoir une alerte auditive amène à soulever une seconde problématique, à savoir :

### *Comment la dynamique du signal EEG macroscopique peut-elle caractériser l'accès conscient d'un signal auditif d'intérêt chez l'humain ?*

La situation opérationnelle pose le problème de l'accès à la conscience du percept auditif de l'alarme et nous avons vu qu'en cas de nonaccès, c'est un élément clé de la sécurité du vol. Permettre une meilleure caractérisation de cette dynamique d'accès à la conscience d'un percept auditif chez l'humain est le support théorique de ce travail de thèse. Malgré de nombreuses études sur les indicateurs neuronaux de la perception auditive consciente, un constat est que très peu d'études ont cherché à caractériser plus finement la dynamique de la construction du percept auditif. La caractérisation de la perception auditive consciente est à la fois intéressante tant d'un point de vue aéronautique (sécurité des opérations aériennes) que d'un point de vue neuroscientifique (corrélats neuronaux de la perception).

4. La neuroergonomie est une spécialité récente apparue dans le domaine des neurosciences et consiste en une branche de ce vaste domaine qui étudie les réactions du cerveau dans un milieu. Plus précisément, la neuroergonomie consiste en l'étude des structures et fonctions du cerveau durant l'exécution d'une tâche, dans le but d'améliorer les performances et de diminuer le risque d'erreur.

Aujourd'hui, il est possible de caractériser plus en détail la perception consciente au moyen d'indicateurs et de caractéristiques directement extraits des signaux neurophysiologiques disponibles à l'échelle cérébrale. Nos travaux ont été motivés par l'émergence croissante de travaux tels que ceux réalisés dans le cadre d'analyses comparatives de signatures du signal électrophysiologique issues de données neurales lors d'expériences visant à qualifier et à quantifier les états de conscience (Curley et al., 2018; Engemann et al., 2018, 2020; King, 2014; Liang et al., 2015b; Sitt et al., 2014). Au-delà des états de conscience, les caractéristiques extraites de signaux neurophysiologiques ont été efficaces à caractériser des états perceptifs d'individus (Curtu et al., 2019; Fishman et al., 2021; Higgins et al., 2020; Roy et al., 2016, 2020). Ces différents marqueurs électrophysiologiques suggèrent que la perception consciente repose sur un réseau neuronal distribué qui prend en charge la sélection, le maintien et le partage d'informations entre plusieurs modules corticaux (King, 2014). Notamment, ces indicateurs ont été rendus disponibles à travers l'utilisation d'outils et de champs théoriques issus des neurosciences et à travers l'utilisation de paradigmes de recherche spécifiques en psychologie expérimentale. Cette disponibilité et leur utilisation pratique soulèvent ainsi une troisième problématique, qui consiste à savoir :

***Quel(s) biomarqueur(s) associé(s) au signal EEG serai(en)t en mesure d'être utilisé(s) dans le cadre d'une exploitation pratique du diagnostic de la perception auditive consciente chez l'humain ?***

Les progrès des ICM pourraient ainsi permettre d'alerter de l'absence d'accès à la conscience sur la base de mesures permettant de discriminer l'accès à la conscience de cet absence d'accès à la conscience. En ce sens, l'EEG, déjà actuellement utilisé comme outil de neuroimagerie fonctionnelle portable, permet de mieux comprendre les dynamiques temporelles associées aux corrélats neuronaux de la perception auditive consciente. L'utilisation d'indicateurs neurophysiologiques pour le monitoring et la surveillance de l'individu en situation opérationnelle de tâches spécifiques n'en étant encore qu'à ses débuts, cette thèse a cherché à en étudier les propriétés dynamiques de l'activité EEG dans la construction du percept auditif liée à la perception consciente chez le sujet humain en se basant sur l'utilisation de tels indicateurs. La problématique opérationnelle issue du milieu aéronautique de perception des alarmes sonores par le pilote permet de soulever la problématique scientifique de la caractérisation de la perception auditive consciente et de son accès au moyen d'indicateurs extraits sur la base d'enregistrements neurophysiologiques chez le sujet sain. Plus spécifiquement, il semblerait que peu d'études se soient intéressées à l'information que contiennent et transmettent les populations neuronales lors de la construction d'un percept auditif. Caractériser la dynamique de la construction d'un percept auditif et en déterminer une quantification de l'information associée à une telle dynamique transitoire à l'échelle cérébrale est dès lors primordial. Fondé sur de tels éléments, ce travail de thèse étudie les caractéristiques neuronales liées aux processus et mécanismes de la perception auditive consciente à travers l'étude du contenu et des dynamiques du signal EEG, pour tenter de répondre à la problématique fondamentale plus globale de savoir :

***Comment la perception consciente d'un signal auditif peut-elle être liée à des variations de la dynamique des traitements informationnels à l'échelle cérébrale macroscopique ?***

Plus précisément, la manière dont la construction d'un percept conscient sur le temps va venir influencer la richesse dans les variations de traitements de l'information à l'échelle cérébrale macroscopique est une aide fondamentale dans la mesure à laquelle on peut en extraire des caractéristiques fiables, pertinentes et robustes. Ensuite, à partir de telles caractéristiques issues d'outils de neuroimagerie portable, il sera envisageable de réaliser des procédures de classification par apprentissage statistique afin de pouvoir discriminer les états perceptifs conscients de ceux non-conscients. En conséquence, de nouvelles interfaces intégrant des fonctions d'assistances pour les pilotes dans les cockpits pourront être mises au point et développées à terme.

## Objectifs expérimentaux

Le but de ce travail est de caractériser la dynamique cérébrale associée à la perception auditive consciente afin de pouvoir contribuer à l'apport de solutions et de réponses aux problématiques opérationnelles décrites ci-dessus. On cherche ainsi à fournir des éléments de contributions à une problématique de caractérisation de la dynamique de l'accès conscient d'un stimulus auditif pertinent au milieu d'un environnement complexe chez le sujet adulte humain sain. Une première partie de ce travail a donc été consacrée à l'implémentation d'un protocole expérimental psychophysique permettant l'étude de la dynamique de l'accès conscient d'un stimulus auditif. Le problème de la détection de l'alarme sonore dans un cockpit par le pilote s'apparente à un problème de ségrégation des flux auditifs tel qu'il existe dans le cas des situations de cocktail party. En présence d'une mixture sonore de flux auditifs émanant de multiples sources acoustiques, le système auditif humain doit procéder à une ségrégation des différents flux pour aboutir à une organisation perceptive cohérente. À l'opposé d'un tel phénomène de ségrégation auditive, il existe des phénomènes de masquage auditif qui sont usuellement compris comme relevant d'une augmentation du seuil de perception d'un stimulus auditif.

Un paradigme de masquage auditif très étudié et fondamental pour la compréhension de la perception auditive consciente est le paradigme de masquage informationnel (MI). Ce paradigme consiste à présenter au sujet une cible sonore, généralement une tonalité qui se répète dans le temps, dans un signal sonore «masqueur» ou «masquant». La tâche du participant est alors de détecter la cible. Ainsi, le masquage auditif peut survenir lorsqu'un objet auditif cible est masqué par d'autres objets de l'environnement auditif. Ce phénomène peut être compris comme le résultat de l'absence de ségrégation du flux issu de l'objet d'intérêt par les voies de traitement de l'information auditive. Le masquage auditif présente un intérêt particulier en neurosciences auditives puisqu'il permet de comparer les états perceptifs d'objets «masqués» vis-à-vis d'objets «non-masqués». En fournissant un tel contraste entre objets perçus et non-perçus, il permet une étude comparative des corrélats neuronaux de la perception auditive consciente.

Le MI a fait l'objet de nombreuses études en psychoacoustique et se base sur un ensemble de paramètres qui construisent le stimulus. En utilisant ce paradigme, différents niveaux de complexité de stimuli peuvent être générés à travers la manipulation de combinaisons de paramètres. La complexité des stimuli peut ainsi être manipulée pour introduire différents niveaux de difficulté pour quantifier l'impact de chaque paramètre sur la perception de la cible. Il est alors possible d'obtenir des informations sur la dynamique de la perception en lien avec la construction d'un percept auditif sur la base des caractéristiques structurelles du stimulus. De cette manière, afin d'apporter des réponses aux problématiques opérationnelles, il a été nécessaire de mettre en place un protocole expérimental permettant l'évaluation des paramètres construisant le percept auditif. La situation opérationnelle a donc été modélisée expérimentalement par un protocole de psychoacoustique : le paradigme de masquage informationnel.

Dans ce cas, peu de littérature a fait l'étude systématique de l'effet des principaux paramètres de la situation de MI afin de pouvoir aborder méthodiquement le décours temporel et donc la dynamique de l'accès à la conscience d'un stimulus. Notre objectif expérimental a été une exploration la plus large possible des différents paramètres afin de déterminer une situation adéquate pour l'étude des corrélats neuronaux de la perception auditive consciente. Une première partie de ce travail a été de créer un paradigme de MI et de manipuler le contenu des stimuli auditifs. Cette manipulation du contenu des stimuli nous a permis d'étudier leur impact sur le décours temporel de la perception (étude I). Dans cette étude psychoacoustique, nous avons fait varier les paramètres influençant la dynamique de la perception consciente afin d'obtenir leurs effets sur la vitesse et la «qualité» de la construction du percept auditif. Cette étude était nécessaire afin d'obtenir des conditions expérimentales permettant un décours temporel compatible avec les métriques caractérisant les corrélats neuronaux de la mise en place du percept. L'objectif était de trouver une ou plusieurs combinaisons de paramètres propices à une émergence de la détection du signal plusieurs secondes après le début de l'essai associée à des taux de détection

suffisamment élevés. De plus, cette première étude allait nous permettre de tenter de comprendre sur quels indices nous extrayons et analysons les flux auditifs et ainsi de mieux en comprendre les mécanismes.

Une deuxième partie de ce travail de thèse a été la caractérisation de la dynamique neuronale associée au traitement de l'information en lien avec la construction du percept auditif. Pour caractériser la dynamique cérébrale associée à la perception auditive consciente, nous avons cherché à en caractériser les mécanismes de traitements informationnels observables à l'échelle cérébrale macroscopique. Des mesures de l'activité cérébrale permettent l'utilisation d'indicateurs du signal neuronal et permettent ainsi de mieux caractériser la dynamique de la construction du percept auditif lors de la perception consciente. Sur la base de nombreux travaux expérimentaux pour caractériser la dynamique cérébrale associée à l'accès conscient, plusieurs approches ont été proposées dans le but de fournir des modèles de la conscience. Une première approche, pragmatique, vise à caractériser la dynamique cérébrale à travers la caractérisation directe du signal au moyen d'outils de mesures des caractéristiques statistiques du signal électrophysiologique. Une seconde approche, théorique, vise à caractériser la conscience sur la base de l'utilisation de mesures théoriques de l'état de conscience issues de théories de la conscience. Ces deux approches ont été utilisées dans cette thèse afin de mettre en évidence des marqueurs bioélectriques pertinents qui à terme pourraient aider à compléter les processus de contrôle dans le cockpit.

Nous avons donc cherché à tester ces deux approches sur la base de l'efficacité des mesures qu'elles offrent dans leur capacité à rendre compte de la dynamique associée à l'accès conscient d'un percept auditif. Pour cela, nous avons orienté notre recherche vers des marqueurs du signal EEG qui serait potentiellement utilisables à terme pour permettre le suivi de l'accès conscient à un stimulus auditif. Nous souhaitons comprendre la dynamique de la construction du percept auditif conscient et son lien avec les dynamiques de traitements informationnels à l'échelle cérébrale macroscopique. Pour étudier les aspects dynamiques des traitements de l'information associés à la perception consciente, il est nécessaire de considérer un socle théorique d'étude. Le signal électrophysiologique est un signal variant dans le temps, rendant l'étude de sa variation intéressante dans la mesure où cela consiste en une représentation de l'incertitude et donc de l'information qui lui est associée. Les théories de l'information (TI) et de l'information intégrée (TII) sont deux approches qui, se basant sur cette représentation, permettent une étude approfondie de l'information associée aux signaux neuronaux. La première permet de comprendre l'information présente dans l'activité neuronale comme un reflet de l'incertitude associée à sa variabilité intrinsèque. Tandis que la deuxième, permet sur la base de la première, de quantifier le transfert informationnel transitant entre les différents modules cérébraux, et donc de rendre compte à un niveau supérieur de traitement de l'intégration d'information associée à un état ou un contenu de conscience donné.

Ces deux théories permettent ainsi une voie de quantification du signal neuronal lié à l'état cérébral lors de la perception auditive consciente en fournissant : i) des connaissances sur les mécanismes et processus de traitement de l'information à l'œuvre lors de phénomènes perceptifs conscients et ii) un ensemble d'indicateurs potentiels susceptibles de pouvoir indiquer et caractériser ces phénomènes à l'échelle cérébrale macroscopique. Les outils issus de ces deux théories nous fournissent par conséquent un moyen de : i) quantifier le contenu informationnel associés à des signaux neuronaux issus de l'activité corticale recueillis par EEG lors d'expérimentations de MI réalisées chez le sujet humain adulte sain ; ii) quantifier la transmission d'information entre zones cérébrales distinctes ; et iii) quantifier l'intégration de l'information à l'échelle cérébrale macroscopique dans la perception consciente.

Sur la base de ces deux théories et des mesures trouvées dans la littérature, nous avons donc catégorisé les signatures cérébrales à partir des dimensions qu'elles supportent : i) la première se situant au niveau du contenu informationnel associé au signal neuronal (*i.e.*, l'information «contenue» dans le signal temporel à l'échelle locale) ; ii) la deuxième abordant un niveau supérieur, celui du transfert informationnel (*i.e.*, le transfert d'information entre signaux temporels issus de zones localisées différentes) ; et iii) la troisième et dernière catégorie se situant à un niveau plus global du système et se basant sur l'intégration d'information à une échelle déterminée (*i.e.*, l'information intégrée entre des zones cérébrales localisées d'un point de

vue du système global). Pour étudier ces aspects, nous avons réalisé une étude électrophysiologique par EEG (étude II), en se basant sur les ensembles de combinaisons de paramètres recueillis à partir de la première étude (étude I).

Dans cette deuxième étude, nous avons utilisé un paradigme de MI sous EEG, nous portant à vouloir reproduire des résultats importants issus de la littérature sur les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente. Dans ce paradigme de MI, des réponses évoquées à la stimulation ont été corrélées à la perception auditive consciente des sujets vis-à-vis de tonalités détectées dans le stimulus. Ces résultats ont mis en évidence qu'une forme d'onde négative, localisée dans les cortex auditifs dans une fenêtre temporelle de 50-250 ms, serait étroitement liée à la perception auditive consciente de la cible auditive. Ensuite, nous avons cherché à déterminer comment les mesures du signal neuronal caractérisaient la perception auditive consciente du flux de tonalités cible, et quelles étaient les zones sous-tendant cette caractérisation. L'évolution du contenu informationnel et de la complexité de l'activité associée à des aires cérébrales telles que les aires frontales (impliquées dans les traitements attentionnels, processus exécutifs et associations), les aires temporales (impliquées dans le traitement des sons) et les aires pariétales (impliquées dans les traitements sensoriels et associations) apporte une information importante sur les mécanismes associés aux processus de perception consciente. Puis, nous avons souhaité déterminer plus spécifiquement l'importance des mécanismes d'échange de l'information entre les cortex temporal, frontal et pariétal lors de la perception auditive consciente. Enfin, abordant l'approche théorique, nous avons cherché à savoir si des mesures d'information intégrée issues de la TII étaient susceptibles de pouvoir être utiles pour caractériser la perception auditive consciente.

## Organisation du document

Ce manuscrit s'organise en 3 parties. La première partie est consacrée, au travers des chapitres 1 et 2 à la présentation de l'état de l'art et au cadre théorique de travail en regard des concepts généraux liés à la perception d'un signal sonore et de la façon dont on peut caractériser la dynamique associée aux différents mécanismes informationnels à l'échelle cérébrale macroscopique. Le chapitre 1 présente des généralités sur l'audition humaine, l'analyse de la scène auditive, la perception auditive consciente et les phénomènes de masquage auditif qui en découlent, ainsi que sur leurs corrélats neurophysiologiques. Le chapitre 2 présente plusieurs modèles de conscience actuels ainsi que des mesures issus des théories de l'information et de l'information intégrée de la conscience pouvant être considérées comme de possibles indicateurs du signal EEG associés à la perception auditive consciente. Dans une deuxième partie, nous décrivons notre contribution expérimentale, au travers des chapitres 3, 4 et 5, et présentons les deux études expérimentales qui ont été menées dans cette thèse. Le chapitre 3 présente le protocole expérimental de masquage informationnel ainsi que les outils de modélisation de données de survie que nous avons utilisé. Le chapitre 4 présente la première étude, comportementale (étude I), où la détection d'un signal sonore en environnement bruité a été étudiée au moyen du paradigme de MI. Dans cette étude, nous avons cherché à déterminer l'influence des caractéristiques du stimulus sur la construction du percept auditif. Le chapitre 5 présente la seconde étude, électrophysiologique (étude II), où la dynamique de la construction du percept auditif lors de la perception consciente a été étudiée. Dans cette étude, plusieurs indicateurs ont été étudiés afin de voir leur potentiel à indiquer la perception consciente du signal auditif cible. Dans une troisième et dernière partie, nous présentons une discussion générale (chapitre 6) des résultats obtenus dans la thèse au regard de la littérature. Nous en précisons certaines des limites qui y sont associées et nous présentons un ensemble de perspectives possibles en rapport avec les différents travaux menés dans cette thèse. Enfin, le manuscrit se termine sur une courte et succincte conclusion générale (chapitre 7).



## **Première partie**

# **Contexte théorique et scientifique**



## Chapitre 1

# Perception auditive consciente et ses corrélats neuronaux

---

Nous présentons dans ce premier chapitre les mécanismes et processus à l'œuvre lors de la perception auditive consciente et l'analyse de la scène auditive par les êtres humains. Ces processus peuvent donner lieu à des phénomènes de masquage auditif, d'intérêt particulier en neurosciences cognitives puisqu'ils permettent de comparer les états perceptifs d'objets masqués vis-à-vis d'objets non-masqués. En permettant une telle comparaison, ils fournissent un moyen d'étudier les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente, et notamment de son caractère multistable.

## 1.1 Système auditif et traitement de l'information auditive

Les informations en provenance du monde qui nous entoure sont captées par de multiples systèmes sensoriels et perceptifs (visuel, auditif, gustatif, olfactif et somatosensoriel). Le système auditif humain est capable d'isoler et d'identifier de façon robuste les indices acoustiques conduisant à la reconnaissance d'un très grand nombre de sources sonores. Le traitement de l'information auditive passe par une série de processus et mécanismes débutant au niveau du système auditif périphérique jusqu'à atteindre le système auditif central.

### 1.1.1 Système auditif périphérique

Le terme «son» fait référence à l'ensemble des vibrations, ou ondes sonores, auxquelles l'oreille humaine est sensible. Un son est entendu lorsque les vibrations de l'air ambiant atteignent le tympan et le mettent en mouvement dans des conditions d'amplitude et de fréquence telles que cette stimulation mécanique induit une sensation auditive. Les sons se caractérisent par leur intensité, leur fréquence et leur durée. L'intensité détermine le caractère faible ou fort du son et l'amplitude des vibrations acoustiques est mesurée en décibel (dB), avec un niveau de pression acoustique de référence de  $20 \mu\text{Pa}$  lorsque cette amplitude est exprimée en dB SPL (dB Sound Pressure Level). La fréquence d'un son représente usuellement le nombre de vibrations acoustiques par seconde distinguant ainsi les sons graves des sons aigus et se mesure en Hertz (Hz). Elle définit la hauteur du son : plus la fréquence de la vibration est faible, plus le son est grave, et inversement, plus la fréquence de vibration est élevée, plus le son est aigu. Pour recueillir puis transformer ces sons, l'homme dispose d'un organe sensoriel évolué, constitué de trois parties aux rôles distincts : l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne (Figure 1.1).

Premièrement, l'oreille externe est constituée du pavillon et du conduit auditif externe. Elle est limitée par une membrane souple, la membrane tympanique (ou tympan), qui la sépare de l'oreille moyenne. De par sa configuration anatomique, l'oreille externe se comporte comme une antenne acoustique : le pavillon,

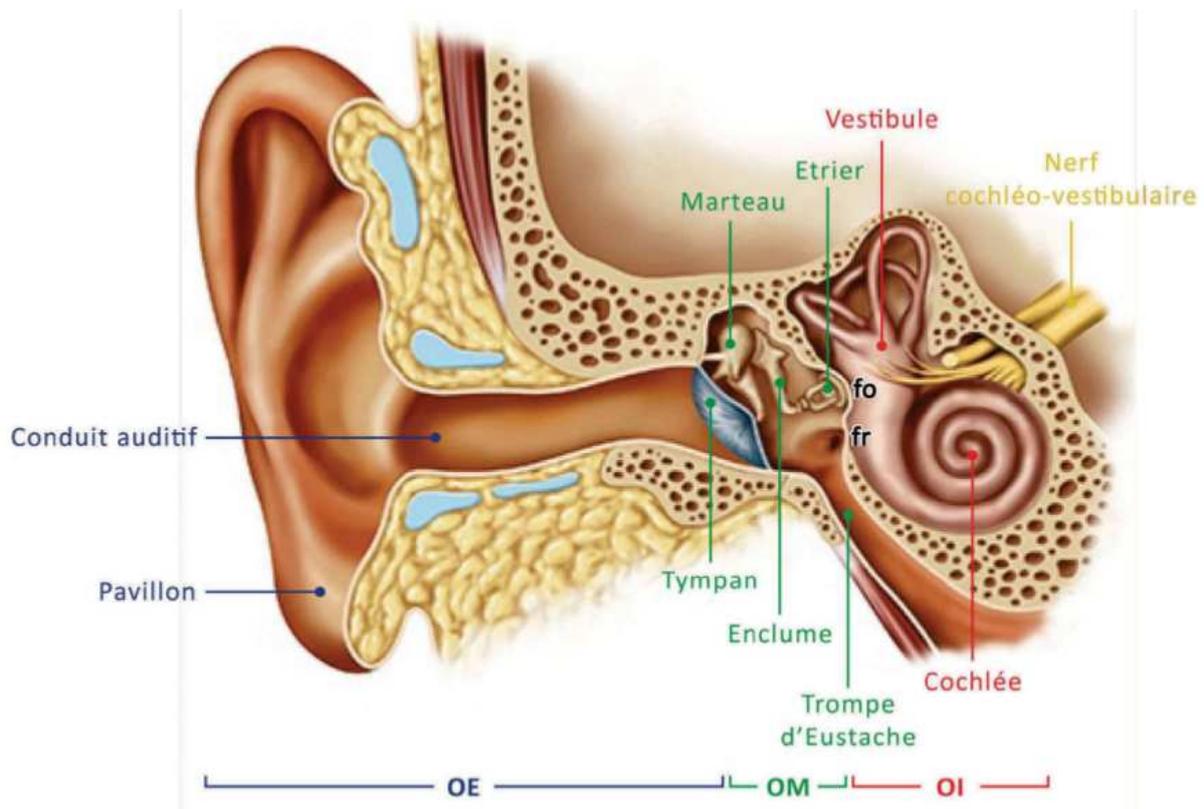


FIGURE 1.1 – Système Auditif Périphérique. L'homme dispose d'un organe sensoriel évolué, constitué de trois parties aux rôles distincts : l'oreille externe (OE), l'oreille moyenne (OM) et l'oreille interne (OI). Adapté de Kristen Wienandt Marzeion - Medical Illustration Sourcebook.

associé au volume crânien, diffracte les ondes sonores et les canalise vers le conduit auditif externe (Isnard, 2016). Cet ensemble assure une protection mécanique du tympan et joue un rôle de résonateur qui modifie sélectivement l'amplitude et la phase des ondes acoustiques (Albouy, 2013). Deuxièmement, l'oreille moyenne est la cavité aérienne située entre l'oreille externe et l'oreille interne. Cette caisse tympanique est fermée sur l'oreille externe par la membrane du tympan, et sur l'oreille interne par l'intermédiaire des fenêtres ronde et ovale. Elle communique avec le milieu extérieur via la trompe d'Eustache pour assurer l'équilibre de pression de part et d'autre du tympan, nécessaire au fonctionnement optimal de la chaîne tympano-ossiculaire (Hasselmann, 2017). L'oreille moyenne joue un double rôle de transmission et de protection. Lorsque le tympan vibre sous l'action des variations de pression transportées par l'onde sonore, il met en mouvement les trois os de la chaîne (le marteau, l'enclume et l'étrier). Ce complexe tympano-ossiculaire se comporte comme un levier, qui transforme les oscillations du tympan en un mouvement de piston de la platine de l'étrier sur la fenêtre ovale (Lorenzi, 2016). Troisièmement, l'oreille interne renferme deux organes assurant chacun une fonction sensorielle : l'audition par la cochlée et l'équilibration par le vestibule.

La cochlée, organe de l'audition, assure la conversion du signal vibratoire provenant de l'oreille moyenne en un signal bioélectrique qui est ensuite véhiculé par le nerf auditif jusqu'au cortex (Figure 1.2). La cochlée est recouverte d'une paroi osseuse présentant deux ouvertures vers l'oreille moyenne : la fenêtre ovale et la fenêtre ronde. La fenêtre ovale est fermée par une membrane en contact permanent avec la plaque de l'étrier. En conséquence, la fenêtre ovale reçoit les vibrations mécaniques des osselets, puis les transmet aux liquides de l'oreille interne. La fenêtre ronde joue le rôle de membrane d'expansion pour le liquide de l'oreille interne. De par son élasticité, elle absorbe les variations de volume induites

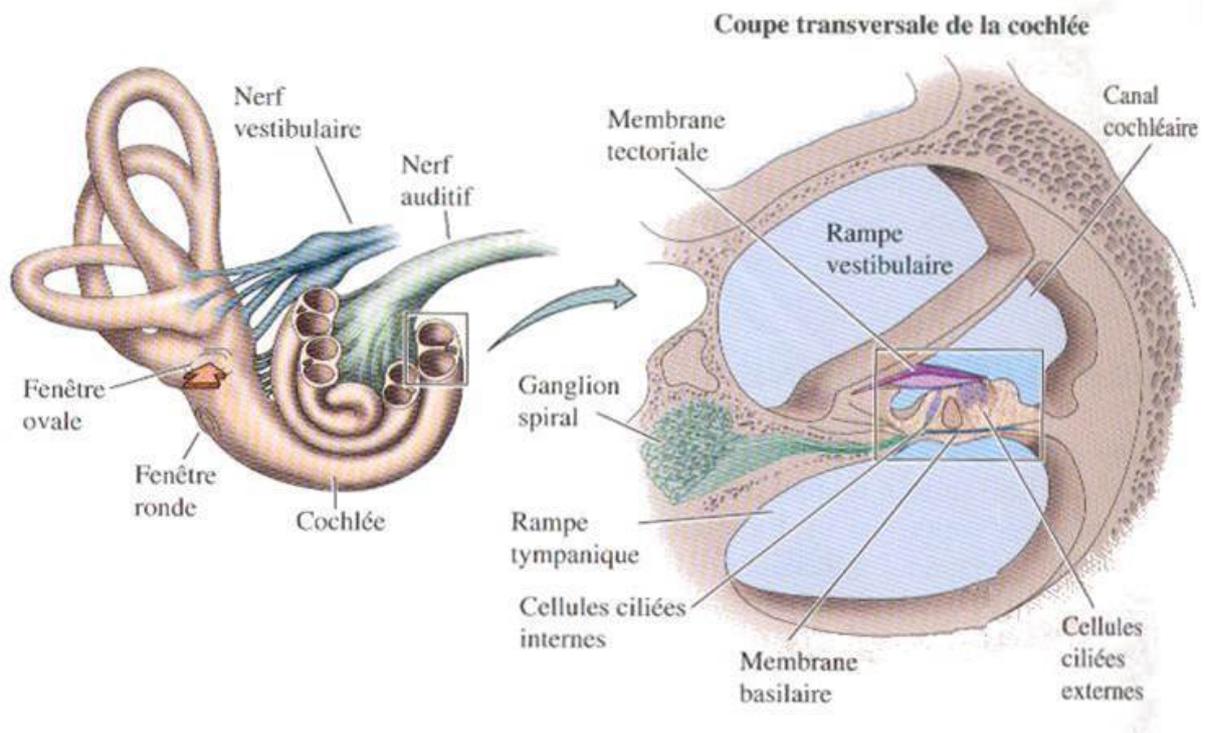


FIGURE 1.2 – Organe cochléaire. La cochlée est l'organe de l'audition assurant la conversion du signal mécanique vibratoire provenant de l'oreille moyenne en un signal électrochimique qui est ensuite véhiculé par le nerf auditif jusqu'au cortex. Adapté de Kristen Wienandt Marzeion - Medical Illustration Sourcebook.

par les mouvements de la fenêtre ovale et facilite la propagation de l'onde le long de la cochlée (Lorenzi, 2016). Lorsque les liquides de l'oreille interne sont mis en mouvement par les vibrations de l'étrier, l'onde formée se propage de la fenêtre ovale et croît le long de la membrane basilaire pour atteindre un pic maximal à une distance donnée (Isnard, 2016). Les liquides étant par nature incompressibles, la membrane de la fenêtre ronde se déforme, permettant ainsi aux vibrations d'évoluer sans contraintes (Hasselmann, 2017). L'emplacement du pic de résonance dans la cochlée dépend de la fréquence de la vibration. Les sons de basses fréquences font entrer en résonance l'apex de la cochlée (endroit où la membrane basilaire est large et fine). Les sons de hautes fréquences font entrer en résonance la base de la cochlée (endroit où la membrane basilaire est étroite et épaisse). Cette structure définit l'organisation tonotopique de l'organe cochléaire, en référence à la localisation du pic de résonance dans la cochlée en fonction de la fréquence de vibration (Moore, 2012b).

Ancré sur la membrane basilaire, l'organe de Corti représente l'organe neurosensoriel de la cochlée (Figure 1.3). L'organe comporte un ensemble de cellules sensorielles spécifiques (les cellules ciliées), des fibres nerveuses qui y sont connectées, et des structures de support, toutes indispensables au maintien de l'intégrité du système (Hasselmann, 2017; Lorenzi, 2016). Les cellules ciliées, dénommées ainsi par la présence de stéréocils ancrés sur leur pôle apical sont le siège de la transduction mécano-électrique. Cette transduction mécano-électrique correspond à la transformation de la vibration de la membrane en message nerveux. Les cellules ciliées externes sont pourvues de propriétés contractiles améliorant la sensibilité et la sélectivité fréquentielle de la cochlée. Elles sont au nombre d'environ 12500 chez l'homme et sont disposées en trois rangées sur la partie externe du tunnel de Corti. Bien qu'elles bénéficient de propriétés mécano-transductives, elles ne semblent pas convoier d'informations sonores. En revanche, elles jouent un rôle essentiel dans un mécanisme actif d'amplification locale de vibration de la membrane basilaire. Sous l'action des vibrations, la membrane tectoriale oscille, entraînant les stéréocils des cellules ciliées

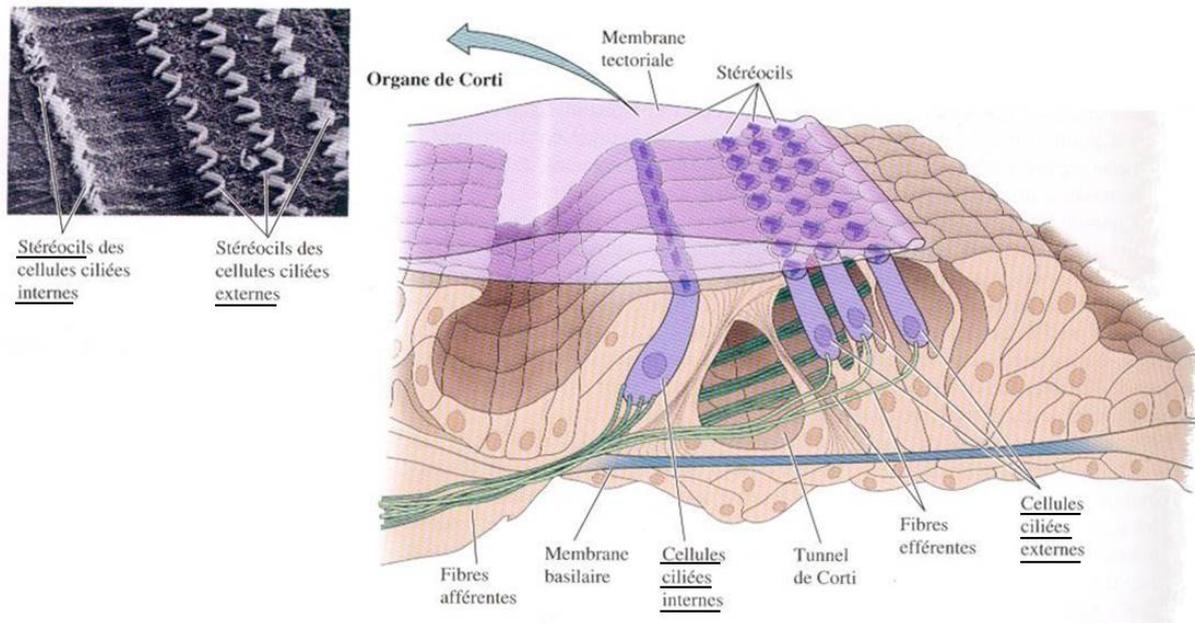


FIGURE 1.3 – Organe de Corti et cellules ciliées. L'organe de Corti est l'organe neurosensoriel de la cochlée et comporte un ensemble de cellules sensorielles spécifiques (les cellules ciliées). Adapté de Kristen Wienandt Marzeion - Medical Illustration Sourcebook.

qui y sont ancrés. Les cellules ciliées internes sont, quant-à-elles, responsables de la transduction de l'information sonore. Elles sont au nombre d'environ 3500 chez l'homme et sont disposées en une rangée sur la partie interne du tunnel de Corti. Véritables cellules sensorielles, elles assurent au moyen de la transduction, la transformation des oscillations mécaniques en signal bioélectrique (Albouy, 2013).

Si deux sons de fréquences différentes sont joués en même temps, l'auditeur peut souvent entendre deux sons séparés plutôt qu'un son combiné. Lorsque les signaux sont perçus comme un son combiné, cela signifie qu'ils résident dans une même bande critique. Cet effet serait dû au filtrage cochléaire (Moore, 1995b, 2012a,b). Le concept de bande critique auditive, introduit par Harvey Fletcher en 1933 (Fletcher and Munson, 1933) et affiné en 1940 (Fletcher, 1940), décrit la largeur de bande de fréquences du «filtre auditif» créée par la cochlée. La bande critique est la bande de fréquences auditives dans laquelle deux sons vont interférer l'un avec l'autre, sous forme de masquage et de modulation d'amplitude (Figure 1.4). L'organe cochléaire vibre en présence d'un son et chaque point est sensible à une certaine fréquence pour laquelle l'amplitude de la vibration est maximale. Pour une fréquence donnée, la membrane basilaire est excitée au point précis, entraînant une vibration de plus faible amplitude aux fréquences voisines. Si la membrane basilaire est excitée à une certaine fréquence (par exemple par un masqueur), une nouvelle excitation à une fréquence proche (par exemple un son cible) ne sera alors perçue que si elle surmonte la vibration induite par la première. On admet communément que ce chevauchement entre excitations fournit la base des phénomènes de masquage auditif (Moore, 2012a,b).

Conduisant à l'organisation tonotopique de la sensibilité aux gammes de fréquences le long de la membrane, cette résolution fréquentielle a été modélisée comme un ensemble de filtres passe-bande juxtaposés appelés «filtres auditifs». Ainsi, les filtres auditifs sont associés à des points le long de la membrane basilaire et déterminent la sélectivité fréquentielle cochléaire, et donc la discrimination de l'auditeur entre les différents sons. Ils sont non-linéaires, dépendent de l'intensité et leur largeur de bande diminue de la base au sommet de la cochlée lorsque l'accord sur la membrane basilaire passe des hautes aux basses fréquences. La bande critique auditive a servi de base à l'élaboration de nombreux modèles auditifs. La modélisation fonctionnelle du concept de bande critique se fait usuellement à l'aide d'un banc

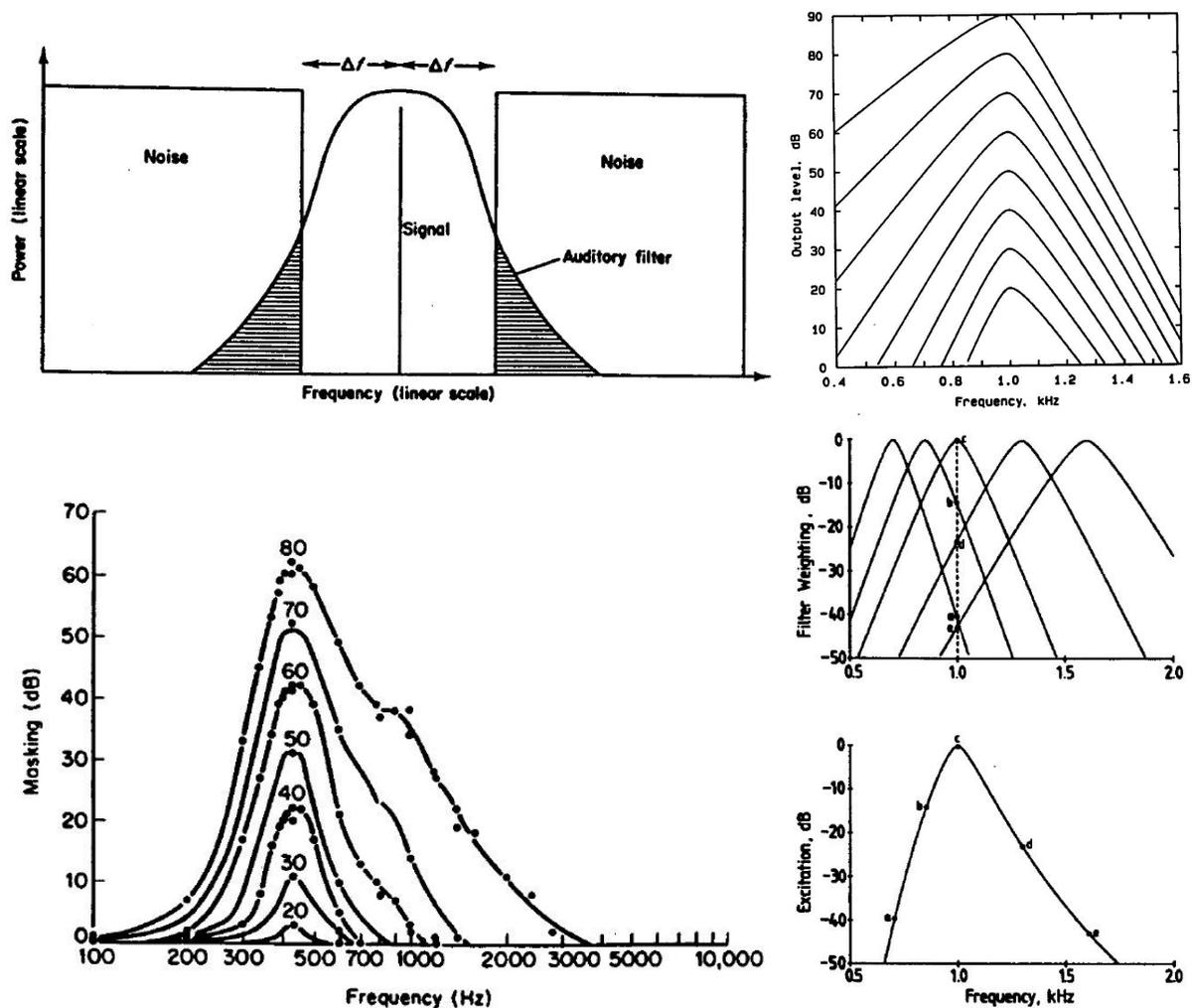


FIGURE 1.4 – (Haut Gauche) Illustration schématique de la technique utilisée par [Patterson \(1976\)](#) pour déterminer la forme du filtre auditif. Le seuil d'un signal sinusoïdal est mesuré comme une fonction de la largeur d'un banc spectral dans le masqueur bruit. La quantité de bruit passant à travers le filtre auditif centré à la fréquence du signal est proportionnelle aux aires ombragées. (Haut Droite) Forme du filtre auditif centré à 1 kHz, représentée pour des niveaux de sons en entrée allant de 20 à 90 dB SPL. Le niveau à la sortie du filtre est représenté comme une fonction de la fréquence. Du côté des faibles fréquences, le filtre devient progressivement moins raide avec l'augmentation du niveau d'intensité. Du côté des hautes fréquences, la raideur du filtre augmente avec les niveaux d'intensité croissants. Enfin, à des niveaux d'intensité sonores modérés, une certaine symétrie est observée sur l'échelle fréquentielle linéaire utilisée. (Bas Gauche) Patterns de masquage pour un bruit masqueur centré à 410 Hz. Chaque courbe montre l'élévation du seuil d'un signal sinusoïdal comme une fonction de la fréquence du signal. Le niveau d'intensité du bruit global pour chaque courbe est indiqué. (Bas Droite) Illustration représentant comment le pattern d'excitation d'une sinusoïde de 1 kHz peut être dérivé en calculant les sorties des filtres auditifs comme une fonction de leur fréquence centrale. Le panel du haut montre cinq filtres auditifs, centrés à différentes fréquences tandis que le panel du bas montre le pattern d'excitation calculé. Adapté de [Glasberg and Moore \(1990\)](#) et [Moore \(1995a\)](#).

de filtres visant à reproduire l'excitation mécanique de la membrane basilaire ([Gnansia, 2005](#)). Le signal de chaque canal du banc de filtres correspond alors à la déformation de la membrane basilaire à un endroit donné. À partir de l'observation des phénomènes de masquage, il est possible de déterminer la forme de ces filtres, leur largeur, et leur disposition dans le banc (Figure 1.4). La largeur de bande rectangulaire

équivalente (ERB) est une notion associée aux filtres auditifs et montre la relation entre filtre auditif, fréquence et largeur de bande critique. L'ERB transmet la même quantité d'énergie que le filtre auditif auquel il correspond et montre comment il change en fonction de la fréquence d'entrée. Selon [Glasberg and Moore \(1990\)](#), l'ERB peut-être approximée, à de faibles niveaux sonores, par l'équation suivante :  $ERB(f) = 24,7 \times (4,37f/1000 + 1)$ , où l'ERB est en Hz et  $f$  est la fréquence centrale en Hz. Chaque ERB équivaldrait environ à 0,9 mm sur la membrane basilaire ([Glasberg and Moore, 1990](#)). L'ERB peut ainsi être convertie en une échelle qui se rapporte à la largeur de bande et indique la position du filtre auditif le long de la membrane basilaire. Par exemple, une ERB de 3,36 correspond à une fréquence à l'extrémité apicale de la membrane basilaire alors qu'une ERB de 38,9 correspond à la base et une valeur de 19,5 se situe à mi-chemin entre les deux.

Ainsi, un son complexe comprend différentes composantes fréquentielles, chacune provoquant un pic dans le modèle de vibration à un endroit spécifique de la membrane basilaire dans la cochlée. Les composantes fréquentielles sont ensuite codées indépendamment sur le nerf auditif qui transmet les informations sonores au cerveau. Ce codage individuel ne se produit que si les composantes fréquentielles sont suffisamment différentes en fréquence. Autrement, elles se trouvent dans la même bande critique et sont codées au même endroit et sont perçues comme un seul son au lieu de deux. De cette manière, le système auditif périphérique humain transmet le signal acoustique à l'oreille interne via une transformation complexe, avant que le signal résultant ne soit encodé en potentiels d'action dans le nerf auditif. Le signal électrique induit est ensuite transmis par le nerf auditif au cerveau via les voies auditives ascendantes, en passant par plusieurs relais auditifs successifs appartenant au système auditif central.

### 1.1.2 Système auditif central

Le système auditif central présente une organisation permettant le transfert, le codage et l'analyse des potentiels d'action d'origine périphérique. La complexité du système auditif central s'appuie sur une richesse cellulaire croissante, de la périphérie vers les centres supérieurs (Figure 1.5). L'audition, comme toute autre modalité sensorielle, possède une voie et des centres primaires, totalement dédiés à cette fonction, et des voies non-primaires où convergent l'ensemble des modalités. Les messages auditifs sont transmis au cerveau par ces deux types de voies (Figure 1.6). La voie auditive primaire est une voie courte possédant trois ou quatre relais, rapide du fait de ses fibres myélinisées, transportant exclusivement les messages de la cochlée et aboutissant au cortex auditif primaire. La voie non-primaire regroupe les différents messages sensoriels envoyés simultanément au cerveau et permet de sélectionner le type d'information à traiter en priorité. Le premier relais de la voie auditive primaire se produit dans les noyaux cochléaires du tronc cérébral, qui reçoivent les axones du nerf auditif. Le deuxième relais majeur dans le tronc cérébral se situe dans le complexe olivaire supérieur. En quittant ce relais, un troisième neurone transporte le message jusqu'au niveau du colliculus inférieur du mésencéphale. Un dernier relais, avant le cortex, se produit dans le corps géniculé médian du thalamus. Le dernier neurone de la voie auditive primaire relie le thalamus au cortex auditif. À ce stade, le message, décodé lors de son passage dans les neurones précédents de la voie, est reconnu, mémorisé et peut être intégré dans une réponse volontaire.

Le passage par ces relais auditifs affine la sélectivité fréquentielle grâce à des neurones accordés à différentes fréquences ([Isnard, 2016](#)). Des mécanismes d'inhibition progressifs, issus du système auditif central, sont responsables de cet affinement de l'accord en fréquence ([Zhang et al., 1997](#)). Par ailleurs, les relations de voisinage fréquentiel sont préservées à chaque étape du traitement auditif jusque dans la représentation tonotopique du cortex auditif primaire. Cette préservation est analogue aux cartes topographiques des autres systèmes sensoriels comme la rétinotopie dans le cortex visuel ou la somatotopie dans le cortex somatosensoriel ([King and Nelken, 2009](#); [Lyon and Shamma, 1996](#); [Rauschecker, 1998](#)). Cependant, la structure précise du système auditif reste incertaine car elle présente davantage de relais avant d'atteindre le cortex, et donc de pré-traitements ([King and Nelken, 2009](#)). Ainsi, certaines caractéristiques auditives sont décodées tôt dans les voies auditives, comme l'intensité, la fréquence, ou les indices de

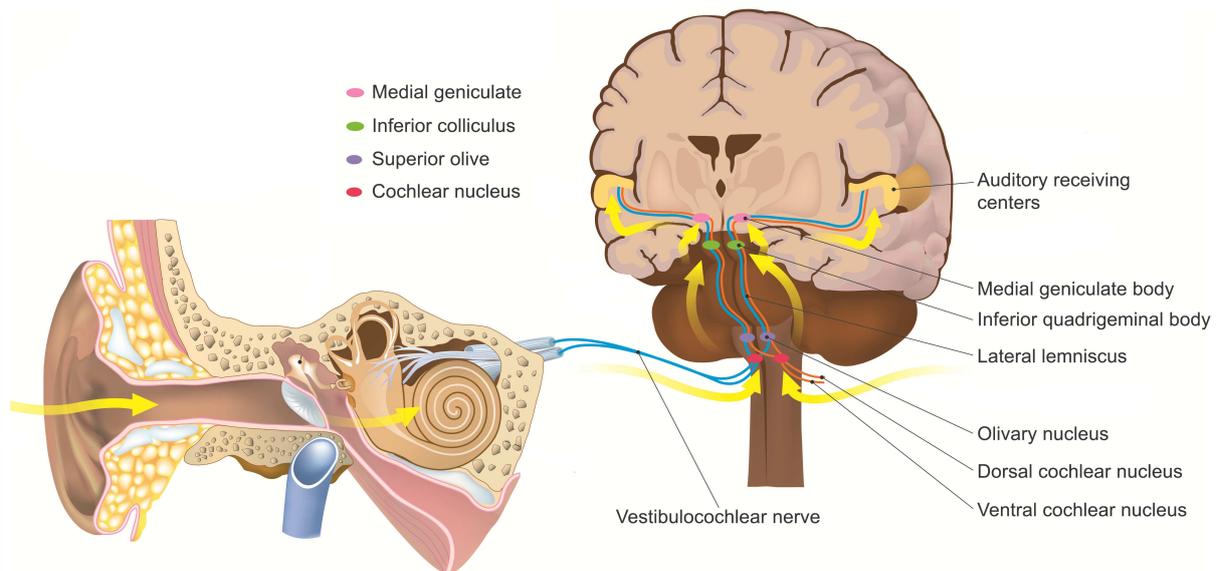


FIGURE 1.5 – Voies auditives et cheminement de l'information auditive à travers la structure hiérarchique de traitement de l'information auditive. Les flèches jaunes indiquent le trajet des informations sonores. Adapté de Kristen Wienandt Marzeion - Medical Illustration Sourcebook.

localisation. Au contraire, c'est seulement au niveau du cortex auditif que se situent les fonctions plus complexes, en particulier celle de la discrimination auditive (Bathellier et al., 2012). Le cortex auditif constitue le dernier relais des voies auditives et est considéré comme le centre intégrateur principal des informations auditives. Comme d'autres structures sensorielles, le cortex auditif est organisé de manière hiérarchique. Structure complexe et lieu d'interactions entre informations auditives, il intègre également des informations dont la source est cognitive ou provenant d'autres modalités sensorielles (Lorenzi, 2016).

C'est à la surface du lobe temporal, au niveau du gyrus de Heschl (Figure 1.7) que le cortex auditif est divisé en trois grandes régions. La première, le cœur, est constituée de l'aire primaire et de deux régions plus rostrales ou antérieures. La deuxième, composée des aires secondaires, qui se présentent sous la forme d'une première ceinture entourant le cœur ; cette ceinture est scindée en plusieurs sous-régions selon leur position (latérale, médiale, rostrale et caudale). La troisième, composée des aires associatives, lesquelles viennent entourer les aires secondaires. L'organisation histologique du cortex auditif est laminaire, avec 6 couches parallèles, traditionnellement notées de I à VI, de la surface vers la profondeur. L'ensemble de ces aires sont inter-connectées entre elles et interagissent fortement avec les autres régions impliquées dans les grandes fonctions cognitives telles que l'attention, la planification, la mémoire, etc. Il existe également des liaisons inter-hémisphériques, via le corps calleux et la commissure blanche antérieure, offrant des possibilités de mécanismes d'intégration supplémentaires.

Le cortex auditif présente ainsi une organisation tonotopique complexe. Les enregistrements par microélectrodes ou par imagerie cérébrale fonctionnelle ont permis de spécifier le comportement du cortex auditif en réponse à des stimuli de nature variée. L'aire auditive primaire, procède au décodage des aspects temporels, fréquentiels et énergétiques de stimuli simples (Recanzone et al., 1993; Riecke et al., 2007; Steinschneider et al., 2008). Les aires secondaires ont un rôle dans l'intégration des informations primaires (Rauschecker et al., 1995). Elles permettent également d'initier l'identification des informations, la planification des réponses appropriées, le stockage des informations, ou encore l'attention à porter à une information pertinente (Riecke et al., 2009). Elles projettent aussi vers des centres impliqués dans les autres modalités sensorielles, la planification, le raisonnement, l'attention, la réponse motrice, ou encore la mémoire (cortex préfrontal et hippocampe). En retour, ces différentes structures sont en mesure d'influer

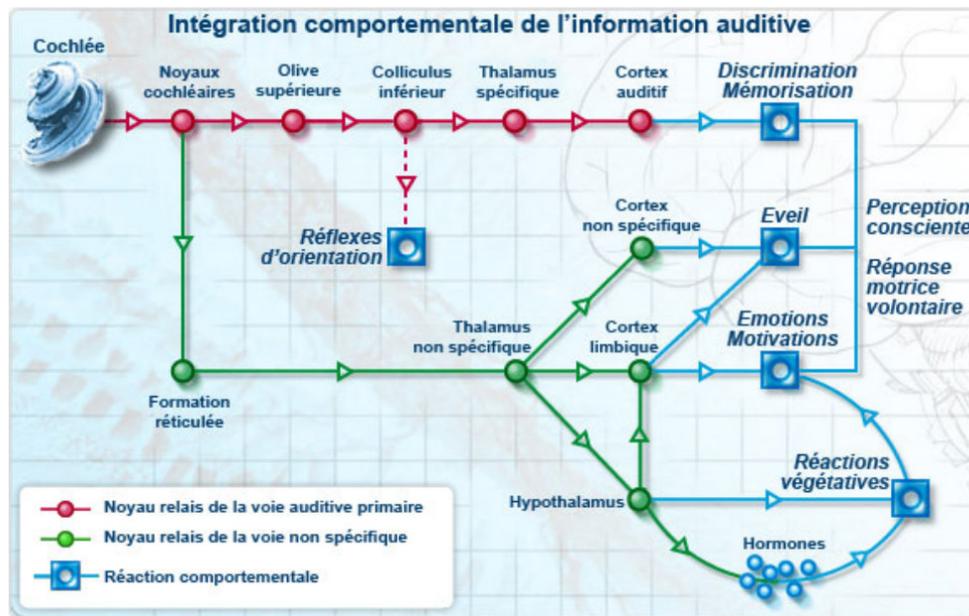


FIGURE 1.6 – Voies auditives et intégration comportementale de l'information auditive à travers la structure hiérarchique de traitement de l'information auditive. Adapté du site [www.cochlea.eu](http://www.cochlea.eu).

sur les aires secondaires et primaires, afin de moduler l'activité du système sensoriel sous-jacent.

Au cours des deux dernières décennies, de nombreuses études ont suggéré que les voies de traitement du cortex auditif sont organisées de façon duale (Ahveninen et al., 2006; Alain et al., 2001; Albouy, 2013; Altmann et al., 2007; Anourova et al., 2001; Belin et al., 2000; Bidet-Caulet and Bertrand, 2005; Bushara et al., 1999; Clarke et al., 2005; Garell et al., 2013; Rauschecker, 1998; Rauschecker and Scott, 2009; Recanzone, 2011; Tardif et al., 2008; Zatorre et al., 2004). En utilisant des approches anatomiques et fonctionnelles, ces voies de traitement ont été définies comme les flux auditifs dorsaux et ventraux. Le flux dorsal implique des connexions entre les régions temporelles postérieures et le cortex préfrontal via des relais dans les régions pariétales. Au contraire, le flux ventral implique des projections des zones sensorielles auditives primaires vers les zones corticales temporelles et frontales antérieures. Comme dans le système visuel, il est supposé que la voie pariéto-dorsale sous-tend le traitement spatial auditif («où») tandis que la voie temporo-ventrale est impliquée dans l'identification de motifs ou d'objets complexes («quoi») (Kaas and Hackett, 1999; Rauschecker and Scott, 2009).

Des études récentes vont au-delà de cette vision et supposent que des processus plus complexes peuvent être soutenus par ces deux voies. En effet, les interactions fronto-temporo-pariétales sont recrutées par de multiples fonctions cognitives telles que l'attention ou la mémoire (Naghavi and Nyberg, 2005). On peut observer des faisceaux de projection séparés antérieurs (ventral) et postérieurs (dorsal) au moyen de méthodes de traçage anatomique des voies chez le primate (Kaas and Hackett, 1999; Rauschecker et al., 1997; Romanski et al., 1999). De tels faisceaux ont aussi pu être observés en utilisant l'imagerie par tenseur de diffusion directement chez l'homme (Catani and De Schotten, 2008; Frey et al., 2008). Ces études ont suggéré qu'il pourrait y avoir des voies ventrales et dorsales de la substance blanche reliant les zones auditives aux cortex frontal et pariétal (Catani and De Schotten, 2008; Croxson et al., 2005; Frey et al., 2008). Le rôle spécifique de chaque voie est encore flou et controversé (Albouy, 2013; Rauschecker and Scott, 2009). Il est cependant reconnu que le gyrus temporal supérieur, les régions frontales inférieures et le cortex pariétal sont impliqués dans le traitement de la parole, de la musique et du langage. Faire abstraction de ces évidences et attribuer une fonction exclusivement spatiale au flux auditif dorsal et une fonction d'identification d'objets au flux ventral ne serait pas approprié (Rauschecker and Scott, 2009).

Ainsi, de son passage du système auditif périphérique jusqu'au système auditif central, l'information

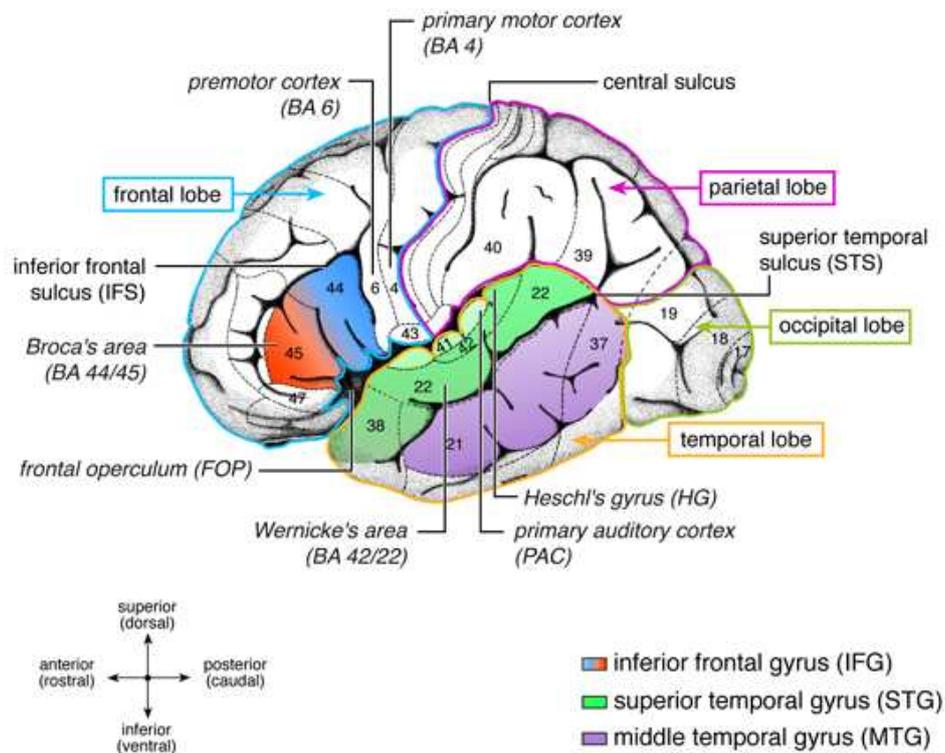


FIGURE 1.7 – Gyres de Heschl situé au niveau du cortex auditif primaire et localisé dans le lobe temporal. Adapté de [Friederici \(2011\)](#).

sonore d'un stimulus auditif en provenance de l'environnement suit un tracé qui tend fondamentalement à rendre la perception auditive finement dépendante de l'intégrité des voies de traitement hiérarchique de l'information auditive. En conséquence, cette structure de traitement de l'information met en jeu un ensemble de mécanismes et de processus intégratifs, lesquels permettent d'aboutir in fine à la capacité des êtres humains à analyser une scène auditive complexe.

## 1.2 Analyse de la scène auditive et masquage auditif

### 1.2.1 Analyse de la scène auditive

Dans notre environnement quotidien, notre système auditif est confronté à des mélanges complexes de sons provenant de diverses sources. Sur la base de ces mélanges, la perception auditive remplit un certain nombre de fonctions essentielles : i) informer sur l'environnement et les objets qui nous entourent, ii) alerter et détecter, iii) reconnaître les sources, iv) appréhender l'espace, et v) communiquer.

Dans des scènes relativement calmes, nous pouvons entendre des flux auditifs individuels avec facilité, parfois même sans en avoir conscience ([Sussman et al., 2007](#)). Au contraire, dans des scènes bruyantes, où les bruits de fond masquent partiellement les sons d'intérêts, cette tâche est plus complexe et plus exigeante. Les informations auditives pertinentes ne peuvent être récupérées que si le système réussit à décomposer le mélange en unités perceptives significatives appelées «flux» ([Bregman et al., 1990](#)). L'une des fonctions principales du système auditif est de décomposer le mélange complexe de sons arrivant aux oreilles en une représentation qui isole les sources sonores individuelles ([Dykstra, 2011](#)). Ce processus, appelé analyse de la scène auditive, est considéré comme crucial pour la survie et la communication. Les



FIGURE 1.8 – Dessin d’une situation typique du problème de «Cocktail party». Dans une telle situation, une personne doit sélectivement «écouter» une source sonore distincte parmi un ensemble de sources sonores actives. La capacité à maintenir une conversation avec une personne lors d’une situation de cocktail party a souvent été utilisée pour illustrer la ségrégation des flux auditifs. Adapté de [Alain et al. \(2000\)](#).

capacités de compréhension de la parole et de perception musicale reposent sur cette capacité du système auditif à d’abord séparer les informations entrantes en composantes distinctes. L’incapacité à séparer les informations acoustiques peut ainsi entraîner un groupement illusoire de sons provenant de sources multiples, ce qui peut provoquer un résultat négatif dans de nombreuses situations, comme par exemple l’absence de perception de l’alarme auditive par le pilote.

À tout moment de notre expérience auditive, il peut y avoir de multiples objets présents dans la scène auditive, pouvant ou non, correspondre à des sources sonores présentes dans l’environnement acoustique. Les objets auditifs sont des constructions perceptivement bien définies. Malgré leurs équivalents visuels, il est difficile de donner un sens intuitif à cette notion dans la modalité auditive ([Ahveninen et al., 2006](#); [Alain et al., 2000](#); [Dyson, 2010](#); [Kubovy and Van Valkenburg, 2001](#); [Schnupp et al., 2013](#)). Une représentation bidimensionnelle d’un objet auditif peut être définie comme le produit de mécanismes de groupement selon les dimensions de fréquence et de temps ([Bizley and Cohen, 2013](#); [Griffiths and Warren, 2004](#); [Griffiths et al., 2012](#)). Définir des limites claires entre des objets auditifs simultanés et séparer les informations qui appartiennent à un objet auditif spécifique du reste de la scène auditive est une tâche extrêmement difficile. Plusieurs principes de groupement, basés sur l’analyse des modèles auditifs dans l’espace temps-fréquence, ont été proposés pour la classification des indices acoustiques perceptuels dans une scène auditive complexe ([Bizley and Cohen, 2013](#); [Griffiths and Warren, 2004](#)).

Le groupement de composantes auditives peut faire émerger la perception d’un flux spécifique et se base ainsi sur une organisation cohérente des entrées auditives. La séparation d’une scène auditive en plusieurs flux, ou ségrégation des flux auditifs est plus largement connu sous le nom d’effet «Cocktail party» ([Cherry, 1953](#)), présenté sur la Figure 1.8. [Cherry \(1953\)](#) a mené des expériences d’attention dans lesquelles les participants écoutaient deux messages différents d’un seul haut-parleur<sup>1</sup> en même temps et essayaient de les séparer. Ses travaux ont révélé que la capacité à séparer les sons du bruit de fond est affectée par de nombreuses variables, telles que le sexe du locuteur, la direction d’où provient le son, la hauteur du son et la vitesse de la parole. De cette façon, une tâche de cocktail-party est une tâche

1. Au début des années 1950, une grande partie des premières recherches sur l’attention ont porté sur les problèmes rencontrés par les contrôleurs aériens. À cette époque, les contrôleurs recevaient les messages des pilotes par haut-parleurs dans la tour de contrôle. Entendre les voix mélangées de nombreux pilotes sur un seul haut-parleur rendait la tâche du contrôleur très difficile ([Sorkin and Kantowitz, 1983](#)).

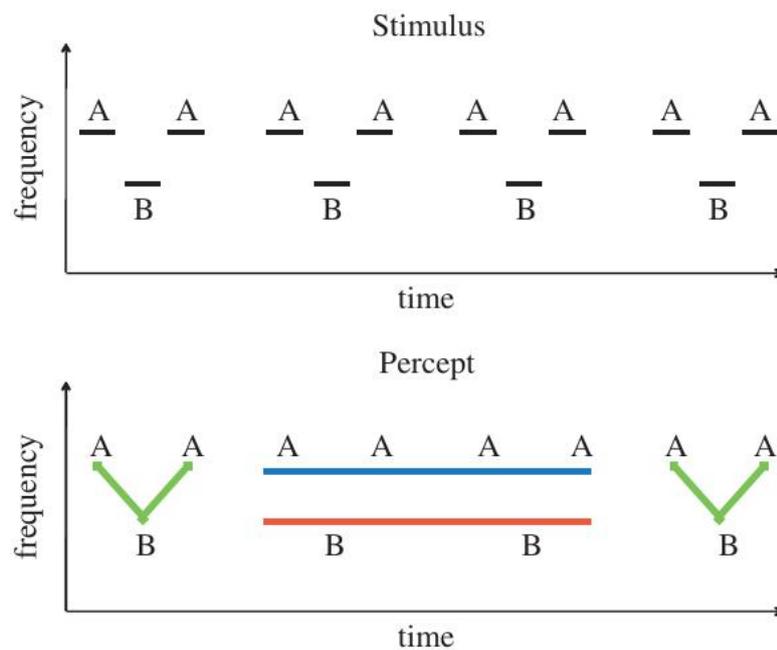


FIGURE 1.9 – Spectrogramme schématique de stimuli utilisés pour étudier le streaming auditif. Une succession de tonalités avec deux fréquences différentes, A et B, est présentée ("Stimulus"). Le sujet peut percevoir soit un flux unique avec un rythme de "galop" (ABA-ABA-ABA illustré par les lignes vertes reliant le A et le B dans "Percept"), soit deux flux réguliers (A-A-A et B-B-B, illustrés par la ligne bleue reliant les tonalités A et la ligne rouge reliant les tonalités B). Le percept peut alterner entre les deux interprétations. Adapté de [Schwartz et al. \(2012\)](#).

perceptive complexe, pouvant ainsi être facilitée par des indices informatifs dans le stimulus acoustique le long des dimensions temporelles et spectrales ([Akram, 2015](#)).

Au niveau d'analyse le plus élémentaire, l'organisation perceptive de la scène auditive commence par les attributs les plus fondamentaux des objets auditifs ([Dykstra, 2011](#)). Ces attributs comprennent la hauteur, l'intensité, la durée, le timbre et la position dans l'espace, et sont largement indépendants l'un de l'autre sur le plan perceptif. De nombreuses études ont été réalisées sur les indices de groupement perceptif et la ségrégation des flux ([Bregman, 1994](#); [Carlyon, 2004](#); [Darwin, 1997](#)). Les événements auditifs, variations temporelles brusques de l'énergie sonore, peuvent être groupés dans le temps en flux si les attributs perceptifs constituant les événements successifs sont suffisamment similaires les uns aux autres. Le principe de similarité des caractéristiques établit que les sons sont plus susceptibles d'avoir été émis par la même source s'ils ont des caractéristiques acoustiques similaires ([Moore and Gockel, 2002, 2012](#)). Le groupement ou la séparation d'événements auditifs successifs en objets auditifs est connu sous le nom de «streaming auditif» ([Bregman, 1994](#)).

Le célèbre paradigme de streaming auditif ABA a été étudié pour la première fois dans les années 1970 par Bregman et ses collègues ([Bregman and Campbell, 1971](#)). Il consiste à présenter à un auditeur des triplets de la forme ABA-ABA, où A et B sont des sons de courte durée (généralement des sons purs) et le tiret un espace silencieux ([van Noorden et al., 1975](#); [van Noorden, 1977](#)). Lorsque la séparation des fréquences est faible ou que la vitesse de présentation est lente, les sons sont perçus comme étant groupés et comme provenant d'une seule source sonore («fusion»). Lorsque la séparation des fréquences est importante ou que la vitesse de présentation est rapide, les sons A et B sont perçus comme étant séparés, chacun formant son propre flux auditif («ségrégation»). La Figure 1.9 montre les perceptions communes typiques de l'auditeur dans l'espace paramétrique défini par la séparation des fréquences et le taux de présentation dans un paradigme de streaming. Lorsque le groupe de tonalités est intégré (c'est-à-dire un

flux), on entend un rythme de galop distinctif segmenté en triolets successifs à trois tonalités se produisant environ toutes les demi-secondes (Dykstra, 2011). Lorsque le groupe de tonalités est ségrégué, la perception d'un rythme galopant est perdue ; ce que l'on peut entendre à sa place sont deux rythmes isochrones, l'une des tonalités A à un rythme moitié moins élevé que celui des tonalités B. En outre, le rapport le plus courant parmi les auditeurs qui entendent deux flux est celui d'un avant-plan et d'un arrière-plan perceptifs, l'un et l'autre étant occupés par les tonalités A ou les tonalités B à un moment donné.

Le paradigme de streaming auditif a fait l'objet d'un nombre important d'études chez l'humain et chez différents animaux depuis plusieurs décennies (Anstis and Saida, 1985; Bee et al., 2010; Carlyon et al., 2003; Dykstra et al., 2011; Kashino et al., 2007; Sussman et al., 1999). Cependant, ce paradigme n'est pas le seul paradigme à avoir permis l'étude des mécanismes associés à l'analyse de la scène auditive, la ségrégation des flux, l'organisation cohérente et le groupement des objets auditifs. En effet, à l'opposé de la ségrégation des flux, le système peut échouer à ségréger correctement les flux et ainsi permettre l'apparition de phénomènes de masquage auditif comme révélé par la perception d'un flux unique.

## 1.2.2 Les différents types de masquage auditif

Le problème de détecter un son provenant d'une source sonore particulière devient beaucoup plus difficile lorsque les sons d'autres sources indépendantes viennent se chevaucher dans le temps (Kidd et al., 2008). L'échec de la détection d'un son du fait de la présence d'autres sons correspond aux phénomènes de masquage auditif (Delgutte, 1990; Fletcher, 1940; Moore, 1995b; Wegel and Lane, 1924). Au cours de ces phénomènes perceptifs, lorsqu'un son cible audible — au-dessus du seuil de détection — n'est pas perçu, il est dit «masqué». L'autre son, masquant est quant à lui appelé «masqueur». La recherche en psychoacoustique a longtemps cherché à quantifier le degré d'interférence qui résulte de la compétition entre sources sonores distinctes. Usuellement, le masquage auditif a été étudié en présentant au sujet des tonalités pures (une cible et une masquante) en cherchant à obtenir les seuils de masquage. Le seuil non-masqué est le plus petit niveau d'intensité acoustique de la cible qui peut être perçu sans qu'un masqueur soit présent. Le seuil masqué, au contraire, est le plus petit niveau d'intensité de la cible qui peut être perçu lorsqu'il est combiné à un masqueur spécifique. La quantité de masquage représente la différence entre les seuils masqués et non masqués (en dB SPL, Figure 1.10). Il existe deux types de masquage selon les processus en jeu : le masquage énergétique et le masquage informationnel.

### 1.2.2.1 Masquage énergétique

La plus ancienne forme de masquage auditif étudiée est le «masquage énergétique» (ME), nommé aussi masquage périphérique. Le phénomène de ME illustre les limites de la sélectivité fréquentielle du traitement de l'information sonore dans la cochlée. Dans le ME, une cible et un masqueur présentent des caractéristiques spectrales qui se chevauchent (Delgutte, 1990). Le masqueur produit un pattern d'excitations dans la cochlée qui vient supprimer l'activité de la cible, de sorte que ce dernier n'est pas en mesure d'être représenté dans le nerf auditif. Le masqueur vient ainsi élever localement le seuil d'audition faisant que le son cible nécessite alors plus d'énergie pour être perçu. La détectabilité d'un son est dès lors majoritairement déterminée par une petite partie de l'énergie du bruit située à proximité spectrale ou temporelle de la tonalité (Fletcher, 1940; Green and Swets, 1966; Penner and Cudahy, 1973). Ce phénomène est directement lié à l'existence des filtres cochléaires (voir Section 1.1.1). En effet, comme un masqueur tombant dans le même filtre que la cible provoque un effet de masquage, on peut tester la sélectivité fréquentielle du système auditif en expérimentant de telles conditions. Les variations de seuil utilisées pour évaluer la sélectivité sont attribuées aux différences de quantité du ME. La quantité de masquage est la plus importante lorsque le masqueur et la cible ont la même fréquence et diminue à mesure que la fréquence du signal s'éloigne de la fréquence du masqueur. Si un signal et un masqueur sont présentés simultanément, alors seules les fréquences du masqueur qui se situent dans la bande

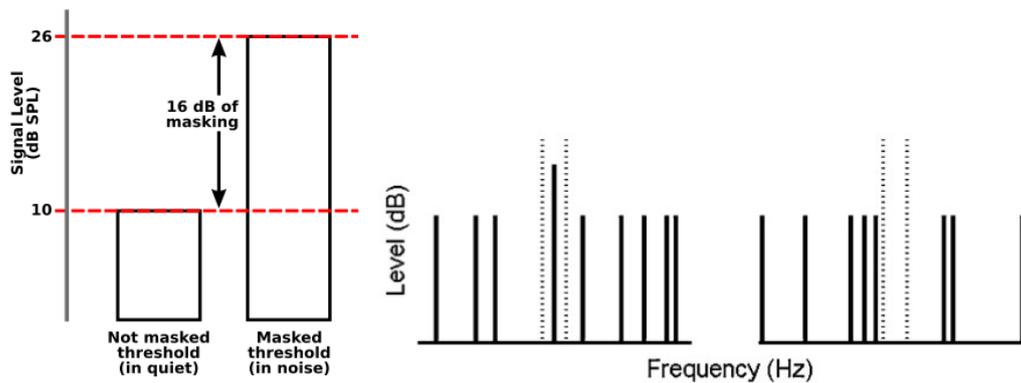


FIGURE 1.10 – (Gauche) Procédure de quantification du phénomène de masquage auditif. Le seuil non-masqué est le plus petit niveau d'intensité acoustique de la cible qui peut être perçu sans qu'un masqueur soit présent, tandis que le seuil masqué est le plus petit niveau d'intensité de la cible qui peut être perçu lorsqu'elle est combinée à un masqueur spécifique. La quantité de masquage représente la différence entre les seuils masqués et non masqués. Adapté de [Gelfand \(2017\)](#). (Droite) Deux masqueurs de fréquences aléatoires dans une expérimentation de masquage multi-tonalités. À gauche est présenté la cible plus le masqueur et à droite seulement le masqueur est présenté. En traits gris pointillés apparaît la région fréquentielle protégée, ne contenant pas de tonalités du masqueur. Adapté de [Kidd et al. \(2008\)](#).

critique contribuent au masquage du signal. L'efficacité du masqueur à élever le seuil de détection du signal dépend donc de la fréquence du signal et de la fréquence du masqueur. De cette manière, dans un environnement sonore, l'auditeur doit détecter et reconnaître les sons pertinents (cibles) intégrés dans un contexte acoustique contenant les sons de nombreuses autres sources non pertinentes (masqueurs). Cette détection implique une ségrégation des sources sonores distinctes et amène l'auditeur à engager une organisation perceptive cohérente des flux présentés, laquelle est fonction de la tâche demandée.

### 1.2.2.2 Masquage informationnel

La détection d'un signal auditif bien au-dessus du seuil peut également être réduite sans présenter un quelconque chevauchement dans la représentation tonotopique cochléaire. Ce phénomène a été qualifié de «masquage informationnel» (MI) ([Durlach et al., 2003a](#); [Kidd et al., 2008](#); [Pollack, 1975](#); [Watson et al., 1976](#)). Le MI est présenté pour la première fois dans la littérature par Irwin Pollack en 1975 ([Pollack, 1975](#)). Cette forme de masquage se produit à un niveau plus élevé dans le système auditif comparativement au ME ([Lutfi, 1989](#); [Leek et al., 1991](#); [Pollack, 1975](#); [Watson and Kelly, 1981](#)). Cependant, [Durlach \(2006\)](#) a soulevé la difficile problématique de spécifier ce que signifie périphérie et chevauchement dans le masquage auditif. Le MI à un certain niveau peut vraisemblablement apparaître comme du ME à un niveau supérieur, via un chevauchement entre cible et masqueur dans plusieurs canaux plus centraux. Cela amenant donc à ce que toute forme de masquage observée soit du ME s'il est examiné à un niveau suffisamment élevé ([Durlach, 2006](#)). Néanmoins, le MI peut disparaître après un entraînement extensif, ne reflétant donc pas une perte d'information dans le système auditif périphérique ([Oxenham et al., 2003](#)). Le MI auditif est donc plus largement défini comme une élévation du seuil de performance de détection de la cible qui ne pourrait être expliquée par les facteurs qui contribuent au ME ([Kidd et al., 2008](#)). Depuis maintenant plusieurs décennies, la recherche en psychoacoustique a étudié l'influence des composantes du signal sur cet effet de masquage et donc sur l'élévation des seuils de performance. Ainsi, plusieurs facteurs sont susceptibles de venir influencer la quantité de masquage produite.

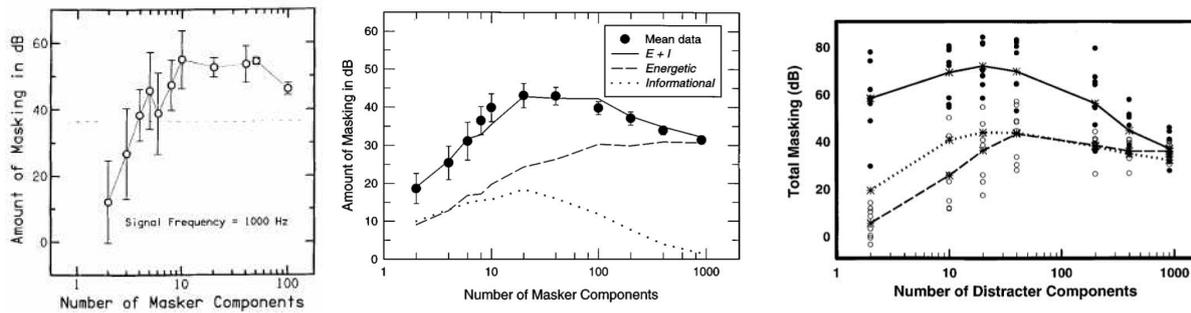


FIGURE 1.11 – Résultats typiques d’une expérimentation de masquage avec masqueur multi-tonalités. (Gauche) Quantité de masquage totale (en dB, en ordonnée) en fonction du nombre de composantes fréquentielles du masqueur (en abscisse). Adapté de [Neff and Green \(1987\)](#). (Milieu) Reproduction des résultats de [Neff and Green \(1987\)](#) par [Oh and Lutfi \(1998\)](#). (Droite) Quantité de masquage totale en fonction du nombre de composantes fréquentielles du masqueur pour les auditeurs individuels dans chaque groupe d’âge : enfants (cercles remplis) et adultes (cercles ouverts). Les fonctions moyennes sont indiquées par les lignes pleines et les lignes pointillées avec des moyennes marquées par \* pour les enfants et les adultes, respectivement. La ligne en pointillé représente les données moyennes obtenues pour 11 adultes dans les rapports précédents de [Oh and Lutfi \(1998\)](#). Adapté de [Oh et al. \(2001\)](#).

### 1.2.3 Facteurs influençant le masquage informationnel

L’incertitude associée au masqueur et la similarité dans les propriétés acoustiques de la cible et du masqueur sont les deux facteurs principaux les plus influents identifiés dans le MI et qui impliquent des manipulations différentes des signaux ([Durlach et al., 2003b](#); [Kidd et al., 2008](#); [Neff and Green, 1987](#); [Watson, 2005](#)). [Watson \(2005\)](#) distingue ainsi l’effet de la variation entre les essais des caractéristiques du stimulus («MI basé sur l’incertitude») et l’effet de la similarité entre la cible et le masqueur («MI basé sur la similarité»). En conséquence, cela implique des processus fondamentalement différents aboutissant au phénomène perceptif de MI, hautement variable entre les individus ([Oxenham et al., 2003](#)).

#### 1.2.3.1 Incertitude

Le MI a tout d’abord attiré l’attention grâce aux travaux de Charles Watson et de ses collègues qui ont étudié la discrimination de tonalités sous variation de leurs caractéristiques ([Watson et al., 1975, 1976](#)). Ils ont cherché à déterminer l’effet de l’incertitude associée à la discrimination des changements de caractéristiques d’éléments de patterns cibles (*e.g.*, un changement de la fréquence ou de l’intensité). De grandes différences dans la capacité des auditeurs à discerner des changements dans un élément cible ont été observées en manipulant l’incertitude des tonalités du masqueur. L’incertitude, telle que considérée ici, repose sur les modifications aléatoires des différentes composantes spectrales et temporelles. Elle est mesurée par l’information contenue dans le signal sur la base des contraintes statistiques qui régissent les variations aléatoires et donc des lois sous-jacentes. Comme la variation aléatoire est une caractéristique inévitable des environnements acoustiques naturels, il est essentiel de comprendre comment sont interprétés les sons en fonction de cette variation. En effet, la détection de tonalités dans du bruit ou dans un complexe multi-tonalités est gravement dégradée lorsque seules quelques composantes spectrales du bruit/complexe sont présentées au hasard à chaque essai. Globalement, [Watson et al. \(1976\)](#) ont montré que i) l’incertitude du masqueur a un effet plus négatif sur la détection du signal que l’incertitude du signal cible, ii) la quantité de MI augmente avec le degré d’incertitude du masqueur et iii) l’incertitude du masqueur et celle de la cible interagissent, rendant l’effet de l’incertitude sur la cible (fréquence ou position temporelle) plus faible à moins que l’incertitude du masqueur soit faible également.

Les travaux de Robert Lutfi et coll. dans les années 90 sur les tâches de discrimination ont porté sur la relation entre MI, variation aléatoire du signal et quantité d'information associée à cette variation (Lutfi, 1989, 1990b, 1992). Dans une tâche de discrimination d'échantillon (Lutfi, 1989), c'est la valeur de la différence à discriminer qui varie aléatoirement d'un essai à l'autre. Cette variation fournit des informations potentielles sur les statistiques des signaux présentés. Selon la théorie de la détection du signal (TDS), l'observateur, sur la base de ce qu'il sait des propriétés statistiques du signal et du bruit, maximise la probabilité de reporter correctement la présence d'un signal cible dans du bruit. Selon Robert Lutfi, le terme information peut être utilisé dans le cadre des approches par masquage via la théorie de l'information pour être synonyme de variation aléatoire du signal. Ainsi, un son très variable d'un instant à l'autre est susceptible de transmettre une grande quantité d'information (Lutfi, 1988, 1989, 1990a,b, 1992). La quantité exacte d'information finalement extraite du signal dépend toutefois de la capacité de l'auditeur à réduire l'incertitude associée à la variation. En effet, c'est le degré élevé de variabilité associé aux sons qui différencie les exigences informationnelles de la plupart des tâches de discriminations.

Depuis qu'elles ont rendu compte de ces résultats pour la première fois, les études de psychoacoustique ont largement adopté une approche paramétrique du problème de la détection de signaux dans le MI. L'objectif étant généralement d'identifier les déterminants critiques de la performance en observant l'effet de diverses manipulations physiques des signaux cibles et masqueurs sur la performance. De plus, Neff and Green (1987) ont introduit le paradigme de «masquage multi-tonalités», dans lequel de l'incertitude est créée au sein du masqueur par la présentation d'un ensemble de tonalités à fréquences aléatoires. Ce paradigme de masquage multi-tonalités (Neff and Green, 1987) est présenté sur la Figure 1.10 à droite en axes Intensité-Fréquence avec un exemple schématique des stimuli typiquement utilisés. On observe deux tirages de masqueurs multi-tonalités, un dans chaque intervalle d'observation (gauche et droite). Dans celui de gauche, une tonalité cible est intégrée dans une région protégée. La région protégée ou «région fréquentielle protégée» est une gamme de fréquences entourant le signal dans laquelle ne se trouve aucune composante du masqueur. L'objectif de la région fréquentielle protégée est par conséquent de limiter le ME (Neff and Callaghan, 1988).

À l'origine, Neff and Green (1987) s'intéressaient à la question de savoir combien de composantes fréquentielles étaient nécessaires pour créer du «bruit» pour l'auditeur. Dans leur expérience, ils ont examiné les seuils pour des signaux cibles de 250, 1000 et 4000 Hz présentés simultanément avec des masqueurs comportant 1 à 100 composantes sinusoïdales. Le nombre de composantes de masquage était constant tout au long d'un bloc d'essais, mais les fréquences des composantes étaient tirées au hasard dans une plage de 5000 Hz pour chaque présentation. Pensant que les composantes du masqueur s'approchent rarement suffisamment près du signal pour le masquer énergétiquement, les auteurs s'attendaient à très peu de masquage pour les masqueurs composés d'un petit nombre de composantes. De façon surprenante, de grandes quantités de masquage (plus de 50 dB pour les cibles à 1000 et 4000 Hz) ont été trouvées pour des masqueurs composés de seulement dix composantes (Figure 1.11). Le masquage maximal n'a pas été observé pour le masqueur composé de toutes les composantes (*i.e.*, bruit gaussien), mais pour un masqueur composé d'environ 10 à 20 composantes fréquentielles.

Ainsi, des masqueurs de quelques tonalités à fréquence aléatoire peuvent produire un important MI (basé sur l'incertitude) si les fréquences sont tirées à partir d'un large intervalle fréquentiel et modifiées à chaque essai. Ces résultats ont pu être reproduits par la suite (Neff and Callaghan, 1988; Neff et al., 1993; Oh and Lutfi, 1998). Ces études psychoacoustiques ont donc révélé que la variation entre les essais des caractéristiques du stimulus présente des effets négatifs sur la détection diminuant ainsi la capacité des auditeurs à percevoir des signaux auditifs. L'incapacité perceptive des auditeurs associée à la variation entre les essais des caractéristiques du stimulus correspondrait alors à un MI basé sur l'incertitude.

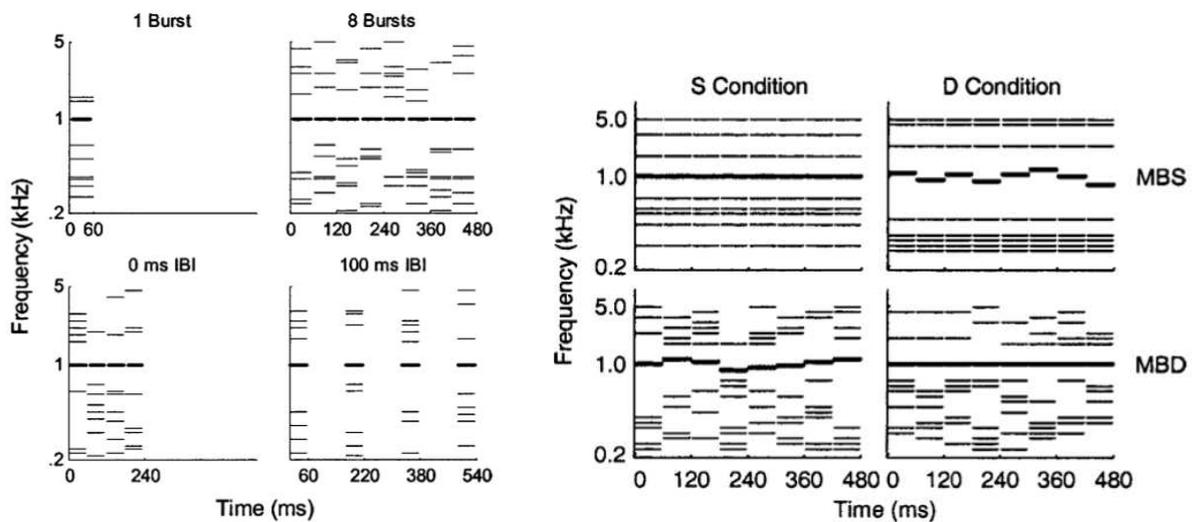


FIGURE 1.12 – Masqueurs à «salves» multiples similaires (MBS) et différentes (MDB). (Gauche) Spectrogrammes sonores du masqueur et de la cible pour MBD (lignes en gras : 1 kHz), le nombre de salves du masqueur variant de 1 (salve unique) à 8 (rangée supérieure) et l'intervalle entre les salves variant pour quatre salves du masqueur (rangée inférieure). Adapté de Kidd et al. (2003). (Droite) Spectrogrammes sonores de masqueurs avec cibles (lignes en gras : 1 kHz) à rafales multiples similaires (MBS, rangée du haut) et à rafales multiples différentes (MBD, rangée du bas). Dans la colonne de gauche (S pour Similar), la fréquence cible varie/reste constante dans le temps de manière similaire aux fréquences du masqueur dans le temps, alors que dans la colonne de droite (D pour Dissimilar), la fréquence cible dans le temps diffère des fréquences du masqueur dans le temps. Adapté de Durlach et al. (2003b).

### 1.2.3.2 Similarité

La similarité de sons ou d'éléments de sons est également susceptible d'affecter l'organisation des flux perceptifs (Dickerson and Gaston, 2014; Kidd et al., 2002; Lee and Richards, 2011). Identifier une cible, un changement dans cette cible ou même indiquer où ce changement s'est produit, peut être difficile lorsque le son cible est présenté simultanément avec des sons en compétition. L'importance de la similarité entre les sons présentés aura un effet profond sur la capacité de l'auditeur à détecter le son cible attendu. Les sons présentant des caractéristiques similaires sont généralement perçus comme un seul flux. Au contraire, les sons présentant des différences de caractéristiques sont généralement séparés perceptivement en flux distincts. Une grande similarité entre un masqueur et une cible favorise le MI (*i.e.*, réduit la détection), tandis qu'une faible similarité entre eux diminue drastiquement le MI (*i.e.*, favorise la détection) (Watson, 2005). De cette façon, la capacité de ségrégation perceptuelle des flux se fonde également sur un MI basé sur la similarité. Les sons du masqueur et de la cible peuvent être similaires sur plusieurs dimensions, qui correspondent aux différentes propriétés acoustiques des sons (durée, fréquence, intensité, etc...).

Kidd et al. (2003) ont étudié si une modification de la similarité entre la cible et le masqueur pouvait affecter la quantité de masquage obtenue en utilisant deux types de masqueurs multi-tonalités distincts (Figure 1.12 Gauche). Dans un premier cas, les fréquences au sein du masqueur étaient tirées aléatoirement sur chaque fenêtre temporelle (*i.e.*, une salve) tout au long de la séquence. Dans un second cas, le masqueur était composé de plusieurs salves de tonalités contraintes de se situer dans des zones de fréquence au fur et à mesure de la progression de la séquence de salves. Ainsi, le masqueur était composé d'un ensemble de «flux» à bande étroite (*i.e.*, les salves). De cette manière, la similarité vis-à-vis de l'ensemble des cibles correspondait à la disposition du masqueur en flux à bande étroite. Un degré élevé d'incertitude quant aux fréquences de la cible et du masqueur était également présent, de sorte que le sujet devait surveiller

toute la gamme de fréquences pour localiser la cible. Du fait de ce degré élevé d'incertitude au niveau des fréquences, les flux du masqueur pouvaient vraisemblablement ressembler à un modèle de cible, du moins au début de la séquence de salves, augmentant ainsi la probabilité de confusion avec la cible, ou de perte d'information due à une mauvaise orientation de l'attention. Les résultats de cette étude ont indiqué que les masqueurs constitués d'ensembles de flux à bande étroite (masqueurs à salves multiples similaires, MBS) ont produit beaucoup plus de masquage que les masqueurs dans lequel les tonalités n'étaient pas reliées entre elles d'une salve à l'autre (masqueurs à salves multiples différentes, MDB). Les auteurs ont souligné que cette augmentation du masquage était une conséquence de la plus grande similarité entre la cible et le masqueur (Kidd et al., 2003).

Une autre étude a cherché à démontrer que la quantité de MI peut être considérablement réduite en diminuant la similarité entre la cible et le masqueur (Durlach et al., 2003b). Les auteurs ont mené cinq expériences dans lesquelles le seuil de détection d'une tonalité cible présentée simultanément à des masqueurs multi-tonalités a été mesuré pour deux conditions. Dans un cas, la cible a été construite de manière à être «similaire» au masqueur; dans l'autre cas, elle a été construite de manière à être «différente» du masqueur. La similarité cible-masqueur variait dans des dimensions telles que la durée, la localisation, le changement de fréquence et la cohérence spectro-temporelle. Le masqueur spécifique variait selon les expériences, mais était constant pour les deux conditions. La Figure 1.12 (Droite) présente plusieurs spectrogrammes correspondants à différents modes de présentation des stimuli en termes de similarité cible-masqueur lors d'une tâche de MI multi-tonalités. Les résultats ont montré qu'une forte diminution de la quantité de masquage était observée pour la condition dissimilaire par rapport à la condition similaire entre la cible et le masqueur (Durlach et al., 2003b).

Récemment, Dickerson et al. (2015) ont également appuyé ces résultats en montrant que la performance à une tâche de discrimination de changement des caractéristiques des signaux était fortement influencée par le degré de similarité entre la cible et les sources non-pertinentes. Ainsi, la diminution de la similarité (ou augmentation de la dissimilarité) dans les propriétés acoustiques entre la cible et le masqueur tend à favoriser la ségrégation de flux auditifs distincts et ainsi à réduire les effets de masquage associée à l'incertitude du stimulus.

### 1.2.3.3 Variabilité inter-individuelle

Finalement, la quantité de masquage est hautement spécifique à chaque auditeur et cette variabilité inter-individuelle, que l'on peut comprendre comme la capacité d'un auditeur à réduire l'incertitude associée à la variation des caractéristiques des signaux, est un aspect important des phénomènes de masquage (Durlach et al., 2003b; Neff et al., 1993; Oxenham et al., 2003). On peut faire l'hypothèse qu'une telle variation dégrade la représentation interne du masqueur de l'auditeur et par conséquent la sensibilité à une tonalité cible ajoutée au masqueur est diminuée. La comparaison des résultats individuels pour des auditeurs dans ces expériences est à même de fournir des informations supplémentaires importantes sur la nature du MI. En effet, les différences dans la capacité des auditeurs à discerner des changements dans un élément cible permettent de catégoriser les auditeurs en fonction de leur seuil. Dans leur étude, Neff et al. (1993) ont souligné une forte variabilité inter-individuelle comme tous les auditeurs ne montraient pas d'effets importants de l'incertitude de la fréquence du masqueur. Pour les auditeurs affectés par l'incertitude du masqueur, la quantité de MI était comprise entre 20 et 30 dB et pouvait être supérieure en fonction de propriétés de masquage spécifiques telles que l'intensité et le nombre de composants. Par conséquent, ils ont adopté le terme «seuil haut» pour désigner les auditeurs qui affichaient constamment de grandes quantités de MI malgré un entraînement poussé. Au contraire, ils ont adopté le terme «seuil bas» pour désigner l'autre groupe, qui a montré des effets beaucoup moins importants de l'incertitude du masqueur. De plus, ces différences inter-individuelles apparaissaient beaucoup plus importantes dans des conditions cible-masqueur similaires par rapport aux conditions dissimilaires (Durlach et al., 2003b).

Pour conclure, deux paradigmes ont été en mesure de nous renseigner et d'améliorer notre compréhension des phénomènes de perception auditive d'un signal sonore. En fait, dans la modalité auditive, un certain continuum apparaît entre la ségrégation auditive et le masquage auditif (Chang et al., 2016; Lutfi et al., 2012, 2013). À une extrémité de ce continuum, la ségrégation est révélée par une perception cohérente de deux flux distincts : «AAA/BBB/AAA» pour le paradigme de streaming auditif et «cible/masqueur» pour le masquage auditif. Au contraire, à l'autre extrémité, le masquage s'établit avec l'absence de ségrégation des flux, révélée par la perception d'un flux unique : «ABABABAB» pour le paradigme de streaming auditif et «masqueur (comprenant la cible)» pour le masquage auditif. Il est clair que la détection d'une tonalité intégrée dans un masqueur multi-tonalités à fréquences aléatoires peut être très faible même lorsque les masqueurs ont peu d'énergie dans la région fréquentielle du signal. Contrairement au ME induit dans le système auditif périphérique par le chevauchement des réponses neurales à la cible et au masqueur, les mécanismes neuronaux et localisations propres au MI sont encore mal compris (Shinn-Cunningham, 2008). Une hypothèse serait l'existence d'un goulot d'étranglement du traitement de l'information dans le cerveau (Overath et al., 2007; Gutschalk et al., 2008) évitant au stimulus d'accéder à la conscience perceptive. Cette hypothèse repose sur des aspects de limitation des ressources cognitives et attentionnelles et de transmission de l'information à l'échelle cérébrale.

De cette manière, le MI n'est pas un phénomène unique mais peut être considéré comme le résultat des actions de toutes les étapes de traitement de l'information au-delà de la périphérie auditive. Il apparaît ainsi intimement lié aux phénomènes de groupement perceptif, de ségrégation de source, d'attention, de mémoire et de capacités de traitements cognitifs plus générales (Kidd et al., 2008). On comprend des expériences qui ont cherché à mesurer la quantité de masquage et l'impact sur la détection lors de la manipulation des caractéristiques des stimuli que le MI est déterminé par une variété de facteurs. On peut citer d'un côté : le nombre, l'intensité, les fréquences et les durées des tonalités du masqueur et de la cible qui contribuent à l'incertitude du masqueur et de la cible, et d'un autre côté, la similarité acoustique entre les différentes caractéristiques du masqueur et de la cible. L'incertitude associée au masqueur et la similarité cible-masqueur sont les deux facteurs dominants sur la quantité de masquage produite et donc sur la performance de la détection de cible. Néanmoins, cette influence dominante de ces facteurs sur la performance des auditeurs et ainsi sur la conscience perceptive ne se limite pas à des aspects purement psychoacoustiques. Au-delà de ces aspects comportementaux, la conscience perceptive vis-à-vis d'un objet de l'environnement peut être étudiée à un niveau neural afin de mieux comprendre le substrat neuronal qui lui est associé. Pour y parvenir, il est nécessaire de définir plus précisément ce que l'on entend par perception consciente et quels sont les moyens dont on dispose aujourd'hui pour permettre l'étude de son substrat et/ou corrélat neuronal.

## 1.3 Perception consciente et modèles de conscience

### 1.3.1 Conscience, perception consciente et multistabilité du percept

La «conscience» est un terme polysémique et c'est la décomposition en sous-composantes de cette notion protéiforme qui permet de proposer des définitions opérationnelles, et ainsi de l'étudier de façon scientifique. La conscience semble désigner l'ensemble de ce que l'on peut saisir personnellement de sa propre vie mentale, et par extension ce que l'on devine de celle des autres (Khamassi, 2021). La conscience se réfère ainsi principalement à l'expérience phénoménale elle-même, et accessoirement à des aspects de cette expérience tels que sa globalité, son sentiment de propriété personnelle, la capacité de rapporter son contenu verbalement ou d'une autre manière, et la conscience d'être conscient, appelée «métacognition» (Ward, 2004). La Figure 1.13 présente la distinction des principaux thèmes associés au mot conscience. Actuellement, on s'accorde à diviser les phénomènes conscients en «états de conscience» et en «contenus de conscience» (Aru et al., 2012; Dehaene et al., 2006; Khamassi, 2021).

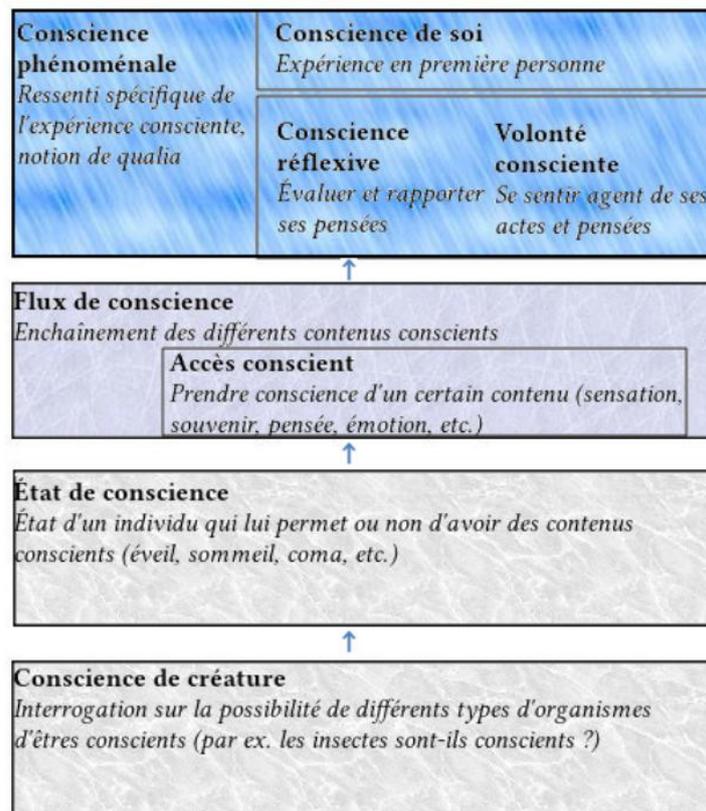


FIGURE 1.13 – Différents thèmes de recherche sur la conscience, et proposition sur la manière dont ils s'articulent. Image réadaptée de celle de [Khamassi \(2021\)](#) : Figure 6.1.

Une première distinction repose sur l'utilisation du terme «conscience» dans un sens intransitif pour désigner l'«état de conscience», comme lorsque le praticien se demande si un patient est conscient ou inconscient suite à un accident. La recherche sur les états de conscience va s'intéresser aux phénomènes neurophysiologiques qui distinguent l'état d'éveil conscient d'autres états. Les états de conscience font référence à différents niveaux soutenus d'éveil ou de veille tels que le sommeil, la méditation, le coma et d'autres états de conscience altérés tels que l'anesthésie ([Farthing, 1992](#)). Cette condition de l'état de conscience détermine l'émergence de la conscience dans un sens transitif cette fois, c'est-à-dire, prendre conscience de quelque chose, un contenu comme une sensation, une émotion ou un souvenir.

Le «contenu de conscience» réfère alors à des expériences momentanées telles que celle d'un carré rouge brièvement présenté sur un écran d'ordinateur ou celle du bruit soudain d'une alarme sonore. De cette façon, c'est l'«accès conscient» qui va représenter l'élément fondamental de cette conscience transitive, c'est-à-dire, la saisie d'un contenu particulier à un moment donné. Une définition «opérationnelle» de l'accès conscient permet l'investigation scientifique : un contenu conscient est un contenu dont le sujet rapporte qu'il en est conscient. Cette avancée conceptuelle relativement simple va être à la base des études ayant pour objectif de comparer l'activité cérébrale dans des situations où un même stimulus sensoriel est rapporté consciemment ou non. Le contenu de conscience peut également s'étendre dans le temps comme lorsqu'on observe une œuvre d'art peinte pendant une période prolongée ([Eklund, 2019](#)). Le tableau dans son ensemble fait partie de l'expérience, car on se focalise sur différentes parties du tableau. Ainsi, à un niveau plus global, le flux de conscience se comprend comme l'enchaînement et l'articulation des différents contenus dans une structure plus complexe et plus soutenue dans le temps ([Khamassi, 2021](#)).

De manière importante, une fonction essentielle de la perception est de détecter un signal d'intérêt parmi d'autres signaux potentiellement distrayants, et de rendre son contenu accessible à la conscience.

La perception consciente nous permet dès lors de nous intéresser plus spécifiquement au contenu de conscience disponible au travers du fonctionnement de ses réseaux neuronaux qui apparaît être lié au stimulus. Les fondements neuronaux de la perception consciente sont essentiels pour comprendre notre expérience du monde (Block, 2007; Crick and Koch, 1998; Dehaene and Changeux, 2011). Pour comprendre comment le cerveau génère des expériences, il faut identifier «l'ensemble minimal de processus neuronaux qui, ensemble, sont suffisants pour l'expérience consciente d'un contenu particulier» (Aru et al., 2012). Ces processus neuronaux en relation avec la génération du contenu de conscience lié à l'expérience sont communément appelés «corrélats neuronaux de la conscience» (CNC) (Koch, 2006).

Une étape importante dans l'étude des corrélats neuronaux de la perception consciente a été l'utilisation de stimuli ambigus et multistables (Leopold and Logothetis, 1996). De tels stimuli sont physiquement identiques mais peuvent être perçus de différentes manières par le sujet. La perception multistable représente ainsi la tendance d'un stimulus physique donné à susciter deux ou plusieurs perceptions distinctes mais stables. Elle peut se produire selon diverses modalités sensorielles, notamment la vision, la somatosensation et surtout l'audition (Dykstra, 2011). Un exemple de multistabilité perceptive dans la modalité auditive est le processus de ségrégation des flux auditifs comme dans les paradigmes d'étude de streaming auditif et de MI. Streaming auditif et MI sont ainsi caractérisés par un phénomène de perception consciente bistable comme le stimulus peut donner lieu à une représentation intégrée (un flux où la cible et le bruit sont fusionnés) ou ségréguée (deux flux où la cible et le bruit sont distincts).

La multistabilité présente donc les deux caractéristiques suivantes (Schwartz et al., 2012) : (i) les stimuli ont plus d'une organisation perceptive plausible et (ii) ces organisations ne sont pas compatibles entre elles. D'un point de vue neural, ces stimuli multistables sont utiles pour isoler les réponses cérébrales directement liées à l'expérience perceptive d'une personne, appelé «contenu neural de la conscience» (Gazzaniga, 2009). En partant de l'hypothèse que les processus sensoriels sont principalement couplés aux propriétés des stimuli physiques, les processus neuronaux qui diffèrent entre les différentes perceptions ont été considérés comme de forts candidats pour les corrélats neuronaux de la perception consciente. En comparant les réponses à un même stimulus pour différentes expériences perceptives des mêmes stimuli, on peut dissocier l'activité cérébrale liée directement au stimulus de l'activité cérébrale liée à la perception. Depuis maintenant plusieurs décennies, les nombreuses expériences basées sur la recherche de corrélats neuronaux de la perception consciente ont permis l'élaboration de modèles de la conscience.

### 1.3.2 Les modèles de la conscience

Un modèle de conscience est une description théorique mettant en relation les propriétés cérébrales de la conscience avec les propriétés phénoménales de la conscience (Seth, 2007). Les propriétés cérébrales peuvent être de l'ordre d'une activité électrique irrégulière rapide ou d'une activation cérébrale locale. Au contraire, les propriétés phénoménales de la conscience s'apparentent aux «qualia», qui sont généralement définis comme des perspectives à la première personne, ou plus spécifiquement les unités d'une scène consciente. Il existe aujourd'hui différents modèles théoriques basés sur des données expérimentales qui visent à expliquer l'émergence d'un percept à la conscience (Dehaene and Changeux, 2011; Kleiner, 2020; Sattin et al., 2021; Seth, 2009; Tagliazucchi et al., 2013; Taylor, 2011). Les modèles de conscience doivent être distingués des corrélats neuronaux de la conscience (Crick and Koch, 1990). L'identification de corrélations entre des aspects de l'activité cérébrale et des aspects de la conscience limite et encadre, dans une certaine mesure, la spécification de modèles neurobiologiquement plausibles. Néanmoins, de telles corrélations ne fournissent pas en elles-mêmes de liens explicatifs entre l'activité neurale et la conscience (Seth, 2007). Les modèles de conscience sont pertinents précisément dans la mesure où ils comprennent des éléments informationnels qui proposent des liens explicatifs entre les propriétés neuronales et les propriétés phénoménales (Dehaene and Changeux, 2011; Kleiner, 2020; Sattin et al., 2021; Tagliazucchi et al., 2013). Plusieurs modèles sont considérés ici pour rendre compte de liens explicatifs entre les propriétés cérébrales et les propriétés phénoménales de la conscience.

### 1.3.2.1 Théorie de l'espace de travail global

La théorie de l'espace de travail global («Global Workspace», GW) de Baars (1993) est un modèle de conscience qui a inspiré une variété de modèles connexes. L'idée centrale est que le contenu cognitif conscient est globalement disponible pour divers processus cognitifs, notamment l'attention, la mémoire et le rapport verbal (Baars, 1993). La notion de «disponibilité globale» est proposée pour expliquer l'association entre conscience et processus cognitifs intégratifs comme l'attention, la prise de décision et la sélection d'actions. Comme la disponibilité globale apparaît nécessairement limitée à un seul flux de contenu, la théorie de l'espace de travail global peut naturellement expliquer la nature sérielle de l'expérience consciente (Seth, 2007). Baars (1993) décrit cette théorie en termes d'architecture de «tableau noir», dans laquelle des modules de traitement séparés et quasi-indépendants s'interfaçent avec une ressource centralisée disponible dans un réseau global. Un tel espace de travail global, constitué de connexions cortico-corticales longue distance, assimile d'autres processus en fonction de leur importance tandis que d'autres processeurs activés automatiquement n'entrent pas dans cet espace.

Plus tard, Dehaene et al. (1998), puis Dehaene et al. (2003) ont proposé une implémentation neuronale d'une architecture d'espace de travail global, appelée «espace de travail neuronal global» («Global Neuronal Workspace», GNW). S'appuyant sur la proposition antérieure de Bernard Baars, la théorie GNW développée par Stanislas Dehaene et ses collègues soutient que la conscience découle d'une architecture à capacité limitée qui est conçue de manière adaptative pour extraire les informations pertinentes d'une variété de systèmes mentaux et les rendre largement disponibles à des fins telles que l'encodage linguistique, le stockage en mémoire, la planification et la prise de décision (Dehaene and Naccache, 2001; Dehaene and Changeux, 2011; Dehaene et al., 2014; Dehaene, 2014). Dans ce modèle, les stimuli sensoriels mobilisent les neurones excitateurs avec des axones cortico-corticaux longue distance, ce qui conduit à la genèse d'un modèle d'activité global parmi les neurones de l'espace de travail. Un tel modèle global peut inhiber des modèles d'activité alternatifs parmi les neurones de l'espace de travail. Cette inhibition empêche ainsi le traitement conscient de stimuli alternatifs (Dehaene et al., 1998, 2003).

Lors de la perception, une quantité massive d'informations est traitée inconsciemment par des mécanismes spécialisés qui fonctionnent en parallèle. Certaines de ces informations sont toutefois sélectionnées comme étant particulièrement pertinentes pour les objectifs actuels propres à la tâche de l'individu, et elles franchissent alors le seuil de l'accès conscient et entrent dans l'espace de travail global pour un partage flexible (Kemmerer, 2015). Selon Dehaene (2014) : «cette disponibilité globale des informations est précisément ce que nous expérimentons subjectivement comme un état conscient» p.168. Le modèle suppose ainsi qu'une augmentation progressive de la visibilité du stimulus devrait s'accompagner d'une transition soudaine de l'espace de travail neuronal vers un schéma d'activité. Lors de la pleine conscience d'un stimulus, le schéma d'activité d'intégration globale correspond alors à un phénomène nommé «ignition» (Dehaene et al., 2003).

Dans ce modèle théorique du GNW, la prise de conscience correspond à une étape tardive et optionnelle du traitement cérébral d'un stimulus, se produisant après les étapes purement sensorielles. Elle correspond ainsi à la mise en commun des informations sensorielles au sein d'un plus vaste réseau incluant des aires supra-modales, permettant notamment de maintenir cette information plus longtemps, de la mémoriser explicitement, de la rapporter verbalement par une action motrice, et plus généralement de l'intégrer à la planification de nos actions. L'accès à ces différentes fonctions cognitives à travers la mise en place de cet «espace de travail» cérébral fait écho aux propriétés psychologiques typiquement associées au traitement conscient, permettant de relier de manière cohérente la description psychologique du traitement conscient, les mécanismes cérébraux sous-jacents et leurs effets cognitifs (Khamassi, 2021).

### 1.3.2.2 Théorie des récurrences locales

Plusieurs modèles de ce type existent mais l'un d'entre eux a eu un impact considérable sur la tentative de fonder la conscience sur la base des processus de récurrences à l'échelle cérébrale (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006). Selon Lamme (2003), la combinaison entre des perspectives psychologiques et des perspectives neuronales a permis d'établir une distinction entre l'attention et la conscience. Ces deux phénomènes pourraient dès lors être définis de manière orthogonale comme des processus neuronaux entièrement distincts. L'attention, à travers la sélection attentionnelle, représente la «manière dont le traitement sensorimoteur est modifié par l'état actuel du réseau neuronal, façonné par des facteurs génétiques, l'expérience et les événements récents» (Lamme, 2003). La conscience, à travers l'expérience phénoménale, présente une origine différente et proviendrait de l'interaction récurrente entre des groupes de neurones (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006).

Le cerveau contient une grande quantité de récurrences : tout module cérébral bien connecté à une autre zone du cerveau aura des connexions réciproques avec celle-ci. Cela est particulièrement visible dans la hiérarchie des systèmes visuels, où l'on constate que la hiérarchie va dans les deux sens. Selon l'ampleur à laquelle les interactions récurrentes entre les aires visuelles intègrent des interactions avec les aires liées à l'action ou à la mémoire, la conscience évolue d'une conscience phénoménale à une conscience d'accès (Lamme, 2003). Cette évolution dépend des mécanismes de sélection de l'attention, qui influencent à la fois le balayage ascendant (par «feedforward») et les interactions récurrentes. D'autres mécanismes déterminent toutefois si les neurones s'engageront dans des interactions récurrentes, et donc si le traitement passera d'un état inconscient à un état conscient. Les stimuli conscients atteignent un niveau de traitement dépassant la détection initiale des caractéristiques, où au moins une première interprétation perceptive cohérente de la scène est réalisée. Ici, la liaison de certaines caractéristiques d'un objet, telles que sa couleur et sa forme, nécessiterait de l'attention, alors que d'autres combinaisons de caractéristiques seraient détectées de manière préattentive. Le niveau conscient serait alors, avant que l'attention ne soit allouée, constitué de caractéristiques provisoirement liées<sup>2</sup> (Lamme, 2003).

Une telle connectivité sur la base de processus de récurrences a été utilisée pour développer de nombreux modèles efficaces de traitement de la vision (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006; Pollen, 2003; Taylor, 2011). Cependant, la manière détaillée dont la conscience pourrait ainsi être créée n'est pas claire, car aucun modèle neuronal spécifique associé de la conscience et basé sur la récurrence, n'a été proposé afin de générer l'expérience consciente elle-même et de la tester. La récurrence neuronale dans la connectivité entre n'importe quelle paire de modules cérébraux est une partie importante du traitement cérébral. En effet, puisque la récurrence dans la connectivité semble être la règle plutôt qu'un cas isolé entre deux zones cérébrales, on s'attend donc à ce qu'elle soit importante pour être incluse dans la création de la conscience en tant que partie d'une architecture cérébrale globale (Taylor, 2011). Les diverses approches de la récurrence ont conduit à des modèles spécifiques de traitement des formes dans la vision et à une meilleure compréhension des difficultés de ces modèles qui ne supposent qu'un simple traitement visuel à action directe. Selon Lamme (2006), la dichotomie neuronale entre «récurrent=conscient» et «feedforward=inconscient» donne lieu à des prédictions testables pour les expériences comportementales. Si, en effet, tous les processus récurrents partagent la caractéristique de la phénoménalité et la tendance à induire une plasticité synaptique, on peut prédire que l'apprentissage suivra les aspects phénoménaux des stimuli (par exemple, le son), plutôt que leurs caractéristiques physiques (par exemple, la fréquence), même lorsque ce qui est appris n'est pas rapportable.

2. Le problème de liaison (ang. «binding problem») représente le problème fondamental de savoir comment l'unité de la perception consciente est obtenue par les activités distribuées du système nerveux central (Revonsuo and Newman, 1999). De manière plus précise, le problème de liaison est un terme utilisé à l'interface entre les neurosciences, les sciences cognitives et la philosophie de l'esprit, qui a plusieurs significations. En premier, il y a le problème de la ségrégation : il s'agit d'un problème pratique qui consiste à savoir comment le cerveau sépare les éléments dans des schémas complexes d'entrées sensorielles afin de les attribuer à des «objets» discrets. En second, il y a le problème de la combinaison : le problème de la façon dont les objets, l'arrière-plan et les caractéristiques abstraites ou émotionnelles sont combinées en une seule expérience.

### 1.3.2.3 Théorie de l'hypothèse du noyau dynamique

Dans ce modèle théorique, l'apparition d'une scène consciente particulière constitue une «discrimination hautement informative» (Edelman and Tononi, 2000; Tononi and Edelman, 1998). Cette théorie a été développée sur la base d'une approche par modélisation de la conscience en se focalisant plutôt sur ses aspects fonctionnels et informationnels à l'échelle neuronale. Plus précisément, le modèle développé dans ce contexte s'appuie fondamentalement sur la théorie de la sélection des groupes neuronaux ou «darwinisme neuronal», qui représente une théorie sélective (*i.e.*, de sélection neuronale) du développement et des fonctions du cerveau (Edelman, 1987, 2003).

Certaines observations expérimentales ont fortement suggéré que le système thalamo-cortical est crucial pour la conscience. La décharge neuronale dans un sous-ensemble distribué de neurones thalamo-corticaux se produirait en réponse à tout percept conscient. Giulio Tononi et Gerald Edelman ont suggéré qu'un tel groupe de neurones dispose des propriétés suivantes (Edelman and Tononi, 2000; Tononi and Edelman, 1998) :

- il est «fonctionnel», c'est-à-dire qu'il est constitué de neurones ayant des interactions plus fortes entre eux qu'avec le reste du système thalamo-cortical,
- il est hautement «différencié», c'est-à-dire qu'il admet un large répertoire de modèles d'activité différents possibles.

Ces deux propriétés découlent des deux principales caractéristiques phénoménologiques de la conscience, c'est-à-dire sa nature unifiée et indécomposable, et sa grande informabilité.

Dans ce modèle théorique, une scène consciente est «intégrée» : chaque scène consciente est vécue d'une manière intrinsèque «tout-en-un». Mais, elle est également à la fois «différenciée» : chaque scène consciente est unique. Les expériences conscientes représentent ainsi ces discriminations hautement informatives — intégrées et ségréguées — (Edelman, 2003) et afin de contribuer au contenu conscient, un neurone ou un groupe de neurones doit participer à ce groupe fonctionnel thalamo-cortical, appelé «noyau dynamique». Au sein de ce groupe, des interactions neuronales ré-entrantes produisent une succession d'états métastables<sup>3</sup> différenciés mais unitaires (Edelman and Tononi, 2000; Edelman, 2003; Tononi and Edelman, 1998). Ainsi, le terme noyau dynamique souligne la nature fluctuante et transitoire du groupe fonctionnel : sa configuration est supposée changer constamment (à une échelle temporelle de centaines de millisecondes) pour s'adapter au flux continu de la perception et de la conscience.

Par conséquent, une erreur catégorique serait de discuter de l'endroit du cerveau où la conscience a lieu ou des neurones qui participent à sa génération, puisque la conscience est un processus dynamique qui se réorganise constamment et qui comprend toujours un groupe fonctionnel thalamo-cortical hautement différencié (Edelman and Tononi, 2000; Edelman, 2003; Tagliazucchi et al., 2013; Tononi and Edelman, 1998). L'une des caractéristiques notables du modèle de noyau dynamique de la conscience est l'existence d'une mesure quantitative de «complexité neuronale»  $C_N$  (Tononi et al., 1994), dont des valeurs élevées accompagneraient la conscience. La complexité neuronale mesure ainsi la quantité avec laquelle la dynamique d'un système neuronal est à la fois intégrée et différenciée. Il apparaît que la structure cérébrale disposant de boucles ré-entrantes à l'échelle du système thalamo-cortical semble idéalement adaptée pour produire une dynamique de grande complexité neurale (Sporns et al., 2000a,b).

### 1.3.2.4 Théorie de l'information intégrée de la conscience

La théorie de l'information intégrée de la conscience (TII) a été développée par l'équipe de G. Tononi et ses collaborateurs au cours des deux dernières décennies (Balduzzi and Tononi, 2008; Tononi and Sporns, 2003; Tononi, 2004, 2011; Tononi et al., 2016; Oizumi et al., 2014). Fondamentalement issue de la

3. La métastabilité fait ici référence à la propriété de certains systèmes à exprimer des transitions entre des états de moindres stabilités vers des états de plus fortes stabilités du à des perturbations significatives de leurs variables d'états (*i.e.*, les variables qui définissent leurs états).

théorie de l'hypothèse du noyau dynamique précédemment citée (Edelman and Tononi, 2000; Tononi and Edelman, 1998), la TII a été développée principalement par G. Tononi comme une approche mathématique permettant de mesurer à la fois la quantité et la qualité de la conscience non seulement dans les organismes biologiques tels que nous-mêmes, mais aussi, du moins en principe, dans les dispositifs artificiels tels que les robots (Oizumi et al., 2014; Tononi, 2004, 2008, 2012; Tononi and Koch, 2015).

Le cerveau présente un fonctionnement ségrégué à de multiples niveaux d'organisation et une activité cérébrale globalement intégrée à de multiples échelles allant du neurone seul jusqu'à des connexions à longue distance du réseau cérébral. Un tel couplage entre ségrégation fonctionnelle et intégration globale construit un socle fonctionnel pour les processus et mécanismes associés à la conscience. Selon la théorie de l'hypothèse du noyau dynamique, l'intégration à travers des interactions ré-entrantes thalamo-corticales et cortico-corticales est un élément clé des expériences conscientes (Edelman and Tononi, 2000; Edelman, 2003; Tononi and Edelman, 1998). En s'appuyant sur les idées issues de l'hypothèse du noyau dynamique et de la théorie de l'information (Tononi and Sporns, 2003; Tononi, 2004, 2008), G. Tononi propose la thèse que le cerveau est sans doute le lieu de la conscience. Même si l'on est indisposé à considérer le cerveau comme un «générateur» de conscience, il est difficile de contester la preuve que le cerveau joue un rôle très important dans notre expérience consciente, dont la nature exacte reste un mystère. G. Tononi pose ainsi quatre questions fondamentales concernant le cerveau et la conscience :

- Pourquoi notre conscience est-elle générée par certaines parties du cerveau (les réseaux thalamo-corticaux) plutôt que par d'autres (par exemple le cervelet) ?
- Pourquoi notre conscience est-elle «plus» dans l'état éveillé que dans l'état de rêve, de coma, ou autres états végétatifs et certains états anesthésiques ?
- Quelles sont les conditions qui déterminent si un système est conscient ou non ?
- Qu'est-ce qui contribue aux qualités spécifiques de notre expérience consciente ?

Pour répondre à ces questions et «mesurer» la conscience, G. Tononi utilise des outils issus de la théorie de l'information en se basant sur les propriétés phénoménologiques de la conscience. Les deux principales propriétés phénoménologiques qu'il met en avant sont la «différenciation» et l'«intégration». Selon la TII, la conscience est définie comme la capacité d'un système à intégrer des informations (Balduzzi and Tononi, 2008; Tononi, 2011; Tononi et al., 2016; Oizumi et al., 2014). Un système est dès lors considéré comme capable d'intégrer de l'information dans la mesure où il dispose d'un large répertoire d'états et que les états de chaque élément sont causalement dépendants des états des autres éléments. La capacité inhérente d'un système (par exemple, un réseau cérébral) à différencier un grand nombre d'états disponibles (propriété de différenciation), tout en étant indécomposable en un sous-ensemble de sous-systèmes indépendants (propriété d'intégration) constitue la conscience.

La TII se base sur le fait qu'un état conscient est simultanément différencié — chaque expérience est unique dans la mesure où elle exclut un très grand nombre de possibilités alternatives — et intégré — chaque expérience comprend une «scène» unifiée perçue selon une perspective particulière — et donc que toute scène consciente constitue une discrimination hautement informative. Elle prédit donc que des degrés variables de conscience seront associés à des degrés variables de différenciation et d'intégration dans le système thalamo-cortical humain. La conscience est ainsi associée à un modèle d'activité neuronale différenciée dans des circuits thalamo-corticaux distribués et il est essentiel qu'une intégration par des interactions ré-entrantes entre ces circuits ait lieu.

Toutefois, la TII va au-delà de la théorie de l'hypothèse du noyau dynamique en généralisant ses principes afin d'établir une méthode fondée sur des propriétés visant à évaluer la conscience dans le monde physique. Pour cela, elle propose une nouvelle mesure de «quantité de conscience» générée par un système. Cette mesure canonique,  $\Phi$ , est définie comme la quantité d'information causalement efficace qui peut être intégrée à travers le maillon le plus faible d'un système (Tononi and Sporns, 2003; Tononi, 2004). Une distinction importante entre  $\Phi$  et  $C_N$  est que  $\Phi$  mesure les interactions causales dirigées au sein d'un système alors que  $C_N$  mesure sa dynamique d'intégration et de différenciation. Selon la TII, la conscience

telle que mesurée par  $\Phi$  est caractérisée comme étant une «disposition» ou une «potentialité». Le contenu d'une scène consciente donnée est alors spécifié par la valeur, à un moment donné, des variables qui servent de médiateurs aux interactions informationnelles au sein du système. Une autre caractéristique de la TII est que  $\Phi$  est proposée comme condition suffisante pour la conscience, de sorte que tout système ayant un  $\Phi$  suffisamment élevé, qu'il soit biologique ou non biologique, serait conscient. La TII présente ainsi un cadre mathématique pour évaluer la qualité et la quantité de la conscience (Oizumi et al., 2014; Tononi, 2012, 2015; Tononi and Koch, 2015) que nous aborderons plus en détail dans la Section 5.6.

Pour conclure, alors que les concepts fondateurs des neurosciences cognitives ont considéré que les systèmes perceptifs étaient soutenus par des zones cérébrales isolées, les théories récentes vont au-delà de ce point de vue. En effet, la conscience perceptive serait soutenue par des systèmes fonctionnels organisés sur la base de réseaux d'interactions dynamiques entre différentes zones cérébrales. En état d'éveil, le cerveau intègre en continu un flux d'information dynamique en provenance des objets physiques de son environnement qu'il doit traiter et se représenter comme objets cohérents. Ces objets physiques présentent un contenu informationnel — sur la base de leurs caractéristiques structurelles — qui leur est propre, et dont les caractéristiques informationnelles vont être traitées à des étapes spécifiques de la chaîne intégrative de traitement de l'information afin d'aboutir à une représentation mentale cohérente de l'objet perçu. Les différents modèles de conscience et de perception consciente présentés s'ancrent sur des modèles empirico-théoriques et sur des résultats provenant d'études de neuroimagerie structurelle et fonctionnelle. De telles études ont permis à ces différents modèles de tisser des liens explicatifs entre propriétés cérébrales et propriétés phénoménales de la conscience et de donner lieu à des hypothèses sur l'activité génératrice de tels liens. Dans certains des modèles de la conscience présentés, par exemple, la TII ou encore l'hypothèse du noyau dynamique, on retrouve ces notions de dynamique et d'intégration de l'information à l'échelle cérébrale ainsi que des suggestions de représentations de comment les processus de différenciation et de ségrégation entre les états cérébraux émergent pour aboutir à une perception consciente cohérente. En effet, au delà de son aspect purement dynamique, l'activité cérébrale consiste en une activité globalement intégrée et fonctionnellement ségrégée à plusieurs niveaux s'étendant du neurone jusqu'aux réseaux d'aires cérébrales. De cette manière, les modèles de la conscience ont permis, permettent et permettront l'étude des corrélats neuronaux de la perception auditive consciente et de la dynamique inhérente à ses mécanismes et processus à l'échelle cérébrale. De tels modèles couplés aux paradigmes d'analyse de la scène auditive comme celui du streaming auditif et du MI multi-tonalités, offrent donc l'opportunité de permettre l'étude de la dynamique de la construction du percept conscient associé à un stimulus auditif et de ses corrélats neuronaux.

## 1.4 Perception auditive consciente et ses corrélats neuronaux

### 1.4.1 Étude de la perception auditive consciente

La perception auditive consciente consiste en une capacité de l'individu à construire de manière consciente un percept auditif qui est lié à une stimulation acoustique externe. Elle implique des processus d'analyse de la scène auditive, de ségrégation des flux auditifs et d'organisation perceptive auditive. La mise en œuvre dans l'architecture neuronale du système auditif de ces différents processus est loin d'être aussi bien comprise que les phénomènes perceptifs eux-mêmes (Albouy, 2013; Bee and Micheyl, 2008; Bidet-Caulet and Bertrand, 2009; Micheyl et al., 2007a; Shamma and Micheyl, 2010; Shamma et al., 2011; Snyder and Alain, 2007b). Pour aller au-delà de ces aspects et permettre une compréhension plus approfondie des substrats neuronaux de la conscience, il est nécessaire de déterminer quelles représentations mentales, dans le flux du traitement de l'information, atteignent ou non la conscience.

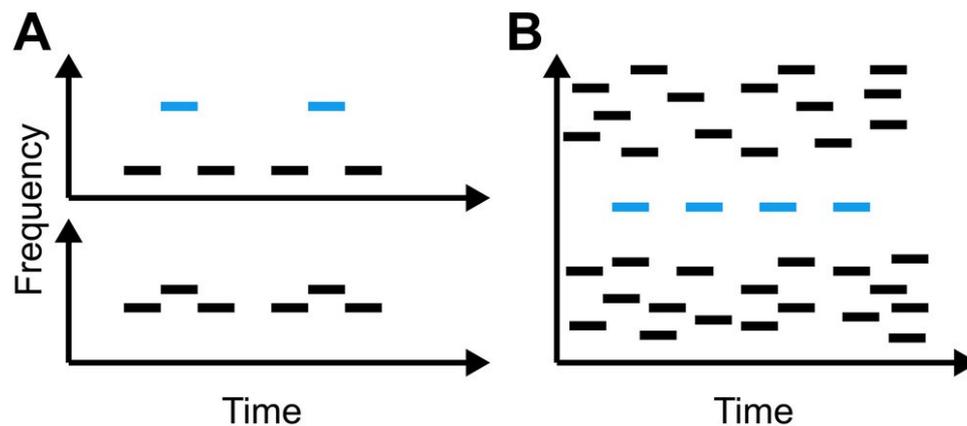


FIGURE 1.14 – Spectrogrammes de deux types de stimuli pour l'étude de l'analyse de la scène auditive. (A) Paradigme de streaming auditif ABA-ABA : lorsque deux tonalités qui diffèrent peu en fréquence (panel du bas) sont présentées aux sujets, ces derniers déclarent entendre un seul flux. À l'inverse, lorsque la différence de fréquence est importante et que les sons graves et aigus sont désynchronisés (panel du haut), les auditeurs déclarent entendre deux flux réguliers. (B) Paradigme de MI multi-tonalités : bien que les tonalités cibles bleues soient faciles à discriminer visuellement du fond multi-tonalités, les auditeurs ne les entendent pas toujours, donnant ainsi un percept différent en fonction de si le flux de tonalités cible a été ségrégué ou non de celui du masqueur multi-tonalités. Adapté de [Dykstra and Gutschalk \(2013\)](#).

Précédemment, deux paradigmes expérimentaux ont été décrits comme couramment utilisés afin d'étudier la perception auditive consciente : le paradigme de streaming auditif (Figure 1.14 A) et le paradigme de MI multi-tonalités (Figure 1.14 B). Ils permettent la production d'un percept auditif bistable chez l'auditeur, pouvant donner lieu à une activité neuronale différenciée. Cette différence dans l'activité neuronale entre stimulus perçu et non-perçu est hautement informative sur les processus et mécanismes en lien avec l'accès conscient du stimulus. En permettant des variations paramétriques des stimuli, les deux paradigmes permettent donc de produire des réactions comportementales différentes et de générer des schémas d'activité neuronale variés.

Les études de neuroimagerie portant sur la perception auditive consciente au moyen de ces paradigmes ont rendu une caractérisation plus fine de la différence des signaux neuronaux associés à la construction de percepts auditifs. La relation entre le masquage auditif et la ségrégation des flux auditifs a notamment été observée dans des études psychophysiques ainsi que lors d'études d'imagerie non-invasives sur des sujets humains ([Sussman et al., 2001](#); [Winkler et al., 2003](#); [Micheyl et al., 2007b](#); [Sheft and Yost, 2008](#); [Snyder et al., 2012](#)). D'autres études ont également utilisé des techniques de neuroimagerie fonctionnelle pour étudier la perception auditive chez l'humain ([Cusack, 2005](#); [Deike et al., 2004, 2010](#); [Gutschalk et al., 2005, 2007](#); [Kondo and Kashino, 2009](#); [Schadwinkel and Gutschalk, 2010, 2011](#); [Snyder et al., 2006](#); [Snyder and Alain, 2007a](#); [Sussman et al., 1999](#); [Wilson et al., 2007](#)). Les techniques EEG/MEG et d'IRMf (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle) ont été utilisées comme méthodes non-invasives pour étudier les corrélats neuronaux de la ségrégation des flux auditifs ([Akram, 2015](#); [Denham and Winkler, 2006](#); [Micheyl et al., 2007b](#); [Melcher et al., 2009](#); [Gutschalk and Dykstra, 2014](#)).

Au moyen de ces différents outils de neuroimagerie fonctionnelle, il est devenu possible d'étudier plus en détails la dynamique associée à la ségrégation des flux auditifs chez l'humain et ainsi de mieux comprendre les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente à travers l'accès conscient d'un stimulus auditif. L'étude de la perception auditive consciente à travers ses corrélats neuronaux a premièrement été réalisée à partir d'études des événements et potentiels du signal électrophysiologique liés à la perception auditive.

## 1.4.2 Corrélats neuronaux de la perception auditive consciente

### 1.4.2.1 Potentiels liés à la perception auditive consciente

Une approche commune à l'étude des corrélats neuronaux de la perception auditive se base sur des techniques d'analyses de potentiels liés à l'évènement auditif. L'EEG humain spontané se produit en l'absence de stimuli sensoriels spécifiques, mais peut être facilement modifié par de tels stimuli. Les ERPs («Event-Related Potentials») sont des «potentiels électriques générés par le cerveau qui sont liés à des événements internes ou externes spécifiques tels que des stimuli, des réponses ou des décisions» (Luck, 2014). Les ERPs se produisent à des périodes de latence longues par rapport aux stimuli et sont généralement associés à un état endogène du cerveau. Un seul ERP, usuellement enregistré au moyen d'un EEG du cuir chevelu, a une amplitude de 0,5 à 15  $\mu\text{V}$ , beaucoup plus faible que l'EEG de fond spontané (100  $\mu\text{V}$ ) le rendant par conséquent non-visible à l'œil nu dans le signal EEG. Afin de démêler et de révéler l'ERP spécifique pertinent de l'EEG de fond non pertinent (*i.e.*, spontané), la technique d'ERP est basée sur le principe mathématique de sommation (Figure 1.15). Cela consiste à faire la moyenne de centaines de répétitions synchronisées dans le temps d'une même condition expérimentale afin d'atténuer les activités qui ne sont pas liées à l'évènement. La forme d'onde résultante contient une série de pics positifs et négatifs, appelés composantes, censées refléter l'activité — les potentiels post-synaptiques — dans les générateurs cérébraux sous-jacents. Dans une expérience, les ERPs consistent en une forme d'onde contenant une série de composantes caractéristiques, se produisant généralement moins de 500 millisecondes après la présentation du stimulus (King, 2014). Ces composantes sont désignées par des acronymes (*e.g.*, «Error Related Negativity», ERN) ou par une lettre indiquant la polarité (N=négatif, P=positif), suivie d'un nombre indiquant la latence en millisecondes à partir du début du stimulus. Par exemple, l'onde N100 est un pic négatif survenant environ 100 ms après le stimulus et l'onde P300 un pic positif survenant environ 300 ms après le stimulus. L'amplitude, la latence et la covariance (dans le cas de sites d'électrodes multiples) de chaque composante peuvent alors être étudiées, en relation avec une tâche cognitive ou sans tâche (Nunez and Srinivasan, 2007). Alors que certains potentiels sont facilement obtenus par la répétition de stimuli (*e.g.*, le potentiel N100, suscité par la perception de stimuli auditifs), d'autres potentiels sont suscités par des paradigmes plus complexes.

Une des premières études EEG en audition utilisait une tâche de détection dans laquelle les sujets devaient détecter des tonalités présentées à leur seuil de détection (Hillyard et al., 1971). Trois sujets pour lesquels l'EEG a été enregistré à partir d'une électrode centrale (*i.e.*, le vertex) devaient détecter des sons à hauteur de 50% de probabilité de présence qui étaient joués avec du bruit blanc en arrière-plan. Les grandes moyennes ERP des signaux EEG ont été calculées à partir d'essais de présence des sons (une pour les sons détectés et une pour les sons non-détectés). L'ERP pour les sons détectés a montré une onde N100 pour un sujet et une onde P300 pour les trois sujets. Plus tard, ces résultats ont été reproduits et étendus à d'autres sujets dans plusieurs études (Parasuraman and Beatty, 1980; Paul and Sutton, 1972; Squires et al., 1973). Paul and Sutton (1972) ont enregistré l'EEG au niveau du vertex, au fur et à mesure que les tonalités étaient jouées au seuil de détection. Ils ont ainsi trouvé que l'amplitude de la P300 était positivement corrélée à la confiance de la détection. Squires et al. (1973) ont également enregistré l'EEG au niveau du vertex, en mesurant la confiance de la détection à l'aide d'une échelle de notation, au fur et à mesure que les tonalités au seuil de détection étaient jouées. Ils ont observé que la N100 et la P300 étaient plus grandes et avaient une latence plus courte pour les tonalités qui ont été détectées avec une confiance élevée par rapport à celles avec une confiance faible. Les auteurs ont aussi rapporté que la N100 était liée à la force du signal conformément à la TDS (Macmillan and Creelman, 2004; Squires et al., 1973). En conséquence, bien que le signal était physiquement identique à chaque répétition d'un signal, la force perçue du signal par l'auditeur variait. Certains sons étaient perçus comme étant plus forts que d'autres, et l'amplitude et la latence de la N100 étaient liées à l'intensité subjective perçue du son (Picton et al., 1977; Squires et al., 1973). Pour déterminer si l'amplitude de la N100 augmentait avec la puissance du signal,

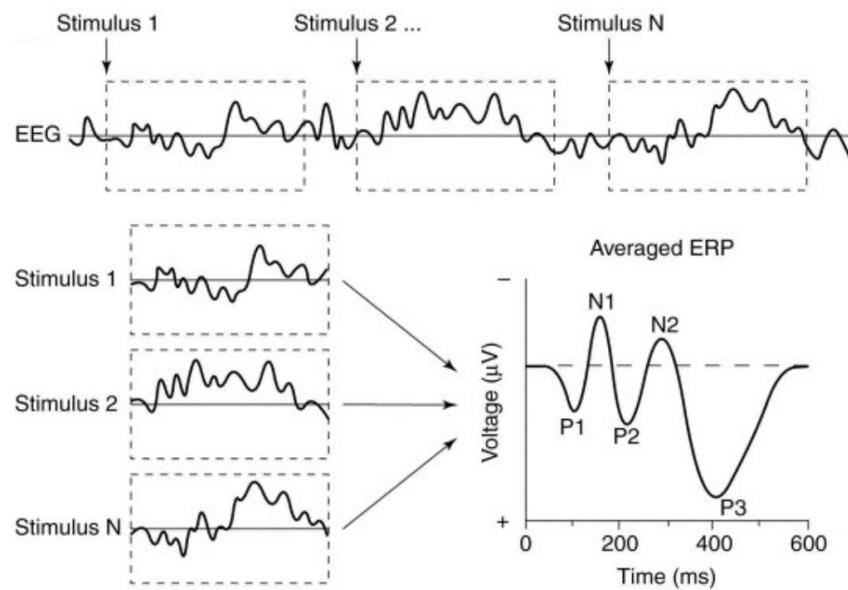


FIGURE 1.15 – Extraction de la forme d'onde ERP de l'EEG en cours d'enregistrement. (Haut) La réponse spécifique ERP à chaque stimulus est trop faible par rapport à l'EEG global. Les segments ERPs suivants chaque stimulus sont alors extraits. (Bas) Les stimuli (1, . . . , N) sont présentés et on isole les ERPs de l'EEG global pour en faire la moyenne afin de créer la forme d'onde «grande-moyenne» de l'ERP. Les composantes ERPs du signal EEG deviennent alors visibles et on peut ensuite recueillir leur amplitude et leur latence. Adapté de Luck et al. (2000).

Squires et al. (1973) ont inclus une tâche passive dans laquelle l'intensité des tonalités était variée. Les résultats ont confirmé que la N100 devenait plus grande et avait une latence plus précoce lorsque le niveau de tonalité était augmenté. Les tonalités détectées avec la plus grande confiance dans la tâche active ont provoqué une amplitude et une latence de la N100 égales à celles provoquées par une tonalité plus forte de 8 dB dans la tâche passive. Cela pourrait dès lors suggérer que l'intensité subjective perceptive peut être reflétée par l'amplitude et la latence de la N100 (Eklund, 2019).

Plus tard, Parasuraman and Beatty (1980) ont enregistré l'EEG sur les électrodes centrales pendant que les sujets effectuaient une tâche de détection où des sons de hauteurs différentes étaient joués au seuil de la détection. Dans cette tâche, les sujets devaient d'abord fournir des scores de confiance, puis identifier la hauteur du son. Les résultats ont montré que, quelle que soit la hauteur, les valeurs de la N100 et de la P300 étaient plus élevées pour les sons détectés avec un niveau de confiance élevé que pour ceux détectés avec un niveau de confiance faible. Les tonalités détectées et correctement identifiées ont montré une P300 plus grande que les tonalités détectées qui ont été incorrectement identifiées. En mesurant la confiance, Parasuraman and Beatty (1980) ont ainsi trouvé la même relation entre confiance et P300 que dans les études précédentes (Paul and Sutton, 1972; Squires et al., 1973). De plus, comme la N100 n'a pas été affectée par la performance de détection, elle apparaissait être liée à la force du signal perçu.

De cette manière, ces premières études sur la perception auditive consciente ont montré que des composantes ERPs du signal EEG étaient observables lors de la détection de tonalités lors de tâches perceptives. Un message important que l'on tire de ces études ERPs est que les composantes permettent, à un certain degré, d'être corrélées avec la perception conscience par les sujets de tonalités cibles dans une tâche de détection ainsi que leur niveau de confiance quant à cette détection. Néanmoins, ce que l'on garde à l'esprit ici, c'est la nécessité de procéder à la sommation sur l'ensemble des essais pour obtenir in fine des formes d'onde grande-moyenne liées à la présentation du stimulus. De façon intéressante, ces études ont ensuite ouvert la voie pour analyser plus spécifiquement les localisations en lien avec les mécanismes et processus associés à la perception auditive consciente.

### 1.4.2.2 Localisations et évènements liés à la perception auditive consciente

De nombreuses études de neuroimagerie ont révélé un rôle du cortex auditif dans l'analyse de la scène auditive (Fishman et al., 2001; Gutschalk et al., 2005; Micheyl et al., 2005; Middlebrooks and Bremen, 2013) et des corrélats neuronaux de la ségrégation des flux auditifs ont été trouvés au niveau des premiers stades de traitement du cortex auditif (Dykstra, 2011; Dykstra et al., 2016; Gutschalk et al., 2008; Königs and Gutschalk, 2012). Lors de la perception consciente, l'activité par IRMf au sein du cortex auditif et des régions préfrontales était augmentée lors de transitions perceptives (Knapen et al., 2011). Ces transitions perceptives ont également été étudiées en utilisant des enregistrements par microélectrodes chez des animaux de laboratoire (Bee and Klump, 2004; Bee et al., 2010; Fay, 1998, 2000; Fishman et al., 2001, 2004; Itatani and Klump, 2009; Kanwal et al., 2003; Kashino and Kondo, 2012; Micheyl et al., 2005; Pressnitzer et al., 2008; Schul and Sheridan, 2006). Des centres neuronaux ont aussi été impliqués lors des transitions à d'autres niveaux de la hiérarchie de traitement, tels que le noyau cochléaire (Pressnitzer et al., 2008) et le sillon intra-pariétal (Cusack, 2005; Teki et al., 2011).

Des corrélats seraient également disponibles dans plusieurs zones supra-modales du cerveau (Cusack, 2005) et d'autres études ont aussi rapporté une plus grande activité au sein d'un réseau fronto-pariétal durant la perception auditive consciente (Eriksson et al., 2007; Eriksson, 2017; Giani et al., 2015). Les résultats de plusieurs de ces études suggèrent que des corrélats de la bistabilité auditive peuvent être trouvés dans les cortex auditifs primaire et secondaire (Gutschalk et al., 2005, 2008). Cependant, trop peu de données sont encore actuellement disponibles sur le rôle des zones situées en dehors du cortex auditif dans l'analyse de la scène auditive (Albouy, 2013; Cusack, 2005; Kondo and Kashino, 2009; Pressnitzer et al., 2008). Le degré auquel différents réseaux et différentes aires cérébrales seraient nécessairement requis pour la perception auditive consciente reste actuellement peu documenté (Dykstra et al., 2017a; Eklund, 2019; Wiegand et al., 2018). Globalement, la perception consciente semble reposer sur l'activation d'un réseau cérébral fronto-temporo-pariétal chez l'humain (Demertzi et al., 2013).

Dans une étude, Gutschalk et al. (2008) ont combiné un paradigme de MI avec des enregistrements MEG chez l'humain pour étudier le rôle du cortex auditif dans le MI. La tâche était de détecter un flux de tonalités cibles se répétant régulièrement dans un contexte de tonalités masquantes tirées aléatoirement en temps et en fréquence. Les stimuli étaient similaires à ceux utilisés dans les études précédentes sur le MI (Neff and Green, 1987; Kidd et al., 2003) sauf que les tonalités du masqueur n'étaient pas synchronisées avec les tonalités de la cible. Les auteurs ont comparé les réponses MEG provoquées par les tonalités cibles détectées à celles des tonalités non détectées.

Une forte négativité a été observée au sein du cortex auditif secondaire dans un intervalle de 50 à 250 ms suivant l'apparition des tonalités cibles lorsque l'auditeur détectait ces tonalités (Figure 1.16). Cette réponse longue latence était forte lorsque les auditeurs ont reporté entendre la cible mais n'était pas mesurable lorsque les auditeurs ont échoué à détecter la cible. Les auteurs ont appelé cette forme d'onde la «négativité liée à la conscience» (ARN, «Awareness Related Negativity»). L'ARN apparaîtrait ainsi reliée à la conscience perceptive puisqu'elle n'était pas observée pour des cibles non-détectées. Les auteurs ont alors suggéré que le MI peut apparaître entre les étapes de traitement précoce et tardif (50-250 ms) dans le cortex auditif. Comme il a été observé que l'amplitude de la N100 est plus grande lorsque les tonalités étaient détectées par les sujets (Squires et al., 1973), les auteurs ont également suggéré que la conscience auditive proviendrait d'une étape de traitement similaire à celle de la N100 dans le cortex auditif en émergeant du cortex auditif plutôt que du tronc cérébral ou de structures corticales supra-modales de niveaux supérieurs (Gutschalk et al., 2008).

Cependant, dans l'étude de Gutschalk et al. (2008), la cartographie exacte de l'activité MEG à des parties distinctes du cortex auditif était limitée et ne pouvait dissocier les générateurs dans les aires cérébrales. Ainsi, cela ne permettait pas de savoir si la différence d'activité observée entre les cibles détectées et non-détectées était uniquement confinée aux aires auditives secondaires, ou si elle était déjà observée dans le cortex auditif primaire. Afin de déterminer l'étape dans le cortex auditif où l'activité

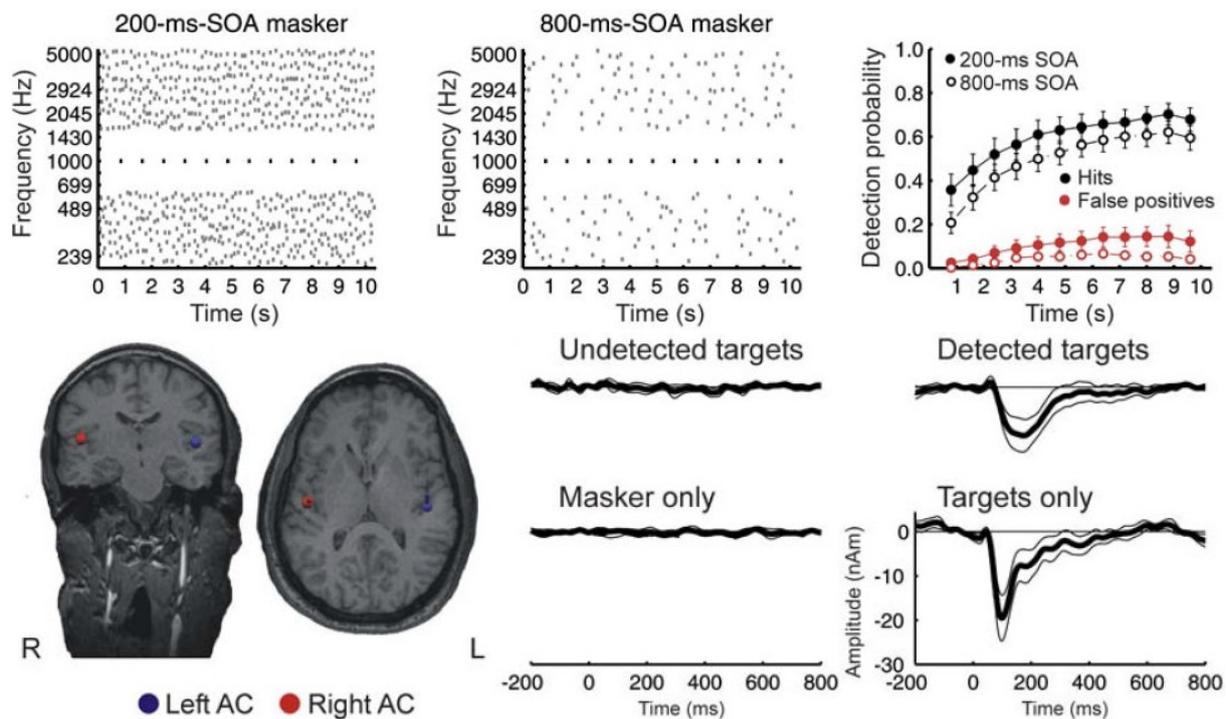


FIGURE 1.16 – (Haut Gauche et Milieu) Spectrogramme de stimulus de MI, en 18 bandes de fréquences (allant de 239 Hz à 5000 Hz). La cible (noire) était un tonalité répétitive (ici 1000 Hz) et le masqueur présentait un intervalle entre ses tonalités d'une durée moyenne de 200 ms (gauche) ou 800 ms (droite). (Haut Droite) Probabilités moyennes de détection correctes et de fausses alarmes sur le temps parmi les auditeurs pour les 200 ms (cercles remplis) et les 800 ms (cercles ouverts). (Bas Gauche) Localisation des dipôles ARN dans le cortex auditif. (Bas Droite) Formes d'ondes grande moyenne des potentiels évoqués. La composante ARN est observée à droite entre 50 et 250 ms pour les cibles détectées. Adapté de Gutschalk et al. (2008).

covarie avec la perception auditive consciente, une autre étude (Wiegand and Gutschalk, 2012) a combiné IRMf et MEG en adaptant le paradigme de MI employé par Gutschalk et al. (2008) (Figure 1.17). Ils ont observé que l'activité dans le cortex auditif était plus forte pour les cibles détectées que pour les cibles non-détectées. Une activation généralisée a été observée dans le cortex auditif pour les tonalités cibles détectées, reproduisant les résultats de Gutschalk et al. (2008). La comparaison entre les cibles détectées et non détectées a également révélé une activité confinée au gyrus de Heschl médian, siège du cortex auditif primaire. Cela suggère que l'activité liée à la perception consciente implique le cortex auditif primaire et n'est pas limitée à l'activité dans les zones secondaires. Cette étude a donné une preuve que l'activité dans le cortex auditif primaire est reliée à la perception auditive consciente et ne comprend pas seulement une représentation des paramètres du stimulus physique.

Dans une autre étude MEG sur le MI, basée sur une analyse par modélisation causale dynamique<sup>4</sup>, Giani et al. (2015) ont montré que l'ARN proviendrait plus spécifiquement de processus récurrents dans le cortex auditif. Lors de chaque essai, les participants ont indiqué s'ils avaient détecté une paire de tonalités présentées de manière séquentielle (la cible) qui était intégrée dans un masqueur multi-tonalités. L'ARN n'est apparue que pour la deuxième des deux tonalités, c'est-à-dire une tonalité avant le rapport

4. La modélisation causale dynamique est une méthode d'analyse et d'interprétation des données issue de la neuroimagerie fonctionnelle. Le but de la modélisation causale dynamique est de déduire l'architecture causale de systèmes dynamiques couplés ou distribués (Marreiros et al., 2010). Il s'agit d'une procédure de comparaison bayésienne de modèles sur la façon dont les données de séries temporelles ont été générées. Elle a été développée et appliquée principalement pour estimer le couplage entre les régions du cerveau et la façon dont ce couplage est influencé par les conditions expérimentales.

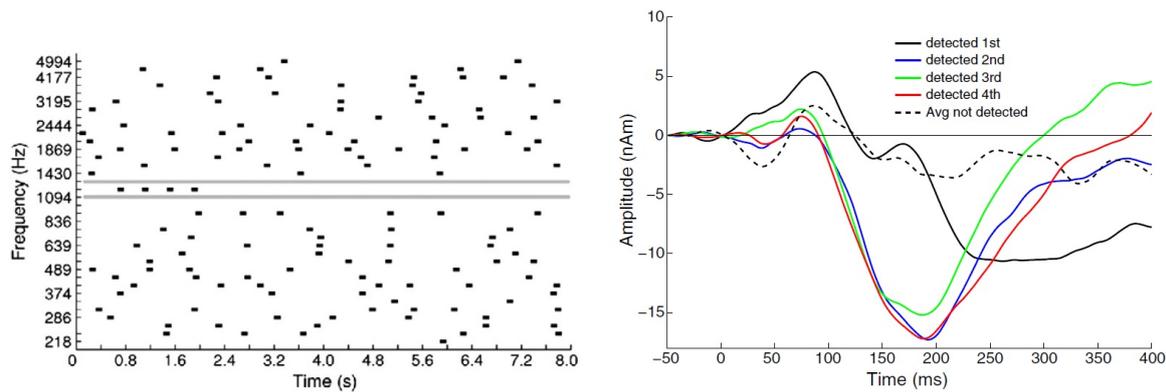


FIGURE 1.17 – Adaptation du paradigme de MI par [Wiegand and Gutschalk \(2012\)](#). (Gauche) Spectrogramme du stimulus de MI. (Droite) Formes d'ondes grande moyenne des potentiels évoqués pour chacune des tonalités cibles détectées (lignes pleines) et pour la moyenne des cibles non détectées (ligne pointillée). Adapté de [Wiegand and Gutschalk \(2012\)](#).

comportemental des participants sur la cible. Au contraire, elle a été observée deux tonalités avant le rapport comportemental dans l'étude précédente de [Gutschalk et al. \(2008\)](#) qui a utilisé une série de 12 tonalités. Les auteurs ont analysé l'activité MEG pour les détections et les omissions, séparément pour la première et la deuxième tonalité de la paire de cibles. Seule la seconde tonalité a provoqué la négativité à 150 ms, suggérant ainsi une ségrégation de la paire de tonalités par rapport au masqueur multi-tonalités. Une P300 a été la seule composante qui a été amplifiée de manière significative pour les deux tonalités, lorsqu'elles ont été détectées, montrant ainsi son lien avec la conscience perceptive ([Giani et al., 2015](#)). L'analyse par modélisation causale dynamique a permis d'indiquer que l'ARN sous-tendant la ségrégation des flux auditifs était principalement due à des changements dans la connectivité intrinsèque des cortex auditifs. En revanche, la réponse P300 comme signature de la conscience perceptive, reposait sur les interactions entre les cortex pariétal et auditif. Une détection réussie reposerait ici sur un traitement récurrent entre les zones corticales auditives et pariétales d'ordre supérieur. Il apparaît ainsi que la conscience perceptive dans le MI émerge dans une cascade complexe de traitement neuronal qui s'accumule sur plusieurs tonalités cibles. Un lien a donc été établi entre conscience perceptive auditive et ARN, composante située entre 50-250 ms, localisée dans le cortex auditif. Cette étude vient appuyer de manière empirique les modèles théoriques de la conscience basés sur le traitement récurrent de l'information au sein de zones cérébrales localisées ([Lamme and Roelfsema, 2000](#); [Lamme, 2003, 2006](#)).

Pour localiser la perception conscience dans les aires cérébrales, [Dykstra et al. \(2016\)](#) ont combiné des enregistrements EEG intracrâniens (iEEG) invasifs chez des patients épileptiques avec une tâche de MI. L'objectif était de mieux caractériser les corrélats neuronaux de la conscience perceptive auditive avec des reports perceptifs, essai par essai, de sons cibles intégrés dans des masqueurs multi-tonalités aléatoires. Les résultats ont montré que les cibles détectées ont provoqué une activité focale précoce dans le cortex auditif et dans le gyrus temporal supérieur, zone contenant le gyrus de Heschl. Cette activité comprenait une forte négativité entre 100 et 200 ms et était largement réduite voir absente pour les cibles non-détectées. Une large composante P300 a également été révélée avec des générateurs dans le cortex temporo-frontal et temporo-latéral. Pour les auteurs, il est difficile de savoir si ces réponses reflètent une perception consciente, ou plutôt des processus de traitements pré/post-perceptuel sur la base de l'orientation de l'attention. En effet, la distinction entre attention et conscience soulignée dans les modèles de traitements par récurrence ([Lamme and Roelfsema, 2000](#); [Lamme, 2003, 2006](#)), rappelle qu'il n'est pas forcément simple de comprendre le substrat neuronal spécifique de la conscience perceptive sur la base de ce type de traitements pré/post-perceptuel qui peuvent lui être associés.

### 1.4.2.3 Processus «top-down» / «bottom-up» et orientation de l'attention

Comme l'attention est un terme général qui désigne de multiples processus cognitifs (Petersen and Posner, 2012), la relation entre attention et ARN reste obscure. Selon Ward (2004), l'attention est le processus par lequel les organismes sélectionnent un sous-ensemble d'informations disponibles sur lequel ils se concentrent pour les traiter et les intégrer. On considère généralement que l'attention comporte au moins trois aspects : l'orientation, le filtrage et la recherche, et qu'elle peut se concentrer sur une seule source d'information ou être répartie entre plusieurs. La manière la plus simple de choisir entre plusieurs stimuli est d'orienter nos récepteurs sensoriels vers un ensemble de stimuli et de les éloigner d'un autre. L'attention agit comme un filtre, en extrayant davantage d'informations des stimuli sur lesquels on insiste et en supprimant l'extraction d'informations des stimuli sur lesquels on n'insiste pas. L'attention est étroitement liée à la conscience comme toutes deux sont intégratives, mais aussi sélectives. Elle est par ailleurs généralement conceptualisée comme l'augmentation du rapport signal/bruit à la fois par l'inhibition du traitement des stimuli sans attention et par le renforcement du traitement des stimuli avec attention.

Dans leur étude, Gutschalk et al. (2008) ont également suggéré que les ressources de traitement limitées dans le cortex auditif seraient une cause de masquage, ne permettant donc pas l'accès à la conscience de la cible auditive. Les processus attentionnels «top-down» ou «descendants» sont des processus conduits par la tâche ou dépendants du contexte, tels que l'attention sélective. Les processus «bottom-up» ou «ascendants» sont des processus conduits par la saillance des caractéristiques des stimuli et sous-tendant la ségrégation des flux. Une fois qu'une certaine charge de traitement est atteinte et que des mécanismes ascendants bottom-up et des mécanismes descendants top-down interagissent, cela peut biaiser la compétition entre flux auditifs. Dans la modalité auditive, orienter volontairement l'attention conduit à renforcer l'activité neurale à la fois dans le cortex auditif mais également dans les cortex frontal et pariétal (Eklund, 2019). Préalablement, certaines études avaient montré qu'indicer l'attention vers ou loin d'une cible auditive en module la perception consciente (Leek et al., 1991; Richards and Neff, 2004).

Dans une autre étude, Elhilali et al. (2009b) ont cherché à manipuler l'attention des participants sur les différentes caractéristiques de la scène auditive. Ils ont étudié comment les processus top-down et bottom-up interagissent pour permettre l'analyse d'une scène auditive complexe en utilisant un paradigme de MI. Dans une première tâche, les participants devaient détecter un déviant fréquentiel dans le signal cible («tâche cible»). Dans une seconde tâche, ils devaient détecter une élongation temporelle des tonalités du signal masqueur («tâche masqueur», Figure 1.18). Cette étude a montré trois principaux résultats.

Premièrement, les processus attentionnels interagissent avec les paramètres physiques du stimulus et peuvent agir pour renforcer des caractéristiques particulières qui seraient attendues dans la scène auditive. Selon les auteurs, les résultats montrent que l'attention auditive module fortement la représentation neuronale soutenue de la cible. Plus précisément, l'attention soutenue était corrélée à une augmentation maintenue du signal neuronal variant dans le temps. La représentation neuronale modulée était localisée dans le cortex auditif primaire, fournissant une preuve supplémentaire de l'implication des mécanismes neuronaux du cortex auditif primaire dans l'analyse de la scène auditive. Deuxièmement, les données ont révélé que le renforcement de la saillance acoustique (dirigée par les processus ascendants), entraînant une augmentation de la détection, était également corrélée à une augmentation de la puissance et de la cohérence soutenues du signal neuronal. Dans ce cas, l'augmentation du signal neuronal se produisait indépendamment de la tâche exécutée, mais avec des conséquences comportementales différentes : dans la tâche cible, elle entraînait une augmentation de la performance, mais dans la tâche masqueur, une diminution (par interférence). Troisièmement, les données ont montré un biais de l'hémisphère gauche dans la représentation neurale de la cible, pour la tâche cible, suggérant un rôle fonctionnel de l'hémisphère gauche dans l'attention sélective. En revanche, pour la tâche masqueur, le biais hémisphérique dans la représentation neurale de la cible (non-détectée) était inversé vers la droite.

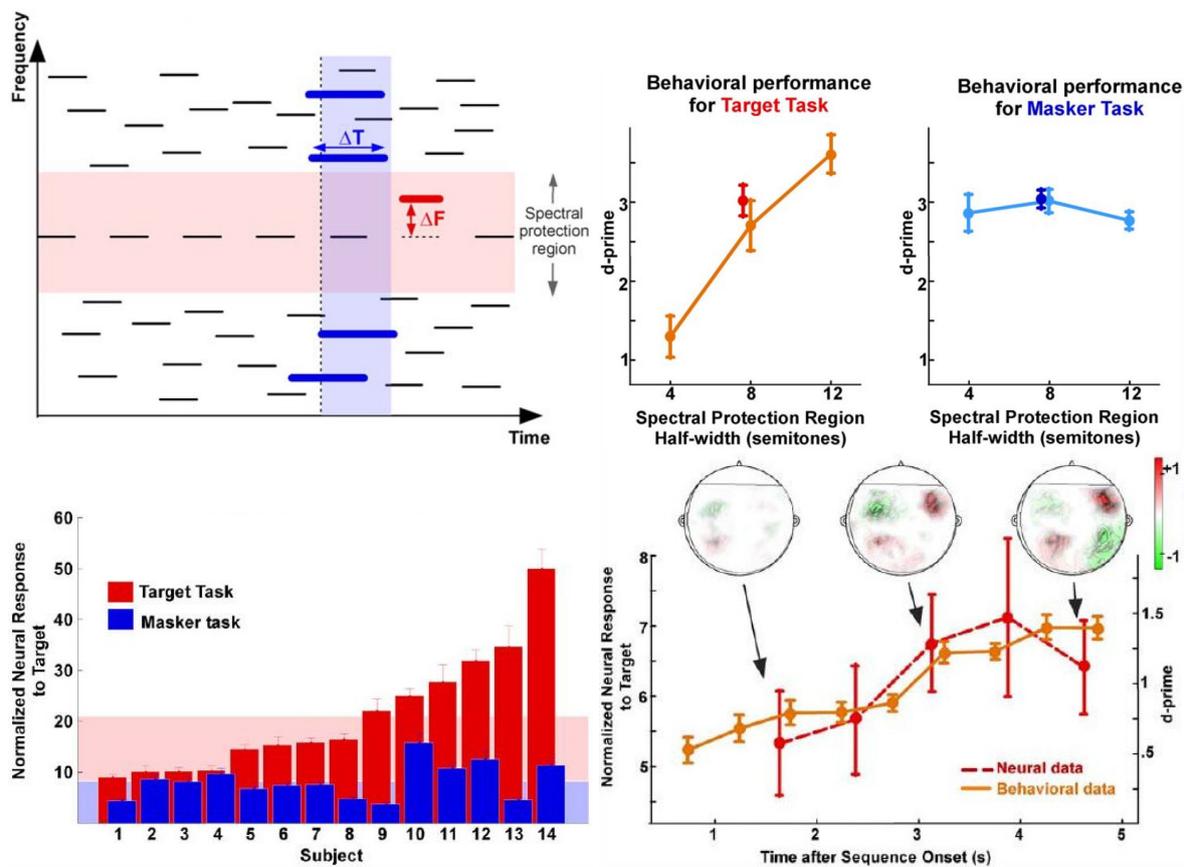


FIGURE 1.18 – (Haut Gauche) Spectrogramme schématique de stimulus employé par Elhilali et al. (2009b). Dans la «tâche cible», les participants devaient détecter un décalage fréquentiel ( $\Delta F$ ) déviant dans les tonalités cibles répétitives. Dans la «tâche masqueur», les participants devaient détecter une élongation temporelle ( $\Delta T$ ) soudaine des tonalités du masqueur. (Haut Droite) Résultats des performances comportementales pour les tâches cibles et masqueur, mesurées par l'indice de performance  $d'$  en fonction de la largeur de la zone fréquentielle protégée. (Bas Gauche) Réponse neurale normalisée au rythme cible par participant (barres individuelles) et par tâche (rouge pour la tâche cible, bleu pour la tâche masqueur). La réponse neurale était calculée comme le rapport entre la puissance de la réponse neurale au rythme de la cible (4 Hz) et la puissance moyenne de l'activité neurale de fond. Le fond rose clair (respectivement, bleu clair) représente la moyenne sur les participants pour la tâche cible (respectivement, tâche de masqueur). (Bas Droite) Réponse neurale normalisée au rythme cible, et performance comportementale, en fonction du temps passé dans la tâche cible, moyennée sur les participants. Adapté de Elhilali et al. (2009b).

Ces résultats mettent en évidence une interaction finement couplée entre la représentation neurale au plus bas niveau et la représentation cognitive au niveau supérieur des objets auditifs dans la ségrégation des flux auditifs. Dans l'ensemble, un résultat significatif de cette étude est qu'elle démontre non seulement un couplage fort entre la représentation neuronale mesurée d'un signal et sa manifestation perceptive, mais aussi qu'elle place la source de ce couplage au niveau du cortex sensoriel. Ainsi, la représentation neuronale du percept est encodée à l'aide des mécanismes du cortex sensoriel axés sur les caractéristiques, mais elle est façonnée de manière durable par des projections axées sur l'attention provenant d'aires de niveau supérieur. Un tel cadre pourrait sous-tendre des mécanismes généraux d'organisation de la «scène» dans n'importe quelle modalité sensorielle. Cela suggère que des mécanismes neuronaux sous-jacents au rôle de l'attention top-down dans la construction des flux perceptuels serait à même d'impliquer des projections top-down agissant en conjonction avec le stimulus physique comme régulateurs ou horloges pour les patterns de décharges de populations neuronales dans le cortex auditif.

Ainsi, comme cela a été montré précédemment (Leek et al., 1991; Richards and Neff, 2004), l'orientation volontaire de l'attention peut faciliter la perception consciente de cibles acoustiques en présence de MI (Elhilali et al., 2009b). Sur la base de preuves expérimentales, l'attention apparaît donc moduler le traitement cortical dans l'analyse de la scène auditive (Elhilali et al., 2009b; Gutschalk et al., 2008; Molloy et al., 2019). En conséquence, cela rend très peu probable qu'une sortie du MI — une ségrégation des flux — puisse être étudiée en l'absence totale d'attention (Gärtner and Gutschalk, 2021). Certains aspects de l'attention apparaissent toutefois plus étroitement liés à la pertinence de la tâche vis-à-vis des stimuli cibles (Elgueda et al., 2019; Huang et al., 2019; Knyazeva et al., 2020).

Il ressort de ces différents éléments que le couplage entre attention et conscience perceptive n'est pas simple et qu'une distinction orthogonale entre ces deux notions comme envisagée par les modèles de traitements par récurrence (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006) est relativement difficile à établir. Un argument contre une interprétation purement basée sur l'attention serait le fait qu'une activité similaire est observée dans le cortex auditif secondaire lorsqu'un seul flux est présenté au sujet (Dykstra et al., 2016; Gutschalk et al., 2008), alors qu'aucune activité majeure n'est observée dans les zones situées en dehors du cortex auditif (Wiegand et al., 2018). Le couplage entre attention et conscience perceptive aurait lieu en particulier dans des situations de concurrence perceptive, où de multiples interprétations perceptives possibles existent (Desimone and Duncan, 1995; Gärtner and Gutschalk, 2021). Le même réseau dans le cortex auditif pourrait très bien être actif pendant la perception d'un seul flux, sans nécessiter d'attention sélective. Néanmoins, en considérant premièrement que l'attention et la conscience perceptive partagent certaines ressources et certains réseaux, et deuxièmement que la conscience perceptive repose sur une fine interaction entre des processus attentionnels et des processus de saillance des caractéristiques, on peut en déduire que l'interconnexion qui les caractérise est fondamentalement basée et structurée sur des mécanismes neuronaux engagés dans des processus de récurrence de traitements de l'information au sein d'une structure hiérarchique de zones distribuées.

#### 1.4.2.4 Intégration et traitement cérébral distribué

Dans certains modèles théoriques comme celui de l'hypothèse du noyau dynamique ou celui de l'information intégrée, l'intégration de l'information au sein de zones distribuées du système est considérée comme un processus clé pour générer des expériences conscientes. En conséquence, il devrait y avoir une élévation du niveau d'activité au sein des «prétendus» corrélats neuronaux de la conscience lorsque les exigences en matière d'intégration augmentent. Une étude a testé cette hypothèse selon laquelle l'activité cérébrale liée à la conscience reflèterait l'intégration (Eriksson, 2017). L'auteur a utilisé un protocole de MI et a mesuré par IRMf comment l'activité cérébrale variait en fonction de la demande d'intégration nécessaire à la tâche. L'intégration des caractéristiques requises pour percevoir la cible était manipulée en comparant des tonalités simples récurrentes avec des triolets de tonalités harmoniques (Figure 1.19). L'audition de triolets nécessite une intégration supplémentaire dans l'espace des fréquences et sur une fenêtre temporelle plus longue que pour les tonalités simples. La difficulté de perception a également été manipulée en réduisant la distance dans l'espace des fréquences entre les cibles et les tonalités du masqueur. De cette manière, Eriksson (2017) a manipulé la difficulté perceptive et l'intégration associées aux différents stimuli et a suggéré que la perception consciente de la cible devait s'associer à une activité accrue dans les régions temporales et frontales supérieures, comme l'activité au sein de ces régions a été précédemment associée à de possibles corrélats neuronaux de la perception auditive consciente.

L'activité des sillons intra-pariétaux postérieur et inférieur du lobe pariétal était modulée par les demandes d'intégration et une interaction entre l'intégration et la difficulté perceptive était révélée dans la jonction temporo-pariétale. Selon des recherches antérieures, ces régions sont fortement impliquées dans les processus attentionnels (Buschman and Kastner, 2015; Cabeza et al., 2012). Ce résultat vient, dans une certaine mesure, s'ajouter à ceux d'études antérieures en IRMf et EEG ayant révélé une dissociation entre l'activité neuronale liée à l'attention et la perception consciente (Koivisto and Revonsuo, 2007;

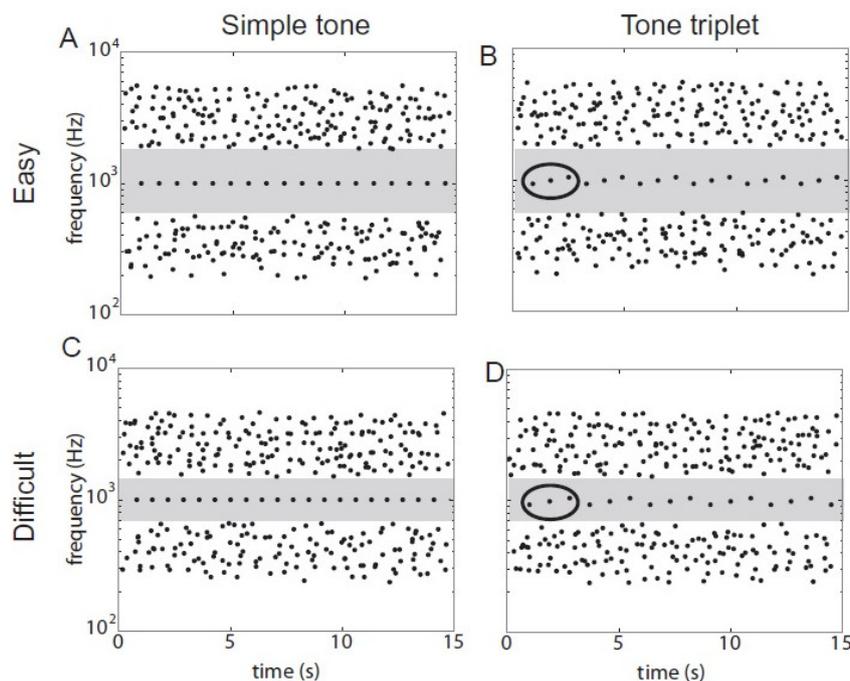


FIGURE 1.19 – (Gauche) Représentation graphique des stimuli auditifs employés par Eriksson (2017). Une tonalité cible a été présentée à plusieurs reprises dans chaque essai, masquée par des tonalités dans des fréquences supérieures et inférieures à la cible. L'intégration des caractéristiques requises pour percevoir la cible a été manipulée en comparant des tonalités simples récurrentes (A, C) avec des triolets de tonalités harmoniques (B, D; encerclés). La difficulté de perception a été manipulée en réduisant la région spectrale protégée (AB contre CD; zones grises). Adapté de Eriksson (2017).

Koivisto et al., 2006; Schurger et al., 2008; Tsubomi et al., 2009; Wyart and Tallon-Baudry, 2008). Contrairement aux recherches précédentes sur la ségrégation des flux auditifs (Kondo and Kashino, 2009), aucun changement significatif du signal BOLD (Blood Oxygen Level Dependant, le signal dépendant du niveau d'oxygène sanguin) d'IRMf n'était trouvé dans le cortex auditif primaire associé à l'identification de la cible. Par contre, un changement significatif du signal BOLD était trouvé dans le gyrus temporal postéro-supérieur lorsque les participants ont identifié le flux de tonalités répétées. De façon critique, seule l'activité du cortex pariétal gauche a augmenté de manière significative en fonction des demandes croissantes d'intégration. Eriksson (2017) en a conclu que le niveau d'intégration requis pour percevoir consciemment un pattern cible vient moduler de manière significative l'activité dans le cortex pariétal.

Cette étude apparaît comme une preuve supplémentaire que l'activité du cortex pariétal augmente lorsque l'organisation perceptive donne lieu à deux flux auditifs plutôt qu'un seul. En effet, Cusack (2005) avait précédemment suggéré que le cortex pariétal est important pour l'organisation perceptive et plus particulièrement pour la liaison des différentes caractéristiques des objets auditifs. Cette modulation apparaît de manière cohérente avec les suggestions précédentes selon lesquelles les processus intégratifs sont importants pour générer des expériences conscientes. L'intégration et le traitement cérébral distribué peuvent donc être à même d'expliquer une partie de l'activité neuronale associée aux expériences conscientes lors de la perception auditive de tonalités cibles.

En manipulant le pattern de tonalités cibles (tonalité unique et triolets de tonalités) pour étudier la demande d'intégration au niveau cérébral, Eriksson (2017) a montré que la structure du pattern de tonalités cibles présente un effet sur la réponse neuronale en lien avec la perception auditive consciente. Cette structuration caractéristique du pattern de la cible vient donc également influencer, au même titre que l'incertitude du masqueur et la similarité cible-masqueur, la perception de la cible dans le MI.

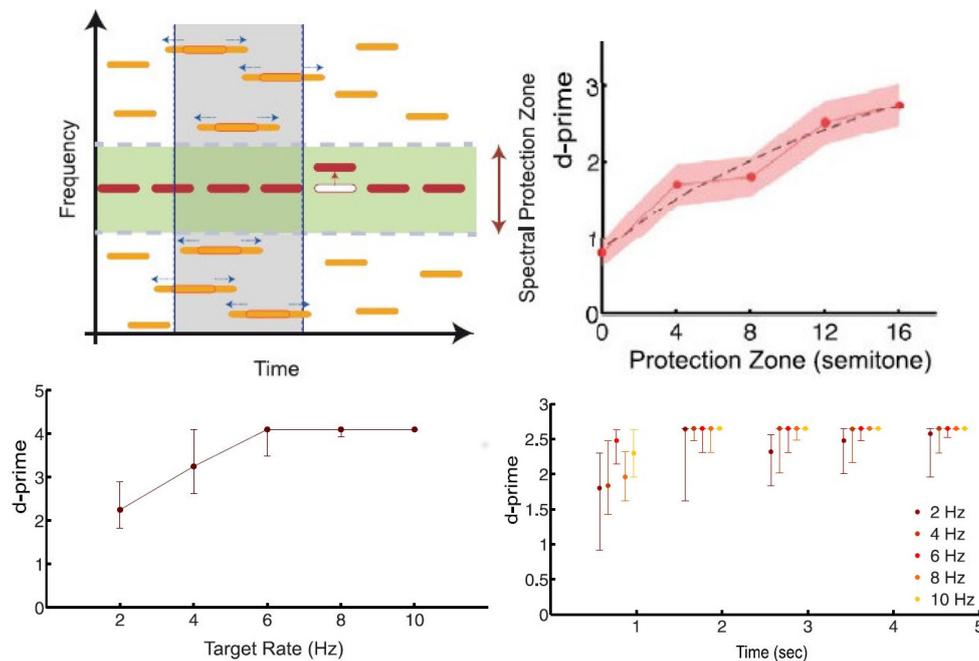


FIGURE 1.20 – (Haut Gauche) Illustration du type de stimuli employé par Akram et al. (2014). Une séquence régulière de tonalités (en rouge) est placée dans un fond de tonalités (masqueurs, en jaune) distribuées de façon aléatoire (en temps et en fréquence) et protégée par une région spectrale (région en vert). Dans la «tâche cible», les sujets devaient détecter une tonalité à fréquence décalée se produisant de manière aléatoire (flèche rouge). Dans la «tâche masqueur», les sujets devaient détecter une élongation de toutes les tonalités constitutives du masqueur dans une fenêtre de temps de 500 ms (flèches bleues). (Haut Droite) Performance en fonction de la variation de la zone spectrale protégée. (Bas Gauche) Performance en fonction du taux de modulation pour une gamme étendue de 2 à 10 Hz, par pas de 2 Hz. (Bas Droite) Performance en fonction du temps par taux de modulation. Adapté de Akram et al. (2014).

#### 1.4.2.5 Taux de tonalités cibles et réponses neurales

L'organisation structurelle du pattern de tonalités cibles, à travers la densité de tonalités, vient s'ajouter comme un facteur supplémentaire ayant une influence critique sur la conscience perceptive de la cible auditive. Les taux de tonalités cibles, aussi appelés «taux de modulation» ont un impact important sur la performance de détection. Le nombre de tonalités par seconde, appartenant au pattern cible, et la forme de ce pattern est susceptible de moduler l'activité au sein des régions cérébrales associées à la conscience perceptive (Eriksson, 2017). Les taux de 2 à 10 Hz sont considérés comme essentiels dans le groupement des indices physiques et perceptifs dans une scène acoustique complexe et la formation de flux auditifs (Kowalski et al., 1996; Miller et al., 2002; Moore and Gockel, 2002). L'étude de Elhilali et al. (2009b) sur l'orientation des processus attentionnels avec les tâches cible et masqueur avait utilisé un taux de tonalités cibles «lent» de 4 Hz. Plus tard, Akram et al. (2014) ont employé un taux de tonalités plus rapide de 7 Hz dans un paradigme similaire (Figure 1.20) afin d'explorer les réponses neurales et comportementales. Ils ont supposé que les activations neuronales par enregistrements MEG obtenues refléteraient directement la dépendance comportementale du streaming auditif sur les taux de tonalités cible.

De manière similaire à Elhilali et al. (2009b), Akram et al. (2014) ont manipulé l'orientation de l'attention des sujets sur différentes caractéristiques de la scène «en direction» ou «à l'écart» de la cible. Les deux tâches (cible et masqueur) ont ainsi nécessité une attention particulière, mais à des caractéristiques spectrales et temporelles différentes de la scène auditive. Selon les auteurs, comme les stimuli présentés dans les deux tâches étaient identiques, toute différence dans la représentation neurale du son devait être le résultat d'une modulation de l'attention. Afin de vérifier que la réponse neurale à la

cible caractérisait le streaming auditif, les auteurs ont corrélé les réponses neurales avec la performance comportementale sous une variété de paramètres du stimulus (taux de tonalité cible, fréquence de tonalité cible et région fréquentielle protégée) et d'états attentionnels (changer l'objectif de la tâche tout en maintenant le même stimulus). Dans toutes les conditions qui ont facilité la ségrégation cible-masqueur dans la réponse comportementale, les réponses neurales MEG ont aussi changé de manière consistante avec le comportement. De cette manière, le fait de s'attendre au flux cible a causé une augmentation significative dans la puissance et la cohérence de phase des réponses dans l'enregistrement des canaux, corrélée avec une augmentation de la performance comportementale des auditeurs. Les réponses neurales ont également augmenté comme la région spectrale protégée s'élargissait et comme le taux de tonalités cibles augmentait. En outre, lorsque le taux de tonalités cibles augmentait, la construction de la réponse neurale était significativement plus rapide, reflétant une construction accélérée des percepts de ségrégation des flux auditifs (Elhilali et al., 2009b).

De manière intéressante, si l'on oriente l'attention du sujet vers une caractéristique précise du stimulus, cela correspond pratiquement à réaliser une tâche de détection de changements dans la structure du stimulus. Si maintenant, on demande au sujet de reporter sa perception d'un élément du stimulus qu'il considère comme étant la cible d'intérêt, cela pose nécessairement la question de savoir quelle est la caractéristique principale sur laquelle porter son attention afin de bien réussir la tâche. La décision du sujet de reporter si oui ou non, il a perçu ce qu'on lui a «appris» être la cible, dépendra des caractéristiques structurelles familières entre ce qui représente une cible et ce qui pourrait potentiellement représenter une cible. Il apparaît donc important de considérer la manière dont le signal cible émerge à la conscience de l'auditeur sur la base des caractéristiques structurelles du signal. Sur la base de ces différents travaux ayant manipulé des structures de stimuli différentes dans le MI (Akram et al., 2014; Elhilali et al., 2009b; Eriksson, 2017; Giani et al., 2015; Gutschalk et al., 2008; Wiegand and Gutschalk, 2012), il apparaît relativement difficile de comprendre le lien entre la représentation mentale du sujet vis-à-vis du signal d'intérêt et le report explicite conscient du sujet vis-à-vis de ce qu'il pense avoir perçu.

#### 1.4.2.6 Report conscient de la ségrégation des flux cible/masqueur ou de la détection d'un pattern ?

D'un côté, une limite de l'approche des tâches de détection de signal est qu'elle nécessite généralement qu'une réponse motrice soit donnée au moment de la perception, signifiant un report explicite pouvant engager des processus neuronaux au-delà de ceux nécessaires à la perception consciente (Aru et al., 2012; Wiegand et al., 2018). Pour cela, Wiegand et al. (2018) ont cherché à étudier les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente avec et sans report explicite en IRMf. Dans une première expérience, des patterns de tonalités réguliers ont été présentés comme cibles sous MI, et les participants ont reporté leurs perceptions sur chaque essai. Dans une deuxième expérience, des patterns de tonalités réguliers ont été présentés sans masquage, tandis que les participants ont (i) fixé passivement une cible visuelle, (ii) effectué une tâche visuelle supplémentaire, et (iii) reporté la présence du pattern auditif cible uniquement. Cette deuxième expérience a été réalisée pour étudier les composantes post-perceptives potentielles liées à la tâche de perception auditive de la cible, en employant une configuration similaire avec un indice de réponse visuelle, mais où le schéma de stimulus auditif a été présenté sans le masqueur multi-tonalités.

Les résultats de la première expérience viennent confirmer l'implication d'un réseau fronto-pariétal pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées. Les auteurs ont identifié le sillon temporal supérieur et le sillon pré-central inférieur en tant que constituants potentiels de ce réseau soutenant la perception auditive consciente en coordination avec le cortex auditif. Il a été suggéré précédemment que l'activation d'un tel réseau fronto-pariétal distribué était nécessaire pour la perception consciente (Dehaene and Changeux, 2011; Eriksson et al., 2007). Plus tard, certaines recherches ont soutenu qu'au moins une partie de cette activité est liée à des tâches de report (Aru et al., 2012; Pitts et al., 2014b; Peter et al., 2005; Tsuchiya et al., 2015) plutôt qu'à la perception consciente, en soi. Wiegand et al. (2018) ont trouvé que d'autres zones du cerveau, notamment le sillon pré-central supérieur, le sillon intra-pariétal et le cortex

insulaire, ont également été actives pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées. Pour les auteurs, puisque ces zones n'étaient pas actives pour des patterns de tonalités similaires sans masquage, elles seraient moins susceptibles d'être des constituants d'un réseau nécessaire à la perception auditive consciente. Ces zones pourraient néanmoins être nécessaires pour une modulation attentionnelle du cortex auditif qui surmonterait le MI produit par le masqueur multi-tonalités. Dans ce cas, le sillon pré-central supérieur, le sillon intra-pariétal et le cortex insulaire seraient alors nécessaires pour la perception sous une situation de MI, mais pas pour la perception auditive consciente en général.

D'un autre côté, la relation exacte entre ARN et perception auditive consciente de tonalités cibles dans un masqueur multi-tonalités est encore confuse (Dykstra et al., 2017b; Snyder et al., 2015). Il n'est pas clair, en effet, si l'ARN est liée à la perception de tonalités individuelles ou si elle est plus directement liée à la perception du flux de tonalités cible global. Selon Giani et al. (2015), l'ARN reflèterait uniquement la perception d'un flux auditif global plutôt que la perception des seules tonalités du flux. Récemment, Gärtner and Gutschalk (2021) ont cherché à montrer que l'ARN reflèterait en fait un traitement renforcé lié à la tâche de détection plutôt qu'une sensibilisation perceptive au flux de tonalités. La dissociation de ces deux aspects est difficile, en particulier lorsque l'auditeur connaît la cible et y répond immédiatement pour indiquer sa perception du stimulus ambigu. Dans le paradigme de MI utilisé classiquement, la cible peut être identifiée par une répétition de tonalités identiques. De plus, elle peut être identifiée aussi grâce à l'intervalle temporel constant entre les tonalités de la cible. Cette configuration de stimulus implique que les participants savent donc immédiatement qu'ils ont détecté les tonalités pertinentes pour la tâche. Cette pertinence pour la tâche pourrait alors déterminer le traitement des tonalités cibles dans le cortex auditif.

Afin de mieux comprendre cet aspect, Gärtner and Gutschalk (2021) ont étudié si l'activité neuronale était plus étroitement liée à la tâche de détection ou plutôt à la perception des tonalités. Ils ont utilisé des cibles qui ne pouvaient être identifiées qu'avec des indices fournis pendant l'essai. Comme les participants n'étaient informés de la cible qu'après que ses tonalités aient été présentées, le rôle de l'identification immédiate de la cible sur la génération de l'ARN pouvait être étudié. Les résultats ont montré que les contrastes cibles détectées vs manquées ne différaient que lorsque les participants identifiaient correctement l'ensemble de la séquence cible. Au contraire, ils ne différaient pas lorsqu'ils identifiaient la fréquence de tonalité sur la base d'indices post-stimulus. De cette manière, selon Gärtner and Gutschalk (2021), la conscience perceptive du flux sonore global serait liée directement à l'activité neurale au sein du cortex auditif, comme reflétée par l'ARN.

Finalement, le substrat neuronal de l'accès conscient d'un stimulus sensoriel auditif n'est clairement pas déterminé à l'heure actuelle. Malgré de nombreux efforts expérimentaux et théoriques, les signatures neurales du traitement conscient restent une question encore largement ouverte (Sitt et al., 2014). Quelle est leur localisation temporelle intrinsèque vis-à-vis des stimuli ? Se trouvent-elles dans des réponses précoces (Koivisto et al., 2006; Melloni et al., 2007) ou tardives (Gaillard et al., 2009; Sergent et al., 2005) aux stimulations sensorielles ? Quel est le type de traitements sous-jacents à l'émergence des phénomènes de conscience ? Pour qu'un sujet prenne conscience du stimulus, certaines théories récentes suggèrent la nécessité d'instancier des boucles de rétroaction à grande échelle (Del Cul et al., 2007, 2009; Libedinsky and Livingstone, 2011). Ces boucles sont-elles réalisées entre des zones sensorielles primaires et des zones intégratives fronto-pariétales (Eriksson et al., 2007; Eriksson, 2017; Giani et al., 2015) ? La perception consciente dépend-elle d'un échange massif d'informations entre des sites corticaux distants (Gaillard et al., 2009; Lumer and Rees, 1999) ? Au contraire, la conscience perceptive émergerait-elle plutôt uniquement d'une activité récurrente localisée (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006; Pins and Ffytche, 2003) ? Ou encore, serait-elle directement associée à une intégration globale de l'information dans le cerveau (Tononi, 2008) ?

## 1.5 Conclusion

Finalement, les aspects généraux des mécanismes et processus associés à l'analyse de la scène auditive, à la ségrégation des flux auditifs et à l'organisation perceptive auditive aboutissant à la perception auditive consciente ont été présentés. Les paradigmes d'analyse de la scène auditive tels que le streaming et le masquage auditif offrent une opportunité spécifique d'étudier la dynamique de la construction d'un percept auditif. Streaming et masquage auditif sont construits à partir de caractéristiques structurelles, pour lesquelles certaines études ont mesuré l'influence sur la ségrégation des flux. Le paradigme de masquage informationnel apparaît présenter un ensemble de paramètres plus riche et relativement plus complexe à manipuler. Toutefois, des limites émergent concernant les études de la perception auditive consciente dans le MI chez les êtres humains. Aujourd'hui, l'influence catégorique des paramètres construisant les stimuli sur la construction du percept auditif n'est pas clairement établie. En effet, il ressort que malgré le nombre important d'études sur le MI, aucune n'a cherché à étudier globalement les paramètres des stimuli dans leur ensemble pour caractériser la construction du percept auditif.

En outre, il ressort des études de neuroimagerie que la dynamique de la perception auditive consciente sur la base des caractéristiques du stimulus n'a pas été suffisamment étudiée dans le cadre du MI. D'un côté, l'IRMf a permis d'obtenir une localisation spatiale des processus et mécanismes en lien avec l'activité de zones cérébrales associées à la perception auditive consciente. Néanmoins, en raison de la faible résolution temporelle de l'IRMf, cela ne suffit pas pour caractériser la dynamique des traitements informationnels associée à la construction du percept auditif. D'un autre côté, les formes d'onde associées aux événements liés à la perception consciente des tonalités du flux cible apparaissent informatives sur une unique dimension temporelle. Cette dimension représente la variation d'amplitude du potentiel électrique à la surface du scalp (les ERPs) et donc de la synchronisation spatio-temporelle des décharges d'assemblées neuronales issues de populations cérébrales locales. Plusieurs études sur le MI ont mis en corrélation une composante ERP négative — l'ARN — à la perception consciente des tonalités du flux cible.

Un message important tiré des études ERPs est le degré de corrélation entre ces composantes ERPs et la perception consciente de tonalités cibles des sujets dans une tâche de détection. Les composantes ERPs du signal EEG sont un premier niveau de signatures électrophysiologiques disponibles et facilement accessibles par analyse du signal. Les ERPs représentent cependant des moyennes réalisées sur de nombreux essais et il est relativement difficile d'établir un suivi quant-à la construction dynamique d'un percept conscient. Ces composantes ne fournissent donc pas suffisamment d'information sur le contenu informationnel du signal cérébral. Les ERPs sont ainsi fondés sur des aspects différents de ceux issus des théories de la conscience, en termes de dimensions d'analyse qu'elles supportent.

Dans ce chapitre, au-delà de certains corrélats neuronaux associés à la perception auditive consciente, nous avons également présenté des modèles permettant d'étudier la conscience. Ces corrélats ne sont qu'une étape dans la compréhension des mécanismes neuronaux associés à la prise de conscience et il apparaît clairement nécessaire d'explorer comment de tels phénomènes se construisent sur le temps. Malgré de nombreuses études sur les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente, un constat est que très peu d'études ont cherché à caractériser finement la dynamique de la construction du percept auditif. En effet, peu d'études se sont intéressées quantifier l'information contenue et transmise par les populations neuronales lors de la perception auditive consciente.

Il existe ainsi un manque dans la littérature sur la façon de caractériser cette dynamique de construction du percept auditif et sur comment quantifier l'information associée à de telles dynamiques transitoires à l'échelle cérébrale. Nous souhaitons donc davantage caractériser la conscience perceptive sur la base de l'accès conscient chez l'être humain au moyen d'expérimentations de MI et d'EEG. Pour y parvenir, nous allons utiliser une méthodologie de caractérisation de la dynamique cérébrale associée à la prise de conscience. Nous avons désormais besoin de présenter les méthodes qui vont nous permettre de mieux caractériser la dynamique cérébrale associée à la construction d'un percept auditif.



## Chapitre 2

# Méthodes de caractérisation de la dynamique cérébrale associée à la conscience

---

Les modèles de la conscience précédemment définis s’ancrent sur des théories issues des neurosciences et sur des outils de neuroimagerie pour permettre l’étude du substrat neuronal et de ses dynamiques en lien avec les états et les contenus de conscience (Aru et al., 2012; Dehaene and Changeux, 2011; Khamassi, 2021; Kleiner, 2020; Sattin et al., 2021; Tagliazucchi et al., 2013; Taylor, 2011; Yaron et al., 2021). Un nombre de plus en plus important d’études suggère que de multiples biomarqueurs de l’activité cérébrale extraits de la neuroimagerie fonctionnelle peuvent indexer les états de conscience dans le cerveau humain (Curley et al., 2018; Engemann et al., 2018, 2020; King, 2014; Liang et al., 2015b; Sitt et al., 2014). La recherche sur ces signatures neuronales de la conscience a été précédemment divisée entre les études de l’état de conscience (Barttfeld et al., 2015; Demertzi et al., 2019) et du contenu de conscience (Schurger et al., 2015; Webb et al., 2016), avec relativement peu de chevauchement entre ces deux traditions (voir toutefois Aru et al. (2019)).

Cependant, malgré cet ensemble important de travaux, il n’existe pas de consensus scientifique sur les mécanismes neuronaux propres à la prise de conscience et à sa construction dans le temps. L’un des défis majeurs actuels consiste à pouvoir diagnostiquer un accès conscient sur la base de l’activité cérébrale d’un individu en étudiant la construction de cet accès sur le temps (Khamassi, 2021). Dans le domaine clinique, cela est particulièrement critique comme il est nécessaire de «connaître» les états de conscience des patients. En clinique, l’idée générale d’un biomarqueur est une observation biologique ou physiologique qui indique ou prédit quelque chose de cliniquement pertinent. En transposant littéralement, dans le milieu aéronautique, on considérerait un biomarqueur pertinent comme une observation physiologique qui indiquerait ou prédirait des événements écologiquement pertinents. En ce sens, caractériser l’accès conscient dans le domaine aéronautique est tout aussi important puisque cela pourrait permettre à terme le développement de technologies neuroadaptatives visant à éviter la survenue de failles critiques dans la sécurité aérienne (Dehais et al., 2010, 2014, 2017, 2019; Scannella et al., 2013, 2018).

Des biomarqueurs peuvent être obtenus au moyen de l’utilisation d’algorithmes de mesures des propriétés statistiques du signal. De tels algorithmes ont largement été utilisés avec fiabilité pour l’obtention de biomarqueurs dans l’analyse des signaux EEG en clinique pendant l’anesthésie (Engemann et al., 2018, 2020; Liang et al., 2015b; Sitt et al., 2014), pour la classification des signaux EEG de patients épileptiques (Amarantidis and Abásolo, 2019; Giannakakis et al., 2013; Helakari et al., 2019; Hornero et al., 1999, 2003; Kannathal et al., 2005b; Mirzaei et al., 2010; Urigüen et al., 2017; Yuan et al., 2011), pour ceux de patients atteints de la maladie d’Alzheimer (Abásolo et al., 2008; Escudero et al., 2006; Pezard et al.,

1998; Shumbayawonda et al., 2020), ou encore pour ceux de patients atteints de schizophrénie (Krishnan et al., 2020; Sabeti et al., 2009).

Les caractéristiques basées sur des propriétés statistiques du signal cérébral ont donc été utiles pour le diagnostic clinique et l'indication d'évènements physiologiques cliniquement pertinents. Les signaux EEG, en fournissant de l'information sur la dynamique cérébrale, ont permis de donner une caractérisation des processus cognitifs et des mécanismes associés aux traitements conscients. Les propriétés intrinsèques des signaux neuronaux sont ainsi d'un intérêt fondamental car elles permettent de mieux caractériser la dynamique neuronale associée notamment aux états de conscience.

Pour étudier les mécanismes neuronaux associés à la construction d'un percept conscient, il est nécessaire de considérer les différents outils d'analyse et les différentes hypothèses sous-jacentes qui en découlent. D'un côté, la théorie mathématique de la communication, appelée théorie de l'information (TI) et la théorie plus récente de l'information intégrée de la conscience (TII) représentent des supports pertinents pour ce type d'étude. D'un autre côté, l'électroencéphalographie (EEG) est un outil de neuroimagerie fonctionnelle enregistrant un signal neuronal représentatif de l'échelle macroscopique dont la forme d'onde contient des informations utiles sur l'état cérébral. De cette manière, nous avons orienté notre recherche vers des marqueurs du signal EEG qui pourraient potentiellement permettre le suivi de la perception auditive consciente. Nous avons donc choisi de nous limiter à des indicateurs du signal EEG en lien avec i) la théorie de l'information et ii) la théorie de l'information intégrée de la conscience.

Une première approche a été mise en œuvre dans la caractérisation de la dynamique cérébrale associée aux différents états de conscience. Elle est basée sur une caractérisation directe du signal au moyen d'outils de mesures des caractéristiques statistiques des signaux EEG. Elle a été utilisée par exemple pour la caractérisation des états de conscience associés à l'anesthésie ou encore au coma. Les mesures principalement utilisées sont des mesures de théorie de l'information et des mesures dérivées de complexité associées au signal EEG. Nous présenterons ces indicateurs dans un premier temps.

Une seconde approche, vise à caractériser la conscience sur la base de l'utilisation de mesures théoriques de l'état de conscience issues des théories de la conscience développées précédemment. Nous décrirons plus en détail la théorie de l'information intégrée, qui étant intrinsèquement basée sur la théorie de l'information, nous a semblé être la plus adéquate et pertinente à tester dans le cadre de cette thèse. Les indicateurs qui en sont issus seront présentés dans un second temps. Nous donnerons pour chaque indice les principales applications à la caractérisation de la dynamique cérébrale associée aux états et contenus de conscience.

## 2.1 Théorie de l'information et mesures associées

### 2.1.1 Théorie de l'information

La théorie de l'information (TI) est une théorie mathématique de la communication développée par Claude Shannon en 1948. Un fondement de la TI est que l'information peut être traitée comme une quantité physique mesurable et quantifiable, telle que la masse ou l'énergie. Dans la TI, les variables sont décrites par leur caractère aléatoire et l'information est considérée comme non aléatoire (Shannon, 1948). Dans le domaine des neurosciences, la TI a été essentiellement utilisée comme support théorique formel à l'étude du codage neuronal et de la transmission d'information associée à ce codage. Les premiers travaux remontant notamment à Attneave en 1954 qui traitaient de la perception dans le système visuel (Attneave, 1954; Blanc, 2012). C'est plus tard qu'elle eut du succès lorsque le problème d'une «extraction efficace de l'information» des séquences d'activités neuronales évoquées par des stimuli a émergé (Atick, 1992; Barlow et al., 1961; Borst and Theunissen, 1999). Dans cette section, nous présentons la plupart des définitions de base nécessaires à la TI.

## 2.1.2 Mesures de la théorie de l'information

### 2.1.2.1 Entropie

On introduit premièrement le concept d'entropie, qui est une mesure de l'incertitude d'une variable aléatoire (VA). Soit  $X$  une VA discrète (VAD) avec l'alphabet  $\chi$  et une fonction de masse de probabilité  $p(x) = Pr(X = x)$ ,  $x \in \chi$ . La fonction de masse de probabilité est désignée par  $p(x)$  plutôt que  $p_X(x)$ , par commodité (Cover and Thomas, 2006). Ainsi,  $p(x)$  et  $p(y)$  font référence à deux VAD différentes et sont en fait des fonctions de masse de probabilités différentes,  $p_X(x)$  et  $p_Y(y)$ , respectivement. L'entropie  $H(X)$  d'une VAD  $X$  est donc une mesure de l'incertitude contenue dans cette VA et mesure la quantité d'information requise en moyenne pour décrire la VA. Elle est définie comme :

$$H(X) = - \sum_{x \in \chi} p(x) \log p(x) \quad (2.1)$$

Comme  $0 \leq p(x) \leq 1$  implique que  $\log \frac{1}{p(x)} \geq 0$  alors  $H(X) \geq 0$ . En utilisant le logarithme en base 2, l'entropie est mesurée en bits et elle représente ainsi le nombre de bits en moyenne requis pour décrire (*i.e.*, coder) la VA. Si la base du logarithme est  $b$ , l'entropie est désignée par  $H_b(X)$ . Si la base du logarithme est  $e$ , l'entropie est mesurée en nats. L'ajout de termes de probabilité nulle ne modifie pas l'entropie. L'entropie est une fonction de la distribution de  $X$  et ne dépend pas des valeurs réelles prises par la VA  $X$ , mais seulement des probabilités.

### 2.1.2.2 Entropie jointe

On définit ensuite l'entropie jointe  $H(X, Y)$  d'une paire de VAD  $(X, Y)$  avec une distribution de probabilité jointe  $p(x, y)$ . L'entropie jointe est une mesure de la quantité d'information moyenne (en termes d'incertitude) au sens de Shannon contenue dans cette paire. Elle est définie comme :

$$H(X, Y) = - \sum_{x \in \chi} \sum_{y \in Y} p(x, y) \log p(x, y) \quad (2.2)$$

### 2.1.2.3 Entropie conditionnelle

L'entropie conditionnelle d'une VA sachant une autre est l'espérance des entropies des distributions conditionnelles, moyennée sur la VA conditionnante. Ainsi, l'entropie conditionnelle  $H(X|Y)$  est l'entropie d'une VA  $X$  conditionnellement à la connaissance d'une autre VA  $Y$ . Si  $(X, Y)$  ayant comme distribution de probabilité jointe  $p(x, y)$ , l'entropie conditionnelle  $H(Y|X)$  est définie comme :

$$H(Y|X) = - \sum_{x \in \chi} p(x) \sum_{y \in Y} p(y|x) \log p(y|x) \quad (2.3)$$

$$= - \sum_{x \in \chi} \sum_{y \in Y} p(x, y) \log p(y|x) \quad (2.4)$$

La règle de la chaîne exprime le caractère naturel de la relation entre entropie jointe et entropie conditionnelle comme l'entropie d'une paire de VA est l'entropie de l'une plus l'entropie conditionnelle de l'autre (Cover and Thomas, 2006) :

$$H(X, Y) = H(X) + H(Y|X) \quad (2.5)$$

On notera que  $H(Y|X) \neq H(X|Y)$  mais que  $H(X) - H(X|Y) = H(Y) - H(Y|X)$ . Enfin, pour trois VA, le corollaire correspond à :

$$H(X, Y|Z) = H(X|Z) + H(Y|X, Z) \quad (2.6)$$

### 2.1.2.4 Entropie relative

L'entropie relative est une mesure de dissimilarité (*i.e.*, divergence) entre deux distributions de probabilités  $p(x)$  et  $q(x)$ . L'entropie relative, également appelée Distance de Kullback-Leibler  $D_{KL}(p||q)$  est une mesure de l'inefficacité de l'hypothèse selon laquelle la distribution est  $q$  lorsque la vraie distribution est  $p$  (Cover and Thomas, 2006). Elle apparaît ainsi comme l'espérance du logarithme du rapport de vraisemblance entre les deux distributions. L'entropie relative  $D_{KL}$  entre deux fonctions de masses de probabilité  $p(x)$  et  $q(x)$  d'une VAD  $X$  est définie comme :

$$D_{KL}(p||q) = \sum_{x \in \chi} p(x) \log \frac{p(x)}{q(x)} \quad (2.7)$$

De cette manière, s'il existe  $x \in \chi$  tel que  $p(x) > 0$  et  $q(x) = 0$  alors  $D_{KL}(p||q) = \infty$  et  $D(p||q) = 0$  si et seulement si  $p(x) = q(x)$ , pour tout  $x \in \chi$ .

### 2.1.2.5 Information mutuelle

L'information mutuelle (IM) est une mesure de la dépendance statistique entre deux VA (Cover and Thomas, 2006; Latham and Roudi, 2009), et représente ainsi une mesure de la quantité d'information qu'une VA contient sur une autre VA. Elle représente la réduction de l'incertitude d'une VA due à la connaissance de l'autre et est définie en termes de différences d'entropie (Figure 2.1). Elle ne fait aucune hypothèse sur la distribution des variables, ni sur la nature de la relation entre elles et est sensible aux effets non linéaires et non monotones (Figure 2.2). Deux propriétés essentielles de l'information mutuelle sont qu'elle est symétrique et additive pour des VA indépendantes<sup>1</sup>. L'information mutuelle  $IM(X; Y)$  entre deux VAD  $X$  et  $Y$  de fonction de masse de probabilités jointes  $p(x, y)$  et de fonctions de masse de probabilités marginales respectives  $p(x)$  et  $p(y)$  est définie comme l'entropie relative entre la distribution de probabilité jointe  $p(x, y)$  et le produit des distributions marginales  $p(x)p(y)$  :

$$IM(X; Y) = \sum_{x \in \chi} \sum_{y \in \mathcal{Y}} p(x, y) \log \frac{p(x, y)}{p(x)p(y)} \quad (2.8)$$

$$= D_{KL}[p(x, y)||p(x)p(y)] \quad (2.9)$$

avec  $IM(X; Y) = D_{KL}[p(x, y)||p(x)p(y)] = 0$  si et seulement si  $p(x, y) = p(x)p(y)$ , c'est-à-dire si  $X$  et  $Y$  sont indépendantes. Les notations suivantes sont également souvent utilisées :

$$IM(X; Y) = H(X) - H(X|Y) \quad (2.10)$$

$$= H(Y) - H(Y|X) \quad (2.11)$$

$$= H(X) + H(Y) - H(X, Y) \quad (2.12)$$

Cela fait maintenant plusieurs décennies que l'information mutuelle est un indicateur utilisé en neurosciences pour caractériser le transfert d'information entre différentes zones cérébrales. L'information

1. Deux événements  $A$  et  $B$  sont dits indépendants si  $P(A \cap B) = P(A)P(B)$ .

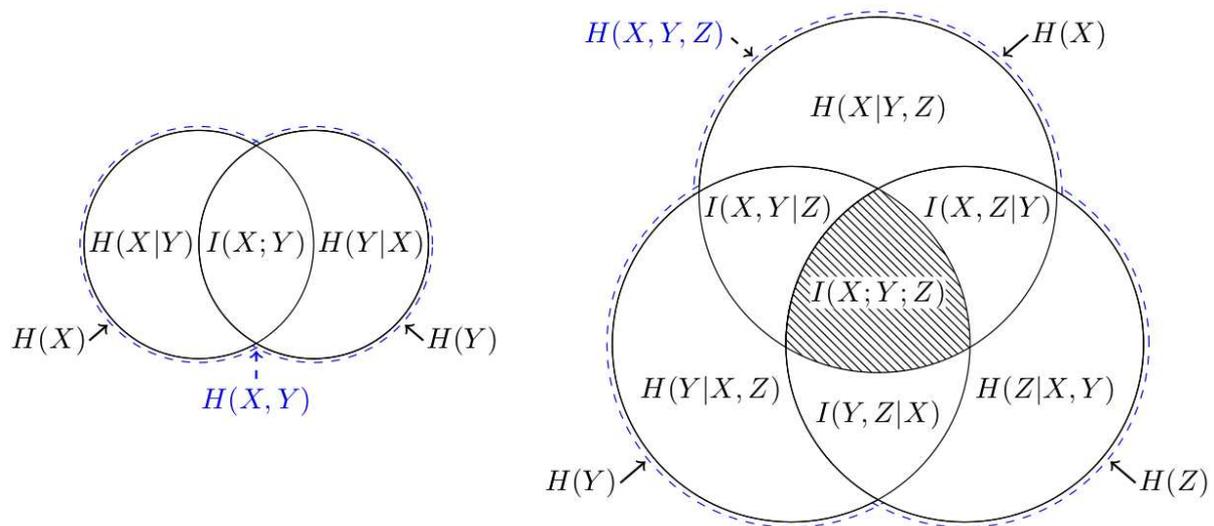


FIGURE 2.1 – Diagrammes de Venn pour les mesures théoriques d'information. (Gauche) Pour représenter l'entropie jointe  $H(X, Y)$ , l'aire de chaque section peut également être utilisée pour représenter  $H(X) + H(Y) \geq H(X, Y) \geq H(X), H(Y) \geq 0$  et, par conséquent, les valeurs  $H(X|Y)$ ,  $H(Y|X)$  et  $IM(X; Y)$  correspondent à l'aire de chaque section. (Droite) Si l'on considère l'entropie de trois variables, l'information mutuelle multivariée  $IM(X; Y; Z)$  ne peut pas être représentée avec précision à l'aide d'une zone puisque, telle que représentée par les hachures, elle n'est pas non négative. Adapté de [Finn and Lizier \(2020\)](#).

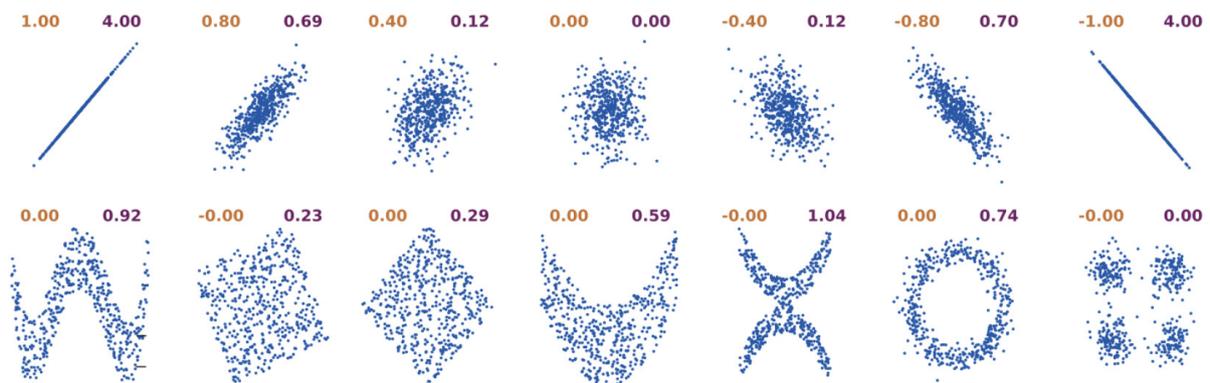


FIGURE 2.2 – Illustration représentative d'échantillons tirés d'une distribution bivariable dont le coefficient de corrélation est en orange (à gauche) et l'information mutuelle en violet (à droite) estimée à 16 bins pour 100000 échantillons. Les images du haut montrent une relation linéaire détectable à la fois par la corrélation et l'information mutuelle tandis que les images du bas montrent une série de distributions pour lesquelles la corrélation est nulle mais présentant une relation non-linéaire caractérisable au moyen de l'IM. Adapté de [Ince et al. \(2017\)](#).

mutuelle a précédemment été utilisée pour quantifier la structure de dépendance non-linéaire associée à la dynamique cérébrale issue de signaux EEG dans des études sur les états de conscience sous anesthésie ([Afshani et al., 2019](#); [Huang et al., 2003](#); [Julitta et al., 2011](#); [Liang et al., 2013, 2015a, 2016](#); [Melia et al., 2014](#)). L'information mutuelle a aussi été utilisée pour quantifier la structure associée à la dynamique cérébrale EEG pour des patients atteints de la maladie d'Alzheimer ([Abásolo et al., 2008](#); [Jeong et al., 2001](#)), de schizophrénie ([Na et al., 2002](#)), de troubles des états du sommeil ([Melia et al., 2015](#)), de troubles d'états dépressifs ([Sun et al., 2018](#)), ou encore de sclérose en plaques ([Lenne et al., 2013](#)).

Dans le cadre du développement des interfaces homme-machine, une étude a proposé une méthodologie d'utilisation pour un décodage des patterns d'activités cérébrales en utilisant l'information mutuelle entre des modèles spatio-temporels des signaux EEG et les activités neuronales correspondantes chez le sujet humain (Ang et al., 2012). Dans une étude récente, Bourdillon et al. (2020) ont estimé la connectivité cérébrale dans une série d'expériences EEG de surface et intracrâniens (iEEG) en utilisant deux méthodes : l'information mutuelle et la valeur de synchronisation de phase (mesure classiquement utilisée pour évaluer la connectivité fonctionnelle à l'échelle cérébrale). Les résultats ont montré que la connectivité fonctionnelle de l'activité corticale dans une bande de fréquence delta-thêta, évaluée au moyen de l'information mutuelle, est une signature robuste des états conscients.

### 2.1.2.6 Entropie de transfert

L'entropie de transfert (TE) est une extension de l'information mutuelle et mesure le transfert d'information dirigé entre les séries temporelles d'une source et d'une cible (Schreiber, 2000). Elle permet donc de quantifier les interactions orientées dans un système dynamique. L'information mutuelle est une mesure symétrique, et de fait, n'est pas adaptée pour caractériser des interactions asymétriques ou dirigées. L'information mutuelle décalée dans le temps  $IM(X_t; Y_{t-\tau})$  a été utilisée comme une mesure, asymétrique dans le temps, du transfert d'information de  $Y$  à  $X$ . Dans ce cas,  $X$  et  $Y$  sont tous deux des processus aléatoires,  $\tau$  est une période de décalage temporel et  $t$  est un temps donné. Cependant, l'information mutuelle décalée dans le temps n'est pas satisfaisante car elle ne tient pas compte de l'histoire commune entre les processus  $X$  et  $Y$  (Kaiser and Schreiber, 2002; Ikegwu et al., 2020). L'entropie de transfert considère ainsi l'histoire partagée entre les deux processus par le biais d'une information mutuelle conditionnelle (Figure 2.3). Plus précisément, TE conditionne le passé de  $X_t$  pour supprimer toute information redondante ou partagée entre  $X_t$  et son passé. Cela permet également de supprimer toute information dans le processus  $Y$  sachant  $X$  au moment  $t$  qui se retrouve dans le passé de  $X$  (Williams and Beer, 2011; Ikegwu et al., 2020).

D'une part, l'entropie de transfert permet de quantifier la cohérence statistique entre des systèmes évoluant dans le temps. D'autre part, elle permet d'exclure des influences d'information partagée due à une histoire commune dans les signaux par un conditionnement approprié des distributions de probabilités. L'entropie de transfert quantifie donc la réduction de l'incertitude sur  $X_t$  à partir de la connaissance de  $Y_{t-\tau}$  après avoir considéré la réduction de l'incertitude sur  $X_t$  à partir de la connaissance de  $X_{t-\tau}$ . En plus de tenir compte des informations redondantes du passé, le conditionnement sur le passé de la variable cible permet à l'entropie de transfert d'inclure des informations complémentaires de la source et du passé de la cible. Conçue pour détecter la causalité, elle ne suppose par principe aucun modèle particulier d'interaction entre les deux systèmes d'intérêt (*i.e.*, aucune hypothèse a priori sur les distributions). Par conséquent, sa sensibilité à toutes les corrélations d'ordre supérieur devient un avantage pour les analyses exploratoires par rapport à d'autres approches basées sur un modèle. Cela est particulièrement pertinent lorsque la détection de certaines interactions non-linéaires inconnues est requise.

Les capacités de l'entropie de transfert à détecter des interactions purement non-linéaires et à faire face à une gamme de délais d'interaction sont d'un intérêt particulier pour l'étude des états de conscience (Vicente et al., 2011; King, 2014). L'entropie de transfert de paires d'électrodes permet de mieux comprendre la cohérence statistique entre les zones corticales dans le contexte de l'analyse de séries temporelles d'activités EEG. L'utilisation des entropies de transfert a révélé une perte de la connectivité de rétroaction corticale comme mécanisme clé de l'inconscience induite par l'anesthésie (Ranft et al., 2016). L'entropie de transfert a également été étudiée dans un contexte de la fatigue en automobile (Chih-Sheng et al., 2015). Les auteurs ont trouvé que l'entropie de transfert présentait une augmentation du couplage d'information entre les électrodes pour des niveaux de vigilance intermédiaires. Récemment, Gao et al. (2018) l'ont utilisée pour améliorer leur pipeline de classification afin de discriminer différents états de fatigue des sujets dans des tâches de conduite. L'entropie de transfert a aussi été utilisée dans les domaines d'interfaces

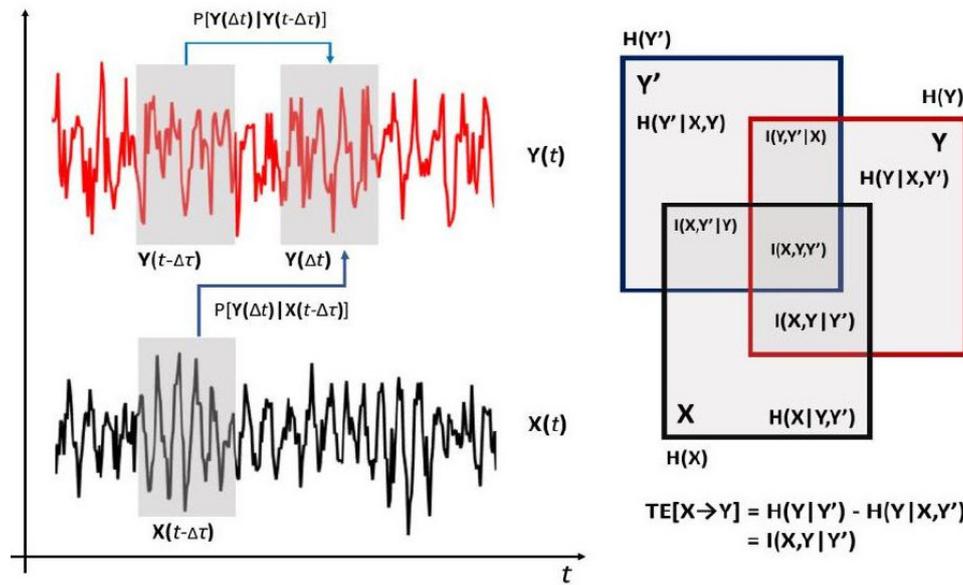


FIGURE 2.3 – Diagramme de causalité temporelle et entropie de transfert. (Gauche) Définition de la causalité temporelle par des dépendances statistiques en supposant des décalages temporels entre deux signaux. Dans cette définition, il y a un fenêtrage temporel  $t - \Delta\tau$  dans les deux signaux qui causent les variations de  $y(\Delta t)$ . (Droite) Diagramme de Venn montrant la relation entre chaque variable et leur intersection. Dans le cas d'une éventuelle causalité temporelle, la mesure de l'entropie de transfert est l'une des plus utilisées dans la littérature. Adapté de [Faber et al. \(2020\)](#).

homme-machine. [Baig and Kavakli \(2019\)](#) ont appliqué des mesures de classification pour discriminer le niveau d'expertise lors de la manipulation et de la modélisation d'objets. Ils ont montré que le transfert d'information était en constante augmentation pour les novices par rapport aux experts, permettant une distinction experts/novices avec une précision de 90 % sur la base de l'entropie de transfert.

### 2.1.3 Mesures d'entropie et de complexité du signal

Afin de comprendre la nature de la dynamique cérébrale et de développer de nouvelles méthodes de monitoring et/ou de diagnostic, un certain nombre de mesures de complexité issues de la TI, de la théorie du chaos et de la théorie des fractales aléatoires<sup>2</sup> ont été appliquées pour analyser les données EEG. De nombreuses études cliniques ont cherché à quantifier de telles propriétés issues des signaux de l'activité cérébrale ([Gao et al., 2011](#); [Kannathal et al., 2005b](#); [Lenne et al., 2013](#); [Pezard et al., 1996, 1998, 2001](#); [Pritchard, 1992](#); [Pritchard et al., 1994](#); [Torres and Gamero, 2000](#)). Dans ce qui suit, nous présentons plusieurs de ces mesures sur la base de trois catégories, précisant le type de caractérisation de complexité du signal sous-jacent : i) les entropies, ii) les corrélations long-terme et iii) les dimensions fractales. Dans ces catégories, les mesures sont présentées selon une description qualitative en lien avec plusieurs études les ayant utilisées dans le cadre de la caractérisation de la conscience via des techniques de neuroimagerie. Les algorithmes de calcul de ces différentes mesures seront abordés en détails dans la Section 5.4.

2. La théorie du chaos s'intéresse principalement aux comportements apparemment irréguliers dans un système complexe qui sont générés par des interactions déterministes non-linéaires avec seulement quelques degrés de liberté, où le bruit ou le caractère aléatoire intrinsèque ne joue pas un rôle important. La théorie des fractales aléatoires étudie la structure de similarité statistique présente au sein d'un signal temporel. Elle est issue des analyses géométriques fractales. La théorie des fractales aléatoires et la théorie de l'information supposent toutes deux que la dynamique du système est intrinsèquement aléatoire.

### 2.1.3.1 Mesures d'entropie

#### Entropie spectrale

L'entropie spectrale est une mesure de complexité caractérisant l'irrégularité d'une série temporelle d'un système (Inouye et al., 1991). Elle est définie comme l'entropie de Shannon de la distribution de puissance normalisée du signal. En quantifiant la fonction de densité de probabilité du spectre de puissance du signal dans le domaine fréquentiel, l'entropie spectrale décrit le degré d'asymétrie dans la distribution des fréquences. Une entropie spectrale élevée signifie que le spectre tend à être plat et régulier, comme celui du bruit blanc<sup>3</sup>. Une entropie spectrale faible signifie que l'énergie du signal se concentre dans quelques bins fréquents, comme pour des signaux moins complexes ou en fréquences spécifiques tels que les sinusoïdes. Ainsi, l'entropie spectrale d'une onde sinusoïdale pure est de 0, tandis que celle du bruit blanc est de 1. De cette manière, l'entropie spectrale peut quantifier certains patterns spectraux qui apparaissent usuellement dans des signaux réguliers et irréguliers.

En clinique, l'entropie spectrale a principalement été utilisée dans les études sur l'épilepsie (Helakari et al., 2019; Kannathal et al., 2005b; Mirzaei et al., 2010; Urigüen et al., 2017) et pour le monitoring de la profondeur de l'état anesthésique de patients en situation d'anesthésie générale (Chhabra et al., 2016; Ellerkmann et al., 2004; Jäntti et al., 2004; Klockars et al., 2012; Liang et al., 2015b; Maksimow et al., 2006; Seitsonen et al., 2005; Vakkuri et al., 2004; Vanluchene et al., 2004).

#### Entropie approximée

L'entropie approximée est une métrique utilisée pour mesurer la quantité de régularité et de prévisibilité/prédictibilité des fluctuations des données d'un signal temporel (Pincus et al., 1991; Pincus, 1991). La présence de schémas de fluctuation répétitifs dans un signal temporel le rend plus prévisible qu'un signal dans lequel de tels schémas sont absents. L'entropie approximée reflète la probabilité que des schémas d'observations similaires ne soient pas suivis par d'autres observations similaires (Ho et al., 1997). Un signal contenant de nombreux motifs répétitifs présente une entropie approximée relativement faible tandis qu'un signal moins prévisible possède une entropie approximée plus élevée.

L'entropie approximée associée aux séries temporelles EEG est utile pour quantifier le degré de régularité et de prévisibilité lié aux fluctuations dans les valeurs du potentiel électrique enregistrées sur les électrodes du scalp. Elle a été précédemment appliquée pour la classification de signaux EEG en lien avec les maladies psychiatriques, telles que la schizophrénie (Sabeti et al., 2009), l'épilepsie (Giannakakis et al., 2013; Yuan et al., 2011) ou encore avec la toxicomanie (Yun et al., 2012). Elle a aussi été utilisée en complément de l'information mutuelle pour discriminer des sujets sains de patients atteints de la maladie d'Alzheimer (Abásolo et al., 2008). Elle a également été utilisée dans le cadre de l'étude des signaux EEG de patients durant les états de veille et sommeil (Burioka et al., 2005) ainsi que lors de l'évaluation des états anesthésiques (Benzy et al., 2015; Bruhn et al., 2000, 2003; Hudetz et al., 2003; Liang et al., 2015b). En outre, elle a été employée dans la caractérisation de l'analyse non-linéaire du signal EEG lors d'états mentaux différents tels que l'état stable de repos, l'écoute musicale et pendant la stimulation réflexe (Natarajan et al., 2004).

#### Entropie échantillonnée

Le désavantage de l'entropie approximée est le biais introduit dans la valeur calculée par la prise en compte de l'autosimilarité (*i.e.*, les auto-correspondances) dans le signal et de la longueur finie de la séquence analysée. L'entropie échantillonnée est une modification de l'entropie approximée pour éliminer le biais et est utilisée pour évaluer la complexité des signaux temporels (Richman and Moorman, 2000). L'entropie échantillonnée a donc deux avantages sur l'entropie approximée : l'indépendance à la longueur des données et l'implémentation libre de biais.

3. Un bruit blanc est un bruit dans lequel les échantillons temporels ne présentent aucune corrélation statistique.

L'entropie échantillonnée a été utilisée comme caractéristique d'une approche basée sur la complexité dans la détection de l'activation cérébrale pour des signaux BOLD issus de l'IRMf (Zhang et al., 2016). En clinique, elle a été employée pour caractériser le degré de profondeur de l'état anesthésique (Liang et al., 2015b) et de son lien avec la dose d'anesthésiant administré (Ferenets et al., 2007) ou encore pour caractériser le degré de complexité non-linéaire associé aux signaux d'IRMf chez des patients schizophrènes (Sokunbi et al., 2014).

### Entropie de permutation

L'entropie de permutation quantifie la complexité d'un système dynamique en capturant les relations d'ordre entre les valeurs du signal et en extrayant une distribution de probabilité des patterns ordinaux (Bandt and Pompe, 2002). Similairement à l'entropie approximée, elle consiste en une mesure de l'irrégularité du signal basée sur une comparaison de l'ordre des valeurs voisines du signal. Elle est non paramétrique et exempte des hypothèses restrictives des modèles paramétriques. Elle est robuste au bruit, efficace en terme de calcul, flexible et invariante aux transformations monotones non-linéaires des données. Elle s'appuie sur les notions d'entropie et de dynamique symbolique et tient compte de la structure d'ordonnement temporel (*i.e.*, de causalité temporelle) d'une série temporelle à valeurs réelles. Elle est une méthode efficace pour comparer les séries temporelles et distinguer différents types de comportements (*i.e.*, périodiques, chaotiques ou aléatoires) dans le signal. Les avantages de cette méthode sont : i) l'identification de patterns non-linéaires dans le signal ; ii) la réduction de l'espace du problème en un ensemble limité de symboles discrets ; et iii) sa robustesse en regard du bruit de mesure. Cette mesure peut être utilisée pour analyser des séries temporelles générées par des systèmes de grande dimension avec une faible stationnarité<sup>4</sup>. L'entropie de permutation est une mesure de complexité appropriée pour les séries temporelles issus de systèmes dynamiques chaotiques en particulier en présence de bruit.

L'entropie de permutation a précédemment été utilisée pour évaluer la complexité statistique et détecter les variations temporelles dynamiques de signaux EEG (Li et al., 2008). Elle a été utilisée dans la classification des stades de sommeil à partir de l'évaluation de signaux EEG (Bandt, 2017), dans l'analyse de la complexité des signaux EEG issus de patients Alzheimer (Morabito et al., 2012), ainsi que dans la mesure de la variation du signal EEG chez des patients épileptiques (Li et al., 2007, 2014; Zhu et al., 2013). Elle a aussi été utilisée pour discriminer efficacement différents niveaux de conscience pendant l'anesthésie (Jordan et al., 2008; Li et al., 2008, 2010, 2013; Liang et al., 2015b; Olofsen et al., 2008). De manière importante, Sitt et al. (2014) ont montré que les entropies de permutation sont un paramètre efficace pour discriminer l'état végétatif des sujets. Plus précisément, de plus grandes valeurs d'entropie de permutation, en particulier dans les régions centro-postérieures ont indiqué une distribution moins prévisible et plus complexe et ont ainsi permis l'indexation d'états de conscience. En soi, l'entropie de permutation est conceptuellement simple, structurellement robuste aux bruits et artefacts, rapide en termes de temps de calcul, ce qui en fait une mesure d'intérêt pour les technologies de neuroimagerie portable.

### Entropie de décomposition en valeurs singulières

L'entropie de décomposition en valeurs singulières (Varshavsky et al., 2006; Banerjee and Pal, 2014) est une mesure visant à quantifier la dimension des données d'un signal temporel. Elle est un indicateur du nombre de vecteurs propres nécessaires pour une explication adéquate des données associées au signal. L'entropie de décomposition en valeurs singulières a été utilisée comme mesure de complexité pour l'analyse de données EEG issues de patients épileptiques (Colominas et al., 2017; Greene et al., 2008; Prabhakar and Rajaguru, 2015; Satapathy et al., 2017) ainsi que pour la détection de crises épileptiques (Dhanka et al., 2020; Wu et al., 2020). Elle a également été employée en clinique afin d'améliorer le diagnostic de patients atteints de schizophrénie (Krishnan et al., 2020).

4. La stationnarité d'un signal temporel correspond à une invariance de ses paramètres d'ordre statistiques au cours du temps comme la moyenne et la variance.

### 2.1.3.2 Mesures de complexité

#### Exposant de Hurst

L'exposant de Hurst  $H$  est une mesure statistique utilisée pour caractériser les corrélations à long-terme d'un signal temporel (Hurst, 1951). Il permet de quantifier et de classer les séries temporelles en fonction de leur degré de dépendance à long-terme et est usuellement appelé «indice de dépendance statistique à long-terme». Il est robuste, comporte peu d'hypothèses sur le processus sous-jacent générateur de la série temporelle et présente une large applicabilité pour l'analyse des séries temporelles. Il mesure les auto-corrélations de la série temporelle et la vitesse à laquelle celles-ci diminuent au fur et à mesure que le décalage entre les différentes paires de valeurs augmente. De cette manière,  $H$  quantifie la tendance statistique relative d'une série temporelle à régresser fortement vers la moyenne ou à se regrouper dans une direction. Il représente un exposant de mise à l'échelle d'une série temporelle et ses valeurs sont comprises entre 0 et 1. Sur la base de cette valeur, les séries temporelles peuvent être classées en trois catégories :  $H = 0,5$  indique une série temporelle aléatoire, c'est-à-dire complètement non-corrélée (*i.e.*, bruit blanc, mouvement brownien);  $0 < H < 0,5$  indique une série anti-persistante, c'est-à-dire une série temporelle présentant une caractéristique de «retour à la moyenne» (une valeur à la hausse est plus susceptible d'être suivie d'une valeur à la baisse et inversement et la force de cette dépendance ou de «retour à la moyenne» augmente à mesure que  $H$  se rapproche de 0); enfin,  $0,5 < H < 1$  indique une série persistante, c'est-à-dire une série temporelle présentant une auto-corrélation positive long-terme (une valeur élevée de la série sera probablement suivie d'une autre valeur élevée et la force de cette tendance long-terme augmente à mesure que  $H$  se rapproche de 1).

En clinique, l'exposant de Hurst a été utilisé pour la surveillance de la profondeur de l'état anesthésique (Hosseini, 2018; Lalitha and Eswaran, 2007; Liang et al., 2012, 2015b; Natarajan et al., 2004; Nguyen-Ky et al., 2014; Subha et al., 2010). Il a aussi été utilisé dans la caractérisation de la dynamique non-linéaire du signal EEG lors de différents états mentaux tels que l'état stable au repos et l'écoute musicale (Natarajan et al., 2004). Enfin, il a été utilisé pour caractériser le degré de complexité non-linéaire associé aux signaux d'IRMf chez des patients schizophrènes (Sokunbi et al., 2014) ainsi que pour l'évaluation de signaux issus de patients épileptiques (Kannathal et al., 2005a).

#### Exposant fractal

L'analyse des fluctuations avec suppression des tendances (DFA, pour «Detrended Fluctuation Analysis») a initialement été proposée par Peng et al. (1993). Elle est une méthode pour déterminer le degré d'auto-similarité statistique d'un signal temporel et permet par cela, comme l'exposant de Hurst, d'en caractériser les corrélations à long-terme à travers un exposant fractal  $\alpha$ . L'exposant  $\alpha$  mesure ainsi la corrélation temporelle à long-terme présente dans la série temporelle et permet la découverte de signatures de bruit en  $1/f$  (*i.e.*, bruit fractal<sup>5</sup>) au sein du signal. L'exposant  $\alpha$  permet dès lors de quantifier la complexité du processus ayant généré la série temporelle au travers de son degré d'auto-similarité statistique.

Le signal EEG possède des corrélations temporelles à long-terme dans la dynamique des oscillations neuronales (Lee et al., 2007). L'analyse de ces corrélations fournit un indice quantitatif des dépendances statistiques dans les oscillations à différentes échelles de temps. Lors du développement de modèles stochastiques<sup>6</sup> pour les signaux EEG, une tâche importante consiste à déterminer le type de structure de causalité et/ou de corrélation que le modèle doit posséder.

5. Contrairement au bruit blanc dans lequel toutes les fréquences sont représentées avec une amplitude égale, le bruit fractal ou bruit rose, présente un spectre en amplitude variant à raison de  $-10$  dB/décades et correspond à une dépendance en  $1/f$  en terme de puissance.

6. On parle de processus stochastique lorsque l'évolution d'une variable dans le temps est imprévisible. C'est-à-dire qu'il est impossible, connaissant la position de la variable au temps  $t$ , de prédire avec exactitude sa position au temps  $t + \Delta t$ . Un processus non stochastique est dit déterminé. C'est-à-dire que l'on peut en rendre compte au moyen d'une fonction du temps  $x = f(t)$  capturant l'ensemble de la variance de la série. Un processus stochastique comprend généralement une partie déterministe, auquel s'ajoute une partie stochastique également appelée bruit.

Les DFA ont été utilisées pour évaluer les corrélations temporelles à long-terme au sein de séries temporelles physiologiques (Goldberger et al., 2002a,b; Peng et al., 2002). Ce type de méthode a ensuite été utilisé dans le cadre spécifique des analyses de données électrophysiologiques et associé à la modulation d'amplitude des oscillations cérébrales recueillies par EEG (Hardstone et al., 2012). La présence et la persistance de ces corrélations temporelles à long-terme ont été évaluées en clinique dans les signaux EEG au repos de patients dépressifs et de témoins sains (Bachmann et al., 2014; Lee et al., 2007). Lee et al. (2007) ont trouvé que le cerveau affecté de troubles dépressifs majeurs présente une décroissance plus lente des corrélations et que la persistance des corrélations chez ces patients déprimés était associée à une sévérité de la dépression sur la plupart des zones corticales étudiées. Bachmann et al. (2014) ont trouvé que l'EEG au repos des sujets sains présentait des corrélations temporelles à long-terme persistantes dans le temps et que, pour la dépression, ces corrélations étaient moins persistantes, voir anti-persistante pour presque la moitié des sujets. En outre, l'exposant de la DFA a aussi été utilisé pour la surveillance de la profondeur de l'état d'anesthésie (Gifani et al., 2007; Hosseini, 2018; Jospin et al., 2007; Li et al., 2017; Liang et al., 2015b; Nguyen-Ky et al., 2010; Subha et al., 2010), ainsi que pour la caractérisation et la détection des crises épileptiques (Adda and Benoudnine, 2016; Hosseini et al., 2010; Mesquita et al., 2021; Shalhaf et al., 2009). Dans le cadre de la conception et du développement d'interfaces homme-machine, des analyses basées sur la DFA et appliquées sur les signaux EEG ont également été étudiées pour l'extraction de caractéristiques pertinentes du signal (Brodu, 2008; Brodu et al., 2012)

### Dimension fractale

Une dimension fractale est un rapport fournissant un indice statistique qui compare la façon dont les détails d'un pattern (*i.e.*, un motif fractal) changent avec l'échelle à laquelle il est mesuré. Le terme fractal peut concerner les formes et les objets dans l'espace, mais il peut également être utilisable dans le cadre de l'analyse des fluctuations dans le temps qui possèdent un degré de similarité et dont la dimension ne peut pas être décrite par une valeur entière (Klonowski, 2000). Un objet dit «fractal» peut être divisé en copies identiques ou statistiquement similaires et chaque copie peut être faite pour correspondre à l'objet entier par déplacement et étirement (Goh et al., 2005). Cet aspect exprime la propriété d'invariance d'échelle (ang : «scale-free») (Barabási and Bonabeau, 2003). De nombreux phénomènes réels présentent des propriétés et des dimensions fractales qui ont été estimées à l'aide de techniques d'analyse fractale. Estimer la dimension fractale d'un ensemble de données revient donc à s'intéresser à ses propriétés de régularité ou de dépendance à long-terme (Le Tavernier et al., 1998). Il existe plusieurs types de dimensions fractales (Higuchi, Katz, Petrosian) qui seront détaillés dans la Section 5.4.

Les signaux temporels EEG correspondant à différentes conditions physiopathologiques peuvent être caractérisés par leur dimension fractale comme mesure de la complexité du signal (Accardo et al., 1997). En clinique, les dimensions fractales de Petrosian (Hosseini, 2018) et de Higuchi (Anier et al., 2010, 2004) ont été utilisées pour la surveillance de la profondeur de l'état d'anesthésie. La dimension fractale de Higuchi a aussi été utilisée comme mesure de caractérisation de la complexité des signaux EEG de sujets sains éveillés ou endormis (Klonowski et al., 2002). Elle a également été employée pour caractériser la complexité associée au signal EEG au début de crise chez des patients épileptiques (Esteller et al., 1999) ainsi que pour évaluer les effets du propofol anesthésique sur la complexité du signal EEG issus de phases de sommeil chez le sujet sain (Ferenets et al., 2006). De manière intéressante, Spasic et al. (2011) ont étudié l'impact de différents anesthésiants sur la dynamique cérébrale de rats en utilisant la dimension fractale de Higuchi. Les auteurs ont montré que l'inhibition neuronale globale causée par différents mécanismes d'action anesthésique induit un gradient distinct de complexité entre les structures cérébrales, pour lequel la dimension fractale de Higuchi a permis de discriminer la dynamique de la complexité de l'EEG entre structures cérébrales lors de cette induction d'altération de la conscience. Récemment, de Miras et al. (2019) ont évalué la dimension fractale de Higuchi des activations cérébrales évoquées par la technique de stimulation magnétique transcrânienne lors de l'étude des états de conscience. La

dimension fractale des activations cérébrales évoquées par cette méthode a permis de caractériser les états de conscience d'individus adultes à travers le degré de profondeur de l'état anesthésique sans exiger qu'ils aient à effectuer quelconques tâches motrices ou cognitives (de Miras et al., 2019).

### Paramètres de Hjorth

Les paramètres de Hjorth sont des indicateurs des propriétés statistiques d'un signal classiquement utilisés en traitement du signal et introduits par Hjorth (1970). Les trois paramètres sont l'activité, la mobilité et la complexité de Hjorth. L'activité de Hjorth est la variance du signal. La mobilité de Hjorth est une mesure de la fréquence moyenne du signal. La complexité de Hjorth est une mesure des variations fréquentielles au cours d'une période temporelle donnée. Le paramètre d'activité de Hjorth peut également indiquer la surface du spectre de puissance dans le domaine fréquentiel. La valeur du paramètre d'activité retourne une valeur élevée si les composantes fréquentielles hautes dans le signal sont à un nombre élevé et inversement est faible si elles sont en faible nombre.

Les paramètres de Hjorth sont relativement simples à calculer et de fait sont couramment utilisés en clinique dans l'analyse de signaux EEG (Oh et al., 2014) et d'électrophysiologie (Rizal et al., 2016). Dans le cadre de l'étude des états de conscience sous agent anesthésique, les paramètres de Hjorth ont été largement utilisés pour caractériser et permettre la classification des signaux EEG en fonction des états d'anesthésie (Bankman and Gath, 1987; Hosseini, 2017; Kumar et al., 2015; Rampil, 1998).

#### 2.1.4 Études comparatives de différentes mesures du signal

Plusieurs études se sont intéressées à la comparaison entre les différentes mesures et caractéristiques extraites des signaux électrophysiologiques. Celles-ci ont notamment été mises en œuvre dans un but de classification des états physiologiques associés à différentes conditions de conscience.

Sitt et al. (2014) ont effectué une analyse systématique de marqueurs du signal EEG en quantifiant leur efficacité à différencier des patients en état végétatif de ceux en état de conscience minimale ou éveillé. Les auteurs ont identifié une série de mesures qu'ils ont organisé en quatre catégories : (i) les potentiels reliés aux événements ; (ii) la dynamique locale d'échange d'informations entre les électrodes ; (iii) les modèles spectraux basés sur la complexité de l'information ; et (iv) le potentiel global d'activité moyen par rapport aux fluctuations au cours de la session d'enregistrement. Les auteurs se sont basés sur une analyse d'un large ensemble de 181 enregistrements d'EEG haute densité acquis dans un protocole de 30 minutes d'enregistrement. Ils ont trouvé que la puissance associée aux basses fréquences, la complexité du signal EEG et le transfert d'information constituaient les signatures les plus fiables de l'état de conscience. En outre, lorsqu'elles étaient combinées, ces mesures permettaient l'obtention d'un taux élevé de classifications réussies des différents états de conscience des patients. Plus spécifiquement, cette étude a montré que : i) les topographies reliées aux événements affichent une faible sensibilité à discriminer les groupes de patients ; ii) la puissance dans les bandes de fréquences  $\alpha$  et  $\theta$  indexe de manière efficace les états de conscience ; iii) la complexité du signal EEG augmente avec l'état de conscience et iv) le partage d'information à travers les régions cérébrales indexe également l'état de conscience.

Liang et al. (2015b) ont comparé la capacité de 12 indicateurs d'entropie et de complexité du signal pour surveiller la profondeur de l'anesthésie dans le cas d'une anesthésie induite par des agents pharmacologiques. Parmi ces douze indices, l'entropie approximée, l'entropie échantillonnée, l'entropie de permutation, l'entropie de Shannon et d'autres mesures entropiques et de complexité, ont été étudiées de manière comparative. Le résultat le plus notable est que tous les indices d'entropie ont permis de suivre la dynamique de variation des signaux EEG au cours des différents états d'anesthésie. Les auteurs ont montré que chaque indicateur présente ses propres avantages et inconvénients dans l'estimation des dynamiques de la profondeur de l'état anesthésique.

Curley et al. (2018) ont cherché à caractériser les signaux EEG utilisés comme indicateurs des processus conscients chez des patients présentant des troubles de la conscience du fait de lésions cérébrales.

La «dissociation cognitivo-motrice» est le terme utilisé pour décrire certains de ces patients dont la cognition est préservée par des méthodes de neuroimagerie, mais qui n'apparaît pas dans les évaluations comportementales. La dissociation cognitivo-motrice après une lésion cérébrale grave est principalement marquée par des lésions concomitantes dans tout le cerveau en plus d'une fonction motrice limitée ou nulle. Les auteurs ont ainsi cherché à examiner la fiabilité de différents indicateurs du signal EEG en vue d'une utilisation potentielle pour la conception de technologies d'interfaces homme-machine de rétablissement de la communication. Ils ont comparé les évaluations basées sur les signaux EEG à des résultats issus de méthodes d'IRMF et ont utilisé des analyses de densité spectrale de puissance de l'EEG pour détecter des preuves de l'exécution d'une tâche par les sujets. Une variabilité substantielle des caractéristiques temporelles et spatiales des signaux EEG était observée de manière significative chez les patients, alors que la variation dans ces domaines n'était que modeste chez les sujets sains. La majorité des sujets sains présentaient en outre une suppression de la puissance alpha et bêta pendant l'exécution de la tâche. Ils ont également examiné les contributions potentielles des fluctuations de l'éveil qui semblaient covarier avec la capacité de certains patients à générer des signaux EEG de manière fiable en réponse à une tâche donnée. Cinq des neuf patients présentant des réponses statistiquement indéterminées à l'une des tâches testées ont montré une réponse positive après avoir pris en compte les variations de l'état de fond global (visualisées dans la forme qualitative du spectre de puissance) et le regroupement des séries d'essais présentant des caractéristiques d'état de fond similaires. Ces résultats révèlent les variations du signal des réponses EEG chez ce type de patients souffrant de lésions cérébrales graves et donnent un aperçu de la physiologie sous-jacente de la dissociation cognitive-motrice. Les auteurs ont ainsi pu mettre en évidence des indices neurophysiologiques de la capacité à suivre des commandes chez des patients atteints de lésions cérébrales graves ainsi que chez des personnes en bonne santé.

Engemann et al. (2018) ont montré que plusieurs marqueurs électrophysiologiques de la conscience, tels que l'entropie spectrale ou l'entropie de permutation, peuvent être exploités de manière robuste à travers différents contextes et protocoles pour discriminer les états de conscience. Les auteurs ont analysé plus de 300 enregistrements de patients présentant des troubles de la conscience (syndrome d'éveil sans réponse et état de conscience minimale) comparativement à plus de 60 individus sains. Ils ont observé que les classificateurs basés sur des caractéristiques EEG, multivariés ou univariés, se généralisent aux enregistrements obtenus à partir de différentes cohortes de patients, de protocoles EEG et de différents centres d'étude. Leur méthode fondée sur l'extraction de caractéristiques des signaux EEG et basée sur une agrégation des statistiques sommaires des caractéristiques était particulièrement utile dans cette discrimination des états de conscience. Les résultats démontrent ainsi que les marqueurs EEG de la conscience peuvent être identifiés de manière fiable, économique et automatique grâce à de l'apprentissage automatique dans divers contextes cliniques et d'acquisition. Les auteurs proposent que les futurs travaux dans ce domaine devront chercher à démontrer dans quelle mesure ce type d'outils peut permettre de trouver des marqueurs neurophysiologiques robustes des états de conscience.

Dans cette section, nous avons présenté la théorie de l'information et les mesures qu'elle propose pour quantifier la dynamique cérébrale associée aux états de conscience. Les différentes mesures de complexité présentées peuvent être divisées en trois catégories : les mesures d'entropies, les mesures de corrélations à long-terme et les mesures de dimension fractale. Ces différentes mesures permettent de caractériser les propriétés du signal EEG associées aux états de conscience. L'utilisation de ces techniques pour l'étude de la perception auditive consciente sera donc avant tout pragmatique dans le sens où elles ne sont pas directement liées à une théorie spécifique de la conscience.

## 2.2 Théorie de l'information intégrée

Dans ce qui suit, nous présentons la théorie de l'information intégrée et les mesures qu'elle propose pour étudier la conscience au travers des états et contenus de conscience. Cette théorie consiste en un modèle de la conscience visant à établir un lien fort entre les propriétés de l'activité cérébrale et les propriétés de l'expérience phénoménale consciente. De cette manière, elle s'intègre dans la seconde approche d'évaluation qui consiste à se baser sur un modèle théorique de la conscience et sur les mesures qu'il propose afin de caractériser la perception consciente.

### 2.2.1 Théorie et aspects fondamentaux

#### 2.2.1.1 Formalisme

La théorie de l'information intégrée (TII) part du principe que le système thalamo-cortical est le substrat neuroanatomique pour les processus neuronaux générant une expérience consciente en raison de la manière dont il traite l'information. Plus précisément, la théorie prétend que le système thalamo-cortical intègre l'information en tant que système au-delà de ses parties, et que la quantité d'information intégrée dans le système thalamo-cortical d'un cerveau (ou une partie significative de celui-ci) devrait suivre le niveau de conscience de ce cerveau. L'objectif de la TII est donc d'identifier un tel système intégré et de mesurer son répertoire d'états. Un système tel qu'une photodiode (exemple pris systématiquement par G. Tononi) est très peu conscient car sa capacité à intégrer des informations est très faible avec un nombre d'états restreint. Un système tel que le cerveau humain est conscient dans une plus large mesure car il peut intégrer de très grandes quantités d'informations et adopter un nombre beaucoup plus important d'états.

Selon la TII, la conscience est graduée — et la quantité de conscience est saisie par la quantité  $\Phi$  — qui est une mesure de la «quantité minimale d'information effective qui peut être échangée à travers une partition d'un sous-ensemble» (Tononi and Sporns, 2003). Un tel sous-ensemble de nœuds (qui peut être constitué de neurones ou de groupes de neurones) capable d'intégrer des informations et qui ne fait partie d'aucun autre sous-ensemble ayant un  $\Phi$  plus élevé constitue un «complexe». Les complexes constituent la limite à l'intérieur de laquelle l'information peut être intégrée. Un tel complexe serait un «sujet» de l'expérience, étant le lieu où l'information peut être intégrée (Tononi, 2004). Comme l'information ne peut être intégrée qu'à l'intérieur d'un complexe et jamais en dehors de ses limites, «la conscience en tant qu'intégration d'information est nécessairement subjective, privée et liée à un seul point de vue ou perspective, intrinsèque» (Tononi, 2004).

De cette façon, la TII vise à quantifier de manière formelle la quantité d'information intégrée qu'un système est susceptible de générer (Figure 2.4). L'expérience consciente serait alors basée sur des processus de ré-entrée récursifs pour aboutir à une intégration globale et consiste en ce sens, en une continuité théorique de l'hypothèse du noyau dynamique. Sur cette base, la TII permet de déterminer, en principe pour tout système, s'il a une conscience, quelle mesure et quelle expérience particulière il en a. Un système est considéré comme susceptible d'intégrer de l'information dans la mesure où il dispose d'un large répertoire d'états et que les états de chacun des éléments sont causalement dépendants des états des autres éléments. L'information intégrée représente ainsi la quantité qui mesure l'information générée par le système dans son ensemble au-delà de l'information générée indépendamment par ses parties (Balduzzi and Tononi, 2008; Tononi, 2008). L'une de ses prédictions fondamentales est que plus un système apparaît être conscient, plus il intègre de l'information et plus il génère de l'information intégrée.

#### 2.2.1.2 Informations intrinsèque et extrinsèque

Dans la TII, il existe une distinction entre deux types d'information : une information intrinsèque opposée à une information extrinsèque, selon la perspective avec laquelle les informations sont considérées

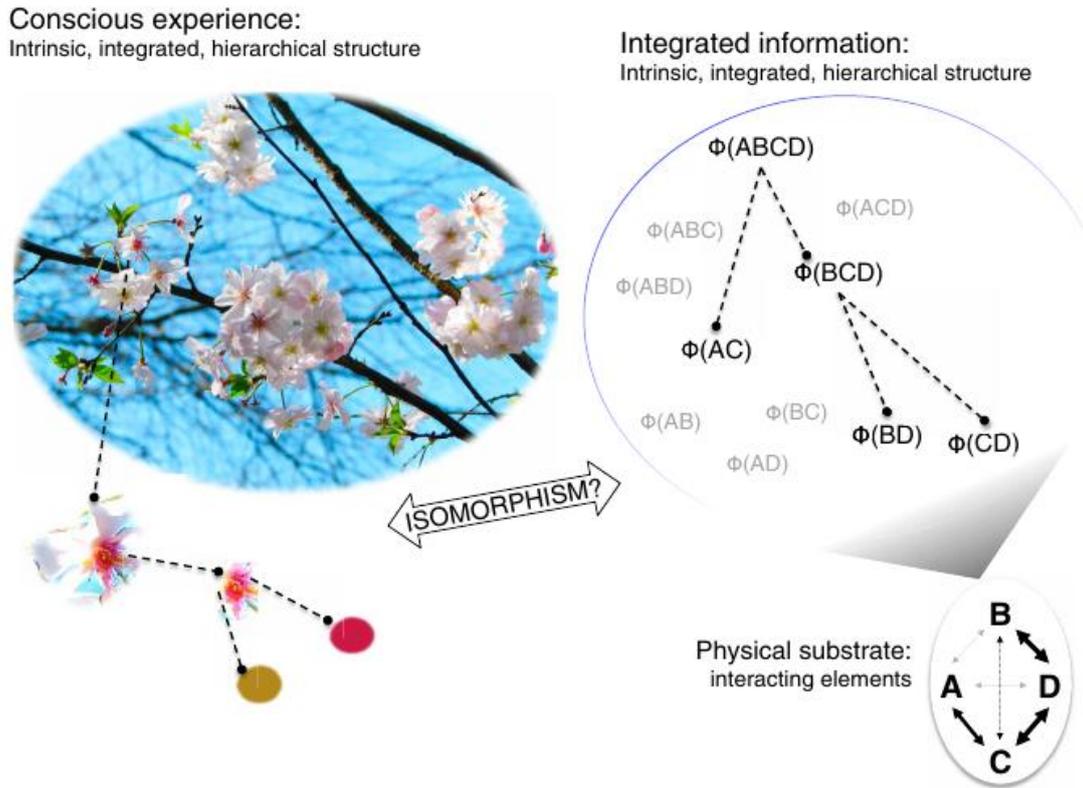


FIGURE 2.4 – Expérience consciente et structure d'information intégrée. (Gauche) L'expérience consciente est un modèle intégré à plusieurs niveaux, où, par exemple, des couleurs distinctes constituent des formes, qui constituent des objets distincts, qui constituent des scènes distinctes, qui font partie d'un percept conscient multimodal. (Droite) Un système d'éléments en interaction (ABCD, coin inférieur droit) génère un schéma d'informations intégrées à plusieurs niveaux. Dans cet exemple, un système intégré ABCD est soutenu par AC et BCD, ce dernier étant encore soutenu par BD et CD. La TII propose qu'un tel schéma d'informations intégrées soit isomorphe, de sorte qu'il présente une forme égale à la structure d'une expérience consciente. Adapté de [Haun et al. \(2017\)](#).

([Oizumi et al., 2014](#)). L'information intrinsèque est quantifiée du point de vue du système lui-même tandis que l'information extrinsèque est quantifiée du point de vue d'un observateur externe. Classiquement, en neurosciences, la relation informationnelle entre les états neuronaux  $X$  et les stimuli externes  $S$  (ou comportements/sorties observables) a été quantifiée par l'information mutuelle  $IM$  entre  $X$  et  $S$  ([Rieke et al., 1999](#); [Dayan et al., 2001](#); [Averbeck et al., 2006](#); [Quiroga and Panzeri, 2009](#)) tel que :

$$IM(X;S) = H(S) - H(S|X). \quad (2.13)$$

où l'entropie  $H(S)$  et l'entropie conditionnelle  $H(S|X)$  sont données par :

$$H(S) = - \sum_s p(s) \log p(s) \quad (2.14)$$

$$H(S|X) = - \sum_{s,x} p(s,x) \log p(s|x) \quad (2.15)$$

$x$  et  $s$  représentent un état neuronal particulier et un stimulus externe particulier. Respectivement,  $p(x)$ ,  $p(s)$ ,  $p(s,x)$  et  $p(s|x)$  dénotent les probabilités marginales de  $x$  et  $s$ , la probabilité conjointe de  $x$  et  $s$ , et

la probabilité conditionnelle de  $s$  sachant  $x$ .

La somme est calculée pour tous les états neuronaux possibles  $x$  ou sur tous les stimuli  $s$ . Les majuscules  $S$  et  $X$  représentent respectivement un ensemble entier de  $s$  ou  $x$  (*i.e.*, les alphabets d'états). L'information mutuelle est exprimée comme la différence entre l'entropie des stimuli,  $H(S)$ , et l'entropie conditionnelle des stimuli étant donné les états neuronaux,  $H(S|X)$ . Ainsi,  $IM(X; S)$  quantifie la réduction de l'incertitude sur les stimuli en acquérant la connaissance des états neuronaux  $X$  du point de vue d'un observateur externe. Ce type d'information est appelé information extrinsèque car l'information est quantifiée du point de vue de l'observateur externe.

L'information intrinsèque, en revanche, ne devrait dépendre que des variables internes du système et est quantifiée du point de vue du système lui-même, indépendamment des variables externes, ne nécessitant aucun observateur externe. Si l'information concerne la conscience, elle devrait être une information intrinsèque, car la conscience est indépendante des observateurs externes (Oizumi et al., 2016a). Avec ce concept d'information intrinsèque, la TII vise à quantifier la «différence» que les mécanismes internes d'un système font pour le système lui-même. C'est-à-dire le degré d'influence qu'un système exerce sur lui-même à travers ses mécanismes de causalité internes (Tononi, 2008). La manière dont les états passés affectent les états actuels peut être déterminée par la matrice de probabilités de transition du système,  $M_{i,j}(t, \tau) = P[X_j(t)|X_i(t - \tau)]$ . Cette matrice de probabilités de transition spécifie les probabilités de passage d'un état  $X_i$  du système vers un autre état  $X_j$ . Ici,  $X_i(t)$  et  $X_i(t - \tau)$  sont les états présent et passé du système aux temps  $t$  et  $t - \tau$ , respectivement.

Dans la TII, la distribution des états passés est supposée être la distribution d'entropie maximale, c'est-à-dire que les états passés sont au maximum incertains. Selon Oizumi et al. (2016a), l'information intrinsèque  $IM(X_{t-\tau}; X_t)$  quantifie l'ampleur à laquelle l'incertitude des états passés peut être réduite en connaissant les états actuels du point de vue intrinsèque du système. Une telle quantité serait considérée comme la quantité d'information intrinsèquement générée par le système :

$$IM(X_{t-\tau}; X_t) = H(X_{t-\tau}) - H(X_{t-\tau}|X_t) \quad (2.16)$$

où  $H(X_{t-\tau})$  est l'entropie de la distribution normale multivariée des états passés et  $H(X_{t-\tau}|X_t)$ , l'entropie conditionnelle de la distribution normale multivariée des états passés sachant les états présents.

### 2.2.1.3 Contraintes théoriques pour une mesure d'information intégrée

Une mesure d'information intégrée  $\Phi$ , comme information «supplémentaire» générée par un système dans son ensemble au-dessus et au-delà de ses parties, devrait satisfaire à des exigences théoriques (Oizumi et al., 2016a). Premièrement, l'information intégrée ne devrait pas être négative car l'information générée indépendamment par les parties ne devrait pas dépasser l'information générée par l'ensemble. Dans un premier cas, l'information intégrée devrait être nulle lorsque la quantité d'information générée par l'ensemble du système est nulle (aucune information). Dans un second cas, l'information intégrée devrait être nulle lorsque la quantité d'information générée par l'ensemble est égale à celle générée par ses parties (aucune d'intégration). Deuxièmement, l'information intégrée ne devrait pas dépasser la quantité d'information générée par l'ensemble du système car l'information générée par les parties ne devrait pas être négative. Ainsi, l'information intégrée devrait être comprise entre 0 et l'information générée par l'ensemble du système, ce qui s'écrit :

$$0 \leq \Phi \leq IM_{max}(X_{t-\tau}; X_t) \quad (2.17)$$

### 2.2.1.4 Partition d'information minimale

La mesure originale de l'information intégrée de G. Tononi (Tononi, 2004) a été impossible à appliquer à des données cérébrales réelles, car elle nécessite, en théorie, une perturbation systématique de chaque

nœud du réseau. Le cadre plus récent de la TII (Oizumi et al., 2014) est également irréalisable en pratique pour les données d'activité cérébrales réelles, car il exige de connaître la matrice de probabilité de transition entre les états d'un réseau neuronal entier, ce qui est impossible à déterminer dans les systèmes neuronaux réels. Ces limites ont inspiré plusieurs mesures alternatives de l'information intégrée, qui peuvent en principe être calculées à partir de données de séries temporelles (Seth et al., 2006; Seth, 2005; Barrett and Seth, 2011; Oizumi et al., 2016a), néanmoins ces mesures sont limitées. Bien qu'elles ne nécessitent pas la perturbation systématique d'un système ou la connaissance de l'architecture fonctionnelle complète d'un réseau — et constituent donc une amélioration par rapport aux mesures précédentes en termes d'applicabilité dans le monde réel — elles sont toujours excessivement lentes à calculer pour des cerveaux réels. En effet, comme pour les mesures de G. Tononi, chacune de ces mesures alternatives nécessite de trouver la «partition d'information minimale» (PIM) d'un système.

Dans la TII, la clé de toute mesure d'information intégrée correspond au partitionnement du système. En effet, pour comprendre comment le système intègre de l'information et ainsi, génère de l'information intégrée, il est nécessaire de réduire la connectivité entre ses composantes. Ce faisant, cela permet de quantifier l'effet du partitionnement sur le système dans son ensemble au moyen de la mesure de la quantité d'information associée au partitionnement. L'information intégrée se réfère donc à l'information minimale irréductible au sein du système pouvant être obtenue lors du partitionnement de celui-ci. L'idée de base est que si on supprime les interactions entre les éléments du système avec une partition, on peut en identifier le «noyau dur» censé représenter la structure d'information irréductible propre au système. De cette manière, la mesure canonique  $\Phi$ , est définie comme une quantité d'information causalement efficace qui peut être intégrée à travers le maillon le plus faible du système (*i.e.*, réduction minimale). Ainsi, elle mesure les interactions causales dirigées au sein du système en étant une mesure d'information résiduelle associée au partitionnement. Les différentes mesures d'information intégrée sont définies par une mesure d'information efficace, qui opérationnalise le concept «d'information au-delà d'une partition»  $\pi$ . La mesure d'information intégrée est l'information efficace par rapport à la partition qui identifie l'élément le plus faible du système, c'est-à-dire la partition pour laquelle les éléments sont le moins intégrés. Cela implique de diviser le système en fonction de  $\pi$  et de calculer le transfert d'information entre les parties. Formellement, l'information intégrée représente ainsi l'information efficace au-delà de la PIM.

La PIM est donc simplement la partition du réseau à travers laquelle il y a le moins de flux d'information (Figure 2.5). Le flux d'information à travers la PIM devrait refléter la quantité d'information qu'un système intègre ou a la capacité d'intégrer, car il indique la quantité d'information qu'un système génère en plus de la quantité d'information générée par ses sous-systèmes, qui sont délimités par la décomposition la plus informative (*i.e.*, la PIM) du système. L'utilisation de la PIM comme partition à travers laquelle évaluer l'information intégrée pose deux problèmes majeurs : i) le temps de calcul nécessaire pour trouver la PIM croît de façon «supra-exponentielle» avec la taille du système (Tegmark, 2016), de sorte qu'il est impossible de trouver la PIM excepté pour de très petits réseaux artificiels, et ii) il est concevable que la partition à travers laquelle il y a le moins de flux d'information soit un seul nœud isolé du reste du système, ce qui ne reflète probablement pas la façon dont l'information est réellement intégrée dans le cerveau (Toker and Sommer, 2016). Une alternative à la recherche de la PIM est de trouver la bipartition d'information minimale (BIM) d'un système (Figure 2.5 B), qui est la bipartition à travers laquelle il y a le moins de flux d'information dans un réseau. Si la BIM divise un système en deux moitiés de taille égale, alors, contrairement à la PIM, elle ne court pas le risque d'isoler un ou quelques nœuds du reste du système. La BIM est également plus rapide à calculer que la PIM, bien que le temps nécessaire pour trouver la BIM augmente également de manière exponentielle avec des systèmes plus grands. Bien que Tegmark (2016) ait récemment proposé une approche de la théorie des graphes permettant d'approcher rapidement la BIM en se basant sur la structure du réseau, le calcul de l'information intégrée à travers la BIM pose toujours des problèmes conceptuels : il n'est pas clair a priori que la BIM soit un moyen significatif de décomposer un réseau neuronal car il est peu probable que les sous-réseaux fonctionnels

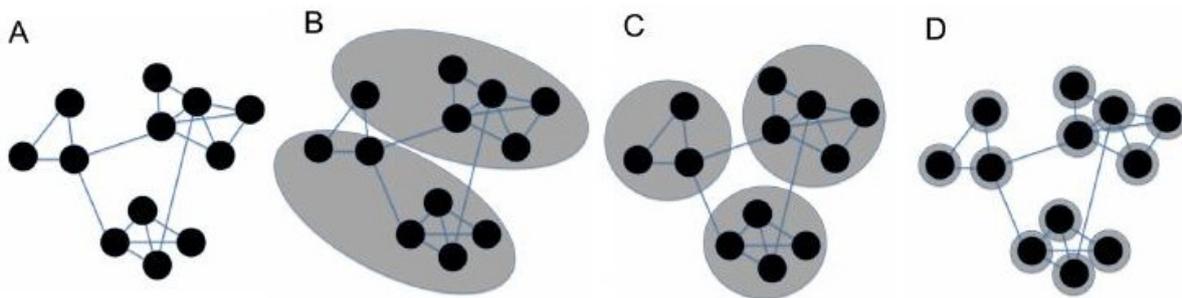


FIGURE 2.5 – Options de partitionnement d'un réseau. Les ellipses grises délimitent la partition à travers laquelle les informations intégrées sont évaluées. A) Exemple d'un petit réseau. Afin de calculer l'information intégrée dans ce réseau, la plupart des mesures nécessitent de diviser le réseau en une certaine partition et de voir combien d'information supplémentaire le réseau entier transporte par rapport à la somme de ses parties. B) La «bipartition d'information minimale» (BIM) du réseau. La BIM est la partition qui sépare le système en deux parties et à travers laquelle il y a le moins de flux d'information. C) La «partition de modularité maximale» (PMM). La PMM divise un réseau en modules. La définition d'un module est que ses nœuds sont plus densément connectés les uns aux autres qu'ils ne le sont aux nœuds extérieurs au module. D) La «partition atomique». La partition atomique traite chaque nœud comme sa propre partie. Adapté de [Toker and Sommer \(2016\)](#).

divisent le cerveau exactement en deux ([Toker and Sommer, 2016](#)).

Une autre alternative rapide pour le partitionnement des réseaux est la partition «atomique» (Figure 2.5 D), qui a été proposée précédemment ([Oizumi et al., 2016a](#)). La partition atomique traite chaque nœud d'un réseau comme sa propre partie ; en d'autres termes, il s'agit de la partition complète d'un réseau, de sorte qu'aucun nœud n'est regroupé avec un autre nœud dans une communauté ou un module. Bien que l'utilisation de la partition atomique soit une alternative rapide à l'utilisation de la PIM ou de la BIM, le traitement local de l'information dans le cerveau est susceptible d'être instancié dans des communautés de nœuds plutôt que dans des nœuds uniques, en fonction de ce qui est considéré comme un nœud dans le réseau, limitant ainsi l'utilisation de tels types de partition.

## 2.2.2 Mesures et études expérimentales de la TII

### 2.2.2.1 Mesures d'information intégrée

La théorie de l'information intégrée de la conscience a donné naissance à un riche ensemble de formulations mathématiques basées sur l'analyse de séries temporelles issues de systèmes dynamiques discrets ou continus. Malgré l'attention que la TII a suscitée dans une grande variété de disciplines, peu de choses ont été faites pour tester la validité de la théorie dans des données cérébrales réelles. Ainsi, parmi les mesures développées au fur et à mesure de l'évolution de la TII, certaines ont montré une possibilité d'application pour des données cérébrales réelles tandis que d'autres non. Dans l'ensemble des mesures ayant trouvé une potentielle application pour ce type de données, nous présentons ici celles qui nous sont apparues les plus pertinentes. Nous présenterons plus en détail l'algorithme de calcul utilisé pour chacune des mesures sélectionnées pour notre étude dans la Section 5.6.

À la base de ces mesures, nous retrouvons la complexité neurale introduite par [Tononi et al. \(1994\)](#), mesure statistique qui capture les régularités basées sur une déviation de l'indépendance statistique entre les composantes du système. Elle consiste en la somme des informations mutuelles moyennes pour toutes les bipartitions du système et capture ainsi l'interaction entre ségrégation fonctionnelle et intégration globale à l'œuvre dans le système. Un peu plus tard, [Amari \(2001\)](#) a développé une mesure de «multi-information mutuelle», ou plus tardivement appelée «co-information» par [Bell \(2003\)](#) :  $\Phi^{MI}$ .

Cette co-information  $\Phi^{MI}$  mesure la quantité d'information qui est partagée par plusieurs des éléments du système, que l'on peut aussi comprendre comme une quantité d'information intégrée par redondance au sein du système. Ensuite, [Barrett and Seth \(2011\)](#) ont proposé une mesure d'information intégrée  $\Phi^H$  qui se définit comme l'information effective en termes d'augmentation dans l'incertitude au sein du système. Elle est également appelée «interaction stochastique intégrée» et représente l'information générée à partir des transitions issues de la distribution des états passés plutôt que celles issues d'un état passé d'entropie maximale hypothétique. Elle est applicable à la fois aux systèmes discrets et continus et quantifie ainsi l'augmentation de l'incertitude dans le passé de tels systèmes lorsqu'ils sont divisés. Plus récemment, Masafumi Oizumi et ses collaborateurs ont développé deux mesures d'information intégrée que sont  $\Phi^*$  ([Oizumi et al., 2016a](#)) et  $\Phi^G$  ([Oizumi et al., 2016b](#)). La première,  $\Phi^*$  est appelée «information intégrée basée sur le décodage» et représente la différence entre l'information mutuelle «actuelle» et celle «hypothétique» entre les états passés et présents du système. Elle est calculée en utilisant le concept de décodage incompatible et mesure ainsi la quantité d'information pouvant être extraite d'un système si le récepteur utilise une distribution de décodage sous-optimale (ou non compatible). La deuxième,  $\Phi^G$  est appelée «information intégrée géométrique» et représente la distance géométrique de l'information entre un système et ce même système avec ses parties déconnectées.

Après avoir brièvement présenté plusieurs mesures potentielles d'information intégrée, nous abordons ensuite quelques études ayant cherchées à mettre à l'épreuve ces différentes mesures.

### 2.2.2.2 Études expérimentales de la TII

Dans leur étude, [Oizumi et al. \(2016a\)](#) ont calculé plusieurs mesures d'information intégrée à partir de données neuronales acquises par électrocorticographie (ECoG) chez le singe. Ils ont déterminé une mesure d'information intégrée,  $\Phi^*$ , basée sur une approche par décodage compatible/incompatible de l'information et pouvant satisfaire aux exigences théoriques. Selon les auteurs, les problèmes de  $\Phi^H$  et de  $\Phi^{MI}$  peuvent se manifester dans leur application à des enregistrements neuronaux réels du cerveau. La mesure d'information intégrée  $\Phi$  est usuellement calculée sur un laps de temps  $\tau$ . Si  $\tau$  est défini sur 500 ms, alors  $\Phi$  indiquera, en bits, la quantité d'information transportée sur 500 ms en utilisant les connexions du réseau qui traversent la partition du système étudié ([Toker and Sommer, 2019](#)). La Figure 2.6 (Gauche) montre les mesures d'information intégrée,  $\Phi^*$ ,  $\Phi^{MI}$  (notée  $\Phi^I$  dans l'étude),  $\Phi^H$ , et l'information mutuelle (notée  $I$  dans l'étude), calculées à partir des enregistrements de l'électrocorticogramme d'un singe éveillé en fonction du décalage temporel  $\tau$  issues à partir de [Oizumi et al. \(2016a\)](#). L'information mutuelle entre  $X_t$  et  $X_{t-\tau}$  diminue de façon monotone lorsque  $\tau$  augmente.  $\Phi^*$  est positif, culmine autour de  $\tau = 20$  ms, et est inférieur à l'information mutuelle, répondant ainsi positivement aux exigences théoriques. Cependant,  $\Phi^{MI}$  est négatif quand  $\tau$  est petit et  $\Phi^H$  reste grand même lorsque  $I$  s'approche de 0 avec l'augmentation de  $\tau$ , ces deux aspects violant ainsi les exigences théoriques. Ces résultats ont donc amené les auteurs à présenter  $\Phi^*$  comme une mesure d'information intégrée adéquate et pertinente pour les analyses d'intégration de l'information à partir d'enregistrements de données électrophysiologiques.

Dans une autre étude, [Haun et al. \(2017\)](#) ont testé si la structure hiérarchique d'interactions causales, révélée par des patterns d'information intégrée, entre différentes populations neuronales, pouvait être corrélée avec la perception consciente. Ils ont calculé ces patterns d'information intégrée à partir de l'électrocorticographie intra-crânienne de six patients. Pendant l'enregistrement, les sujets ont vu des stimuli visuels par suppression de flashes continus et par masquage destinés à dissocier le percept conscient du stimulus, ainsi que des stimuli non-masqués. Une correspondance entre les percepts conscients et les patterns d'information intégrée était révélée au sein des zones de traitements des stimuli visuels. Ils ont quantifié cette correspondance à l'aide de méthodes de classification et ont révélé un appariement entre expériences visuelles conscientes et structure d'information intégrée. Cet appariement n'était pas observable avec les mesures d'information classiques telles que l'information mutuelle ou l'entropie (Figure 2.7). Ces résultats sont intéressants dans la mesure où ils donnent un soutien expérimental du rôle

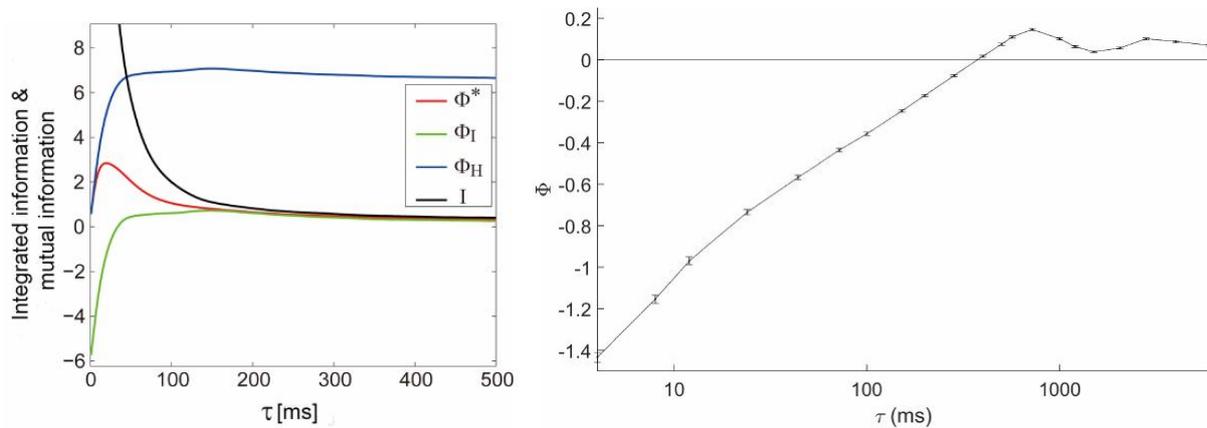


FIGURE 2.6 – Relation entre  $\Phi$  et le décalage temporel  $\tau$ . (Gauche) Mesures d'information intégrée et d'information mutuelle calculées sur des données ECoG obtenues chez le singe. Les comportements de  $\Phi^*$  (ligne rouge),  $\Phi^{MI}$  (ligne verte),  $\Phi^H$  (ligne bleue) et de l'information mutuelle  $I$  (ligne noire) sont représentés ici pour un décalage temporel  $\tau$  allant de 1 à 500 ms. Adapté de [Oizumi et al. \(2016a\)](#). (Droite) Moyenne et erreur standard de  $\Phi$  en fonction du décalage temporel  $\tau$ . Les valeurs moyennes de  $\Phi$  étaient négatives pour un  $\tau$  inférieur à 400 ms et positives au-dessus. Le  $\Phi$  augmente linéairement avec le logarithme du  $\tau$  jusqu'à ce qu'il devienne positif, après quoi il fluctue entre 0 et 0.13 avec deux larges maxima de 0,13 et 0,1 à des  $\tau$  de 720 et 2800 ms, respectivement. Adapté de [Isler et al. \(2018\)](#).

des patterns d'information intégrée localement pour comprendre le substrat neuronal de la perception consciente des objets.

Dans une autre étude, une mesure d'information intégrée calculée à partir de données EEG a été utilisée pour évaluer les niveaux de conscience d'enfants nés prématurément pendant leur hospitalisation dans une unité de soins intensifs néonataux ([Isler et al., 2018](#)). Comme énoncé précédemment, la détermination du degré de conscience dans le cadre clinique présente des difficultés pour les personnes qui ne peuvent pas effectuer de tâches ou faire des rapports verbaux, comme les personnes dans le coma, sous anesthésie ou les nourrissons. [Isler et al. \(2018\)](#) ont calculé  $\Phi$  à partir de signaux EEG des nourrissons dans le cadre de l'étude de l'intervention d'éducation familiale visant à évaluer une nouvelle intervention comportementale conçue pour faciliter la connexion émotionnelle entre la mère et le nourrisson ainsi que la corégulation physiologique. Si, en tant que telle comme proposée dans la TII, l'information intégrée représente effectivement une mesure de conscience, les auteurs ont supposé que : i) la valeur de  $\Phi$  augmenterait avec l'âge au cours de la période périnatale ; ii) compte tenu des résultats antérieurs, l'intervention d'éducation familiale accélérerait la maturation de  $\Phi$  chez les nourrissons en ayant bénéficié par rapport à ceux qui n'en auraient pas bénéficié ; et iii)  $\Phi$  serait plus élevé à l'état de veille qu'à l'état de sommeil et plus élevé dans le sommeil actif que dans le sommeil calme (analogues infantiles du sommeil paradoxal et non-paradoxal de l'adulte, respectivement). Les auteurs ont trouvé que l'information intégrée présentait une structure non-aléatoire en fonction du décalage temporel  $\tau$  sur lequel elle était calculée (Figure 2.6 Droite). Ils ont également constaté que  $\Phi$  était supérieur dans le sommeil calme par rapport au sommeil actif dans la cohorte avec intervention dans une gamme de  $\tau$  de 200 à 600 ms. Enfin, ayant examiné la corrélation entre  $\Phi$  et les différents états de conscience (éveil, sommeil actif, sommeil calme), ils ont trouvé des corrélations significatives, permettant de distinguer les états de conscience. Cette étude apporte un autre appui empirique en faveur de la théorie de l'information intégrée de la conscience sur la base de données neurophysiologiques.

Une autre étude a présenté une méthode pratique pour estimer un  $\Phi$  global à partir d'un EEG à haute densité (128 canaux) et déterminer la contribution locale de chaque canal à la mesure du  $\Phi$  global ([Kim et al., 2018](#)). Les auteurs ont examiné les corrélations entre la puissance, la fréquence, la connectivité

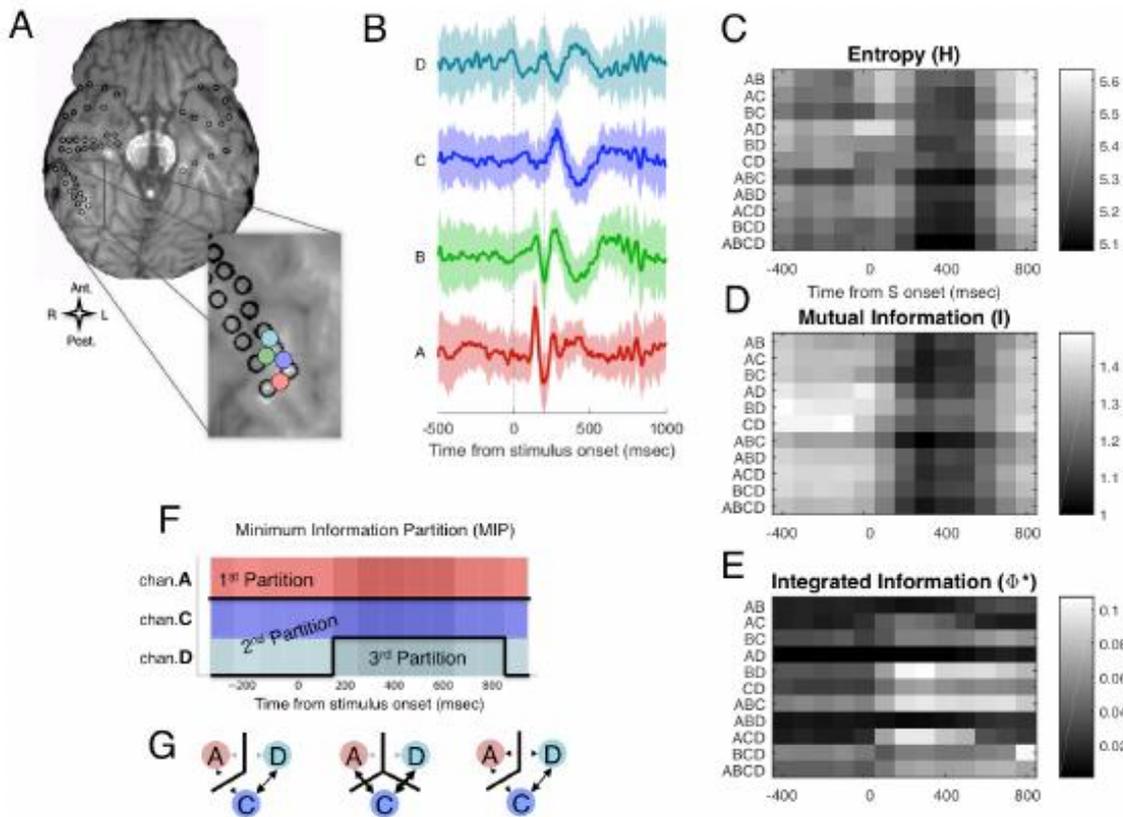


FIGURE 2.7 – Patterns d'information intégrée issus de données ECoG. (A) Enregistrement ECoG. (B) Moyennes (lignes épaisses) et écarts types (ombres) des potentiels pour les quatre canaux marqués en A, de 500ms avant à 1000ms après l'apparition d'un stimulus visuel. (C-E) Courbes temporelles de l'entropie  $H$  (C), de l'information mutuelle  $I$  (D) et de l'information intégrée  $\Phi^*$  (E) pour chacun des sous-systèmes. Chaque sous-système est un sous-ensemble des canaux du système ABCD. Les valeurs ont été estimées sur une fenêtre de temps  $T = 200$  ms et  $\tau = 3$  ms. L'entropie et l'information mutuelle sont proportionnelles au nombre de canaux,  $H$  et  $I$  sont représentés divisés par le nombre de canaux pour chaque sous-système, afin de mettre en évidence la dynamique de tous les sous-systèmes.  $\Phi^*$  augmente pour les sous-systèmes BD et ACD, après l'apparition du stimulus. L'augmentation de  $\Phi^*$  du sous-système ACD s'accompagne d'un changement de sa partition d'information minimale (PIM). (F et G) : le sous-système ACD passe d'une PIM bipartite à une PIM tripartite lorsqu'un visage est vu, ce qui s'accompagne d'une augmentation de l'amplitude de  $\Phi^*$  (indiquée par les couleurs plus foncées). Adapté de Haun et al. (2017).

fonctionnelle et la modularité<sup>7</sup> de l'EEG avec un  $\Phi$  régional et local dans différents états de conscience modulés par différents agents anesthésiques. Les résultats ont montré que l'estimation du  $\Phi$  global est insuffisante pour distinguer les états d'anesthésie. Cependant, un espace de paramètres multidimensionnel étendu par quatre paramètres liés à  $\Phi$  et à la connectivité EEG a été capable de différencier tous les états de conscience. Selon les auteurs, l'association de  $\Phi$  avec la connectivité EEG pendant des états d'anesthésie cliniquement définis représente une nouvelle approche pratique de l'application de la TII. Cette approche pourrait être utilisée pour caractériser divers états de conscience physiologiques (sommeil),

7. De nombreux réseaux d'intérêt pour les sciences, notamment les réseaux sociaux, les réseaux informatiques et les réseaux cérébraux, se divisent naturellement en communautés ou en modules. Le problème de la détection et de la caractérisation de cette structure communautaire ou modulaire est l'une des questions les plus importantes dans l'étude des systèmes en réseau. Une approche très efficace est l'optimisation d'une fonction connue sous le nom de «modularité» sur les divisions possibles d'un réseau. La modularité peut être exprimée en termes de vecteurs propres d'une matrice caractéristique du réseau, appelée «matrice de modularité» (Newman, 2006).

pharmacologiques (anesthésie) et pathologiques (coma) dans le cerveau humain.

Aussi, une autre étude a cherché à montrer que la criticalité<sup>8</sup> d'un réseau pourrait être à la base de l'émergence d'un  $\Phi$  élevé (Kim and Lee, 2019). Les auteurs ont émis l'hypothèse qu'avec la diminution de la conscience, le cerveau perd la criticalité de son réseau sous-jacent et que  $\Phi$  diminue. Ces hypothèses ont été testées à l'aide d'un modèle de réseau cérébral à grande échelle et d'un EEG haute densité acquis pendant différents niveaux de conscience chez le sujet humain sous anesthésie générale. Dans leur étude de modélisation, la criticalité maximale coïncidait avec le  $\Phi$  maximal. En outre, l'étude EEG a démontré une relation explicite entre  $\Phi$ , la criticalité et le niveau de conscience. L'état de repos conscient a présenté les valeurs de  $\Phi$  et de criticalité les plus élevés, tandis que l'équilibre entre variation et contrainte dans le réseau cérébral semblait se rompre lorsque l'état de conscience diminuait. Les résultats de cette étude suggèrent que la criticalité du réseau serait une condition nécessaire pour l'obtention d'un  $\Phi$  élevé dans le cerveau humain et fournissent un autre soutien empirique en faveur de la TII chez l'humain.

Criticalité d'un réseau et modularité présentent des fondements communs (Toker and Sommer, 2019). La mesure de l'information intégrée implique une recherche combinatoire du «maillon faible» informationnel d'un réseau, un processus dont le temps de calcul explose de façon exponentielle avec la taille du réseau. Toker and Sommer (2019) ont montré qu'un algorithme de groupement spectral, issu des travaux sur les matrices de modularité et appliqué à la matrice de corrélation des données de séries temporelles, fournit une solution approximative mais robuste à la recherche du lien informationnel le plus faible des grands réseaux. En évaluant cette solution dans des systèmes d'oscillateurs couplés semblables au cerveau ainsi que dans des données ECoG provenant de deux singes macaques, les auteurs ont réussi à montrer une réduction drastique du temps de calcul de l'information intégrée dans les grands systèmes. Ils ont également trouvé que l'intégration de l'information est maximisée dans des réseaux à haute efficacité globale, et que les structures de réseaux modulaires favorisent la ségrégation de l'information. Dans cette étude, Toker and Sommer (2019) ont choisi un décalage temporel qui, en moyenne, maximisait l'information intégrée pour le système en question. Leur choix était basé sur les études de Oizumi et al. (2014) et Hoel et al. (2016), lesquels soutiennent sur la base d'arguments phénoménologiques, que l'échelle temporelle de l'intégration des informations neuronales qui est la plus pertinente pour les processus cognitifs et perceptuels est celle qui maximise la quantité d'information intégrée. Les auteurs indiquent qu'en général, il est courant d'estimer des mesures d'information différées telles que l'entropie de transfert pour divers décalages temporels, puis de choisir le décalage temporel qui maximise la mesure d'information d'intérêt. Cette procédure semblerait capturer avec précision les échelles temporelles des interactions retardées du système considéré (Wibral et al., 2013).

Ainsi, la théorie de l'information intégrée a donné naissance à de nombreuses mesures plus ou moins susceptibles de caractériser la conscience humaine. Il apparaît principalement que très peu de mesures d'information intégrée sont actuellement applicables aux données réelles issues d'enregistrements neurophysiologiques tels que les signaux M/EEG ou d'IRMf. La littérature a vu émerger d'une part des articles s'intéressant à appliquer les mesures disponibles sur des systèmes simples issus de modélisations informatiques afin de caractériser le comportement de ces mesures dans de tels systèmes. D'autre part, certains articles ont cherché à manipuler les concepts intrinsèques de la TII (voir à en ajouter de nouveaux issus d'autres théories) pour créer de nouvelles mesures. Il semble aujourd'hui brûlant d'actualité de mettre à l'épreuve la TII — comme toute autre théorie de la conscience — et les mesures d'information intégrée qu'elle propose dans l'étude expérimentale des processus associés au traitement conscient et aux états de conscience.

---

8. La criticalité représente un état d'équilibre physique d'un réseau entre une grande variation dans la configuration fonctionnelle du réseau et une grande contrainte dans la configuration structurelle du réseau

## 2.3 Conclusion

Finalement, plusieurs caractéristiques des signaux EEG ont été étudiées en neuroimagerie et certains algorithmes de mesures d'entropie et de complexité ont permis de les obtenir dans le cadre de la caractérisation des états de conscience issue de l'analyse des signaux EEG. En outre, ces différentes signatures neurophysiologiques permettent de mieux comprendre, en la caractérisant, la dynamique neuronale associée aux différents états de conscience. En fournissant de l'information sur la neurodynamique cérébrale, les signaux EEG permettent grâce à ces signatures neurophysiologiques de mieux comprendre les différentes représentations cérébrales des états et des contenus de conscience des sujets et permettent de mieux caractériser les différents processus et mécanismes à l'oeuvre lors de la perception consciente.

Les outils issus de la TI permettent de : i) quantifier l'information associée à des signaux neuronaux issus de l'activité cérébrale et ii) quantifier la transmission d'information entre zones cérébrales distinctes, tandis que ceux issus de la TII permettent de : iii) quantifier l'intégration de l'information à des échelles cérébrales locales ou globales. La TII propose une mesure quantitative,  $\Phi$ , de la quantité d'information intégrée dans un système physique. Elle postule que  $\Phi$  présente une relation d'identité avec la conscience et décrit ainsi la conscience comme une information intégrée entre des éléments constitutifs hautement différenciés mais irréductibles d'un système. Enfin, elle prédit que la valeur de  $\Phi$  estimée à partir des activités cérébrales représente le niveau de conscience à travers la phylogénie et les états fonctionnels associés au système cérébral. Dans un système dynamique complexe tel que le cerveau, les conditions optimales pour de grands systèmes d'information intégrés n'ont cependant pas été élucidées. Ainsi, des limitations pratiques, telles que les exigences de calcul requises pour estimer  $\Phi$  pour des systèmes réels, ont entravé son application au cerveau et soulevé des questions sur l'utilité de la TII en général.

Au cours de ces dernières années, plusieurs mesures ont été proposées, mais leur comportement, à l'exception des cas les plus simples, n'a pas été caractérisé ou comparé de manière approfondie. Afin d'obtenir une pertinence pratique pour l'étude du cerveau humain, il semble important d'établir une estimation fiable de  $\Phi$  à partir de données EEG multi-électrodes chez le sujet humain. Il semblerait aussi important de définir la relation entre  $\Phi$  et les propriétés EEG conventionnellement utilisées pour définir les états de conscience. En outre, malgré le nombre en hausse d'études sur la TII ces dernières années, il apparaît tout de même un manque d'études visant spécifiquement à tester et mettre à l'épreuve cette théorie sur des données neurales chez l'humain. En ce sens, ce travail de thèse permettra dans une certaine mesure, d'apporter des éléments supplémentaires de mise à l'épreuve ainsi que de réflexion et d'interprétation à la mise en oeuvre pratique des mesures d'information intégrée.

Nous avons détaillé plusieurs méthodes capables de caractériser la dynamique cérébrale lors de la construction d'un percept auditif conscient. Parmi ces méthodes, les premières ont principalement été utilisées pour caractériser les différents états de conscience et nous les utiliserons de façon pragmatique pour caractériser la dynamique de l'activité cérébrale lors de la perception auditive consciente de tonalités cibles intégrées dans un masqueur multi-tonalités. Les secondes sont basées sur la TII de la conscience et semblent être mieux fondées théoriquement pour aborder le problème des contenus de conscience ou tout du moins la prise de conscience d'une cible auditive dans un environnement bruité.

De cette manière, à partir de ces deux méthodes visant à donner une caractérisation de l'activité cérébrale des états conscients et de leurs contenus, nous proposons deux contributions expérimentales :

- L'étude pragmatique de l'effet des paramètres du masquage informationnel sur la construction du percept auditif afin de montrer l'effet bottom-up des processus ascendants des caractéristiques du stimulus et ainsi permettre un développement expérimental d'une seconde étude.
- L'étude pragmatique de la dynamique cérébrale associée à la construction d'un percept auditif conscient dans un protocole de masquage informationnel au moyen de l'EEG.



**Deuxième partie**

**Contribution expérimentale**



## Chapitre 3

# Masquage informationnel et analyses de données

---

Dans cette seconde partie, nous présentons nos contributions expérimentales sur la caractérisation de la construction de la perception auditive consciente. En s'inspirant de l'ensemble des résultats et méthodes présentés dans la première partie, notre étude de la construction du percept auditif conscient chez le sujet humain adulte sain s'appuie sur un protocole expérimental de masquage informationnel associé à l'enregistrement de l'activité cérébrale par électroencéphalographie.

Dans un premier temps, nous avons élaboré une première étude (étude I, chapitre 4) afin d'étudier l'influence des paramètres du stimulus sur la dynamique de la perception auditive consciente d'un point de vue psychoacoustique. Cette étude était composée de trois expériences comportementales indépendantes de MI. Nous avons notamment cherché à donner une description des effets de l'incertitude du masqueur, de la similarité cible-masqueur et du taux de répétition de la cible sur la dynamique de la conscience perceptive de la cible.

La majorité des études sur le MI ont utilisé soit le pourcentage de discrimination, soit les temps de réaction (*i.e.*, temps pour détecter la cible) moyens et la performance des participants est habituellement étudiée au travers d'indicateurs issus de la théorie de détection du signal tels que les taux de détections correctes, les taux de fausses alarmes et l'indice de performance  $d'$ . Le décours temporel est quant à lui étudié sur la base des temps de réaction. Ce sont des indices statiques et classiques qui sont dès lors utilisés pour quantifier la performance de discrimination ou temporelle des participants dans les études comportementales du MI. De ce fait, la littérature ne fournit pas suffisamment d'information concernant le décours temporel exact de la construction de la perception auditive consciente en fonction des différents paramètres construisant le stimulus. Ce manque d'information ne nous permettait pas de mettre en place un paradigme expérimental adapté à l'utilisation des mesures d'information et de complexité de la dynamique cérébrale associée à la construction de la perception auditive consciente. L'étude I a cherché à combler ce déficit en étudiant l'effet de différents paramètres du MI sur le décours temporel de la construction du percept auditif grâce à des modèles statistiques adaptés aux données de durées.

Les données de durées sont souvent utilisées dans les études comportementales et consistent généralement en des variables dont la distribution est positive et dissymétrique, violant l'hypothèse de normalité. Les études classiques sur les temps de réaction moyens utilisent donc des données de durées pour lesquelles les indices statiques basés sur la normalité ne semblent pas adaptés (George et al., 2014; Letué et al., 2018). En effet, du fait de la nature temporelle intrinsèque de ces données, elles requièrent une méthodologie statistique spécifique, quasi systématiquement négligée dans la littérature utilisant les temps de réaction. En fonction du paradigme d'étude, ces données de durées peuvent être considérées comme des données de «survie» incomplètes limitées dans le temps. On trouve dans la littérature la notion de «temps à l'évènement» («time-to-event data») pour décrire de telles données. Les modèles de survie (pour revue, voir Andersen et al. (1993)) ont ainsi été introduits pour modéliser les données de durées.

Dans l'étude I, nous avons donc utilisé des analyses de données de survie afin d'obtenir une description probabiliste sur la dynamique de la perception auditive.

Dans un second temps, sur la base des résultats de la dynamique de la construction du percept auditif obtenus, nous avons adapté le protocole de cette première étude afin de mettre en place une nouvelle étude (étude II, chapitre 5) de MI dans laquelle l'activité cérébrale des sujets était enregistrée. La détermination de l'influence des paramètres des stimuli à la fois sur la performance et sur la détection de la cible auditive a permis de mettre en place les conditions expérimentales favorables à une étude spécifique de l'activité cérébrale associée à la dynamique de la perception auditive consciente. Dans cette étude II, nous avons donc cherché à caractériser les corrélats neuronaux de la construction du percept auditif en se basant sur les méthodes présentées précédemment et sur la mesure de l'activité cérébrale au moyen de l'EEG.

Dans ce chapitre, nous donnerons tout d'abord une description détaillée du protocole expérimental de MI qui sera utilisé dans les études I et II. Nous y présenterons les principaux paramètres construisant les stimuli. Ensuite, nous fournirons une introduction aux modèles de survie qui permettent de décrire de façon probabiliste la construction du percept auditif conscient en fonction des paramètres dans chacune des études. Pour cela, nous présenterons le formalisme de l'analyse de survie des temps de détection et détaillerons les deux modèles principaux que sont : les modèles de Cox et les modèles de fragilité.

### 3.1 Construction des stimuli

Le paradigme de masquage informationnel consiste en un protocole expérimental de psychoacoustique dans lequel une cible est intégrée dans du bruit masquant (Kidd et al., 2008; Neff and Green, 1987; Richards and Neff, 2004). Dans ce paradigme, la cible et le masqueur sont construits sur la base de plusieurs caractéristiques. Les deux caractéristiques fondamentales du MI — incertitude du masqueur et similarité cible-masqueur — sont des paramètres impactant fortement la détection de la cible et indiquant ainsi la complexité du stimulus. Le taux de répétition des tonalités de la cible (*i.e.*, le nombre de tonalités par seconde de la cible) est également un paramètre déterminant du MI. Manipuler ces différentes caractéristiques permet de faire varier les niveaux de complexité des stimuli et ainsi d'influencer la réponse comportementale des individus. En jouant sur cette quantité de masquage produite, on peut alors chercher à provoquer des variations dans la dynamique de la perception auditive consciente.

En premier lieu, nous avons cherché à mettre en place une situation expérimentale de MI afin de pouvoir créer des stimuli de niveau de complexité et d'incertitude différents. Nous avons élaboré le paradigme sur la base des éléments de la littérature et des différents paramètres acoustiques associés aux signaux cible et masqueur. Au préalable, nous avons réalisé des tests préliminaires sur un panel d'une vingtaine de sujets adultes sains issus de l'ONERA. Ces prétests, qui ne sont pas présentés plus en détails dans le manuscrit, nous ont permis d'échantillonner les valeurs les plus pertinentes des paramètres à l'étude. La Figure 3.1 présente un exemple d'illustration graphique d'une stimulation auditive issue de notre protocole expérimental de MI.

Le signal cible comporte trois paramètres : la fréquence fondamentale des tonalités cibles (en Hz), la durée des tonalités cibles (en ms) et le taux de répétition de ses tonalités, c'est à dire le nombre de tonalités par seconde (en Hz). Le signal masqueur, quant-à lui se compose de quatre paramètres : l'ensemble de fréquences des tonalités (allant de 239 à 5000 en échelle logarithmique, en Hz), le nombre de séquences fréquentielles par octave (en fpo), la durée des tonalités (en ms) et les intervalles moyens entre les tonalités du masqueur (en ms).

La similarité entre la cible et le masqueur a été spécifiée dans la dimension temporelle. On parlera alors de similarité temporelle entre la cible et le masqueur, mesurée par la valeur de la différence entre les durées des sons du masqueur et de la cible. Les tonalités cibles étaient présentées au même niveau que les tonalités individuelles du masqueur, c'est-à-dire un rapport d'intensité cible/masqueur de 0 dB

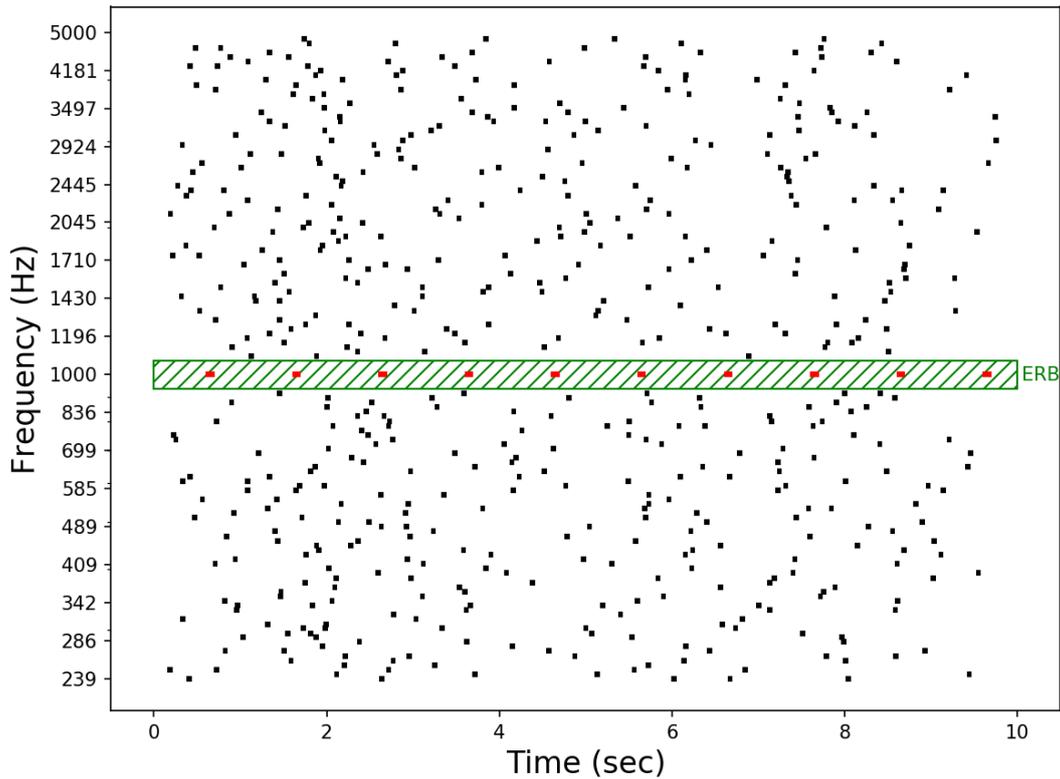


FIGURE 3.1 – Exemple de stimulus auditif. Un flux de tonalités cible (en rouge) est présenté, ou non, en fonction des essais, dans un masqueur multi-tonalités aléatoire en temps et en fréquence (en noir). Une largeur de bande rectangulaire ERB (en vert) est disposée de part et d'autre de la fréquence de la cible de manière à éviter le masquage énergétique. La fréquence de la cible est fixée ici à 1000 Hz avec une durée de 60 ms et un taux de répétition de tonalités à 1 Hz. Les tonalités aléatoires du masqueur s'étendent de 239 à 5000 Hz en échelle logarithmique et ont une durée de 20 ms. Le nombre de fréquences par octave du masqueur est de 32 fpo avec une distribution ITI de  $\mu = 800$  ms.

TABLE 3.1 – Table récapitulative de l'ensemble des paramètres du stimulus dans notre protocole de MI.

Paramètres	Valeurs
Fréquences Cible (Hz)	489, 699, 1000, 1430, 2045, 2924
Fréquences Masqueur (Hz)	239 : 5000 (échelle log.)
Taux Tonalité Cible (Hz)	1, 2, 5, 10, 20
Durée Tonalité Cible (ms)	20, 60, 100
Durée Tonalité Masqueur (ms)	20, 60, 100
Fréquences par octave (fpo)	4, 16, 32, 64, 96, 128
Intervalle inter-tonalités (ms)	200, 600, 800, 1200
Similarité Cible Masqueur	-80, -40, 0, +40, +80

(Dykstra et al., 2016). La Table 3.1 présente un récapitulatif de l'ensemble des paramètres utilisés pour la construction des stimuli de MI pour chacune des expérimentations.

Nous avons calculé un indice d'incertitude du masqueur en utilisant l'entropie de la distribution des tonalités. Celle-ci dépend de l'intervalle moyen entre les tonalités et le nombre de fréquences de tonalité par octave. Puisque les intervalles inter-tonalités du masqueur ont été tirés d'une distribution uniforme avec un intervalle  $\Delta$  (en ms) entre les intervalles inter-tonalités minimum et maximum, l'entropie  $H$  de cette distribution uniforme est :  $H(x) = \log(\Delta)$ . En considérant chaque séquence fréquentielle du

masqueur comme un processus indépendant, l'entropie de l'ensemble du masqueur  $M$  pour  $n$  fréquences par octave est :  $H(M) = n \log(\Delta)$ . Si  $X$  représente une V.A de même loi et indépendante alors  $H(X_1, \dots, X_n) = -n \ln \frac{1}{\Delta} = n \ln \Delta$ . D'une part, l'incertitude du masqueur augmente avec le nombre de séquences fréquentielles par octave. D'autre part, l'incertitude du masqueur augmente avec l'écart entre les tonalités du masqueur. Cela signifie que, plus les tonalités du masqueur s'éloignent dans le temps, moins elles sont prédictibles, augmentant par conséquent l'incertitude globale du masqueur. Les valeurs de l'indice d'incertitude (*i.e.*, entropie en nats) pour toutes les combinaisons des paramètres du masqueur sont présentées dans la Table 3.2.

TABLE 3.2 – Table de correspondance entre les valeurs d'incertitude du masqueur avec les valeurs de fréquences par octave et d'intervalles moyens entre les tonalités du masqueur.

MITI (ms) \ MFPO (fpo)	4	8	16	32	64	96	128
300	21.19	42.38	84.77	169.54	339.09	508.63	678.18
700	25.58	51.17	110.52	204.70	409.40	614.10	818.80
1100	27.63	55.26	114.97	221.04	442.09	663.14	884.19
1500	28.97	57.95	118.34	231.81	463.63	695.44	927.26
2300	30.78	61.56	123.13	246.27	492.55	738.83	985.11

## 3.2 Analyses de survie des temps de détection

### 3.2.1 Objectifs et fondements

La détection d'un signal cible au cours du temps peut être considérée comme une variable binaire. À la fin d'un essai donné, le sujet a détecté ou non le signal cible. Cependant, comme un essai est de durée finie, nous ne sommes pas en mesure de savoir si le sujet n'aurait pas détecté la cible pour une durée d'essai plus longue. Face à cette inconnue, il existe des méthodes d'analyses utilisées dans plusieurs champs de recherche comme les secteurs biomédical et industriel ou encore même dans l'actuariat (*i.e.*, assurance et gestion prédictive des risques).

Lorsque l'on s'intéresse à la survenue au cours du temps d'un événement dont la sortie est binaire, ces données de durées sous-jacentes sont souvent désignées sous le terme de «données de survie». Le terme de données de survie est usuellement employé en statistiques cliniques pour décrire la survie de patients et pour comparer des groupes de patients et les facteurs susceptibles d'expliquer la survenue d'un décès (et donc la «survie») au cours du temps. Elles décrivent plus généralement des données qui mesurent le temps  $T$  à un événement  $E$  d'intérêt donné. L'évènement étudié  $E$  peut être compris comme le passage ou la transition entre deux états d'un système  $S$  donné. Les analyses portant sur ce type de données de survie sont appelées «analyses de survie». Les durées de survie correspondent à des variables aléatoires généralement non-négatives, de distribution le plus souvent dissymétrique, rendant difficile leur description par la loi normale.

Dans le cadre d'une tâche de détection du signal classique, le participant doit détecter une cible sur une période temporelle généralement définie par la durée de l'essai. Les essais où le sujet ne détecte rien alors qu'un signal cible est présent sont appelés omissions. Dans ce cas, la cible n'ayant pas été détectée jusqu'à la fin de la période d'observation, le temps d'apparition de la détection est dit «censuré» à droite.

L'existence de données censurées ou d'observations incomplètes dans le temps, est caractéristique des données de survie. Cela signifie que le délai exact de détection du signal cible par le sujet, lequel est non-observé, est supérieur ou égal à son délai de suivi, visible sur ce que l'on appelle des «tables de vie» (Figure 3.2). Cette incomplétude des données provient du fait que nous n'avons pas accès à toute

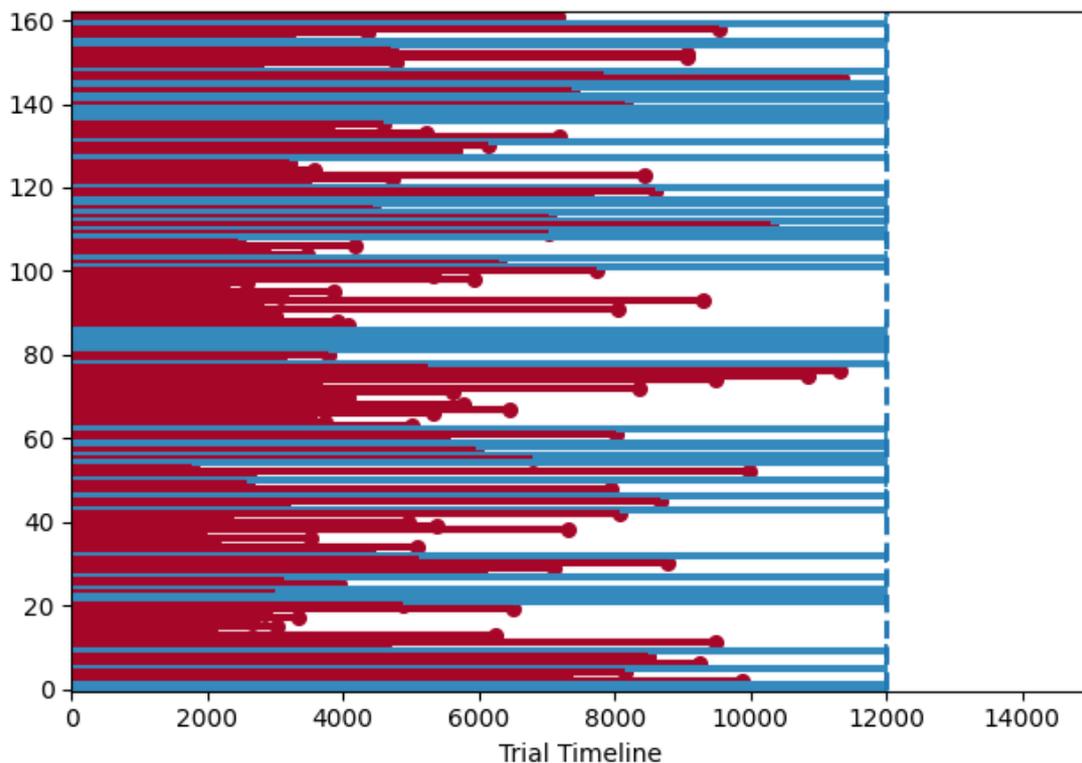


FIGURE 3.2 – Exemple de «table de vie» (ou «temps à l'évènement»). Sur l'axe des abscisses est représenté le déroulé temporel de l'essai (en ms) et sur l'axe des ordonnées les différents essais (avec cible) du participant. À droite, la ligne verticale pointillée des 12 secondes représente la censure des données. En rouge, sont figurés les essais pour lesquels la cible a été détectée à un temps donné (*i.e.*, l'appui-bouton), tandis qu'en bleu sont figurés les essais pour lesquels la cible n'a pas été détectée (*i.e.*, omissions/survies).

l'information sur les données du fait de leur durée. L'observation de la réalisation de la variable aléatoire  $T$  est soumise à diverses perturbations, lesquelles peuvent être indépendantes ou non du phénomène étudié.

Les analyses de survie représentent donc un terme générique pour toute analyse de l'occurrence d'un évènement au cours du temps en présence de données censurées. Les analyses de survie permettent de représenter en termes probabilistes les dynamiques d'occurrences des évènements d'intérêts. Cela permet la comparaison des dynamiques d'occurrences d'évènements sous l'effet de différents facteurs et de savoir dans quelle mesure chaque facteur vient modifier ces dynamiques. Ce type d'analyse permet dès lors de décrire et de comparer les temps de détection de la cible en fonction des différents facteurs manipulés.

Quatre informations sont essentielles pour pouvoir réaliser correctement une analyse de survie :

1. Temps d'origine : temps pour lequel débute la période d'observation.
2. Temps de fin : temps pour lequel termine la période d'observation.
3. Temps de détection : temps de détection pour un essai.
4. Évènement "en tout ou rien" : survenue ou non de la détection au temps correspondant.

Pour la suite, on notera  $T$ , une variable aléatoire réelle (VAR) qui correspond à la durée de survie jusqu'à l'évènement d'intérêt. Ici  $T$  représente le temps d'occurrence de la détection de la cible.  $T$  est alors considérée comme une variable continue. Cette VAR est donc liée à plusieurs fonctions qui décrivent son comportement.

**Fonction de répartition  $F(t)$** 

La fonction de répartition  $F(t)$  est la probabilité que l'évènement  $T$  survienne avant l'instant  $t$ , c'est-à-dire la probabilité de détecter la cible avant l'instant  $t$  (Figure 3.3) :

$$F(t) = Pr(T \leq t) = \int_0^t f(x)dx \quad (3.1)$$

où  $f(x)$  correspond à la fonction de densité de probabilité (p.d.f).

**Fonction de survie  $S(t)$** 

La fonction de survie  $S(t)$  est la probabilité que l'évènement  $T$  ne survienne pas avant l'instant  $t$ , c'est-à-dire la probabilité de ne pas détecter la cible avant l'instant  $t$  (Figure 3.3). C'est donc la probabilité que le temps d'occurrence de la détection  $T$  soit supérieur à l'instant  $t$  :

$$S(t) = Pr(T > t) = 1 - F(t) = \int_t^\infty f(x)dx \quad (3.2)$$

où  $S$  est une fonction décroissante telle que  $S(0) = 1$  si  $P(T = 0) = 0$  et que  $\lim_{t \rightarrow \infty} S(t) = 0$ .

**Fonction de densité de probabilité  $f(t)$** 

Dans le cas où la fonction de répartition  $F(t)$  admet une dérivée en  $t$ , la fonction de densité de probabilité  $f(t)$  est :

$$f(t) = F'(t) = \frac{d}{dt}F(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{P(t < T \leq t + \Delta t)}{\Delta t} = -S'(t) \quad (3.3)$$

Ainsi, pour une période temporelle  $t$  fixe,  $f(t)$  est égale à la probabilité de détecter la cible dans un intervalle de temps  $[t; t + dt]$ .

**Fonction de risque  $\lambda(t)$** 

La fonction de risque  $\lambda(t)$ , également appelée fonction de risque instantané (parfois notée  $h(t)$  pour «hazard function» en anglais), spécifie le taux instantané de détection à un instant  $T = t$  donné sachant que la détection n'a pas eu lieu jusqu'à  $t$ . C'est donc la probabilité de détecter la cible dans un intervalle de temps  $[t; t + dt]$ , sachant qu'elle n'a pas été détectée avant  $t$ .

$$\lambda(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{Pr(t \leq T < t + \Delta t \mid T \geq t)}{\Delta t} = \frac{f(t)}{S(t)} = -\frac{S'(t)}{S(t)} \quad (3.4)$$

Le numérateur est une probabilité conditionnelle et le dénominateur un intervalle temporel, ainsi la fonction de risque est un taux et non une probabilité, présentant des valeurs dans  $[0, \infty[$ . On peut la considérer comme une mesure de l'intensité du potentiel de la détection à l'instant  $t$ . La fonction de risque est plus informative sur le mécanisme sous-jacent à la détection que la fonction de survie. Modéliser la fonction de risque est donc une méthode importante pour résumer un ensemble de données de survie.

**Fonction de risque cumulé  $\Lambda(t)$** 

La fonction de risque cumulé  $\Lambda(t)$ , également nommée fonction de risque instantané cumulatif (parfois notée  $H(t)$ ) est l'intégrale de la fonction de risque  $\lambda(t)$ . Du fait de sa relation avec la fonction de survie  $S(t)$ , la fonction de risque cumulé  $\Lambda(t)$  est une quantité utile dans les analyses de survie :

$$\Lambda(t) = \int_0^t \lambda(x) dx = -\ln S(t) \quad (3.5)$$

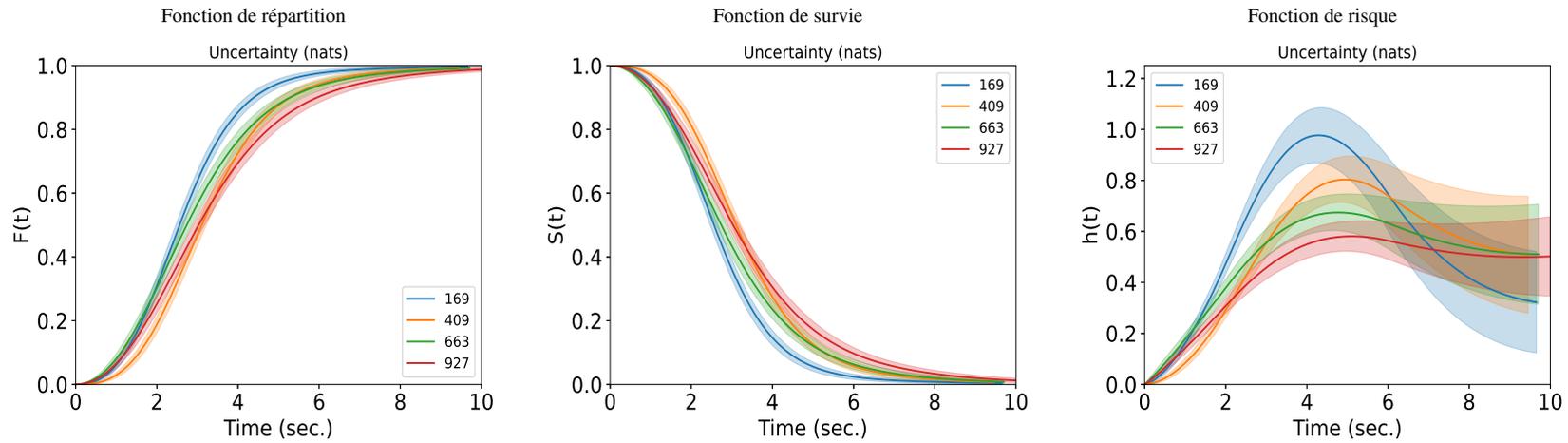


FIGURE 3.3 – Exemples de fonctions associées aux modèles de données de survie. (Gauche) Fonction de répartition  $F(t)$ . La fonction de répartition  $F(t)$  est la probabilité que l'évènement  $T$  survienne avant l'instant  $t$ , c'est-à-dire la probabilité de détecter la cible avant l'instant  $t$ . (Milieu) Fonction de survie  $S(t)$ . La fonction de survie  $S(t)$  est la probabilité que l'évènement  $T$  ne survienne pas avant l'instant  $t$ , c'est-à-dire la probabilité de ne pas détecter la cible avant l'instant  $t$ . (Droite) Fonction de risque  $h(t)$ . La fonction de risque  $h(t)$  est le taux instantané de détection à un instant  $T = t$  donné sachant que la détection n'a pas eu lieu jusqu'à  $t$ . Chacune des courbes de couleur correspond à l'une des modalités d'un paramètre spécifiquement étudié dans l'étude I.

### 3.2.2 Modèles de survie

Les modèles de survie sont des modèles statistiques adaptés aux données de survie (Andersen et al., 1993). Lorsque l'on réalise une modélisation de données de survie, une approche semi-paramétrique est habituellement employée. Son objectif est d'évaluer l'effet de différentes variables explicatives sur la durée de survie. Comme nous cherchons à évaluer l'effet de différents paramètres du stimulus sur la détection du signal cible, nous avons utilisé cette approche semi-paramétrique. L'approche semi-paramétrique est la plus couramment employée pour l'ajustement des modèles d'analyse de données de survie et bénéficie d'une importante littérature. Dans ce type d'approche, le modèle de régression le plus communément utilisé est le modèle de Cox (Cox, 1972), également connu sous le nom de modèle de régression à risques proportionnels de Cox.

### 3.2.3 Modèle de régression à risques proportionnels de Cox

En 1972, David Cox publie un article posant les bases d'un cas particulier important de modèle de régression à risques proportionnels liant les variables explicatives  $X$  à la fonction de risque  $\lambda(t)$  (Cox, 1972). L'utilisation du modèle de Cox dans le contexte de notre étude revient à étudier le risque de détection de la cible par un individu en fonction des paramètres définissant la stimulation. Pour cela, le modèle de régression à risques proportionnels de Cox exprime la fonction de risque  $\lambda$  en fonction du temps  $t$  et des covariables  $\mathbf{X} : \{X^1, \dots, X^j, \dots, X^p\}$  de la manière suivante :

$$\lambda(t|\mathbf{X}) = \lambda_0(t) \cdot e^{\beta \cdot \mathbf{X}} \quad (3.6)$$

$$\lambda_i(t|\mathbf{X}) = \lambda_0(t) \cdot e^{\beta_1 X_i^1 + \dots + \beta_j X_i^j + \dots + \beta_p X_i^p} \quad (3.7)$$

$$\lambda_i(t|\mathbf{X}) = \lambda_0(t) \times e^{\beta_1 X_i^1} \times \dots \times e^{\beta_j X_i^j} \times \dots \times e^{\beta_p X_i^p} \quad (3.8)$$

où  $\lambda_i(t)$  est la fonction de risque pour le  $i^{eme}$  sujet et  $\lambda_0(t)$  est appelé le risque de base (*i.e.*, fonction de risque de base). Il correspond au risque instantané d'apparition de l'évènement lorsque toutes les covariables  $X$  sont nulles. Le modèle fait l'hypothèse d'un «risque de base» qui est commun à tous les individus dans la population à l'étude. De cette manière, pour un sujet  $i$  donné, la fonction  $\lambda_i(t, X_i)$  correspond au risque instantané de la détection du signal à l'instant  $t$  sachant qu'elle n'est pas apparue avant  $t$ . Le modèle se base sur le fait que l'on peut décrire le risque total comme étant le produit de deux éléments. Le premier élément est un risque de base, identique pour tous les individus et qui ne dépend que du temps. Le second est fonction des caractéristiques des individus et des variables explicatives retenues.

Lors de la modélisation de données de survie avec un modèle de Cox, les éléments usuellement utilisés comme coefficients de la régression sont des rapports de risques  $H_R$ . Un rapport de risques  $H_R$  est le rapport des taux de risque de deux niveaux (ou modalités  $A$  et  $B$ ) d'une variable explicative :

$$H_R(t|A, B) = \frac{\lambda(t|A)}{\lambda(t|B)} \quad (3.9)$$

Le rapport de risques  $H_R$  permet alors de quantifier l'effet des différents niveaux  $A$  et  $B$  du facteur étudié sur le risque d'apparition de l'évènement cible. Un intervalle de confiance est associé au rapport de risques  $H_R$ , et son interprétation est identique à celle du risque relatif. Par exemple, dans une étude sur un facteur ayant deux niveaux  $A$  et  $B$ , l'échantillon ayant reçu le niveau  $A$  peut présenter un risque à un taux deux fois plus élevé par unité de temps que l'échantillon ayant reçu le niveau  $B$ . Ainsi, le risque instantané de la survenue de l'évènement cible avec le niveau  $B$  correspond à la moitié du risque instantané avec le niveau  $A$ . Le rapport de risque serait alors de 2, indiquant un risque deux fois plus élevé de survenue de l'évènement dû à l'effet du niveau  $A$  du facteur étudié par rapport à l'effet du niveau  $B$ .

Lorsqu'une exponentiation est appliquée sur un coefficient de la régression (*i.e.*, sur un rapport de risques  $H_R$ ), cela dénote la variation relative dans le risque de l'occurrence de la détection. Les covariables  $X_i^j$  ont un effet exponentiel sur la fonction de risque  $\lambda$  et aucune hypothèse n'est nécessaire pour la distribution des temps de détection. La nécessité d'une hypothèse sur la distribution de temps de détection est propre à l'approche paramétrique des modèles de survie. Ainsi, le modèle de Cox est le plus adapté aux distributions dissymétriques comme les distributions usuelles de temps de réaction (Letué et al., 2018).

L'inférence statistique pour le modèle de Cox est basée sur les estimations de tels rapports de risque  $H_R$ . Pour comprendre l'estimation des paramètres dans le modèle de Cox, on considère un ensemble d'observations  $t_1, \dots, t_n$  résultant de la répétition d'une série d'expériences aléatoires indépendantes, et on cherche à déterminer la loi des variables aléatoires correspondantes  $T$ . On cherche parmi toutes les valeurs possibles d'un paramètre  $\theta$ , celle sous laquelle la probabilité d'observer les valeurs  $t_1, \dots, t_n$  est la plus élevée (*i.e.*, que l'on cherche la valeur du paramètre  $\theta$  qui explique le mieux les valeurs obtenues).

L'estimation des paramètres du modèle et donc des coefficients de la régression passe par la maximisation d'une fonction de vraisemblance dite «partielle» (Cox, 1975). La fonction de vraisemblance, notée  $L(\theta; t_1, \dots, t_n)$  d'un modèle de données  $t_1, \dots, t_n$  est la probabilité d'observer la distribution  $X_{T_1=t_1, \dots, T_n=t_n}$  lorsque le paramètre est  $\theta$ . L'estimation des coefficients s'effectue en maximisant la vraisemblance obtenue en ne considérant qu'une partie de la vraisemblance totale, d'où son appellation de vraisemblance partielle. Les estimateurs obtenus sont donc moins efficaces que ceux découlant de la maximisation de la vraisemblance complète mais cette perte d'efficacité est toutefois contrebalancée par l'avantage de ne pas avoir à spécifier de distribution particulière sur les temps de détection.

L'estimation des paramètres  $\beta_j$  de la régression a été développée par Andersen et al. (1993) et les coefficients de la régression de covariables catégoriques peuvent apparaître instables dans le modèle. Dans un modèle de régression de Cox, cette instabilité des estimations des coefficients de la régression peut être réduite en maximisant une log-vraisemblance partielle «pénalisée» (Verweij and Van Houwelingen, 1994). Une fonction de pénalité des coefficients de la régression est soustraite à la log-vraisemblance partielle. Les paramètres  $\beta_j$  peuvent ensuite être estimés en maximisant la log-vraisemblance partielle. Une fois les estimations des coefficients obtenues, il est possible de construire un estimateur non-paramétrique du risque de base. L'estimation non-paramétrique couplée à une technique de maximisation de la vraisemblance explique que ce modèle soit qualifié de semi-paramétrique. Cette flexibilité du modèle de Cox est très puissante et c'est pour cette raison qu'il est plus souvent validé en pratique sur des données de durées que les modèles linéaires mixtes classiques. Cependant, l'inconvénient est que la quantité modélisée par le modèle n'est pas directement sur les données mais sur le risque instantané.

L'inférence statistique dans le modèle de Cox a été développée sous l'hypothèse que les observations sont statistiquement indépendantes (Rondeau et al., 2003). Cette hypothèse est souvent violée en pratique car des facteurs d'ordre environnemental, génétique, ou encore comportemental, non-observables, non-observés ou inconnus influencent les observations (Box-Steffensmeier and De Boef, 2006). Des corrélations peuvent se produire lorsque les individus appartiennent à des groupes ou clusters distincts ou bien encore lorsque les individus expérimentent des processus d'évènements récurrents. Les temps d'évènements corrélés sont des observations communes dans les études psychophysiques.

Pour ces mesures à évènements répétés, la corrélation peut provenir de deux sources distinctes. La première source est l'hétérogénéité à travers les individus due à des effets non-mesurables, non-mesurés ou inconnus. Les caractéristiques non-mesurées partagées par les individus engendrent une variabilité importante dans les observations, communément définie comme une hétérogénéité des observations ou encore «hétérogénéité cachée». La deuxième source est la dépendance entre évènements impliquant que le risque pour un évènement est une fonction de l'occurrence des évènements précédents. Toute corrélation parmi les évènements viole l'hypothèse fondamentale du modèle de Cox supposant les temps d'évènements comme indépendants. Le modèle de Cox peut donc être inefficace dans les contextes traditionnels de mesures répétées d'évènements de durées.

### 3.2.4 Modèle de Cox avec effets mixtes : «Modèle à fragilité»

Les «modèles à fragilité» sont une variation du modèle de Cox qui ont été proposés dans le contexte de données de durées corrélées (Hougaard, 1995; Rondeau et al., 2003; Therneau et al., 2003; Wienke et al., 2003). Ils permettent de prendre en compte à la fois les données censurées et les covariables dépendantes du temps et celles qui en sont indépendantes. Dans un modèle à fragilité, le modèle de Cox conventionnel est renforcé à travers l'ajout de termes d'effet aléatoires (*i.e.*, termes de fragilité) afin de rendre compte de l'hétérogénéité des observations dans la variable réponse. Un effet aléatoire est une variable continue qui décrit le risque ou la fragilité pour des catégories distinctes, tels que des individus ou des familles d'individus (Therneau et al., 2003). Les modèles à fragilité incorporent l'hétérogénéité dans l'estimation en faisant des hypothèses sur la distribution des termes de fragilité.

La logique sous-jacente aux modèles à fragilité est que certains sujets, groupes ou clusters d'individus sont intrinsèquement plus ou moins à risque d'expérimenter l'évènement d'intérêt. La distribution de ces effets peut alors être approximée. Les termes de fragilité fournissent un moyen pratique d'introduire des effets aléatoires, des associations ainsi qu'une hétérogénéité non-observée dans les modèles de données de survie traditionnels (Wienke et al., 2003). Les termes de fragilité spécifiques au cluster ont un effet multiplicatif sur la fonction de risque de base  $\lambda_0(t)$ . Ainsi, l'effet relatif d'un pattern de covariables donné sur la fonction de risque de base varie à travers les clusters. Un modèle à fragilité est caractérisé par la distribution de ses termes de fragilité. Les distributions gamma sont généralement utilisées pour modéliser une grande variété de phénomènes. Plus particulièrement, les phénomènes se déroulant au cours du temps où par essence, le temps écoulé est une grandeur réelle positive. C'est précisément le cas dans les analyses de survie et les analyses classiques de temps de réaction (Letué et al., 2018).

De façon similaire au modèle de Cox, on suppose que l'effet des facteurs se résume à une quantité réelle  $e^{\beta_0 \cdot X_0}$ , avec  $X_0$  un facteur non observé ou inconnu. La fonction de risque dans un modèle à fragilité est alors donnée par l'expression :

$$\lambda(t|\mathbf{X}, X_0) = \lambda_0(t) \cdot e^{\beta_0 \cdot X_0} \cdot e^{\beta \cdot \mathbf{X}} \quad (3.10)$$

Si on considère  $\omega = e^{\beta_0 \cdot X_0}$  une VAR positive que l'on nomme fragilité, la fonction de risque devient :

$$\lambda(t|\mathbf{X}, \omega) = \lambda_0(t) \cdot \omega \cdot e^{\beta \cdot \mathbf{X}} \quad (3.11)$$

Pour un modèle de fragilité, l'estimation des paramètres est réalisée soit par une maximisation de la fonction de vraisemblance pénalisée ou soit par une maximisation simple de la fonction de vraisemblance. Il a été démontré que si le modèle à fragilité étudié présente une distribution gamma, alors le modèle peut être écrit exactement sur la base d'une fonction de vraisemblance pénalisée (Therneau et al., 2003). De cette manière, si les termes de fragilité  $\omega$  sont connus, alors la log-vraisemblance des données complètes est directement calculable.

Dans notre cas, les analyses de survie se sont révélées pertinentes du fait de leur capacité à caractériser l'influence des paramètres du stimulus sur la dynamique de la détection. Les modèles de fragilité permettent de prendre en compte la corrélation au sein des données à mesures répétées ainsi que du degré d'hétérogénéité qui est associé aux données. Ces modèles permettent d'exprimer l'effet statistique des paramètres du stimulus sur la dynamique de la détection en termes de fonction de risque et permettent de quantifier de manière conditionnelle les probabilités d'occurrence sur le temps de détection de la cible. Cela permet par conséquent de déterminer l'occurrence de la détection au moyen d'une approche probabiliste dynamique et de considérer de manière plus spécifique l'influence des paramètres de la cible et du masqueur dans le MI dans la dynamique de la construction de la perception auditive consciente.





## Chapitre 4

# Étude 1 : Influence des paramètres de la cible et du masqueur sur la dynamique de la perception auditive consciente sous masquage informationnel

---

Le masquage informationnel a été étudié en utilisant la détection d'une cible auditive intégrée dans un masqueur multi-tonalités aléatoire. La construction du percept auditif de la cible est influencée par les propriétés du masqueur et de la cible. La plupart des études traitant des performances de discrimination négligent la dynamique de la conscience perceptive. Cette première étude vise à examiner de manière spécifique la dynamique de la conscience perceptive en utilisant des modèles de survie dans un paradigme de masquage informationnel en manipulant l'incertitude du masqueur, la similarité cible-masqueur et le taux de répétition de la cible. En accord avec les études précédentes, elle montre qu'un taux élevé de répétition de la cible, une faible similarité entre le masqueur et la cible et une faible incertitude du masqueur facilitent la détection de la cible. Dans le contexte des modèles d'accumulation de preuves, ces résultats peuvent être interprétés par des changements dans les paramètres d'accumulation. La description probabiliste de la conscience perceptive fournit un point de référence pour le choix des paramètres de la cible et du masqueur afin d'examiner la dynamique cognitive et neuronale sous-jacente de la conscience perceptive.

L'objectif principal de cette étude est d'examiner comment l'incertitude du masqueur, la similarité temporelle cible-masqueur et le taux de répétition de la cible peuvent influencer la dynamique de la conscience perceptive d'une cible intégrée dans un masqueur multi-tonalités. Pour atteindre cet objectif, nous avons conçu trois expériences (simplement désignées I, II et III) qui échantillonnent différentes propriétés du masqueur et de la cible selon les valeurs utilisées dans des études antérieures ([Akram et al., 2014](#); [Elhilali et al., 2009b,a](#); [Giani et al., 2015](#); [Gutschalk et al., 2008](#); [Wiegand and Gutschalk, 2012](#); [Wiegand et al., 2018](#)) afin de fournir un ensemble relativement complet de conditions expérimentales pertinentes. L'incertitude du masqueur a été manipulée en utilisant l'intervalle inter-tonalités moyen du masqueur et le nombre de fréquences par octave et caractérisée par l'entropie de la distribution des tonalités. La similarité entre la cible et le masqueur a été manipulée en utilisant les durées des tonalités du masqueur et de la cible et caractérisée par leur différence de durée. Enfin, le taux de répétition de la cible a également été manipulé en raison de son effet sur le flux auditif et de son effet supposé sur la dynamique de la conscience perceptive. Pour ces trois expériences, en plus de l'étude des performances de détection, nous avons utilisé l'analyse par modèle de survie pour étudier la dynamique de la conscience perceptive.

TABLE 4.1 – Table des paramètres expérimentaux pour les trois Expériences de l'Étude 1. Les fréquences du masqueur variaient de 239 à 5000 Hz et les fréquences des tonalités cibles étaient tirées d'un ensemble de six fréquences allant de 489 jusqu'à 2924 Hz.

		Exp. I	Exp. II	Exp. III
<b>Masqueur</b>	Durée des tonalités (ms)	20, 60, 100	20, 60, 100	20
	Fréquences par octave (fpo)	4, 16, 64	4, 16, 64	16, 32, 64
	Intervalle inter-tonalités moyen (ms)	800	800	200, 600, 1200
<b>Cible</b>	Durée des tonalités (ms)	20, 60, 100	20	60
	Taux de répétition (Hz)	1	5, 10, 20	1, 2, 5

## 4.1 Matériel et Méthodes

Cette étude a été approuvée par le comité d'éthique sous la référence : IRB00011835-2020-06-09-253.

### 4.1.1 Participants

Tous les sujets ont été recrutés à l'Université d'Aix-Marseille sur le campus Saint-Charles. Un nouveau groupe de sujets a été recruté pour chaque expérience. Quatorze sujets (7 femmes) ont participé à l'expérience I. Trois sujets étaient gauchers (S1, S9 et S11). Les sujets étaient âgés de 18 à 32 ans, avec une moyenne de 24 ans et un écart-type de 3 ans. Quatorze sujets (5 femmes) ont participé à l'expérience II. Deux sujets étaient gauchers (S2 et S9). Leur âge variait de 18 à 38 ans, avec une moyenne de 24 ans et un écart-type de 5 ans. Enfin, treize sujets (6 femmes) ont participé à l'expérience III. Deux sujets étaient gauchers (S3 et S7). Les âges allaient de 18 à 38 ans avec une moyenne de 24 ans et un écart-type de 5 ans. Tous les sujets avaient une audition normale et n'avaient aucun antécédent de déficience auditive ou neurologique. La participation aux expériences n'a pas été rémunérée et s'est faite sur la base du volontariat, suite à un appel à participation. Les sujets ont été informés de l'objectif de l'étude et chaque volontaire a donné son consentement écrit pour participer.

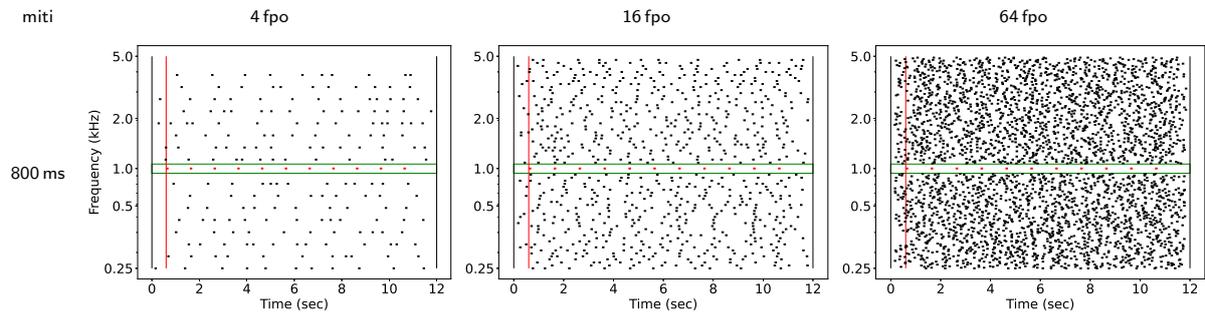
### 4.1.2 Stimuli

Tous les stimuli auditifs (Fig. 4.1) étaient composés d'un masqueur multi-tonalités et, dans 67% des essais, d'une cible (Dykstra et al., 2016; Gutschalk et al., 2008; Königs and Gutschalk, 2012; Neff and Green, 1987). Les stimuli auditifs ont tous été construits à l'aide d'une conception commune basée sur un ensemble de paramètres acoustiques présentés dans la Table 4.1 (Akram et al., 2014; Elhilali et al., 2009b,a; Giani et al., 2015; Gutschalk et al., 2008; Wiegand and Gutschalk, 2012; Wiegand et al., 2018). Les tonalités de la cible ont été présentées au même niveau que les tonalités individuelles du masqueur : le rapport entre le niveau de la cible et celui du masqueur était de 0 dB (Dykstra et al., 2016). Les tonalités du masqueur et de la cible présentaient tous deux des rampes d'entrée et de sortie en forme de cosinus de 10 ms. Lorsqu'il était présent, le son cible qui se répétait régulièrement commençait toujours 600 ms après le début du masqueur.

Les cibles étaient composées d'une série régulière de tonalités définies par la durée de la tonalité et le taux de répétition des tonalités (*i.e.* nombre par seconde) en fonction du début de la tonalité. Pour empêcher les sujets de porter leur attention de manière sélective sur une gamme de fréquences spécifique, les fréquences des tonalités cibles changeaient de manière aléatoire d'un essai à l'autre. La fréquence de la tonalité cible a été choisie au hasard parmi un ensemble de six fréquences (489, 699, 1000, 1430, 2045 et 2924 Hz) (Dykstra et al., 2016; Gutschalk et al., 2008).

Les masqueurs étaient caractérisés par leur durée, le nombre de fréquences par octave (fpo) et les intervalles inter-tonalités moyens (miti). Pour les trois expériences, les intervalles entre les tonalités du masqueur ont été tirés au hasard selon une distribution uniforme avec un minimum constant (100 ms) et

## A. Experiments I and II



## B. Experiment III

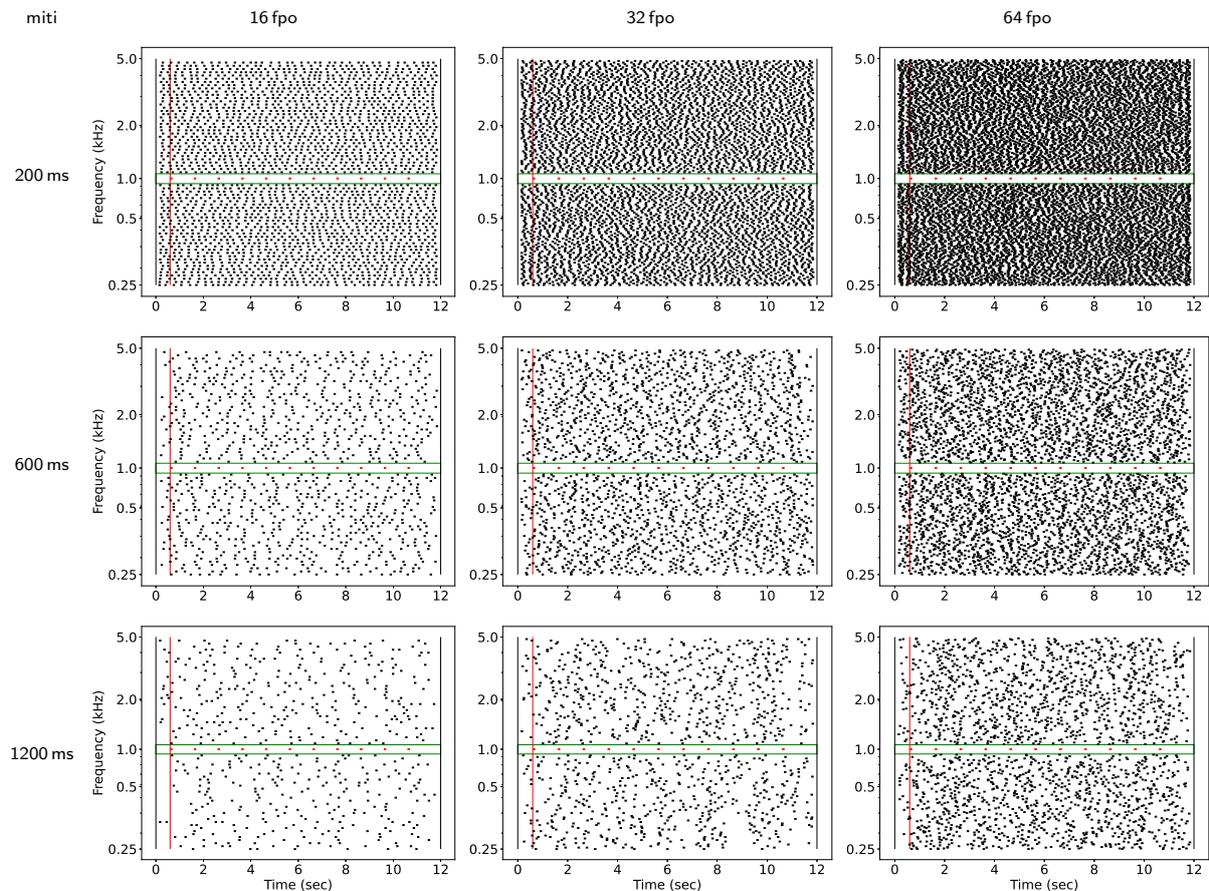


FIGURE 4.1 – Représentations graphiques d'échantillon de stimuli auditifs utilisés dans les expériences. Un flux de tonalités cible (en rouge) est présenté dans la région protégée (en vert) au sein d'un masqueur multi-tonalités. Dans les exemples, les tonalités cibles ont une fréquence de 1 kHz, une durée de 100 ms et un taux de répétition de 1 Hz. Les tonalités du masqueur (en noir) vont de 239 à 5000 Hz et ont une durée de 100 ms. L'intervalle inter-tonalité moyen (miti) est indiqué sur les lignes et les fréquences par octave (fpo) sont indiquées sur les colonnes.

un maximum différent conduisant à des paramètres d'échelle différents. Les fréquences des tonalités du masqueur étaient également espacées sur une échelle logarithmique entre 239 et 5000 Hz (Dykstra et al., 2016; Gutschalk et al., 2008).

Afin d'assurer un masquage énergétique minimal, une région protégée entourant la cible était maintenue sans tonalités dans le masqueur. Pour chaque cible, une largeur de bande rectangulaire équivalente

TABLE 4.2 – Table des valeurs d’incertitude du masqueur quantifiée par l’entropie (en nats) de la distribution des tonalités. *miti* : intervalle inter-tonalités moyen, *fpo* : fréquences par octave,  $\Delta$  : gamme des intervalles inter-tonalités (max. - min.).

		Exp. I - II		Exp. III	
<b>miti (ms)</b>		800	200	600	1200
<b><math>\Delta</math> (ms)</b>		1400	200	1000	2200
	4	28.97	—	—	—
	16	—	84.77	110.52	123.13
<b>fpo</b>	32	231.82	169.55	221.05	246.28
	64	463.63	339.09	442.09	492.56

(ERB) (Glasberg and Moore, 1990; Moore, 1995a) a été calculée en utilisant :  $ERB = 24,7 (4,37 F_t + 1)$  avec  $F_t$  la fréquence de la cible en kHz. La région protégée était centrée sur  $F_t$  et avait une extension totale de deux ERB (*i.e.* une de chaque côté de  $F_t$ , voir Fig. 4.1).

La similarité temporelle entre le masqueur et la cible a été définie comme la valeur de la différence entre les durées des tonalités du masqueur et de la cible. Les valeurs négatives indiquent une durée de tonalité cible plus longue que la durée de tonalité du masqueur et vice versa. L’incertitude du masqueur a été quantifiée en utilisant l’entropie de la distribution des tonalités. Elle caractérise l’incertitude temporelle et fréquentielle en fonction de l’intervalle inter-tonalités moyen et du nombre de fréquences de tonalité par octave respectivement. Étant donné que les intervalles inter-tonalités du masqueur ont été tirés d’une distribution uniforme avec un intervalle  $\Delta$  (en ms) entre les intervalles inter-tonalités minimum et maximum, l’entropie  $H$  de cette distribution uniforme est :  $H(x) = \log(\Delta)$ . En considérant chaque fréquence par octave comme un processus indépendant, l’entropie de l’ensemble du masqueur  $M$  pour  $n$  fréquences par octave est :  $H(M) = n \log(\Delta)$ . Les valeurs d’entropie pour toutes les combinaisons des paramètres du masqueur sont données dans la Table 4.2.

Les stimuli auditifs ont été générés à l’aide du langage de programmation Python (version 3.5.2) (Van Rossum et al., 2007). Ils ont été numérisés avec un taux d’échantillonnage de 44100 Hz et une profondeur de 16 bits audio. Tous les stimuli ont été délivrés avec un niveau d’intensité acoustique calibré à 70 dB SPL.

### 4.1.3 Procédure

Chaque expérience était composée de 243 essais, répartis aléatoirement en 6 blocs de 41 ou 40 essais. Chaque essai durait 12 secondes et les essais étaient séparés par 4 secondes de silence. La durée totale de l’expérience était de 65 minutes. La tâche des participants consistait à appuyer sur la barre d’espace d’un clavier d’ordinateur dès qu’ils détectaient la cible. Les sujets avaient pour instruction de répondre le plus précisément et le plus rapidement possible dès qu’ils étaient certains de la présence de la cible. Les sujets n’avaient pas la possibilité de modifier leur réponse dans le cas où ils se rendaient compte qu’ils avaient fait une erreur (fausse alarme). Il n’y a pas eu d’enregistrement systématique d’une telle situation et il n’est donc pas possible d’en mesurer l’ampleur.

Les sujets ont été informés que la cible ne serait pas nécessairement présente à chaque essai. Aucune information concernant la probabilité de la cible n’a été donnée. Les participants ont suivi une session d’entraînement, composée d’essais avec et sans cible, qui s’est poursuivie jusqu’à ce que le sujet détecte correctement 10 essais avec cible. Les essais utilisés dans le bloc d’entraînement étaient composés de masqueurs avec une durée de tonalité de 20 ou 60 ms et un intervalle inter-tonalités moyen de 600 ou 800 ms. Les cibles étaient composées de tonalités d’une fréquence de 1 kHz et d’une durée de 100 ms. Le taux de répétition des cibles variait de façon aléatoire entre les essais et était de 1 ou 2 Hz.

Les stimuli auditifs ont été produits par un ordinateur DELL PRECISION M4800 (processeur i7 4900 MQ, 16 GB DDR3 RAM, NVidia Quadro K2100M sous Windows 7 avec une carte son Intel

Lynx Point PCH) et présentés de manière diotique aux participants avec un casque circumaural calibré (Sennheiser HDA 600) dans une pièce insonorisée. Les stimuli ont été présentés aux participants à l'aide du logiciel Eprime (version 2.0, Psychology Software Tools).

#### 4.1.4 Expériences

Dans chaque expérience, la probabilité d'essais sans cible était de 33 %, ce qui a donné lieu à 81 essais sans cible et 162 essais avec cible, soit un total de 243 essais par expérience. Chaque combinaison expérimentale de propriétés du masqueur et de la cible a été présentée une fois par fréquence de tonalité de la cible (6) à chaque sujet. Dans les trois expériences, les fréquences de tonalité du masqueur par octave variaient selon trois niveaux : 4, 16 et 64 fréquences par octave pour les expériences I et II et 16, 32, 64 fréquences par octave pour l'expérience III (voir Table 4.1).

Dans l'Expérience I, les durées des tonalités du masqueur et de la cible ont été manipulées selon trois niveaux : 20, 60 et 100 ms. Le taux de répétition de la cible était égal à 1 Hz. Les intervalles inter-tonalités du masqueur ont été tirés d'une distribution uniforme (min. : 100 ms, max. : 1500 ms) conduisant à un intervalle inter-tonalités moyen de 800 ms. La similarité cible-masqueur variait donc de  $-80$  à  $80$  ms et les valeurs de l'incertitude du masqueur sont données dans la Table 4.2.

Dans l'Expérience II, le taux de répétition de la cible a varié selon trois niveaux : 5, 10 et 20 Hz. La durée des tonalités cibles a été fixée à 20 ms afin de s'assurer que les tonalités successives ne se chevauchent pas dans la condition de taux de répétition élevé. Les durées des tonalités du masqueur ont été ajustées aux mêmes valeurs que dans l'Expérience I (20, 60 ou 100 ms). Les intervalles inter-tonalités du masqueur ont été tirés de la même distribution uniforme que dans l'Expérience I, conduisant au même intervalle inter-tonalités moyen de 800 ms et à la même incertitude du masqueur (Table 4.2). La similarité cible-masqueur variait donc de 0 à 80 ms.

Dans l'Expérience III, la durée de la tonalité cible était fixée à 60 ms et la durée de la tonalité du masqueur était fixée à 20 ms, conduisant à une seule valeur de similarité cible-masqueur (40 ms). Le taux de répétition de la cible variait selon trois niveaux : 1, 2 et 5 Hz. Les intervalles inter-tonalités du masqueur ont été tirés de distributions uniformes avec un minimum constant (100 ms) et des maxima variables (300, 1100 ou 2300 ms), donnant trois valeurs d'intervalle inter-tonalité moyen : 200, 600 et 1200 ms conduisant à une augmentation de l'incertitude du masqueur avec la durée de l'intervalle inter-tonalités moyen. Les valeurs de l'incertitude du masqueur sont données dans la Table 4.2.

#### 4.1.5 Analyses

Les temps de détection des essais étaient enregistrés chaque fois que le participant appuyait pour la première fois sur la barre d'espace. Pour chaque expérience, les données ont été lues à partir du fichier brut EPrime à l'aide de scripts Python (Van Rossum et al., 2007) et les statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2017).

Chaque essai était catégorisé comme un succès, une omission, une fausse alarme ou un rejet correct en fonction de la présence de la cible et de la réponse du participant. Comme la détection d'une régularité nécessite d'entendre au moins deux répétitions de la tonalité cible, toute détection survenant plus rapidement était considérée comme une supposition et écartée des réponses valides. Pour chaque expérience, la coupure temporelle a été adaptée au taux de répétition le plus rapide des tonalités cible, ce qui a conduit à une coupure de 1600 ms pour l'expérience I, 700 ms pour l'expérience II et 1100 ms pour l'expérience III.

L'indice de performance de détection ( $d'$ ) a été calculé à partir du taux de réussite (HR) et du taux de fausses alarmes (FAR) après une transformation en z-score (Green and Swets, 1966; Macmillan and Creelman, 2004) :  $d' = z(\text{HR}) - z(\text{FAR})$ . Cet indice a été calculé pour chaque sujet et dans chaque condition expérimentale où le FAR peut être défini. Puisqu'une fausse alarme correspond à un essai où la cible est absente, FAR ne peut pas être défini pour les conditions expérimentales caractérisées par les

TABLE 4.3 – Table des résultats comportementaux pour les temps et les performances de la détection dans les trois expériences. Les résultats sont donnés comme moyenne  $\pm$  l'écart-type.

	Exp. I	Exp. II	Exp. III
Temps de détection moyen (ms)	5430 $\pm$ 2804	3019 $\pm$ 2051	3104 $\pm$ 2070
Taux de Hit (%)	0.46 $\pm$ 0.19	0.78 $\pm$ 0.09	0.88 $\pm$ 0.08
Taux de Fausse Alarme (%)	0.25 $\pm$ 0.19	0.13 $\pm$ 0.11	0.08 $\pm$ 0.05
$d'$	0.71 $\pm$ 0.32	2.11 $\pm$ 0.27	2.73 $\pm$ 0.55

propriétés de la cible et donc  $d'$  ne peut être calculé que pour les conditions expérimentales caractérisées par les propriétés du masqueur (*i.e.* incertitude).

Les données de performance de détection ont été analysées à l'aide de modèles à effets mixtes avec la bibliothèque `nlme` *R* (Pinheiro et al., 2012). Les modèles à effets mixtes ont été estimés en utilisant l'indice de performance ( $d'$ ) comme variable de réponse, l'incertitude du masqueur comme effet fixe et l'id. du sujet comme effet aléatoire pour le paramètre d'intercept. Les essais avec une cible sont caractérisés par leur temps de détection qui peut être censuré (à droite) dans le cas d'une cible manquée (omission). Les temps de détection obtenus dans les trois expériences ont été analysés à l'aide de modèles de fragilité mis en œuvre dans la bibliothèque `survival` *R* (Therneau and Lumley, 2013). L'incertitude du masqueur, la similarité temporelle cible-masqueur et le taux de répétition de la cible représentent les effets fixes, tandis que les termes de fragilité avec l'id. du sujet correspondent aux effets aléatoires des modèles ajustés.

Les résidus de Cox-Snell (Cox and Snell, 1968; Andersen et al., 1993; Letué et al., 2018) sont utilisés dans le cas des modèles de régression à risques proportionnels de Cox. Pour chaque modèle ajusté, après avoir supprimé toutes les valeurs influentes présentant un comportement aberrant, par exemple un FAR élevé, des analyses de variance ont été réalisées afin d'évaluer la signification statistique globale des effets des paramètres expérimentaux et de leurs interactions.

Dans le cas d'un effet statistique global, les interactions complètes entre les paramètres expérimentaux ont été étudiées sur la base de toutes les comparaisons par paires en utilisant les moyennes marginales estimées mises en œuvre dans la bibliothèque `emmeans` *R*. Les moyennes marginales estimées correspondent aux valeurs des paramètres du modèle dont la moyenne a été calculée pour la combinaison adéquate des modalités du facteur. Les résultats sont résumés dans des Tables qui regroupent les conditions expérimentales en utilisant le CLD (compact letter display) (Piepho, 2004). Les résultats sont aussi illustrés par des courbes de taux de risque estimées en fonction des conditions groupées données dans les Tables.

## 4.2 Résultats expérimentaux

L'observation des performances de détection pour chaque bloc expérimental a montré que l'indice de performance du premier bloc était inférieur à celui des autres blocs (voir Fig. 4.2). Les données du premier bloc ont donc été écartées pour chaque expérience afin de prévenir la variabilité de l'apprentissage. Les résultats comportementaux des performances et des temps de détection sont reportés dans la Table 4.3.

L'indice de performance de détection ( $d'$ ) est représenté en fonction de l'incertitude du masqueur pour les expériences I, II et III sur la Fig. 4.3. Le taux instantané de détection de la cible est représenté par les fonctions de taux de risque estimées, données pour chaque groupe de conditions expérimentales pour l'expérience I, II et III sur les Fig. 4.4, 4.5 et 4.6 respectivement.

### 4.2.1 Expérience I

Aucun sujet n'a été écarté sur la base de l'inspection qualitative des distributions des indices de performance et des temps de réaction ( $n = 14$ ).

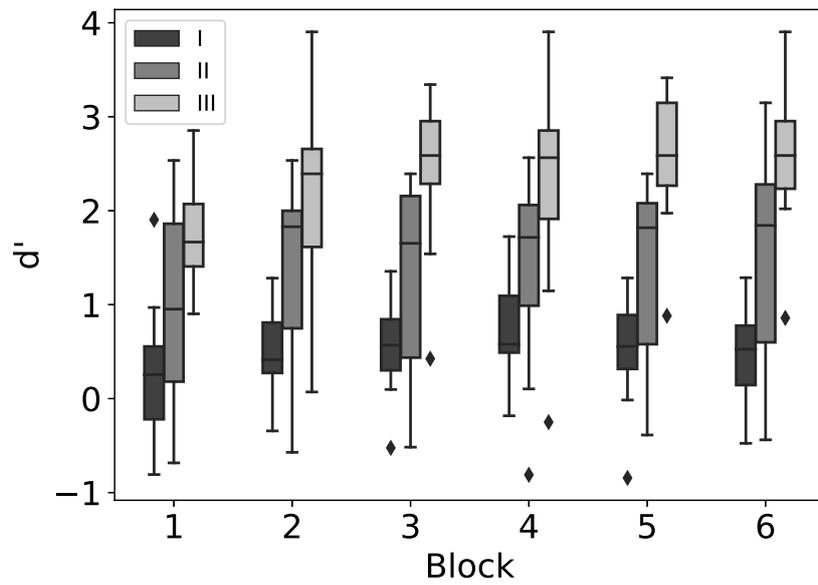


FIGURE 4.2 – Performances de détection  $d'$  pour chaque bloc expérimental dans les Exp. I, II et III.

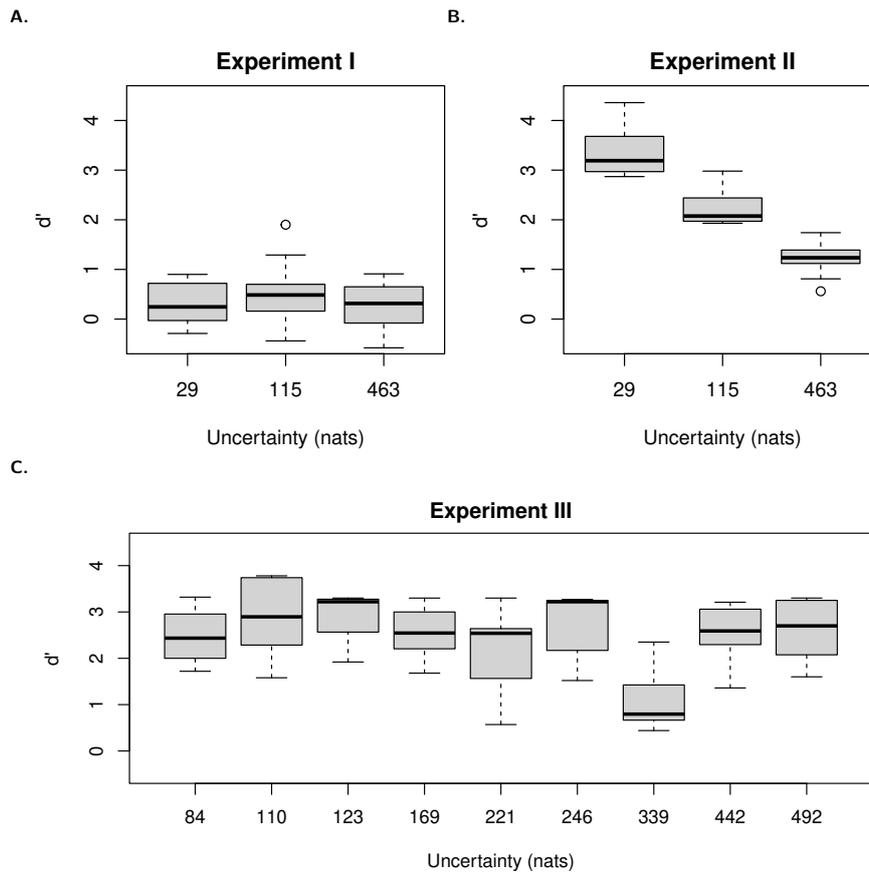


FIGURE 4.3 – Indice de performance de détection  $d'$  en fonction de l'incertitude du masque dans les expériences I (a), II (b) et III (c). L'incertitude du masque est mesurée par l'entropie en nats.

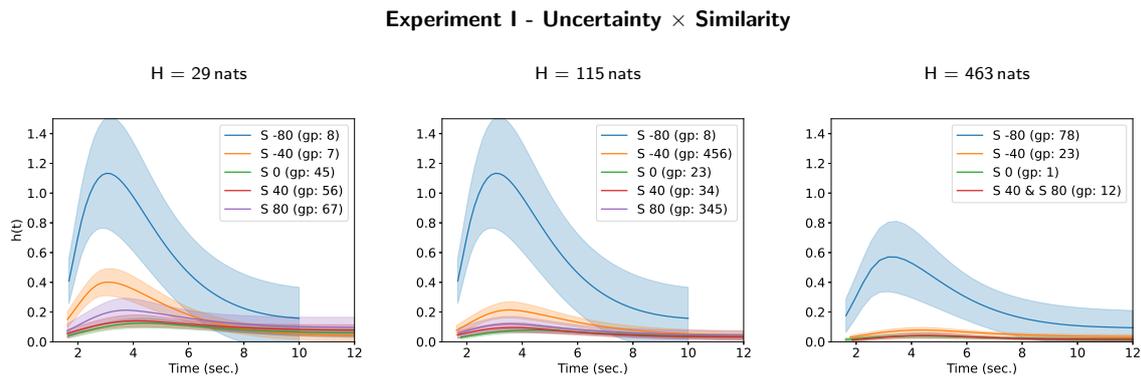


FIGURE 4.4 – Fonctions de taux de risque  $h(t)$  pour l'incertitude du masqueur et la similarité cible-masqueur dans l'Expérience I. Chaque figure représente les estimations des fonctions de taux de risque pour chaque combinaison de modalités des paramètres expérimentaux.

Aucun effet significatif de l'incertitude du masqueur sur l'indice de performance de détection ( $d'$ ) n'a été observé ( $F(2, 26) = 1.16, p = 0.33$ , voir Fig. 4.3).

L'analyse du modèle de Cox avec terme de fragilité n'a montré aucun effet significatif du terme de fragilité ( $\chi^2 = 0.27, df = 1, p = 0.61$ ) alors que la similarité temporelle cible-masqueur ( $\chi^2 = 286.461, df = 4, p < 0.001$ ), l'incertitude du masqueur ( $\chi^2 = 167.07, df = 2, p < 0.001$ ) et leur interaction ( $\chi^2 = 430.98, df = 20.5, p < 0.001$ ) ont montré un effet significatif sur le taux de risque de la conscience perceptive de la cible.

Les résultats des comparaisons par paires pour l'interaction entre l'incertitude du masqueur et la similarité temporelle cible-masqueur sont donnés dans la Table 4.4. Une illustration des courbes de taux de risque correspondantes pour chaque niveau de similarité cible-masqueur dans chaque cas d'incertitude du masqueur est donnée sur la figure 4.4. Le taux de risque le plus élevé de conscience perceptive de la cible est observé lorsque la durée de la tonalité de la cible est supérieure de 80 ms à celle de la tonalité du masqueur (similarité cible-masqueur :  $S = -80$  ms) pour les deux plus faibles incertitudes du masqueur ( $H = 29$  nats et  $H = 115$  nats). Ce taux de risque diminue pour la plus grande incertitude du masqueur ( $H = 463$  nats). Les courbes de taux de risque observées lorsque la durée de la tonalité cible est égale ou inférieure à la durée de la tonalité du masqueur ( $S = 0$  ms,  $S = 40$  ms et  $S = 80$  ms) peuvent difficilement être différenciées pour chaque niveau d'incertitude du masqueur. Les courbes de taux de risque observées dans le cas où la durée de la tonalité cible est supérieure de 40 ms à celle de la tonalité du masqueur ( $S = -40$  ms) ont un comportement intermédiaire qui peut être différencié des conditions où la durée de la tonalité cible est égale ou inférieure à celle de la tonalité du masqueur ( $S = 0$  ms,  $S = 40$  ms et  $S = 80$  ms) pour l'incertitude la plus faible ( $H = 29$  nats) et tend vers les courbes observées dans ces conditions lorsque l'incertitude augmente.

## 4.2.2 Expérience II

Un sujet (S6) a été écarté des analyses en raison de la distribution atypique de ses temps de réaction.

L'analyse ultérieure du modèle linéaire à effets mixtes pour l'indice de performance ( $d'$ ) et du modèle de Cox pour les temps de détection a conduit à la suppression de trois autres sujets (S1, S2, S8) en tant que valeurs aberrantes influentes avec un FAR nettement supérieur à celui des autres sujets. Les analyses de l'Expérience II ont donc été limitées à  $n = 10$  sujets.

L'analyse de variance du modèle linéaire à effet mixte a montré un effet significatif de l'incertitude du masqueur sur l'indice de performance  $d'$  ( $F(2, 27) = 74.2, p < .001$ ). L'analyse des comparaisons par paires a montré une différence significative entre toutes les paires de conditions qui reflète une diminution

TABLE 4.4 – Table des moyennes marginales estimées pour les fonctions de taux de risque et affichage en lettres compactes pour les comparaisons par paires de l'interaction entre la similarité cible-masqueur et l'incertitude du masqueur dans l'Exp. I.

Uncertainty	Similarity	emmean	SE	df	asyp.LCL	asyp.UCL	.group
463	80	-3.5107	0.3383	Inf	-4.1738	-2.8476	12
463	0	-3.2871	0.2497	Inf	-3.7764	-2.7978	1
463	40	-3.2672	0.2709	Inf	-3.7981	-2.7363	12
115	0	-2.6058	0.2337	Inf	-3.0637	-2.1478	23
463	-40	-2.5652	0.2382	Inf	-3.0320	-2.0984	23
115	40	-2.3467	0.2410	Inf	-2.8191	-1.8743	34
115	80	-2.0614	0.2578	Inf	-2.5666	-1.5562	345
29	0	-2.0002	0.2250	Inf	-2.4412	-1.5591	45
115	-40	-1.8532	0.2310	Inf	-2.3061	-1.4004	456
29	40	-1.7631	0.2284	Inf	-2.2108	-1.3153	56
29	80	-1.3134	0.2455	Inf	-1.7946	-0.8322	67
29	-40	-1.0384	0.2248	Inf	-1.4790	-0.5978	7
463	-80	-0.8056	0.2628	Inf	-1.3207	-0.2906	78
115	-80	-0.2971	0.2686	Inf	-0.8236	0.2294	8
29	-80	0.0000	0.0000	Inf	0.0000	0.0000	8

Les résultats sont donnés sur l'échelle log (et non de la réponse). Niveau de confiance utilisé : 0.95. Ajustement de la valeur p : Méthode de Tukey pour la comparaison d'une famille de 15 estimations. Niveau de significativité utilisé :  $\alpha = 0.05$ . Incertitude : incertitude du masqueur, Similarité : similarité cible-masqueur, emmean : moyenne marginale estimée, SE : erreur standard, df : degrés de liberté, asyp.LCL : limite inférieure asymptotique de contraste, asyp.UCL : limite supérieure asymptotique de contraste, .group : groupe de lettres compactes.

significative de la performance de détection avec l'augmentation de l'incertitude du masqueur (voir Figure 4.3 B).

L'analyse du modèle de Cox avec terme de fragilité a montré des effets significatifs pour le terme de fragilité ( $\chi^2 = 13.5$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ ), l'incertitude du masqueur ( $\chi^2 = 428.5$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ), la similarité cible-masqueur ( $\chi^2 = 170.2$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ) et le taux de répétition de la cible ( $\chi^2 = 249.1$ ,  $df = 2$ ,  $p < 0.001$ ). Toutes les interactions ont également eu un effet significatif sur le taux de risque de détection de la cible (incertitude du masqueur  $\times$  similarité cible-masqueur :  $\chi^2 = 13$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.011$ ; incertitude du masqueur  $\times$  taux de répétition de la cible :  $\chi^2 = 12.1$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0.017$ ; taux de répétition de la cible  $\times$  similarité cible-masqueur :  $\chi^2 = 19.8$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.001$ ; et interaction triple :  $\chi^2 = 178.7$ ,  $df = 16.4$ ,  $p < 0.001$ ).

Les résultats des comparaisons par paires sont donnés dans la Table 4.5. Une illustration des courbes de taux de risque correspondantes pour chaque niveau de taux de répétition de la cible dans chaque condition définie par l'interaction entre la similarité temporelle cible-masqueur et l'incertitude du masqueur est donnée sur la Figure 4.5. On peut observer une diminution du taux de risque de la conscience perceptive de la cible avec l'augmentation de l'incertitude du masqueur et avec la diminution du taux de répétition de la cible, sauf dans le cas de la plus faible incertitude du masqueur ( $H = 29$  nats) et de la plus grande différence entre les durées de tonalité de la cible et du masqueur ( $S = 80$  ms). Dans ce cas, le taux de risque de la conscience perceptive de la cible est plus élevé pour un taux de répétition de la cible de 5 Hz que pour un taux de répétition de la cible de 10 Hz. En règle générale, le taux de risque le plus faible de conscience perceptive de la cible est observé lorsque la durée des tonalités cibles est égale à celle des tonalités du masqueur ( $S = 0$  ms), mais l'effet de la similarité temporelle cible-masqueur dépend fortement de l'interaction des deux autres paramètres.

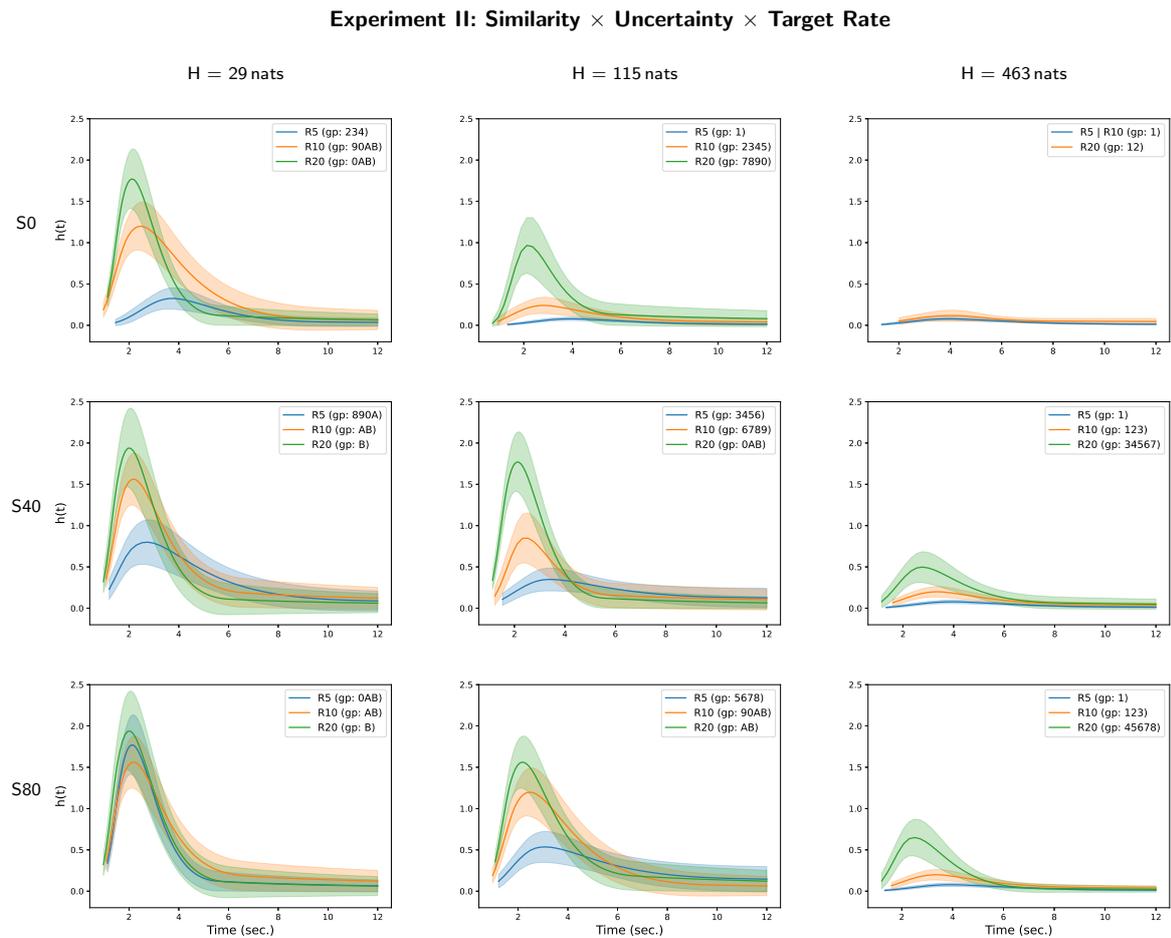


FIGURE 4.5 – Fonctions de taux de risque  $h(t)$  pour l’incertitude du masqueur, la similarité cible-masqueur et le taux de répétition de la cible dans l’Expérience II. Chaque figure représente les estimations des fonctions de taux de risque pour chaque combinaison de modalités des paramètres expérimentaux.

### 4.2.3 Expérience III

L’inspection qualitative des distributions de l’indice de performance de détection ( $d'$ ) a montré qu’un sujet (S8) a un FAR élevé. Ce sujet a donc été écarté de l’analyse ultérieure ( $n = 12$ ).

Un effet significatif a été trouvé pour l’incertitude du masqueur sur l’indice de performance de détection ( $d'$ ) ( $F(8, 88) = 11.9, p < 0.001$ ). Les comparaisons par paires montrent que la performance de détection est significativement plus faible pour la condition d’incertitude du masqueur où  $H = 339$  nats (c’est-à-dire 64 fpo et  $\text{miti} : 200$  ms) que pour toutes les autres conditions d’incertitude.

L’analyse du modèle de Cox avec terme de fragilité n’a montré aucun effet significatif du terme de fragilité ( $\chi^2 = 1.25, df = 1, p = 0.26$ ) alors que des effets significatifs ont été observés pour l’incertitude du masqueur ( $\chi^2 = 458.32, df = 8, p < 0.001$ ), pour le taux de répétition de la cible ( $\chi^2 = 153.81, df = 2, p < 0.001$ ) et pour leur interaction ( $\chi^2 = 197.78, df = 26.1, p < 0.001$ ).

Les résultats des comparaisons par paires pour l’interaction entre l’incertitude du masqueur et le taux de répétition de la cible sont donnés dans la Table 4.6. Une illustration des courbes de taux de risque correspondantes pour chaque niveau de taux de répétition de la cible dans chaque cas d’incertitude du masqueur est donnée sur la figure 4.6. Le taux de risque de la conscience perceptive de la cible augmente significativement avec le taux de répétition de la cible mais il n’y a pas d’effet monotone de l’incertitude du masqueur sur le taux de risque de la conscience perceptive de la cible. On peut observer (Figure 4.6)

TABLE 4.5 – Table des moyennes marginales estimées pour les fonctions de taux de risque et affichage en lettres compactes pour les comparaisons par paires de l'interaction entre la similarité cible-masqueur et l'incertitude du masqueur dans l'Exp II.

Similarity	T.Rate	Uncertainty	emmean	SE	df	asyp.LCL	asyp.UCL	.group
0	5	463	-1.3599	0.3220	Inf	-1.9910	-0.7289	1
0	10	463	-1.2571	0.2986	Inf	-1.8425	-0.6718	1
0	5	115	-1.1938	0.2925	Inf	-1.7670	-0.6206	1
80	5	463	-1.0947	0.2818	Inf	-1.6471	-0.5424	1
40	5	463	-1.0778	0.2770	Inf	-1.6208	-0.5348	1
0	20	463	-0.6114	0.2551	Inf	-1.1114	-0.1114	12
40	10	463	-0.3128	0.2425	Inf	-0.7881	0.1625	123
80	10	463	-0.2938	0.2403	Inf	-0.7648	0.1772	123
0	5	29	0.0000	0.0000	Inf	0.0000	0.0000	234
0	10	115	0.0116	0.2313	Inf	-0.4417	0.4649	2345
40	5	115	0.3892	0.2253	Inf	-0.0524	0.8309	3456
40	20	463	0.4186	0.2255	Inf	-0.0233	0.8605	34567
80	20	463	0.6976	0.2236	Inf	0.2594	1.1357	45678
80	5	115	0.8100	0.2164	Inf	0.3859	1.2341	5678
40	10	115	1.0322	0.2200	Inf	0.6009	1.4635	6789
0	20	115	1.1872	0.2205	Inf	0.7551	1.6193	7890
40	5	29	1.2853	0.2185	Inf	0.8570	1.7135	890A
0	10	29	1.5819	0.2193	Inf	1.1520	2.0118	90AB
80	10	115	1.7138	0.2206	Inf	1.2814	2.1462	90AB
80	5	29	1.8252	0.2248	Inf	1.3847	2.2657	0AB
0	20	29	1.8364	0.2202	Inf	1.4048	2.2680	0AB
40	20	115	1.9370	0.2181	Inf	1.5095	2.3645	0AB
80	10	29	1.9539	0.2202	Inf	1.5224	2.3855	AB
80	20	115	1.9883	0.2196	Inf	1.5579	2.4186	AB
40	10	29	1.9949	0.2204	Inf	1.5629	2.4269	AB
40	20	29	2.2040	0.2205	Inf	1.7718	2.6361	B
80	20	29	2.2100	0.2203	Inf	1.7783	2.6418	B

Les résultats sont donnés sur l'échelle log (et non de la réponse). Niveau de confiance utilisé : 0.95. Ajustement de la valeur p : Méthode de Tukey pour la comparaison d'une famille de 27 estimations. Niveau de significativité utilisé :  $\alpha = 0.05$ . Incertitude : incertitude du masqueur, Similarité : similarité cible-masqueur, T.Rate : taux de répétition de la cible. emmean : moyenne marginale estimée, SE : erreur standard, df : degrés de liberté, asyp.LCL : limite inférieure asymptotique du contraste, asyp.UCL : limite supérieure asymptotique du contraste, .group : groupe de lettres compactes.

que les deux paramètres définissant l'incertitude du masqueur, c'est-à-dire le nombre de fréquences par octave et l'intervalle inter-tonalités moyen, ont des effets sous-jacents. Le taux de risque de la conscience perceptive de la cible augmente avec l'intervalle inter-tonalités moyen et diminue avec le nombre de fréquences par octave. Néanmoins, ces effets globaux des paramètres du masqueur sont modulés par l'effet du taux de répétition des tonalités cible.

#### 4.2.4 Résumé

L'indice de discrimination ( $d'$ ) permet d'étudier uniquement l'effet de l'incertitude du masqueur sur la performance de détection dans les trois expériences. Alors que l'incertitude du masqueur n'a aucun effet dans l'Expérience I, l'Expérience II montre une diminution de la performance de détection lorsque l'incertitude du masqueur augmente et l'Expérience III montre qu'une combinaison spécifique de fréquences par octave et d'intervalle inter-tonalités moyen diminue la performance de détection.

L'Expérience I montre que la conscience perceptive de la cible diminue lorsque l'incertitude du masqueur augmente et lorsque la similarité temporelle cible-masqueur augmente. Plus précisément, la perception de la cible diminue lorsque la durée des tonalités du masqueur est supérieure à celle des

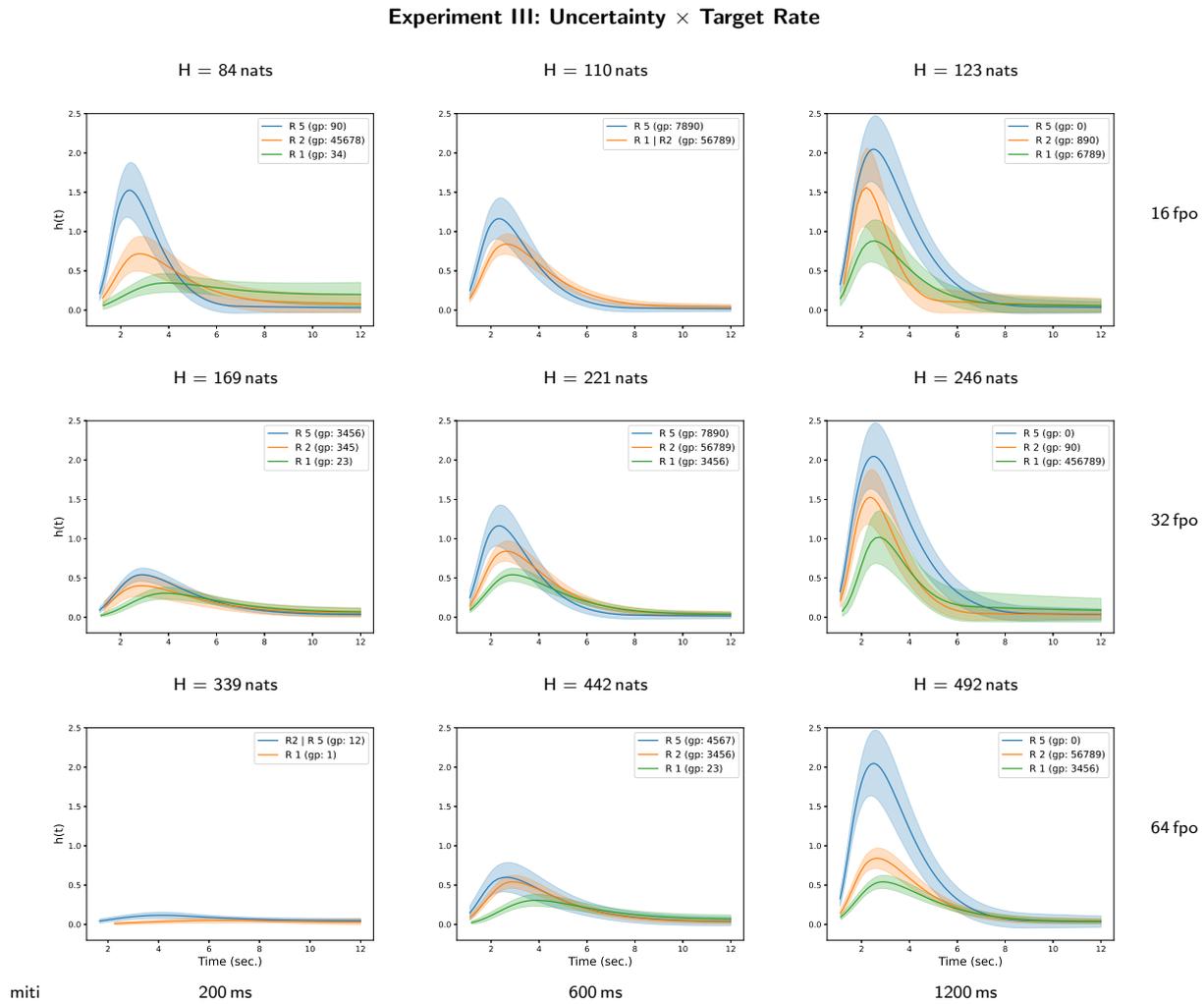


FIGURE 4.6 – Fonctions de taux de risque  $h(t)$  pour l'incertitude du masqueur et le taux de répétition de la cible dans l'Expérience III. Chaque figure représente les estimations des fonctions de taux de risque pour chaque combinaison de modalités des paramètres expérimentaux.

tonalités de la cible. L'Expérience II montre aussi globalement que la conscience perceptive de la cible diminue lorsque l'incertitude du masqueur augmente et lorsque le taux de répétition de la cible diminue. De plus, l'effet de la similarité cible-masqueur dépend des valeurs des autres paramètres. L'Expérience III montre que la conscience perceptive de la cible diminue lorsque le taux de répétition de la cible diminue. Dans le cas de l'incertitude du masqueur, l'incertitude temporelle et l'incertitude fréquentielle du masqueur ont des effets opposés : la conscience perceptive de la cible augmente lorsque l'incertitude temporelle augmente et lorsque l'incertitude fréquentielle diminue. Dans toutes les expériences, les interactions entre les facteurs expérimentaux sont significatives, ce qui permet de conclure que les effets des propriétés du masqueur et de la cible sur la dynamique de la conscience perceptive dépendent fortement du contexte.

### 4.3 Discussion

Cette étude a examiné comment la similarité temporelle cible-masqueur (principalement Exp. I), le taux de répétition de la cible (principalement Exp. II) et l'incertitude du masqueur (principalement Exp. III) ont affecté la performance et la dynamique de la conscience perceptive liée à la détection d'une

TABLE 4.6 – Table des moyennes marginales estimées pour les fonctions de taux de risque et affichage en lettres compactes pour les comparaisons par paires de l'interaction entre la similarité cible-masqueur et l'incertitude du masqueur dans l'Exp. III.

T.Rate	Uncertainty	emmean	SE	df	asyp.LCL	asyp.UCL	.group
1	339	-1.7181	0.2668	Inf	-2.2411	-1.1951	1
2	339	-1.0969	0.2231	Inf	-1.5343	-0.6596	12
5	339	-0.8521	0.2168	Inf	-1.2771	-0.4271	12
1	442	-0.3084	0.1990	Inf	-0.6984	0.0816	23
1	169	-0.2980	0.1928	Inf	-0.6759	0.0798	23
1	84	0.0000	0.0000	Inf	0.0000	0.0000	34
2	169	0.0723	0.1960	Inf	-0.3118	0.4564	345
1	492	0.1572	0.1885	Inf	-0.2122	0.5267	3456
1	221	0.2434	0.1895	Inf	-0.1280	0.6149	3456
2	442	0.2913	0.1974	Inf	-0.0956	0.6783	3456
5	169	0.3264	0.1903	Inf	-0.0466	0.6993	3456
5	442	0.4842	0.1943	Inf	0.1035	0.8649	4567
2	84	0.5693	0.1866	Inf	0.2037	0.9349	45678
1	246	0.7110	0.1927	Inf	0.3333	1.0888	456789
2	221	0.7120	0.1910	Inf	0.3377	1.0862	56789
1	110	0.7510	0.1878	Inf	0.3829	1.1191	56789
2	110	0.7557	0.1933	Inf	0.3769	1.1346	56789
2	492	0.7829	0.1912	Inf	0.4081	1.1577	56789
1	123	0.8308	0.1895	Inf	0.4595	1.2022	6789
5	221	1.0993	0.1891	Inf	0.7286	1.4700	7890
5	110	1.1616	0.2030	Inf	0.7637	1.5596	7890
2	123	1.2463	0.1920	Inf	0.8700	1.6226	890
2	246	1.3122	0.1927	Inf	0.9345	1.6899	90
5	84	1.3657	0.1915	Inf	0.9903	1.7411	90
5	246	1.5825	0.1931	Inf	1.2040	1.9610	0
5	492	1.7711	0.1907	Inf	1.3974	2.1449	0
5	123	1.7801	0.1931	Inf	1.4017	2.1586	0

Les résultats sont donnés sur l'échelle log (et non de la réponse). Niveau de confiance utilisé : 0.95. Ajustement de la valeur p : Méthode de Tukey pour la comparaison d'une famille de 27 estimations. Niveau de signification utilisé :  $\alpha = 0.05$ . Incertitude : incertitude du masqueur, T.Rate : taux de répétition de la cible, emmean : moyenne marginale estimée, SE : erreur standard, df : degrés de liberté, asyp.LCL : limite inférieure asymptotique du contraste, asyp.UCL : limite supérieure asymptotique du contraste, .group : groupe de lettres compactes.

cible régulière en utilisant un paradigme de MI. Les temps de réaction ont été analysés en utilisant l'analyse des données de survie avec effets mixtes pour prendre en compte à la fois les caractéristiques temporelles des données et la variabilité inter-individuelle de manière quantitative.

Premièrement, nous avons trouvé un effet asymétrique dans la similarité temporelle entre le masqueur et la cible : la cible était détectée plus facilement lorsque ses tonalités étaient plus longues que celles du masqueur, mais la durée des tonalités du masqueur avait un effet faible, voire nul, si elle était plus longue que celle de la cible. Deuxièmement, la détection de la cible était améliorée pour un taux de répétition de la cible plus élevé. Troisièmement, l'incertitude du masqueur diminue les performances de détection de la cible, mais la détection de la cible est diminuée lorsque l'incertitude temporelle augmente ou lorsque l'incertitude fréquentielle diminue.

Le MI est connu pour produire une grande quantité de variabilité inter-individuelle, même plus grande que pour le masquage énergétique : (Durlach et al., 2003b,a, 2005; Kidd et al., 2008; Leek and Watson, 1984; Neff and Dethlefs, 1995). Dans les trois expériences, différents niveaux de variabilité inter-individuelle ont été observés. D'une part, dans l'Expérience II, le modèle de survie avec termes de fragilité a montré un effet significatif de la fragilité qui révèle un niveau élevé d'hétérogénéité inter-individuelle

dans la dynamique de la conscience perceptive. En revanche, dans les Expérience I et III, aucun effet significatif de la fragilité n'a été observé. Ce résultat caractérise une plus grande homogénéité entre les sujets dans ces conditions expérimentales.

La variabilité inter-individuelle observée dans les études sur le MI a été expliquée par la façon dont les auditeurs traitent les paramètres du stimulus afin d'améliorer la ségrégation entre la cible et le masqueur et adoptent des stratégies idéales ou non-idéales (Kidd et al., 2008). Puisque des groupes indépendants et homogènes ont réalisé les trois expériences, les différences observées dans les stratégies de traitement inter-individuelles devraient être principalement attribuées à la combinaison spécifique des propriétés du masqueur et de la cible de chaque expérience. L'interaction entre l'incertitude du masqueur, la similarité temporelle cible-masqueur et le taux de répétition de la cible dans les plages utilisées dans l'Expérience II conduit à des stratégies plus variables que celles des Expériences I et III. L'interaction entre les trois paramètres utilisés dans l'Expérience II augmente la variabilité inter-individuelle liée à l'augmentation des situations expérimentales. Le faible nombre de stimuli par condition expérimentale présentés à chaque sujet pourrait aussi être un facteur qui tend à augmenter la variabilité intra- et inter-individuelle observée.

Afin de former une représentation cohérente des objets auditifs, le système auditif doit exploiter les différences dans les statistiques de la structure temporelle des signaux pour séparer la figure du fond (Lutfi et al., 2013). Au moins deux phénomènes complémentaires contribuent à la levée du masquage qui conduit à la détection de la cible. Premièrement, les propriétés acoustiques du masqueur et de la cible et leurs différences statistiques contribuent à la difficulté de la tâche. Deuxièmement, la façon dont le système auditif intègre le contenu informationnel du stimulus et extrait les informations pertinentes pour former le percept de la cible conduit à la dynamique de la conscience perceptive. Les résultats obtenus ici permettent de confirmer des résultats antérieurs et de suggérer de nouvelles perspectives d'étude pour ces deux phénomènes dans le cadre de la ségrégation des flux auditifs.

Premièrement, cette étude a manipulé les paramètres acoustiques du stimulus, les relations entre ces paramètres permettant d'obtenir des caractéristiques de second ordre du stimulus telles que l'incertitude du masqueur et la similarité temporelle cible-masqueur. Un paramètre acoustique tel que le taux de répétition de la cible est connu pour être d'une importance critique dans le regroupement des indices physiques et perceptifs dans une scène acoustique complexe : (Miller et al., 2002; Moore and Gockel, 2002). Dans des cas extrêmes, le taux de répétition des cibles au-delà d'une valeur critique (environ 40 Hz) peut provoquer la fusion des sons en un flux facilement détectable par les sujets. Dans les Expériences II et III, les effets observés du taux de répétition de la cible sur la dynamique de la conscience perceptive sont en accord avec la littérature (Xiang et al., 2010; Akram et al., 2014).

Deuxièmement, dans les deux expériences où la similarité temporelle cible-masqueur a été manipulée, l'observation de son effet conduit à la conclusion que la conscience perceptive est généralement renforcée lorsque la similarité est faible. Cette observation complète les études précédentes où la similarité fréquentielle cible-masqueur (Kidd et al., 2002) et un degré élevé de similarité temporelle (Durlach et al., 2003b) diminuaient fortement les performances de détection. Notre étude montre également que l'effet de la similarité temporelle cible-masqueur est asymétrique. En effet, dans l'Expérience II, l'effet était plus prononcé lorsque la durée de la cible était plus grande que la durée des tonalités du masqueur. Ce résultat suggère que la durée cible-masqueur est très importante et saillante pour l'organisation des scènes auditives, en particulier des flux auditifs, voire même aussi importante que l'effet du taux de répétition de la cible. Ces deux variables, la durée des tonalités de la cible et le taux de répétition de la cible, peuvent agir de concert pour définir la durée du silence entre les cibles successives. En résumé, de plus petites durées de silence entre les cibles, associées à un taux de répétition des cibles plus élevé ou à une durée des cibles plus longue (pour un taux de répétition des cibles fixe), favorisent l'accumulation de flux auditifs.

Troisièmement, l'incertitude du masqueur a été manipulée en utilisant le nombre de fréquences par octave et l'intervalle inter-tonalités moyen. Il a été montré ici que la conscience perceptive est facilitée lorsque le nombre de fréquences par octave est faible. Pour un nombre donné de fréquences par octave, la

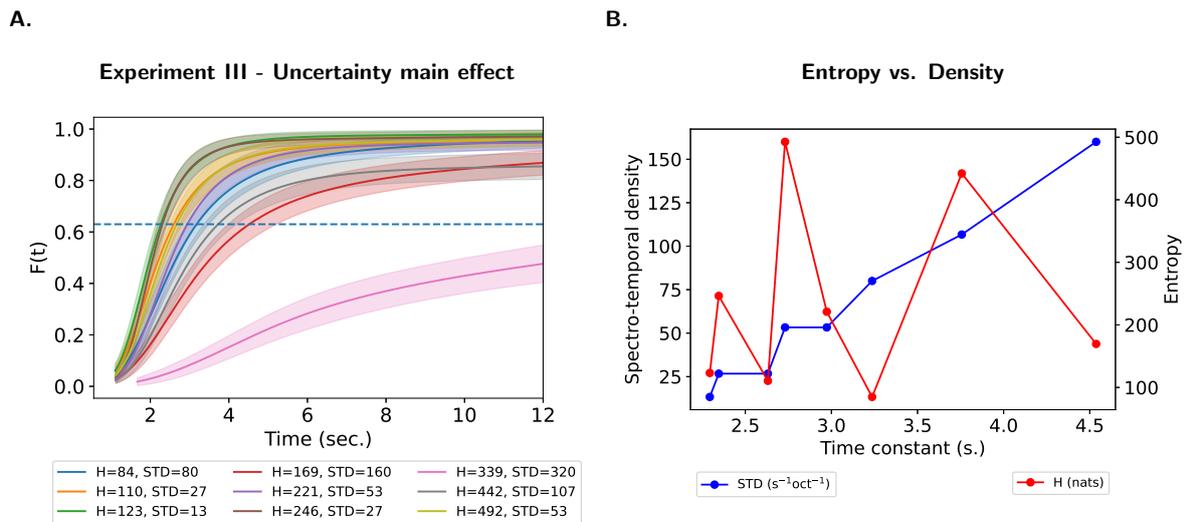


FIGURE 4.7 – Comparaison de la relation entre la constante de temps de ségrégation auditive et l'entropie (H) avec celle de la constante de temps de ségrégation auditive et la densité spectro-temporelle (DST) du masqueur. La constante de temps de ségrégation auditive est définie comme le temps  $\tau$  pour lequel la fonction de distribution cumulative associée au taux de risque de ségrégation auditive est égale à 0,63 (voir Panel A.). La densité spectro-temporelle du masqueur est définie comme  $fpo/miti$  en  $s^{-1}oct^{-1}$  où  $miti$  : intervalle inter-tonalités moyen,  $fpo$  : fréquences par octave. Le Panel B. compare la relation entre  $\tau$  et la DST ou l'entropie. Les données pour lesquelles  $\tau > 12$  ne sont pas représentées.

conscience perceptive est améliorée pour les longs intervalles inter-tonalités moyens. Ces résultats sont cohérents avec la littérature précédente où, par exemple, l'incertitude de la fréquence des composants individuels du masqueur était prédominante dans la production de l'effet de masquage (Neff and Callaghan, 1988; Neff and Dethlefs, 1995). Néanmoins, l'incertitude du masqueur, quantifiée par l'entropie de la distribution des tonalités, n'est pas linéairement liée à la facilitation de la conscience perceptive. Cette propriété statistique de la composition en tonalités du masqueur n'explique donc pas directement les changements dans la dynamique de la conscience perceptive.

Bien que les caractéristiques statistiques des stimuli, telles que l'incertitude, aient été utilisées pour expliquer les performances de détection (Chang et al., 2016; Lutfi et al., 2013), nous observons ici que les caractéristiques acoustiques du masqueur, telles que la densité spectro-temporelle (définie comme un nombre de tonalités par seconde et par octave), peuvent expliquer les changements dans la dynamique de la conscience perceptive de manière plus directe (voir Fig. 4.7 et Table 4.7). Néanmoins, il a été démontré que d'autres propriétés statistiques du masqueur, comme l'entropie relative de la composante du masqueur, peuvent rendre compte des caractéristiques du MI (Lutfi, 1993; Oh and Lutfi, 1998). Dans cette étude, toutes les tonalités ont été présentées au même niveau. Le niveau global du masqueur est alors plus élevé pour une densité spectro-temporelle plus importante, ce qui pourrait avoir influencé la détection : la cible est potentiellement moins saillante pour une densité spectro-temporelle du masqueur élevée.

Les études précédentes sur le MI ont principalement analysé les résultats des procédures de choix forcé à deux alternatives en utilisant des concepts de la théorie de la détection du signal tels que les seuils de discrimination auditive (Alexander and Lutfi, 2004; Neff and Green, 1987; Watson et al., 1976) ou la performance de détection. Dans la procédure de notre étude, nous n'avons pas été en mesure de calculer l'indice  $d'$  pour les conditions expérimentales définies par les propriétés de la cible. Ainsi, cela ne nous permet pas d'étudier l'effet des propriétés de la cible et de l'interaction entre les propriétés de la cible et du bruit sur le processus de détection. Néanmoins, sur la base de la dynamique de la conscience perceptive, nous avons vu que la relation entre les propriétés du masqueur et de la cible est essentielle, en particulier

TABLE 4.7 – Table des valeurs de la densité spectro-temporelle du masqueur pour l'ensemble des paramètres du masqueur utilisés dans les trois expériences. *miti* : intervalle inter-tonalités moyen, *fpo* : fréquences par octave.

		Exp. I - II		Exp. III	
<b>miti (ms)</b>		800	200	600	1200
<b><math>\Delta</math> (ms)</b>		1400	200	1000	2200
<b>fpo</b>	4	5	—	—	—
	16	—	80	26.7	13.3
	32	40	160	53.3	26.7
	64	80	320	106.7	53.3

A.

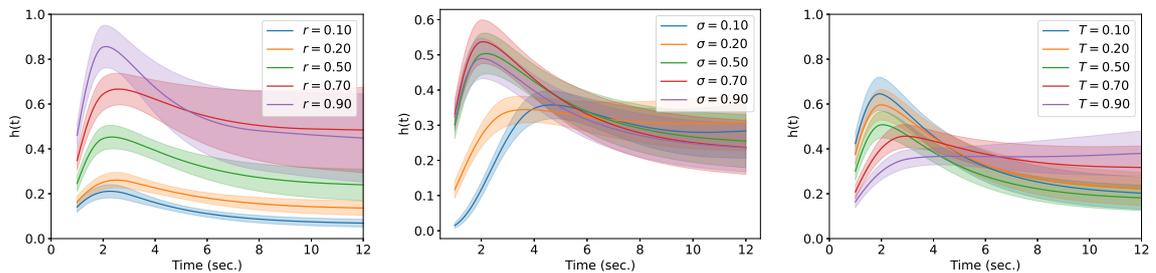


FIGURE 4.8 – Fonctions de taux de risque obtenues à partir du modèle d'accumulation de preuves pour plusieurs valeurs des paramètres. Un modèle simple d'accumulation de preuves (Nguyen et al., 2020) décrit une activité qui s'accumule et sature à un niveau cible  $T$ . L'activité  $X_n$  est mise à jour séquentiellement selon :  $X_{n+1} = X_n + r(T - X_n) + \varepsilon_{n+1}$  où  $T < 1$  et où  $\varepsilon_{n+1} \sim \mathcal{N}(0, \sigma^2)$  sont des variables aléatoires indépendantes (bruit gaussien de moyenne nulle et d'écart type  $\sigma$ ). Les incréments d'activité dépendent de l'état et sont proportionnels à la différence  $T - X_n$ , avec un taux constant  $r$ . En conséquence, l'activité  $X$  dérive vers  $T$  de manière stochastique si  $0 < r < 1$ . L'accumulation ralentit avec  $X_n$  près de  $T$  et l'activité ne peut franchir le seuil qu'en raison du bruit. Exemples de l'effet de changements dans les paramètres du modèle. Les paramètres constants sont :  $T = 0.9$ ,  $X_0 = 0$ . En l'absence de variation,  $r = 0.7$  et  $\sigma = 0.15$ .

dans le type de paradigme de MI utilisé ici. L'effet d'interaction entre le nombre de fréquences par octave et l'intervalle inter-tonalités moyen peut être considéré comme un cas spécifique des effets significatifs de l'interaction entre les paramètres du stimulus observés sur la dynamique de la conscience perceptive. Une telle observation suggère que, du point de vue du traitement auditif, la scène acoustique n'est pas divisée en paramètres indépendants et leurs effets connexes. Cependant, la théorie de la détection du signal définit des paramètres statiques qui ne permettent pas de traiter l'intégration progressive des informations conduisant à la conscience perceptive. De plus, ces aspects dynamiques du phénomène de détection ne sont pas pris en compte par les méthodes classiques d'analyse du temps de réaction. Ainsi, l'analyse par des modèles de survie à effets mixtes apporte une contribution pertinente à l'étude de la dynamique de la conscience perceptive en prenant en compte les effets respectifs des paramètres du stimulus sur la probabilité de détection.

Enfin, il a été proposé que l'intégration auditive de l'information puisse être modélisée comme un processus d'accumulation de preuves (Barniv and Nelken, 2015; Nguyen et al., 2020). Un tel modèle peut rendre compte de l'accumulation du flux auditif et donc de la dynamique de la conscience perceptive. Une comparaison qualitative entre le taux de risque obtenu en simulant un modèle simple d'accumulation de preuves (Nguyen et al., 2020) et ceux obtenus dans la présente étude suggère que les différentes combinaisons de propriétés du masqueur et de la cible conduisent à des processus d'accumulation de preuves différents (voir Fig. 4.8). Bien que ces courbes ne soient que qualitativement similaires aux courbes expérimentales, elles montrent la possibilité d'utiliser l'analyse de survie pour l'analyse des

résultats expérimentaux dans le contexte des modèles d'accumulation de preuves. En outre, une étude récente portant sur la base neuronale de la conscience perceptive a montré que les changements progressifs de la dynamique neuronale pendant l'accumulation de preuves peuvent être liés à la conscience perceptive et au monitoring perceptif chez l'homme (Pereira et al., 2021). Ainsi, l'étude de la conscience perceptive auditive pourrait bénéficier de la combinaison des modèles de survie et d'accumulation de preuves avec l'enregistrement de l'activité électrophysiologique à différentes échelles dans des tâches de MI pour déchiffrer la relation entre la perception auditive consciente et la dynamique neuronale.

## 4.4 Conclusion

En résumé, la similarité temporelle entre le masqueur et la cible, le taux de répétition de la cible et les paramètres d'incertitude du masqueur modulent la dynamique de la conscience perceptive dans le MI. La comparaison avec un modèle d'accumulation de preuves montre que ces effets peuvent être médiés aussi par des changements dans le paramètre d'accumulation. Notre étude suggère donc que l'utilisation de modèles de survie pour analyser la dynamique de l'accumulation de la perception auditive pourrait être adaptée au test expérimental du modèle d'accumulation de preuves. L'étude des effets de ces paramètres de stimulus à l'aide de modèles de survie permet d'étudier l'évolution dans le temps de la probabilité de détection et de mieux déterminer la prévisibilité de la détection du signal. Cette étude fournit des informations utiles et nouvelles sur l'évolution temporelle de la conscience perceptive liée à un ensemble de paramètres de stimulus pour concevoir une analyse plus approfondie de la dynamique de la conscience perceptive. En particulier, d'autres études sur les corrélats neuronaux possibles de la conscience perceptive peuvent être basées sur ces informations temporelles pour étudier comment la dynamique de la conscience perceptive est liée de manière causale aux transitions dynamiques de la transmission de l'information au niveau de la population neuronale.



## Chapitre 5

# Étude 2 : Caractérisation électrophysiologique de la dynamique de la perception auditive consciente dans le MI

---

Dans le chapitre précédent, nous avons caractérisé l'influence des paramètres déterminants du MI sur la dynamique de la prise de conscience d'un signal auditif. Cette première étude nous a permis de spécifier les conditions expérimentales adaptées à une analyse des corrélats neuronaux de la dynamique de la prise de conscience perceptive. En effet, caractériser la construction du percept auditif via l'utilisation de mesures spécifiques de caractérisation du signal associé au décours temporel de la perception auditive consciente n'est possible qu'avec une quantité suffisante de données neuronales. En ce sens, il est d'une part nécessaire de disposer d'une quantité suffisante de données d'enregistrement d'activité cérébrale pour les cibles détectées ainsi que pour celles manquées et donc d'obtenir suffisamment d'essais de détections correctes et d'essais d'omissions de cibles. Il est d'autre part nécessaire de pouvoir disposer d'un décours temporel suffisamment long avant que le sujet ne perçoive le signal cible, afin d'avoir un nombre suffisant d'échantillons du signal neuronal permettant d'étudier la construction progressive du percept conscient.

Dans la première partie, nous avons montré que plusieurs indicateurs issus des signaux d'activité cérébrale ont été utilisés pour caractériser les états de conscience dont certains ont été associés à la perception auditive consciente. Parmi ces indicateurs, ceux basés sur une caractérisation des propriétés statistiques du signal, nécessitent un nombre suffisant d'échantillons temporels pour que leurs estimations soient fiables. Ces contraintes nécessitent donc d'obtenir pour notre deuxième étude, un temps moyen de la détection compris entre 3 et 5 secondes, une performance de la détection  $d'$  supérieure à 1.5 impliquant des taux de détections correctes supérieurs à 70% et des taux de fausses alarmes inférieurs à 15%. À partir de cela, nous serons en mesure d'avoir suffisamment d'essais de détections correctes, d'essais de fausses alarmes et des temps d'enregistrement de l'activité neuronale suffisants. Les résultats de la première étude étaient donc indispensables pour pouvoir régler le protocole de la deuxième étude de manière quantitative.

Dans cette seconde partie, l'étude présentée a été motivée par l'émergence de travaux réalisés sur l'analyse comparative de signatures du signal électrophysiologique neural lors d'expériences visant à caractériser les états de conscience de sujets humains (Curley et al., 2018; Engemann et al., 2018, 2020; Liang et al., 2015b; Sitt et al., 2014). De telles signatures neurophysiologiques consistent fondamentalement en des propriétés intrinsèques de la dynamique neuronale associée aux états de conscience des sujets. Nous avons mentionné précédemment que la perception d'un son d'intérêt peut être limitée par des goulots d'étranglement au niveau du traitement de l'information dans le système auditif central plutôt qu'au niveau de la résolution de la périphérie auditive (Gutschalk et al., 2008). En outre, nous avons également vu que la conscience perceptive pourrait provenir de traitements récursifs et intégratifs au sein de modules cérébraux associés aux aires frontales, pariétales et temporales (Eriksson et al., 2007;

Eriksson, 2017; Giani et al., 2015). La conscience perceptive dans le MI apparaît ainsi pouvoir émerger à partir d'une cascade dynamique complexe de traitements de l'information à l'échelle neuronale qui s'accumulent sur plusieurs des tonalités du signal cibles (Gärtner and Gutschalk, 2021; Giani et al., 2015). En ce sens, les transitions dynamiques au niveau des populations neuronales à l'échelle EEG vont nous permettre de caractériser la construction d'un percept conscient associé à une cible auditive.

De cette manière, nous étudions ici la dynamique de la construction d'un percept auditif conscient et notamment son lien avec l'évolution de l'activité des aires cérébrales frontales, pariétales et temporales en conjuguant deux approches. Ces deux approches ont été proposées dans le but de fournir des modèles de la conscience sur la base de nombreux travaux expérimentaux pour caractériser la dynamique cérébrale associée à l'accès conscient. Une première approche, pragmatique, consiste à caractériser la dynamique cérébrale à travers la caractérisation directe du signal au moyen d'outils de mesures des caractéristiques statistiques du signal électrophysiologique. Une seconde approche, théorique, consiste à caractériser la conscience sur la base de l'utilisation de mesures théoriques de l'état de conscience issues, dans notre cas, de la théorie de l'information intégrée.

Ces deux approches se basent sur une série de mesures organisées en quatre catégories :

1. les potentiels liés aux événements (ERPs);
2. le contenu informationnel et le degré de complexité associés au signal neuronal (unidimensionnel);
3. la dynamique locale par rapport à l'échange d'informations entre électrodes (bidimensionnel);
4. l'intégration de l'information à une structure large-échelle (multidimensionnel).

Dans ce chapitre, nous présentons les résultats de notre deuxième étude, conduite chez le sujet humain adulte sain lors d'une tâche de MI et construite sur la base des résultats de l'étude I. Le but de cette étude est donc de confronter sur un même ensemble de données les différentes approches considérées préalablement : i) les ERPs; ii) la caractérisation macroscopique des états de conscience; et iii) les mesures fondées sur la TII de la conscience.

De cette manière, notre objectif est double :

- comparer les résultats et explications fournis par ces différentes mesures sur la prise de conscience.
- sélectionner des mesures propices à être utilisées pratiquement pour le suivi de la prise de conscience d'un stimulus en situation opérationnelle (par ex. la détection d'une alarme sonore).

D'abord, nous avons cherché à reproduire les résultats principaux de la littérature sur les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente (Dykstra et al., 2016; Giani et al., 2015; Gutschalk et al., 2008; Wiegand and Gutschalk, 2012) en se basant sur l'acquisition du signal neuronal par EEG dans un paradigme de MI. Ensuite, nous avons souhaité déterminer si les indicateurs basés sur des mesures d'information et de complexité du signal neuronal présentés dans la première partie pouvaient nous permettre de caractériser la dynamique de la perception auditive consciente. Nous avons donc voulu caractériser l'évolution du contenu informationnel et de la complexité de l'activité associée aux aires cérébrales frontales, temporales et pariétales du fait de leur association présumée avec les mécanismes de perception auditive consciente. Puis, nous avons étudié si un transfert d'information plus important s'exprimait entre ces différentes zones cérébrales frontales, temporales et pariétales, lors de la perception auditive consciente. Finalement, nous avons cherché à tester les mesures d'information intégrée issues de la TII de la conscience dans leur capacité à caractériser la perception auditive consciente dans un paradigme spécifique de MI.

## 5.1 Matériel et Méthodes

Cette étude a été approuvée par le comité d'éthique sous la référence : IRB00011835-2020-06-09-253.

### 5.1.1 Participants

Nous avons réalisé une analyse préliminaire pour obtenir une taille d'échantillon statistique appropriée en utilisant la bibliothèque `SIMR` du logiciel R (R Core Team, 2021). Nous avons prédéfini un seuil statistique  $\alpha$  de 5%, une puissance statistique  $1 - \beta$  de 84% ainsi qu'une taille d'effet  $d$  de 0.44 (effet statistique de taille «moyen»). Nous avons ensuite prédéfini un nombre d'items statistiques de  $20 \times 4$  correspondant à 20 items statistiques par bloc expérimental (au nombre de 4), ainsi qu'un nombre d'observations total supérieur à 1200. Sur la base de ces critères prédéfinis, les simulations statistiques ont indiqué qu'une taille d'échantillon de  $n = 15$  sujets seraient à minima nécessaires pour atteindre les réquisitions statistiques.

De fait, vingt participants ont été recrutés suite à un appel de volontariat pour effectuer l'expérience. Tous ont déclaré avoir une vision et une audition normales. Les participants ne présentaient aucun trouble neurologique ou psychiatrique et n'étaient pas sous traitement médical quelconque. Les participants ont reçu une carte cadeau de 30 euros pour leur participation à l'étude.

### 5.1.2 Stimuli

Dans cette seconde étude, la construction des stimuli était réalisée de la même manière que ceux de la première étude (voir Chapitre 4). Tous les stimuli auditifs étaient composés d'un masqueur multi-tonalités et éventuellement d'un signal cible. Les signaux cibles étaient composés d'une série régulière de tonalités définie par les paramètres suivants : durée des tonalités (en ms), fréquence (en Hz) et taux de tonalités par seconde (en Hz). Dans les essais où il est présent, le signal cible débutait toujours avec un délai de 600 ms après le commencement du masqueur. Afin d'éviter une habitude vis-à-vis des propriétés acoustiques de la cible, les fréquences des tonalités utilisées pour le signal cible étaient tirées aléatoirement d'un ensemble de cinq fréquences : 699, 1000, 1430, 2045 et 2924 Hz. La durée des tonalités cibles était de 60 ou 100 ms.

Le masqueur était composé d'un bruit multi-tonalités caractérisé par la gamme de fréquences du masqueur, le nombre de fréquences par octave, la durée de tonalités et l'intervalle moyen entre les tonalités. Le nombre de fréquences par octave permettait de quantifier la densité spectrale du masqueur et les intervalles entre les tonalités permettaient de quantifier la densité temporelle du masqueur. Les fréquences des tonalités dans le masqueur étaient espacées de manière égale sur une échelle logarithmique entre 239 et 5000 Hz. L'intervalle entre les tonalités de masqueur a été tiré au hasard à partir d'une distribution uniforme avec les paramètres d'échelle suivants possibles : (min=100ms, max=300, 700, 1100, 1500ms,  $\mu = 200, 400, 600, 800$ ms). Toutes les tonalités du masqueur présentaient une durée de 20 ms et comprenaient des rampes de 10 ms en forme de cosinus. Comme dans les expériences du Chapitre 4, une région protégée entourant le signal cible a été maintenue exempte de toute tonalité dans le signal masqueur (*i.e.*, de toute source d'énergie).

### 5.1.3 Procédure

Un bloc d'entraînement de 60 essais a d'abord été présenté afin de sensibiliser les participants à la tâche expérimentale et d'évaluer leurs taux de détection concernant les différentes fréquences de la cible. Le bloc de session d'entraînement était composé d'essais avec et sans signal cible. Pendant ce bloc d'entraînement, nous nous sommes assurés que les participants puissent bien entendre les 5 différentes

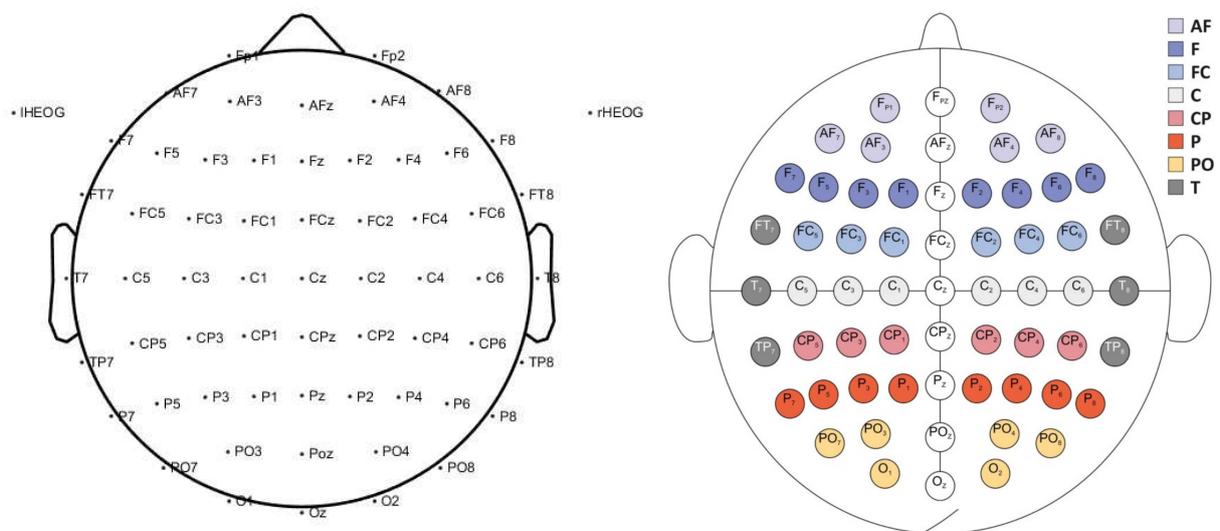


FIGURE 5.1 – (Gauche) Référence du système de positionnement international 10-20 utilisé pour le placement des 64 électrodes. Deux électrodes d'électro-oculographie ont été placées sur la face externe des yeux gauche (IHEOG) et droit (rHEOG) afin de détecter les artefacts tels que les clignements et les mouvements oculaires. Deux électrodes actives, TP9 et TP10 (non figurées ici), ont été utilisées pour enregistrer le signal de la mastoïde gauche et droite. (Droite) Procédure d'agrégation des électrodes par moyennage arithmétique des valeurs d'intérêts utilisée dans l'étude II EEG. Cette procédure a été précédemment utilisée par [Grabner and De Smedt \(2012\)](#) dans l'étude des corrélats neuronaux associés à l'apprentissage. Elle présente l'avantage de disposer de 8 aires corticales différentes ainsi que d'une aire sagittale et également d'avoir une latéralisation des aires cérébrales.

fréquences par contrôle visuel en-ligne des résultats affichés sur le logiciel de visualisation des signaux EEG et par correspondance des triggères cible-masqueur et appui-bouton par le participant.

La session expérimentale était composée de 240 essais répartis aléatoirement en 4 blocs de 60 essais. Chaque essai durait 10 secondes et les essais successifs étaient séparés par un intervalle de 3 secondes de silence. Chaque essai était composé d'un signal masqueur et éventuellement d'un signal cible. La tâche des participants était d'appuyer sur la touche droite avec leur index droit en utilisant une boîte de réponse (Chronos Psychology Software Tools Inc., Pittsburg, USA) aussitôt qu'ils pensaient avoir détecté le signal cible. Les sujets étaient encouragés à répondre aussi précisément et aussi rapidement que possible. Les sujets étaient informés que le signal cible ne serait pas présent à chaque essai mais aucune information concernant la probabilité d'occurrence de la cible n'était donnée. Un tiers des essais (80 : 240) ne comportait aucune cible et les deux tiers restants (160 : 240) comportaient une cible.

Les stimulations auditives étaient produites par un ordinateur DELL PRECISION M4800 (processeur i7 4900 MQ, 16 GB DDR3 RAM, NVidia Quadro K2100M sous Windows 7 avec une carte son Intel Lynx Point PCH) et présentées aux auditeurs via des écouteurs insert ER-3 (Etymotic Research) à un niveau d'écoute confortable. Une croix de fixation était affichée en blanc sur un fond noir à l'aide du logiciel E-prime 2.0 (v.2.0.10.356, E-prime Psychology Software Tools Inc., Pittsburg, USA) sur un moniteur CRT 19 pouces (avec une résolution de 1024 × 768 pixels et un taux de rafraîchissement de 100 Hz) situé à 46 cm du participant dans une pièce sombre et insonorisée. E-Prime a également été utilisé pour présenter les stimuli auditifs. Un trigger était enregistré par E-Prime et envoyé au système EEG chaque fois qu'un essai commençait.

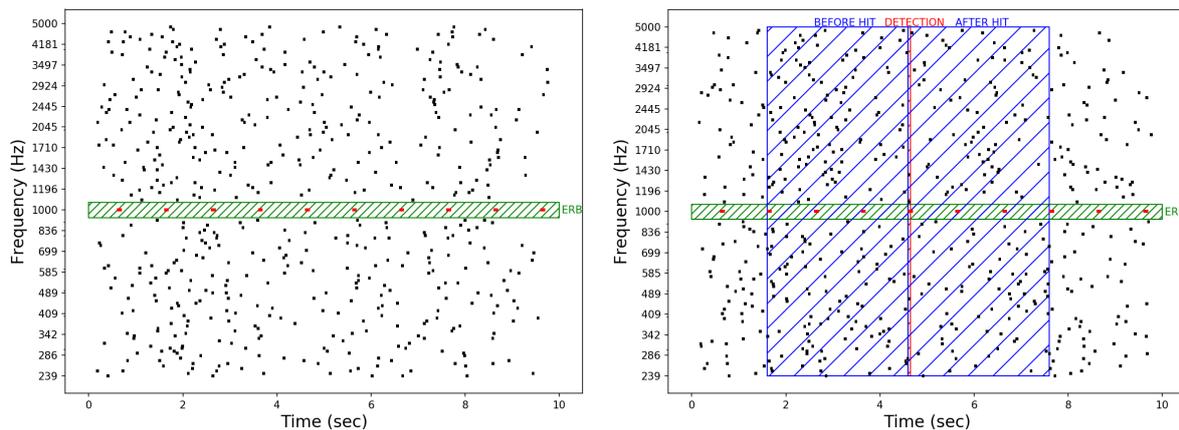


FIGURE 5.2 – (Gauche) Illustration graphique de la stimulation auditive. Un flux de tonalités cible (en rouge) était présenté en fonction des essais, intégré dans un masqueur multi-tonalités aléatoire en temps et en fréquence. Une largeur de bande rectangulaire (en vert) était disposé de part et d'autre de la fréquence de la cible de manière à éviter le masquage énergétique. La fréquence de la cible était fixée ici à 1000 Hz avec une durée de 60 ms et un taux de répétition de tonalités à 1 Hz. Les tonalités aléatoires du masqueur s'étendant de 239 à 5000 Hz sont figurées en noir avec une durée de 20 ms. Le nombre de séquences fréquentielles par octave du masqueur a été ici fixé à 32 fpo avec une distribution ITI de  $\mu = 800$  ms. (Droite) Illustration graphique de la procédure de segmentation des fenêtres temporelles (epochs). En fonction de la présence du flux de tonalités cible dans les essais et de la réponse du participant, quatre catégories d'epochs étaient obtenues par découpage en fenêtres de 3 secondes avant la détection (ou non-détection) et 3 secondes après la détection (ou non-détection) : "Epoch Before Hit", "Epoch After Hit", "Epoch Before Miss" et "Epoch After Miss".

### 5.1.4 Enregistrements EEG

L'électroencéphalogramme a été enregistré en continu à l'aide d'un bonnet élastique ActiCAP (Brain Products GmbH) adapté et équipé de 64 électrodes actives unipolaires Ag/AgCl selon le positionnement international des électrodes 10/20 étendu (Figure 5.1 Gauche). Le signal brut EEG a été enregistré à l'aide du logiciel Brain Vision Recording (version 1.20.0801) avec une impédance maintenue en dessous de 10 k $\Omega$  pour toutes les électrodes. Le signal était amplifié à l'aide d'un système ActiCHampTM (Brain Products, Inc.), numérisé sur 24 bits et échantillonné à 1000 Hz, avec une résolution de 0,05  $\mu$ V.

Deux électrodes actives, TP9 et TP10, ont été utilisées pour enregistrer le signal des mastoïdes droite et gauche pour lequel l'activité moyenne a été utilisée comme référence. L'électrode de masse utilisée pour l'acquisition des données EEG a été positionnée sur le front (électrode Fpz). Deux électrodes d'électrooculographie en argent placées sur les tempes gauche et droite étaient utilisées pour enregistrer l'électrooculogramme (EOG) afin de détecter les artefacts comme les clignements et les mouvements oculaires. Enfin, les participants ont tous reçu pour instruction de limiter autant que possible les clignements et mouvements oculaires ainsi que les mouvements de corps principalement pendant la session expérimentale. Des pauses étaient disposées à cet effet entre les différents blocs expérimentaux.

### 5.1.5 Traitements et analyses des enregistrements EEG

Toutes les analyses des données EEG ont été effectuées à l'aide de Python-MNE v0.20.5 (Gramfort et al., 2013). Les données EEG brutes ont été reréférencées hors ligne à la moyenne des électrodes. Globalement, le signal EEG a ensuite été sous-échantillonné à 500 Hz et des filtres non-causaux passe-bas (80 Hz) et passe-haut (1 Hz) ont été appliqués aux données. Pour les analyses des potentiels liés à l'évènement, un filtrage différent a été appliqué : filtres non-causaux passe-bas (20 Hz) et passe-haut

(1 Hz). Les artefacts liés aux mouvements oculaires (saccades et clignements) ont été corrigés à l'aide d'une analyse en composantes indépendantes (ICA, 20 composantes, 800 itérations).

De plus, afin d'écartier les essais présentant un bruit excessif, nous avons utilisé le module python `autoreject` v0.2.1 (Jas et al., 2016, 2017), permettant de supprimer les essais pour lesquels l'amplitude pic-à-pic dépassait un seuil de rejet. Les seuils ont été appris à partir des données en utilisant un algorithme non-supervisé qui minimise une erreur de validation croisée. Cette procédure a permis de supprimer les essais contenant des sauts transitoires dans des canaux EEG isolés, mais aussi des artefacts de clignement des yeux affectant des groupes de canaux. Elle a également permis de réparer les canaux EEG défectueux en utilisant une interpolation par spline sphérique afin d'obtenir le même ensemble de canaux pour chaque sujet. Ensuite, tous les segments restants contaminés par une activité musculaire et/ou des artefacts non-physiologiques ont été rejetés hors-ligne après une inspection visuelle.

Pour permettre une analyse comparative de la perception auditive consciente, nous avons catégorisé les essais. Pour distinguer les essais masqueur des essais masqueur-cible, les essais masqueur ont été étiquetés «M» et les essais masqueur-cible «MT». En fonction de la présence de la cible dans les essais et de la réponse du participant, le signal EEG de chaque essai présentant une cible a été classé soit dans la catégorie détection correcte «Hit» lorsque le participant appuyait sur le bouton lorsque la cible était présente ou soit dans la catégorie détection manquée «Miss» lorsque le participant n'appuyait pas sur le bouton alors que la cible était présente. En raison de l'obligation de percevoir au moins deux tonalités cibles, seules les réponses après 1600 ms ont été retenues et tout appui-bouton avant ce temps était considéré comme une cible devinée (voir Chapitre 4). Pour étudier la dynamique autour de la détection de manière comparative, nous avons utilisé les temps de détection des sujets pour les détections correctes et le temps de détection moyen des sujets pour les détections manquées (c'est-à-dire 3.4 sec).

Ensuite, le signal a été segmenté en fenêtres de 3 sec avant et après la référence (appui-bouton par le sujet pour la détection ou temps moyen de détection par les sujets pour l'omission). Chaque fenêtre a été corrigé par la ligne de base en utilisant la fenêtre temporelle totale correspondante. Ces fenêtres ont été respectivement étiquetées "Epoch Before" et "Epoch After". Il en résulte donc quatre types/catégories de fenêtres : "Epoch Before Hit", "Epoch After Hit", "Epoch Before Miss" et "Epoch After Miss". De cette façon, chacune des fenêtres temporelles pour les hits ainsi que pour les miss a une durée totale de 6 sec. Une représentation de la procédure de segmentation des fenêtres temporelles est visible sur la Figure 5.2.

Enfin, nous avons réalisé une procédure d'agrégation topographique des électrodes consistant à agréger entre elles les électrodes sur la base de leur localisation. Les électrodes ainsi agrégées forment des clusters représentant des zones cérébrales. Plusieurs méthodes d'agrégation topographique ont été proposées dans la littérature. Une procédure intéressante a été utilisée par Grabner and De Smedt (2012) lors de l'enregistrement de l'EEG dans une étude d'entraînement à l'arithmétique chez l'être humain. Cette procédure d'agrégation topographique (Figure 5.1 Droite) présente l'avantage de disposer de 8 aires corticales différentes ainsi que d'une aire sagittale et également de permettre une latéralisation des aires. Les noms de cluster et les positions des électrodes sont données à titre d'exemple ici pour l'hémisphère gauche : antérofrontale (AF; Fp1, AF7, AF3), frontale (F; F7, F5, F3, F1), frontocentrale (FC; FC5, FC3, FC1), centrale (C; C5, C3, C1), centropariétale (CP; CP5, CP3, CP1), pariétale (P; P7, P5, P3, P1); pariéto-occipitale (PO; PO7, PO3, O1), et temporale (T; FT7, T7, TP7). Une neuvième zone correspond à l'aire sagittale comprenant les électrodes AFz, Fz, FCz, Cz, CPz, Pz, POz et Oz.

## 5.2 Résultats comportementaux

La Table 5.1 présente les résultats comportementaux de l'étude EEG. Pour chaque sujet, il est indiqué le nombre de cibles détectées (Hit), de cibles non-détectées (Miss), de fausses alarmes (FA), de rejets corrects (RC) ainsi que les taux de détections correctes (HIR), les taux de fausses alarmes (FAR), les indices de performance de la détection  $d'$  et les temps de détections moyens (TD) et leurs écart-types

(TD  $\sigma$ ). Le temps de détection moyen était de  $3449 \pm 1581$  ms tandis que l'indice de performance de la détection  $d'$  moyen était de  $2.15 \pm 0.84$ . Les taux de détection correcte et les taux de fausse alarme étaient respectivement de  $0.71\% \pm 0.14\%$  et  $0.11\% \pm 0.14\%$ .

Les résultats comportementaux des indices de performance  $d'$  ainsi que les temps de détection pour chacun des sujets sont observables sur la Figure 5.3. On observe notamment une relative homogénéité de la performance de la détection, excepté pour les sujets 11, 17, 18 et 20, lesquels présentent un indice  $d'$  inférieur ou proche de 1. En effet, ces sujets affichent des taux de fausses alarmes largement supérieurs à la moyenne de l'ensemble (*i.e.*, 0.11 %). En ce qui concerne les temps de détection, on observe également un pattern homogène, si ce n'est que les sujets 10, 12, 17 et 18 présentent des temps de détection moyens relativement plus élevés que la moyenne d'ensemble (*i.e.*, 3449 ms).

TABLE 5.1 – Table des résultats comportementaux pour les temps et les performances de la détection de l'étude 2 EEG. Pour chaque sujet (Sujet Id.) est indiqué le nombre de cibles détectées (Hit), de cibles non-détectées (Miss), de fausses alarmes (FA), de rejets corrects (RC) ainsi que les taux de détections correctes (HIR), les taux de fausses alarmes (FAR), les indices de performance de la détection  $d'$  et les temps de détection moyen (TD) et leur écart-type standard (TD  $\sigma$ ).

Sujet Id.	Hit	Miss	FA	RC	HIR (%)	FAR (%)	$d'$	TD (ms)	TD $\sigma$ (ms)
1	125	31	2	78	79	3	2.70	3016.38	1266.45
2	93	40	1	79	69	1	2.60	2928.46	1521.20
3	96	35	8	72	73	9	1.93	3277.79	1452.31
4	105	44	4	76	70	5	2.12	2874.57	1461.29
5	120	34	2	78	77	3	2.63	2631.48	1093.50
6	97	22	7	73	81	8	2.28	2891.18	1623.26
7	63	81	1	79	43	1	1.92	4006.44	1926.99
8	132	28	0	80	82	0	3.42	4046.70	1691.18
9	69	31	7	73	68	6	1.96	3003.09	1393.35
10	150	10	0	80	93	0	4.01	4467.13	2077.63
11	113	44	39	41	71	48	0.60	3609.21	1458.15
12	82	78	0	80	51	0	2.53	4629.27	1806.98
13	91	61	2	78	59	3	2.11	2693.79	1186.18
14	136	1	25	55	98	31	2.77	2843.01	1106.80
15	120	31	3	77	79	4	2.53	2857.52	1380.11
16	123	37	7	73	76	9	2.05	3391.00	1559.34
17	68	92	14	66	42	17	0.73	4540.31	2304.32
18	120	40	37	43	74	46	0.76	4849.09	1932.22
19	117	37	3	77	75	4	2.41	3318.07	1704.78
20	78	38	26	54	67	26	1.07	3115.44	1684.26
Moyenne	105	40	9	70	71	11	2.15	3449	1581

Les indices de performance  $d'$  et fonctions de répartition  $F(t)$  pour la densité spectro-temporelle et l'incertitude du masqueur de l'expérience sont visibles sur la Figure 5.4. Un modèle linéaire à effets mixtes a été ajusté pour étudier l'effet de l'incertitude du masqueur sur l'indice de performance  $d'$  en incluant l'Id. Sujet comme effet aléatoire. Le pouvoir explicatif total du modèle est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,69) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,06. Dans ce modèle, l'effet de l'incertitude est statistiquement significatif ( $F(2, 38) = 5.03$ ,  $p = 0.01$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs de  $d'$  sont significativement plus faibles pour une incertitude de 409 et 678 nats comparativement à une incertitude de 169 nats, signifiant que de plus hautes valeurs d'incertitude du masqueur ont diminué la performance de la détection.

De la même manière, un modèle linéaire à effets mixtes a été ajusté pour étudier l'effet de la densité spectro-temporelle du masqueur sur l'indice de performance  $d'$  en incluant l'Id. Sujet comme effet aléatoire. Le pouvoir explicatif total du modèle est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,70) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,05. Dans ce modèle, l'effet de la densité du masqueur est statistiquement significatif ( $F(2, 57) = 4.46$ ,  $p = 0.01$ ). Les tests post-hoc ont révélé que les valeurs de

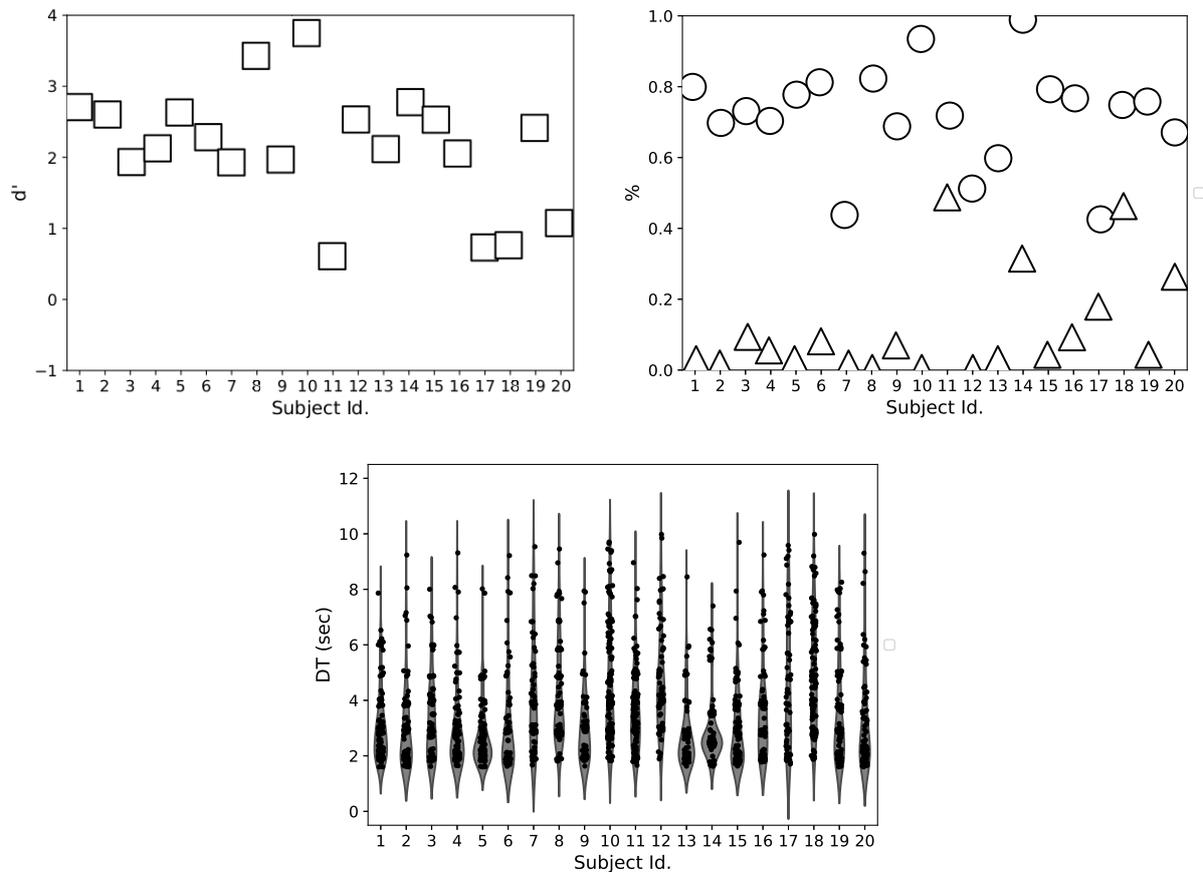


FIGURE 5.3 – Résultats comportementaux des indices de performance  $d'$  et des temps de détection dans l'étude EEG. (Haut Gauche) : Indice de performance  $d'$  (carrés) de chaque sujet. (Haut Droite) : Taux de réussite (cercles) et taux de fausses alarmes (triangles) de chaque sujet. (Bas) : Temps de détection (DT) représentés sous forme de violon-plot de chaque sujet.

$d'$  sont significativement plus faibles pour une densité de masqueur de 20 et de 28 comparativement à une densité de 11. Aucun autre effet significatif n'a été trouvé pour les autres comparaisons multiples.

De manière importante, nous observons principalement ici que nos objectifs a priori établis précédemment ont pu être réalisés. Nous avons souhaité obtenir un temps moyen de la détection compris entre 3 et 5 secondes, une performance de la détection  $d'$  supérieure à 1.5 avec des taux de détection correcte supérieurs à 70% et des taux de fausses alarmes inférieurs à 15%. Ainsi, pour cette seconde étude, le temps de détection moyen est supérieur à 3 secondes, l'indice de performance  $d'$  moyen est supérieur à 2 avec des taux de détection correcte et des taux de fausse alarme respectivement à 0.72% et 0.11%. Cette possibilité de régler correctement le protocole expérimental de cette expérience est une conséquence majeure de notre première étude (Chapitre 4). Malgré des conditions expérimentales de densité de masqueur relativement homogènes, nous avons observé un effet de la densité et de l'incertitude du masqueur sur l'indice de performance  $d'$ . Nous ne nous attendions pas à avoir ces effets mais ils n'altèrent en rien la suite de l'analyse de l'activité EEG liée à la perception auditive consciente.

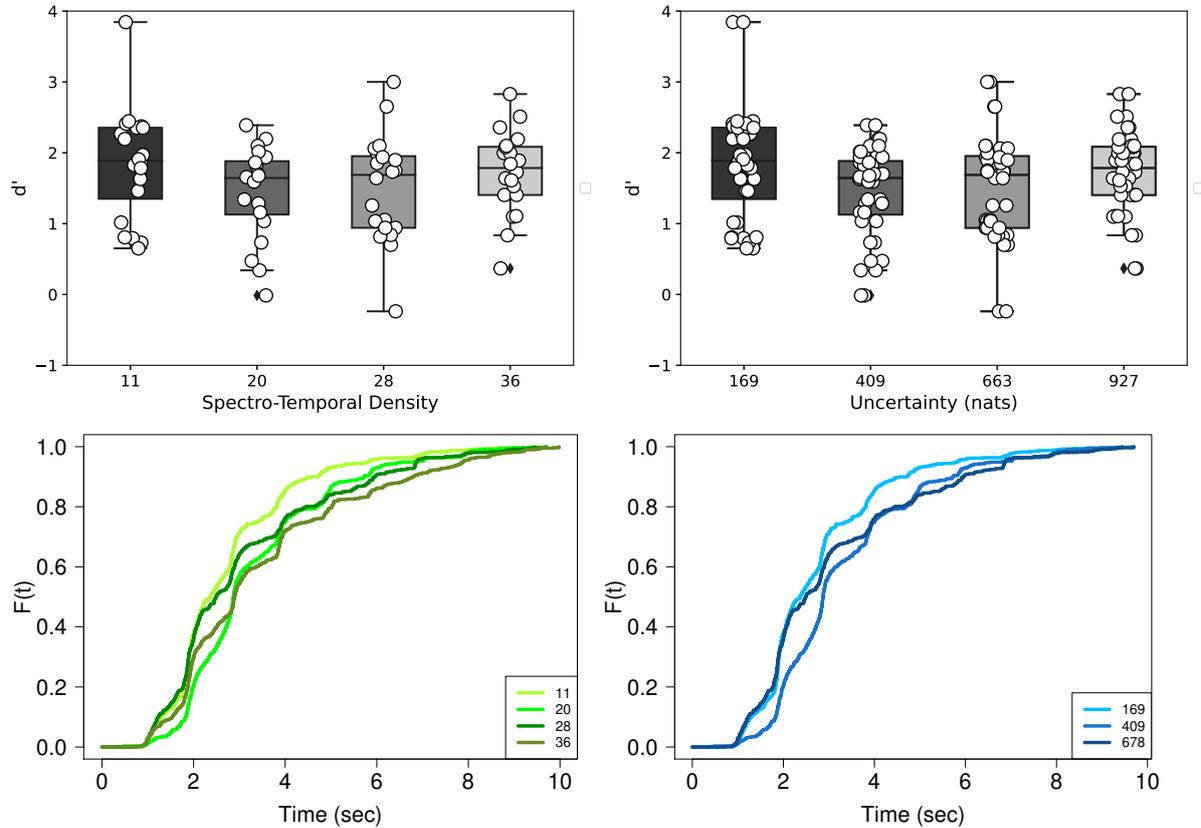


FIGURE 5.4 – Indices de performance  $d'$  et fonctions de répartition  $F(t)$  pour la densité spectro-temporelle et l'incertitude du masqueur dans l'étude EEG. (Haut Gauche) : Indices de performance  $d'$  des sujets en fonction des différents indices de densité spectro-temporelle du masqueur. (Haut Droite) : Indices de performance  $d'$  des sujets en fonction des différents indices d'incertitude du masqueur. (Bas Droite) : Fonction de distribution cumulée  $F(t)$  en fonction des différents indices de densité spectro-temporelle du masqueur. (Bas Gauche) : Fonction de distribution cumulée  $F(t)$  en fonction des différents indices d'incertitude du masqueur. Les deux tables ci-dessous présentent les résultats statistiques des modèles linéaires mixtes réalisés sur les indices  $d'$  pour la densité spectro-temporelle (table de gauche) et pour l'incertitude (table de droite) du masqueur. Les p-values significatives sont accompagnées d'une étoile (\*) dans la colonne correspondante.

	numDF	denDF	F	p
(Intercept)	1	57.00	142.10	0.00
Density	3	57.00	4.46	0.01 *
	Estimate	Std. Error	z	p
20 - 11	-0.39	0.12	-3.23	0.01 *
28 - 11	-0.34	0.12	-2.80	0.03 *
36 - 11	-0.11	0.12	-0.91	0.80
28 - 20	0.05	0.12	0.43	0.97
36 - 20	0.28	0.12	2.32	0.09
36 - 28	0.23	0.12	1.89	0.23

	numDF	denDF	F	p
(Intercept)	1	38.00	122.21	0.00
Uncertainty	2	38.00	5.03	0.01 *
	Estimate	Std. Error	z	p
409 - 169	-0.39	0.13	-3.00	0.01 *
678 - 169	-0.34	0.13	-2.60	0.03 *
678 - 409	0.05	0.13	0.40	0.92

### 5.3 Corrélats neuronaux ERPs dans le MI

Dans un premier temps, notre étude sur les corrélats neuronaux associés à la perception auditive consciente s'est portée sur l'analyse des composantes ERPs du signal EEG sous MI. Nous avons cherché à reproduire les résultats principaux de la littérature (Dykstra et al., 2016; Giani et al., 2015; Gutschalk et al., 2008; Wiegand and Gutschalk, 2012) pour vérifier que l'expérience donnait des résultats comparables à ceux déjà publiés. Les deux composantes ERPs du signal EEG — ARN et P300 — ont été étudiées comme une première approche des mécanismes de traitement de l'information au niveau cérébral.

Dans leur étude, Gutschalk et al. (2008) ont montré que la composante ARN observée au niveau du cortex auditif lors de la perception de la cible auditive dans le MI se présente comme un possible corrélat neuronal de la perception auditive consciente chez l'être humain. Cette forme d'onde négative présentait une amplitude plus grande lorsque les cibles étaient détectées par les sujets et était observée deux tonalités avant le report comportemental. Dans l'article de Wiegand and Gutschalk (2012), une ARN n'a été observée que pour les cibles détectées mais a été clairement identifiée dans les deux hémisphères et pour chaque tonalité de cible, excepté pour la première. Au contraire, dans l'étude de Giani et al. (2015), l'ARN n'est apparue que pour la deuxième des deux tonalités (paire de tonalités), c'est-à-dire une tonalité avant le report. Dans notre étude, nous avons utilisé une cible auditive composée de 10 tonalités et nous avons ainsi cherché à observer la présence et le moment d'apparition de la composante ARN.

D'un autre côté, il a été montré que la composante P300, précédemment considérée comme un indicateur de traitement de l'intégration globale du stimulus (Dehaene et al., 2006; Del Cul et al., 2007; Sergent and Dehaene, 2004; Sergent et al., 2005), était plus grande et avait une latence plus courte pour les tonalités détectées avec un niveau de confiance élevé par rapport à celles avec un niveau de confiance faible (Parasuraman and Beatty, 1980; Paul and Sutton, 1972; Squires et al., 1973). Dans leur étude, Giani et al. (2015) ont montré que la P300 était la seule composante amplifiée de manière significative pour les deux tonalités de la paire, quand elles étaient détectées, suggérant un lien important avec la conscience perceptive auditive. Dykstra et al. (2016) ont trouvé une composante P300 pour les cibles détectées, révélée avec des générateurs dans les cortex temporo-frontal et temporo-latéral. En combinant MEEG et reports perceptifs essai par essai avec des estimations de sources, Dykstra et al. (2017b) ont trouvé une réponse robuste de type P300 avec des sources distribuées pour la deuxième tonalité cible détectée (précédant immédiatement les reports des sujets). Cette réponse était fortement diminuée, voire absente pour les cibles précédentes et suivantes du report des sujets. Ces résultats mettent en évidence les aspects tardifs et distribués de l'activité neuronale associés au traitement post-perceptuel lié à la tâche (Pitts et al., 2014b). Néanmoins, ils ne permettent pas de conclure que cette activité sous-tend la perception consciente, en soi (Tsuchiya et al., 2015). Comme nous avons cherché à caractériser et indiquer la perception auditive consciente au travers du signal EEG, nous avons observé la présence de cette composante P300 autour de la perception du flux de tonalités cible.

Sur la base de ces différents travaux, nous avons cherché à mettre en évidence, dans notre protocole expérimental de MI, des formes d'ondes de potentiels évoqués ARN et P300 lors de la perception de tonalités du signal cible autour du report des sujets. Nous avons cherché à savoir si les cibles détectées suscitaient des valeurs plus élevées de ces ERPs pour les tonalités du signal cible, avant et après l'appui-bouton par le sujet. En se basant notamment sur les études de Gutschalk et al. (2008), de Wiegand and Gutschalk (2012) et de Giani et al. (2015), nous faisons l'hypothèse que les deux tonalités du signal cible situées avant le report des sujets seraient susceptibles de générer une plus grande composante négative ARN dans les zones auditives temporales ainsi qu'une plus grande composante positive P300 au niveau de la zone centro-sagittale (vertex). Enfin, nous avons également cherché à savoir si de telles composantes sont suscitées par les deux tonalités suivant le report perceptif du sujet.

### 5.3.1 Analyses

Nous avons considéré quatre tonalités autour d'une référence temporelle correspondant à l'appui-bouton par le sujet pour les cibles détectées et au temps moyen de la détection des sujets (*i.e.*, 3,4 sec) pour les cibles non-détectées. Les quatre tonalités ont été notées "B2", "B1", "A1", "A2" en fonction de leur place dans le signal : "B2" pour la 2ème tonalité avant la référence (Before Second), "B1" pour la 1ère tonalité avant la référence (Before First), "A1" pour la 1ère tonalité après la référence (After First) et "A2" pour la 2ème tonalité après la référence (After Second).

Les potentiels évoqués ont été récupérés sur la base de cette référence temporelle dans la fenêtre temporelle classique de  $-250$  à  $+500$  ms. Puis, nous avons obtenu les formes d'ondes grandes moyennes (*i.e.*, les formes d'ondes moyennées sur tous les sujets) pour chaque électrode et pour chacune des tonalités. Nous les avons représentées sur des topographies d'activités moyennes pour chaque électrode et chaque tonalité (Figure 5.5, 5.6, 5.7 et 5.8). Ces quatre figures permettent ainsi de comparer les formes d'ondes directement pour les cibles détectées et celles non-détectées en fonction des différentes tonalités étudiées. Nous avons également représenté ces potentiels évoqués comme «image plot» entre  $-200$  et  $+500$  ms pour les cibles détectées et les cibles non-détectées les B2, B1, A1 et A2 (Figure 5.9).

Toutes les statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2021). Les valeurs des pics d'amplitude en fonction de la composante étudiée ont été analysées à l'aide de modèles linéaire à effets mixtes avec la bibliothèque `lme` (Bates et al., 2007). Trois facteurs ont été utilisés : Détection (Hits/Miss), Tonalité (B2,B1,A1,A2) et Sujet. Les facteurs expérimentaux (Détection et Tonalité) ont été traités comme des variables à effet fixe. Tous les modèles incluaient le facteur Sujets Id. comme effet aléatoire pour le paramètre d'intercept du modèle. Nous avons donc cherché à étudier les effets des facteurs détection et tonalité sur les valeurs des pics d'amplitude ( $\text{Amplitude} \sim \text{Détection} * \text{Tonalité} + 1 | \text{Sujet}$ ) des composantes ARN et P300.

Les modèles linéaires à effets mixtes ont été ajustés et estimés en utilisant les optimiseurs par maximisation de la vraisemblance. Les résultats de l'ANOVA réalisée sur le modèle sont présentés ainsi que les comparaisons multiples le cas échéant. Dans le cas d'effets statistiques de facteurs et de leurs interactions, nous avons étudié les comparaisons appariées en utilisant les moyennes marginales estimées implémentées dans la bibliothèque R `emmeans`. Les moyennes marginales estimées (moyennes des moindres carrés) sont les valeurs des paramètres du modèle moyennées pour les combinaisons adéquates des modalités de facteurs (voir Section 4.1.5).

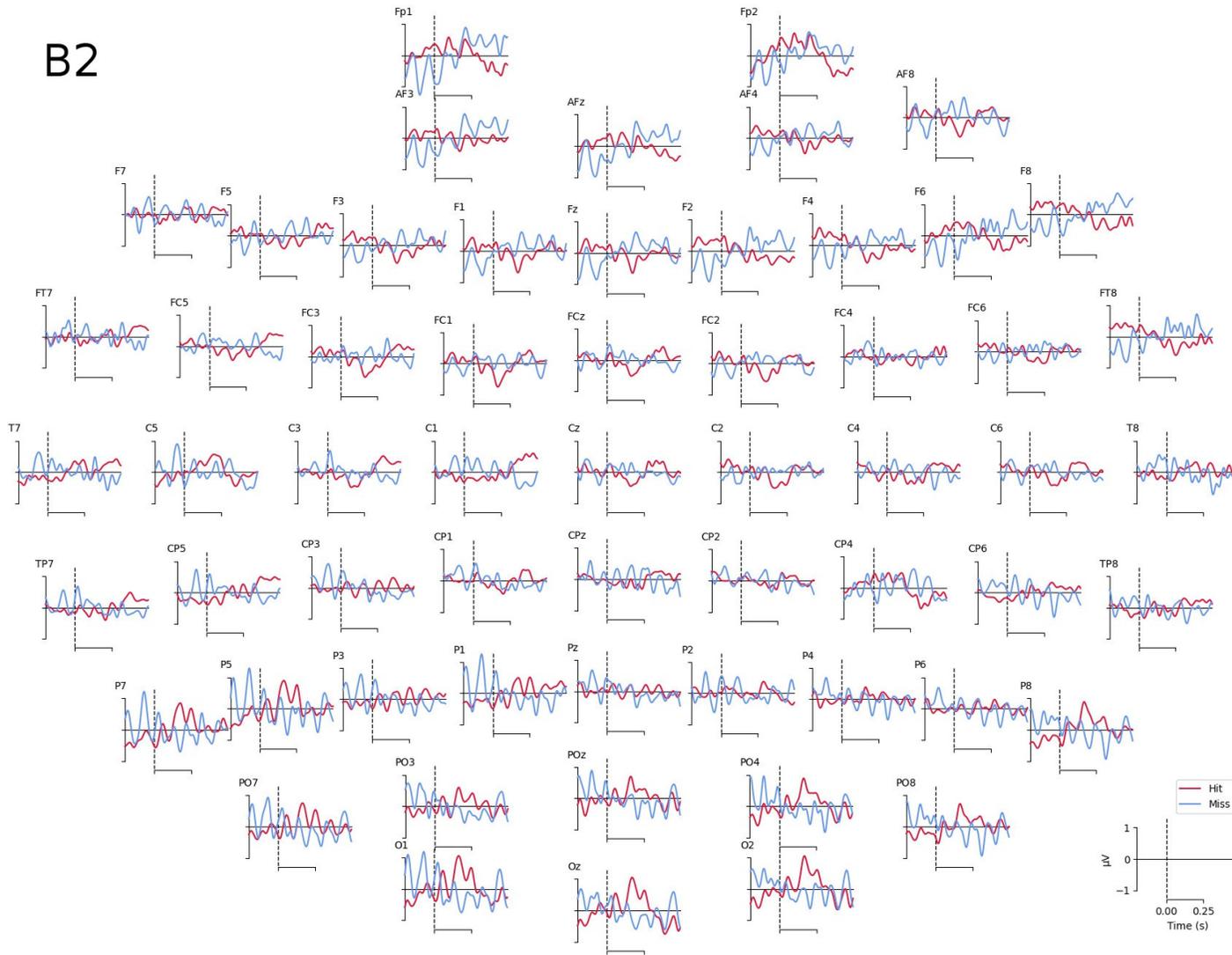


FIGURE 5.5 – Grandes moyennes comparées des potentiels évoqués entre  $-200$  et  $+500$  ms pour B2 pour les cibles détectées (Hit, en rouge) et les cibles non-détectées (Miss, en bleu).

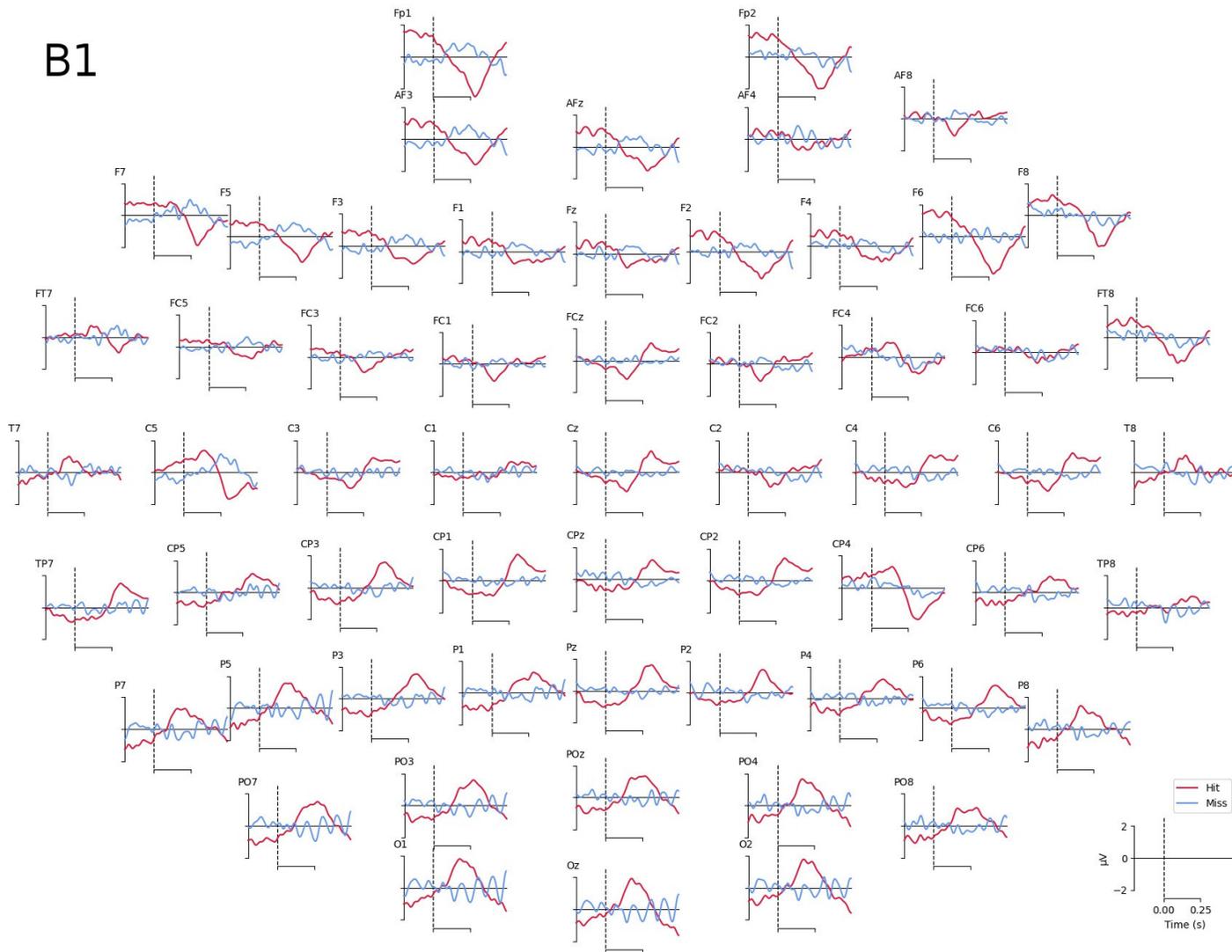


FIGURE 5.6 – Grandes moyennes comparées des potentiels évoqués entre  $-200$  et  $+500$  ms pour B1 pour les cibles détectées (Hit, en rouge) et les cibles non-détectées (Miss, en bleu).

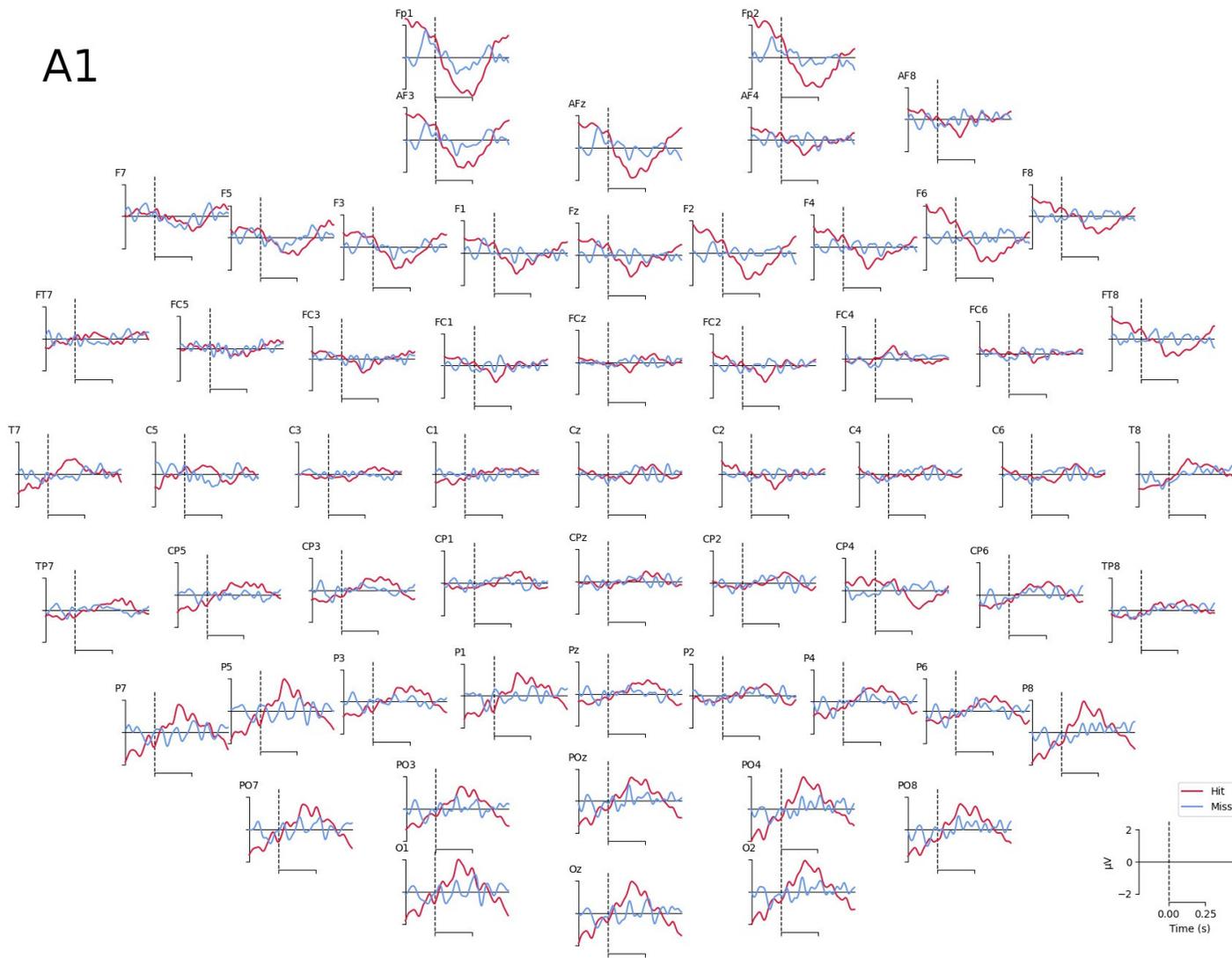


FIGURE 5.7 – Grandes moyennes comparées des potentiels évoqués entre  $-200$  et  $+500$  ms pour A1 pour les cibles détectées (Hit, en rouge) et les cibles non-détectées (Miss, en bleu).

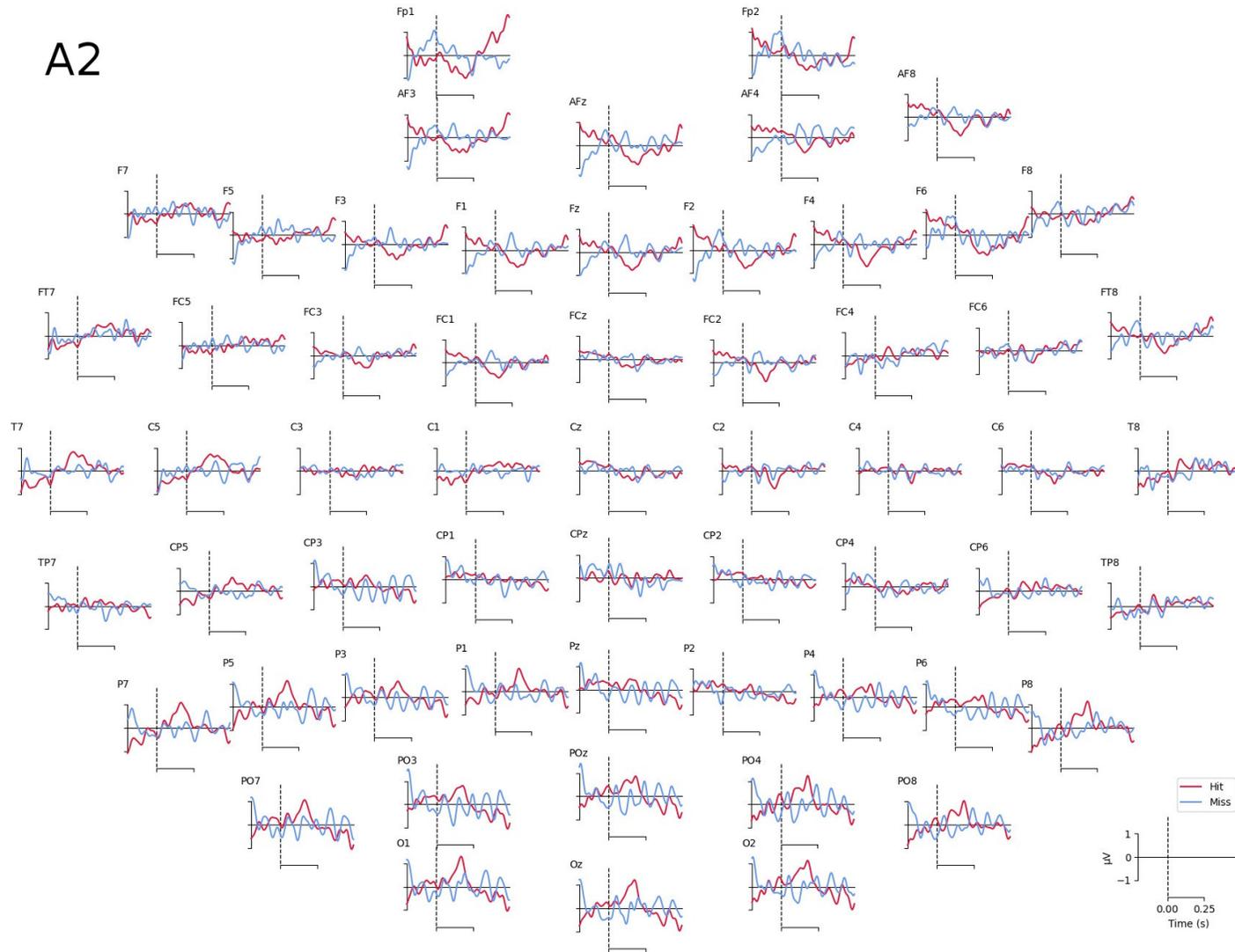


FIGURE 5.8 – Grandes moyennes comparées des potentiels évoqués entre  $-200$  et  $+500$  ms pour A2 pour les cibles détectées (Hit, en rouge) et les cibles non-détectées (Miss, en bleu).

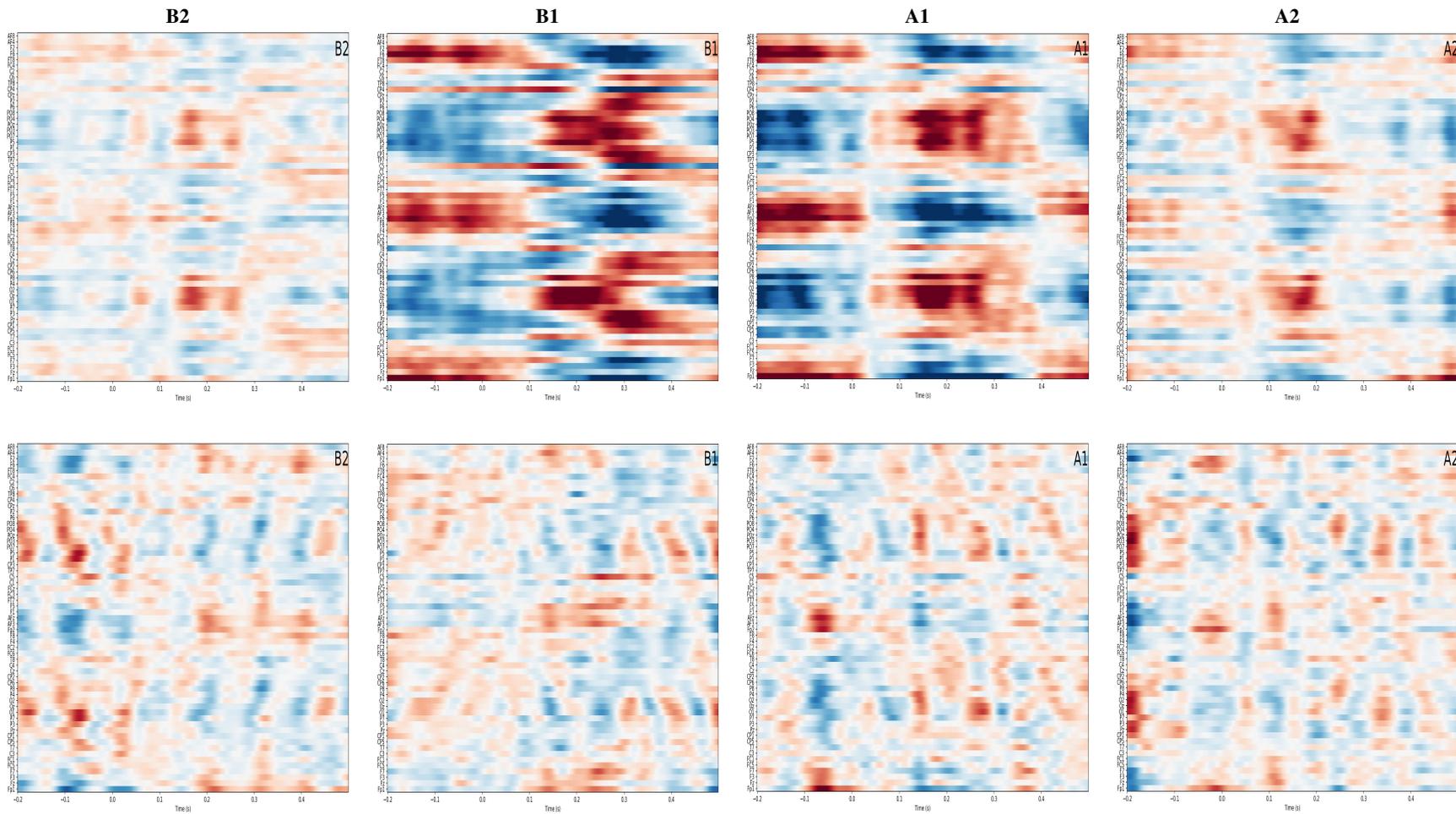


FIGURE 5.9 – Potentiels évoqués entre  $-200$  et  $+500$  ms (abscisse) sur toutes les électrodes (ordonnée) pour les cibles détectées (panel du haut) et les cibles non-détectées (panel du bas) pour les quatre tonalités (de gauche à droite : B2, B1, A1 et A2). L'échelle d'amplitude des potentiels évoqués est située entre  $-1.5$  (bleu) et  $+1.5$  (rouge)  $\mu\text{Volt}$ .

### 5.3.2 Résultats

On observe sur les topographies d'activités moyennes (Figure 5.6) que la première tonalité avant l'appui-bouton (B1) présente de nombreuses électrodes qui affichent de fortes variations du potentiel pour les cibles détectées (en rouge) comparativement à celles non-détectées (en bleu). On observe également sur la Figure 5.9, pour les tonalités B1 et A1, que ces variations se caractérisent par la présence de composantes positives et négatives entre 100 et 400 ms.

La composante ARN a principalement été localisée dans le cortex auditif (primaire et secondaire). Nous avons donc cherché sa présence au niveau des électrodes du cortex auditif. Sur la procédure d'agrégation topographique des électrodes (Figure 5.1 Droite), l'aire temporale gauche est localisée au niveau des électrodes FT7, T7 et TP7 et l'aire temporale droite au niveau des électrodes FT8, T8 et TP8.

Contrairement à ce qui est attendu, nous observons sur les Figures 5.5 et 5.6 qu'aucune de ces électrodes ne présente de large déflexion négative pour les cibles détectées sur ces deux tonalités B2 et B1. On voit que l'électrode FT8 montre seulement une faible diminution d'amplitude pour les cibles détectées aux environs de 250 ms. Cependant, des formes d'ondes négatives sont observées sur les électrodes F5, F6, F7, F8, C5 et CP4. Comme F6, F7 et C5 sont localisées de manière adjacentes aux électrodes de la zone temporale, nous les avons inclu dans les analyses des composantes ARN. De cette manière, pour la composante ARN, notre recherche a inclut les électrodes C5, F6, F7, FT7, FT8, T7, T8, TP7 et TP8.

Pour la composante P300, nous avons recherché les formes d'ondes localisées au niveau du vertex, c'est-à-dire principalement les électrodes sagitto-centrales (FCz, Cz, CPz et Pz). On observe sur la Figure 5.6 (tonalité B1) que les électrodes FCz, Cz et Pz présentent une signature P300 avec une transition forte lorsque les cibles ont été détectées. Cette forme d'onde n'est cependant pas observée pour les cibles détectées sur les autres tonalités B2, A1 et A2 (Figures 5.5, 5.7 et 5.8).

Le pic d'amplitude de chaque composante ERP a été identifié visuellement dans les grandes moyennes ERPs pour les différentes tonalités des cibles détectées et non-détectées. Nous avons analysé statistiquement les ERPs correspondants (*i.e.*, ARN et P300) pour chacune des électrodes d'intérêt issues de la littérature. Pour chaque composante ERP, nous avons considéré une fenêtre temporelle spécifique dans laquelle nous avons sélectionné le pic d'amplitude maximal/minimal correspondant à l'ERP.

### 5.3.2.1 Composante ARN

Les valeurs d'amplitude de la composante ARN ont été sélectionnées pour les électrodes d'intérêts (FT7, FT8, T7, T8, TP7, TP8, C5, F6 et F7) dans la fenêtre temporelle 50-350 ms pour les quatre tonalités (B2, B1, A1, A2). Les valeurs d'amplitudes négatives minimales ont été trouvées pour les électrodes C5, F6 et F7 pour la première tonalité avant l'appui-bouton (B1) pour les cibles détectées. La Figure 5.10 montre les formes d'ondes évoquées dans le temps pour la composante ARN pour les électrodes C5, F6 et F7 pour les quatre tonalités cibles (B2, B1, A1, A2). On observe une différence d'amplitude pour la première tonalité avant la détection (B1) pour les cibles détectées (hits, en rouge) et celles non-détectées (miss, en bleu) dans la fenêtre 50-350 ms, pour les électrodes C5, F6 et F7. On observe également une large déflexion négative pour cette même tonalité (B1) lors de la détection de la cible à quasi 100 ms. La déflexion négative de l'ARN a précédemment été localisée aux alentours de 250 ms (Gutschalk et al., 2008). Par conséquent, les pics d'amplitude ont été obtenus par sélection dans la fenêtre temporelle spécifique de 250 à 350 ms et l'analyse statistique s'est portée sur les électrodes C5, F6 et F7 dans cette fenêtre.

Ainsi, pour chaque électrode, un modèle linéaire à effets mixtes a été ajusté pour étudier l'effet des facteurs détection et tonalité sur les valeurs des pics d'amplitude ( $\text{Amplitude} \sim \text{Détection} * \text{Tonalité} + 1 | \text{Sujet}$ ). La Table 5.2 reporte les résultats des analyses statistiques du modèle linéaire mixte réalisé sur les valeurs des pics d'amplitude de l'ARN pour les électrodes C5 (table de gauche), F6 (table du milieu) et F7 (table de droite) pour les deux tonalités du signal cible avant et après l'appui-bouton pour les cibles détectées et pour celles avant et après le temps moyen de la détection pour les cibles non-détectées.

Pour l'électrode C5, aucun effet significatif n'a été montré, ni pour la détection ( $F(1, 81) = 0.69$ ,  $p = 0.41$ ), ni pour la tonalité ( $F(3, 81) = 1.76$ ,  $p = 0.16$ ). Un effet significatif a été trouvé pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 81) = 4.54$ ,  $p = .01$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs d'amplitude sont significativement inférieures pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été détectées comparativement aux cibles manquées (Table 5.2). La comparaison post-hoc a également indiqué que les valeurs d'amplitude pour la tonalité B1 sont significativement inférieures à celles de la tonalité B2 pour les cibles détectées.

Pour l'électrode F6, aucun effet significatif n'a été montré pour la détection ( $F(1, 95) = 3.47$ ,  $p = 0.07$ ). Un effet significatif a été trouvé pour la tonalité ( $F(3, 95) = 3.81$ ,  $p = 0.01$ ) et pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 95) = 8.12$ ,  $p < .001$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs d'amplitude sont significativement inférieures pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été détectées comparativement aux cibles manquées (Table 5.2). Les tests post-hoc ont aussi indiqué que les valeurs d'amplitude pour la tonalité B1 sont significativement inférieures à celles de la tonalité B2 pour les cibles détectées.

Pour l'électrode F7, aucun effet significatif n'a été montré pour la détection ( $F(1, 90) = 2.74$ ,  $p = 0.1$ ). Un effet significatif a été trouvé pour la tonalité ( $F(3, 90) = 2.99$ ,  $p = 0.04$ ) et pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 90) = 5.05$ ,  $p < .001$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs d'amplitude sont significativement moindres pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été manquées comparativement aux cibles détectées (Table 5.2). Les tests ont également indiqué que les valeurs d'amplitude sont significativement inférieures pour les cibles détectées pour la tonalité B1 comparativement aux tonalité B2 et A1.

TABLE 5.2 – Table des résultats des analyses statistiques sur les valeurs des pics d’amplitude de l’ARN pour les électrodes C5, F6 et F7 pour les quatre tonalités (B2, B1, A1 et A2). E correspond aux estimations des paramètres et SE à leurs erreurs standards.

ARN - C5				
ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p
(Intercept)	1	81	65.06	0.00 *
Détection	1	81	0.69	0.41
Tonalité	3	81	1.76	0.16
Détection :Tonalité	3	81	4.54	0.01 *
Détection	E	SE	z	
Miss - Hit	0.16	0.20	0.80	0.42
Tonalité				
B1 - B2	-0.58	0.28	-2.05	0.24
A1 - B2	-0.16	0.28	-0.58	1.00
A2 - B2	-0.07	0.29	-0.23	1.00
A1 - B1	0.42	0.27	1.55	0.73
A2 - B1	0.51	0.29	1.78	0.45
A2 - A1	0.09	0.28	0.33	1.00
Détection*Tonalité				
Miss.B2 - Hit.B2	-0.58	0.38	-1.54	1.00
Hit.B1 - Hit.B2	-1.43	0.36	-3.97	0.00 *
Miss.B1 - Hit.B2	-0.12	0.39	-0.32	1.00
Hit.A1 - Hit.B2	-0.45	0.36	-1.27	1.00
Miss.A1 - Hit.B2	-0.49	0.37	-1.31	1.00
Hit.A2 - Hit.B2	-0.24	0.41	-0.59	1.00
Miss.A2 - Hit.B2	-0.47	0.37	-1.27	1.00
Hit.B1 - Miss.B2	-0.85	0.35	-2.41	0.45
Miss.B1 - Miss.B2	0.46	0.39	1.18	1.00
Hit.A1 - Miss.B2	0.13	0.35	0.37	1.00
Miss.A1 - Miss.B2	0.09	0.37	0.25	1.00
Hit.A2 - Miss.B2	0.34	0.40	0.86	1.00
Miss.A2 - Miss.B2	0.11	0.36	0.32	1.00
Miss.B1 - Hit.B1	1.31	0.37	3.51	0.01 *
Hit.A1 - Hit.B1	0.98	0.33	2.94	0.09 .
Miss.A1 - Hit.B1	0.94	0.35	2.68	0.21
Hit.A2 - Hit.B1	1.19	0.39	3.10	0.05 .
Miss.A2 - Hit.B1	0.97	0.35	2.79	0.15
Hit.A1 - Miss.B1	-0.33	0.37	-0.89	1.00
Miss.A1 - Miss.B1	-0.37	0.39	-0.94	1.00
Hit.A2 - Miss.B1	-0.12	0.42	-0.28	1.00
Miss.A2 - Miss.B1	-0.34	0.38	-0.90	1.00
Miss.A1 - Hit.A1	-0.04	0.35	-0.11	1.00
Hit.A2 - Hit.A1	0.21	0.38	0.56	1.00
Miss.A2 - Hit.A1	-0.01	0.34	-0.04	1.00
Hit.A2 - Miss.A1	0.25	0.40	0.63	1.00
Miss.A2 - Miss.A1	0.02	0.36	0.07	1.00
Miss.A2 - Hit.A2	-0.22	0.39	-0.58	1.00

ARN - F6				
ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p
(Intercept)	1	95	70.55	0.00
Détection	1	95	3.47	0.07 .
Tonalité	3	95	3.81	0.01 *
Détection :Tonalité	3	95	8.12	0.00 *
Détection	E	SE	z	
Miss - Hit	0.31	0.19	1.63	0.10
Tonalité				
B1 - B2	-0.72	0.27	-2.69	0.04 *
A1 - B2	-0.13	0.26	-0.48	1.00
A2 - B2	-0.03	0.27	-0.10	1.00
A1 - B1	0.59	0.26	2.28	0.14
A2 - B1	0.69	0.26	2.62	0.05
A2 - A1	0.10	0.26	0.38	1.00
Détection*Tonalité				
Miss.B2 - Hit.B2	-0.02	0.34	-0.07	1.00
Hit.B1 - Hit.B2	-1.37	0.32	-4.20	0.00 *
Miss.B1 - Hit.B2	0.04	0.34	0.12	1.00
Hit.A1 - Hit.B2	-0.43	0.32	-1.31	1.00
Miss.A1 - Hit.B2	0.20	0.33	0.61	1.00
Hit.A2 - Hit.B2	0.40	0.33	1.20	1.00
Miss.A2 - Hit.B2	-0.47	0.34	-1.41	1.00
Hit.B1 - Miss.B2	-1.34	0.32	-4.13	0.00 *
Miss.B1 - Miss.B2	0.06	0.34	0.19	1.00
Hit.A1 - Miss.B2	-0.40	0.32	-1.24	1.00
Miss.A1 - Miss.B2	0.22	0.33	0.68	1.00
Hit.A2 - Miss.B2	0.42	0.33	1.27	1.00
Miss.A2 - Miss.B2	-0.45	0.34	-1.33	1.00
Miss.B1 - Hit.B1	1.41	0.32	4.33	0.00 *
Hit.A1 - Hit.B1	0.94	0.31	3.00	0.07 .
Miss.A1 - Hit.B1	1.57	0.32	4.92	0.00 *
Hit.A2 - Hit.B1	1.76	0.32	5.53	0.00 *
Miss.A2 - Hit.B1	0.89	0.33	2.74	0.17
Hit.A1 - Miss.B1	-0.47	0.32	-1.43	1.00
Miss.A1 - Miss.B1	0.16	0.33	0.49	1.00
Hit.A2 - Miss.B1	0.36	0.33	1.08	1.00
Miss.A2 - Miss.B1	-0.51	0.34	-1.53	1.00
Miss.A1 - Hit.A1	0.63	0.32	1.97	1.00
Hit.A2 - Hit.A1	0.82	0.32	2.58	0.28
Miss.A2 - Hit.A1	-0.05	0.33	-0.15	1.00
Hit.A2 - Miss.A1	0.20	0.30	0.60	1.00
Miss.A2 - Miss.A1	-0.67	0.33	-2.04	1.00
Miss.A2 - Hit.A2	-0.87	0.33	-2.63	0.24

ARN - F7				
ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p
(Intercept)	1	90	161.45	0.00 *
Détection	1	90	2.74	0.10
Tonalité	3	90	2.99	0.04 *
Détection :Tonalité	3	90	5.05	0.00 *
Détection	E	SE	z	
Miss - Hit	0.32	0.20	1.54	0.12
Tonalité				
B1 - B2	-0.74	0.28	-2.61	0.05 .
A1 - B2	-0.33	0.28	-1.19	1.00
A2 - B2	-0.03	0.29	-0.12	1.00
A1 - B1	0.41	0.27	1.50	0.80
A2 - B1	0.71	0.28	2.48	0.08 .
A2 - A1	0.29	0.28	1.06	1.00
Détection*Tonalité				
Miss.B2 - Hit.B2	-0.24	0.38	-0.65	1.00
Hit.B1 - Hit.B2	-1.58	0.37	-4.29	0.00 *
Miss.B1 - Hit.B2	-0.03	0.38	-0.09	1.00
Hit.A1 - Hit.B2	-0.48	0.36	-1.33	1.00
Miss.A1 - Hit.B2	-0.43	0.37	-1.16	1.00
Hit.A2 - Hit.B2	-0.01	0.39	-0.02	1.00
Miss.A2 - Hit.B2	-0.28	0.37	-0.76	1.00
Hit.B1 - Miss.B2	-1.34	0.36	-3.71	0.01 *
Miss.B1 - Miss.B2	0.21	0.38	0.56	1.00
Hit.A1 - Miss.B2	-0.24	0.36	-0.67	1.00
Miss.A1 - Miss.B2	-0.18	0.36	-0.50	1.00
Hit.A2 - Miss.B2	0.24	0.38	0.61	1.00
Miss.A2 - Miss.B2	-0.03	0.36	-0.10	1.00
Miss.B1 - Hit.B1	1.55	0.37	4.20	0.00 *
Hit.A1 - Hit.B1	1.10	0.35	3.16	0.04 *
Miss.A1 - Hit.B1	1.16	0.35	3.27	0.03 *
Hit.A2 - Hit.B1	1.58	0.38	4.17	0.00 *
Miss.A2 - Hit.B1	1.31	0.35	3.68	0.01 *
Hit.A1 - Miss.B1	-0.45	0.36	-1.23	1.00
Miss.A1 - Miss.B1	-0.39	0.37	-1.06	1.00
Hit.A2 - Miss.B1	0.03	0.39	0.06	1.00
Miss.A2 - Miss.B1	-0.24	0.37	-0.66	1.00
Miss.A1 - Hit.A1	0.06	0.35	0.16	1.00
Hit.A2 - Hit.A1	0.47	0.37	1.27	1.00
Miss.A2 - Hit.A1	0.20	0.35	0.58	1.00
Hit.A2 - Miss.A1	0.42	0.38	1.11	1.00
Miss.A2 - Miss.A1	0.15	0.35	0.42	1.00
Miss.A2 - Hit.A2	-0.27	0.38	-0.72	1.00

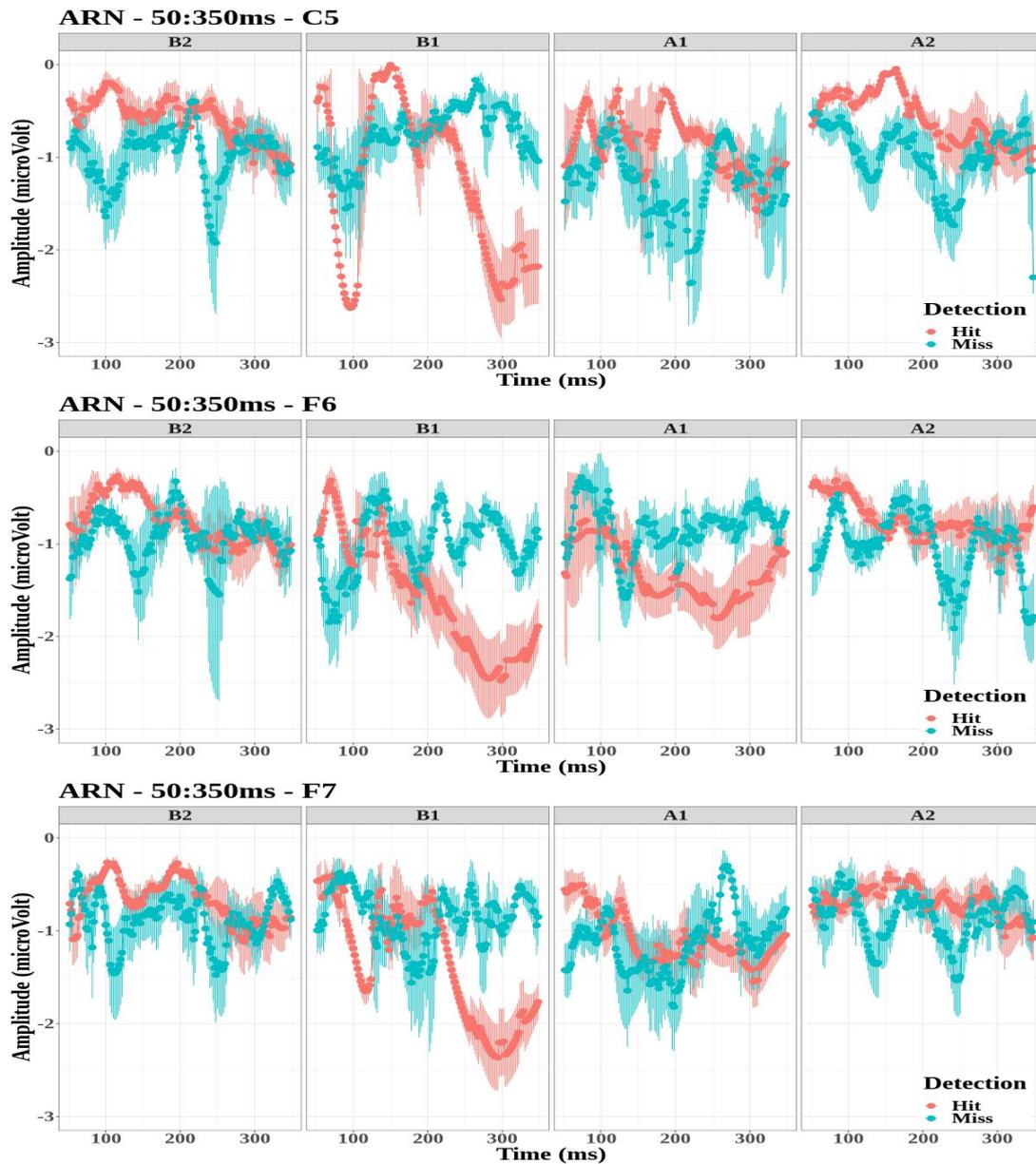


FIGURE 5.10 – Formes d’ondes évoquées de l’ARN sur les électrodes C5 (panel du haut), F6 (panel du milieu) et F7 (panel du bas) pour la première et la seconde tonalité avant (B1 et B2, respectivement) et après (A1 et A2, respectivement) la détection (appui-bouton) et non-détection (temps moyen de détection) de la cible entre 50 et 350 ms.

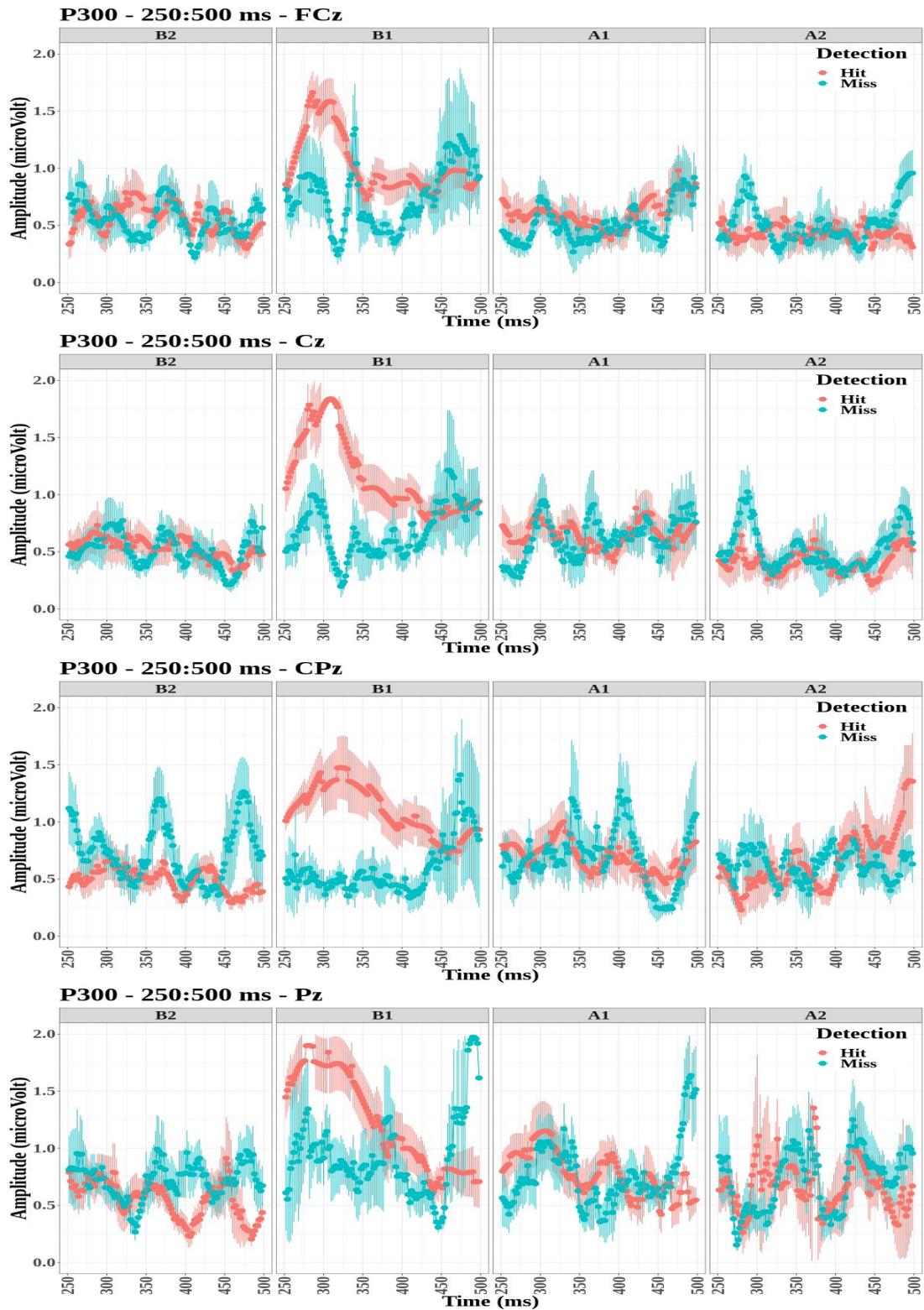


FIGURE 5.11 – Formes d’ondes évoquées de la P300 sur les électrodes FCz (premier panel), Cz (deuxième panel), CPz (troisième panel) et Pz (quatrième panel) pour les quatre tonalités (B2, B1, A1 et A2) entre 250 et 500 ms.

TABLE 5.3 – Table des résultats des analyses statistiques sur les valeurs des pics d’amplitude de la P300 pour les électrodes FCz, Cz, CPz et Pz pour les quatre tonalités (B2, B1, A1 et A2). E correspond aux estimations des paramètres et SE à leurs erreurs standards.

P300 - FCz					P300 - Cz					P300 - CPz					P300 - Pz				
ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p	ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p	ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p	ANOVA Modèle	numDF	denDF	F	p
(Intercept)	1	101.00	248.71	0.00 *	(Intercept)	1	102.00	214.68	0.00 *	(Intercept)	1	99.00	129.74	0.00 *	(Intercept)	1	101.00	115.72	0.00 *
Detection	1	101.00	0.14	0.71	Detection	1	102.00	0.35	0.55	Detection	1	99.00	0.13	0.71	Detection	1	101.00	0.95	0.33
Tonalité	3	101.00	10.30	0.00 *	Tonalité	3	102.00	8.02	0.00 *	Tonalité	3	99.00	0.92	0.43	Tonalité	3	101.00	6.75	0.00 *
Detection :Tonalité	3	101.00	7.14	0.00 *	Detection :Tonalité	3	102.00	8.06	0.00 *	Detection :Tonalité	3	99.00	11.21	0.00 *	Detection :Tonalité	3	101.00	9.54	0.00 *
Détection	E	SE	z	p	Détection	E	SE	z	p	Détection	E	SE	z	p	Détection	E	SE	z	p
Miss - Hit	-0.03	0.10	-0.32	0.75	Miss - Hit	-0.06	0.11	-0.54	0.59	Miss - Hit	0.04	0.11	0.31	0.75	Miss - Hit	0.11	0.13	0.82	0.41
Tonalité					Tonalité					Tonalité					Tonalité				
B1 - B2	0.46	0.13	3.55	0.00 *	B1 - B2	0.53	0.15	3.68	0.00 *	B1 - B2	0.18	0.16	1.11	1.00	B1 - B2	0.70	0.18	3.98	0.00 *
A1 - B2	0.03	0.13	0.25	1.00	A1 - B2	0.22	0.14	1.53	0.76	A1 - B2	0.17	0.16	1.07	1.00	A1 - B2	0.30	0.17	1.73	0.51
A2 - B2	-0.19	0.13	-1.55	0.72	A2 - B2	-0.07	0.15	-0.50	1.00	A2 - B2	0.03	0.16	0.17	1.00	A2 - B2	0.22	0.18	1.22	1.00
A1 - B1	-0.43	0.13	-3.34	0.01 *	A1 - B1	-0.31	0.15	-2.16	0.18	A1 - B1	-0.01	0.16	-0.06	1.00	A1 - B1	-0.40	0.18	-2.27	0.14
A2 - B1	-0.65	0.13	-5.11	0.00 *	A2 - B1	-0.61	0.15	-4.11	0.00 *	A2 - B1	-0.15	0.16	-0.95	1.00	A2 - B1	-0.48	0.18	-2.67	0.05 *
A2 - A1	-0.23	0.12	-1.81	0.42	A2 - A1	-0.29	0.15	-2.00	0.27	A2 - A1	-0.14	0.16	-0.90	1.00	A2 - A1	-0.08	0.18	-0.46	1.00
Détection*Tonalité					Détection*Tonalité					Détection*Tonalité					Détection*Tonalité				
Miss.B2 - Hit.B2	0.13	0.16	0.80	1.00	Miss.B2 - Hit.B2	0.06	0.18	0.33	1.00	Miss.B2 - Hit.B2	0.57	0.19	2.94	0.09 *	Miss.B2 - Hit.B2	0.43	0.22	1.97	1.00
Hit.B1 - Hit.B2	0.82	0.16	5.04	0.00 *	Hit.B1 - Hit.B2	0.96	0.18	5.26	0.00 *	Hit.B1 - Hit.B2	0.97	0.20	4.92	0.00 *	Hit.B1 - Hit.B2	1.34	0.22	6.15	0.00 *
Miss.B1 - Hit.B2	0.16	0.17	0.91	1.00	Miss.B1 - Hit.B2	0.14	0.19	0.76	1.00	Miss.B1 - Hit.B2	-0.01	0.19	-0.05	1.00	Miss.B1 - Hit.B2	0.47	0.22	2.11	0.98
Hit.A1 - Hit.B2	0.09	0.16	0.58	1.00	Hit.A1 - Hit.B2	0.18	0.18	0.99	1.00	Hit.A1 - Hit.B2	0.35	0.19	1.86	1.00	Hit.A1 - Hit.B2	0.42	0.22	1.94	1.00
Miss.A1 - Hit.B2	0.10	0.16	0.63	1.00	Miss.A1 - Hit.B2	0.32	0.18	1.75	1.00	Miss.A1 - Hit.B2	0.54	0.19	2.81	0.14	Miss.A1 - Hit.B2	0.61	0.22	2.80	0.14
Hit.A2 - Hit.B2	-0.34	0.16	-2.07	1.00	Hit.A2 - Hit.B2	-0.29	0.19	-1.54	1.00	Hit.A2 - Hit.B2	0.14	0.19	0.72	1.00	Hit.A2 - Hit.B2	-0.01	0.23	-0.03	1.00
Miss.A2 - Hit.B2	0.08	0.16	0.51	1.00	Miss.A2 - Hit.B2	0.17	0.18	0.92	1.00	Miss.A2 - Hit.B2	0.44	0.19	2.34	0.54	Miss.A2 - Hit.B2	0.78	0.22	3.60	0.01 *
Hit.B1 - Miss.B2	0.69	0.16	4.32	0.00 *	Hit.B1 - Miss.B2	0.90	0.18	4.93	0.00 *	Hit.B1 - Miss.B2	0.40	0.20	2.00	1.00	Hit.B1 - Miss.B2	0.91	0.22	4.19	0.00 *
Miss.B1 - Miss.B2	0.03	0.17	0.15	1.00	Miss.B1 - Miss.B2	0.08	0.19	0.43	1.00	Miss.B1 - Miss.B2	-0.58	0.20	-2.94	0.09 *	Miss.B1 - Miss.B2	0.04	0.22	0.17	1.00
Hit.A1 - Miss.B2	-0.04	0.16	-0.22	1.00	Hit.A1 - Miss.B2	0.12	0.18	0.66	1.00	Hit.A1 - Miss.B2	-0.21	0.19	-1.11	1.00	Hit.A1 - Miss.B2	-0.01	0.22	-0.03	1.00
Miss.A1 - Miss.B2	-0.03	0.16	-0.17	1.00	Miss.A1 - Miss.B2	0.26	0.18	1.42	1.00	Miss.A1 - Miss.B2	-0.03	0.20	-0.13	1.00	Miss.A1 - Miss.B2	0.18	0.22	0.84	1.00
Hit.A2 - Miss.B2	-0.47	0.16	-2.92	0.10	Hit.A2 - Miss.B2	-0.35	0.19	-1.86	1.00	Hit.A2 - Miss.B2	-0.43	0.20	-2.18	0.83	Hit.A2 - Miss.B2	-0.43	0.23	-1.88	1.00
Miss.A2 - Miss.B2	-0.05	0.16	-0.30	1.00	Miss.A2 - Miss.B2	0.11	0.18	0.59	1.00	Miss.A2 - Miss.B2	-0.12	0.19	-0.64	1.00	Miss.A2 - Miss.B2	0.35	0.22	1.63	1.00
Miss.B1 - Hit.B1	-0.66	0.17	-3.92	0.00 *	Miss.B1 - Hit.B1	-0.82	0.19	-4.41	0.00 *	Miss.B1 - Hit.B1	-0.98	0.20	-4.91	0.00 *	Miss.B1 - Hit.B1	-0.87	0.22	-3.93	0.00 *
Hit.A1 - Hit.B1	-0.72	0.16	-4.54	0.00 *	Hit.A1 - Hit.B1	-0.78	0.18	-4.27	0.00 *	Hit.A1 - Hit.B1	-0.62	0.20	-3.13	0.05 *	Hit.A1 - Hit.B1	-0.91	0.22	-4.22	0.00 *
Miss.A1 - Hit.B1	-0.72	0.16	-4.49	0.00 *	Miss.A1 - Hit.B1	-0.64	0.18	-3.51	0.01 *	Miss.A1 - Hit.B1	-0.43	0.20	-2.13	0.93	Miss.A1 - Hit.B1	-0.73	0.22	-3.35	0.02 *
Hit.A2 - Hit.B1	-1.16	0.16	-7.24	0.00 *	Hit.A2 - Hit.B1	-1.25	0.19	-6.61	0.00 *	Hit.A2 - Hit.B1	-0.83	0.20	-4.14	0.00 *	Hit.A2 - Hit.B1	-1.34	0.23	-5.82	0.00 *
Miss.A2 - Hit.B1	-0.74	0.16	-4.62	0.00 *	Miss.A2 - Hit.B1	-0.79	0.18	-4.33	0.00 *	Miss.A2 - Hit.B1	-0.52	0.20	-2.66	0.22	Miss.A2 - Hit.B1	-0.55	0.22	-2.55	0.30
Hit.A1 - Miss.B1	-0.06	0.17	-0.36	1.00	Hit.A1 - Miss.B1	0.04	0.19	0.21	1.00	Hit.A1 - Miss.B1	0.36	0.19	1.88	1.00	Hit.A1 - Miss.B1	-0.05	0.22	-0.20	1.00
Miss.A1 - Miss.B1	-0.05	0.17	-0.32	1.00	Miss.A1 - Miss.B1	0.18	0.19	0.96	1.00	Miss.A1 - Miss.B1	0.55	0.20	2.81	0.14	Miss.A1 - Miss.B1	0.14	0.22	0.65	1.00
Hit.A2 - Miss.B1	-0.49	0.17	-2.91	0.10	Hit.A2 - Miss.B1	-0.43	0.19	-2.25	0.69	Hit.A2 - Miss.B1	0.15	0.20	0.76	1.00	Hit.A2 - Miss.B1	-0.47	0.23	-2.02	1.00
Miss.A2 - Miss.B1	-0.07	0.17	-0.43	1.00	Miss.A2 - Miss.B1	0.03	0.19	0.15	1.00	Miss.A2 - Miss.B1	0.45	0.19	2.35	0.52	Miss.A2 - Miss.B1	0.32	0.22	1.43	1.00
Miss.A1 - Hit.A1	0.01	0.16	0.05	1.00	Miss.A1 - Hit.A1	0.14	0.18	0.76	1.00	Miss.A1 - Hit.A1	0.19	0.19	0.98	1.00	Miss.A1 - Hit.A1	0.19	0.22	0.87	1.00
Hit.A2 - Hit.A1	-0.43	0.16	-2.70	0.19	Hit.A2 - Hit.A1	-0.47	0.19	-2.50	0.35	Hit.A2 - Hit.A1	-0.21	0.19	-1.10	1.00	Hit.A2 - Hit.A1	-0.43	0.23	-1.85	1.00
Miss.A2 - Hit.A1	-0.01	0.16	-0.07	1.00	Miss.A2 - Hit.A1	-0.01	0.18	-0.06	1.00	Miss.A2 - Hit.A1	0.09	0.19	0.48	1.00	Miss.A2 - Hit.A1	0.36	0.22	1.66	1.00
Hit.A2 - Miss.A1	-0.44	0.16	-2.75	0.17	Hit.A2 - Miss.A1	-0.61	0.19	-3.23	0.04 *	Hit.A2 - Miss.A1	-0.40	0.20	-2.05	1.00	Hit.A2 - Miss.A1	-0.62	0.23	-2.67	0.21
Miss.A2 - Miss.A1	-0.02	0.16	-0.12	1.00	Miss.A2 - Miss.A1	-0.15	0.18	-0.82	1.00	Miss.A2 - Miss.A1	-0.10	0.19	-0.51	1.00	Miss.A2 - Miss.A1	0.17	0.22	0.80	1.00
Miss.A2 - Hit.A2	0.42	0.16	2.63	0.24	Miss.A2 - Hit.A2	0.46	0.19	2.43	0.42	Miss.A2 - Hit.A2	0.30	0.19	1.58	1.00	Miss.A2 - Hit.A2	0.79	0.23	3.42	0.02 *

### 5.3.2.2 Composante P300

Pour la composante P300, les valeurs d'amplitude ont été sélectionnées pour les électrodes d'intérêts (FCz, Cz, CPz et Pz) dans la fenêtre temporelle 250-500 ms pour les quatre tonalités (B2, B1, A1, A2). La Figure 5.11 montre les formes d'ondes évoquées dans le temps associées à la P300 entre 250 et 500 ms pour ces mêmes électrodes et tonalités. Les valeurs d'amplitudes positives les plus grandes sont trouvées visuellement pour les quatre électrodes pour la première tonalité avant l'appui-bouton (B1) pour les cibles détectées comparativement aux cibles non-détectées. Ces graphiques indiquent visuellement que la composante P300 présente une plus grande amplitude pour la première tonalité avant la détection (B1) principalement entre 250 et 350 ms, pour les quatre électrodes. Par conséquent, nous reportons les résultats des analyses statistiques sur les valeurs d'amplitudes de la P300 sur ces quatre électrodes pour les quatre tonalités cibles dans la fenêtre 250-350 ms.

Un modèle linéaire à effets mixtes a été ajusté pour chaque électrode pour étudier l'effet des facteurs détection et tonalité sur les valeurs des pics d'amplitude (formule R : Amplitude  $\sim$  Détection \* Tonalité + 1|Sujet). La Table 5.3 présente les résultats des analyses statistiques de ces modèles linéaires à effets mixtes réalisés sur les valeurs des pics d'amplitude de la P300 pour les quatre électrodes et pour les deux tonalités du signal cible avant et après l'appui-bouton pour les cibles détectées et avant et après le temps moyen de la détection pour les cibles non-détectées.

Pour l'électrode FCz, aucun effet significatif n'a été montré pour la détection ( $F(1, 101) = 0.14$ ,  $p = 0.71$ ). Un effet significatif a été trouvé à la fois pour la tonalité ( $F(3, 101) = 10.3$ ,  $p < .001$ ) et pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 101) = 7.14$ ,  $p < .001$ ). Les tests post-hoc ont révélé que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été détectées comparativement aux cibles manquées (Table 5.3). En outre, les tests post-hoc ont également montré que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour les cibles détectées pour la tonalité B1 comparativement aux tonalités B2 et A1.

Pour l'électrode Cz, aucun effet significatif n'a été montré pour la détection ( $F(1, 102) = 0.35$ ,  $p = 0.55$ ). Un effet significatif a été trouvé à la fois pour la tonalité ( $F(3, 102) = 8.02$ ,  $p < .001$ ) et pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 102) = 8.06$ ,  $p < .001$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été détectées comparativement aux cibles manquées (Table 5.3). De plus, les tests post-hoc ont aussi révélé que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour les cibles détectées pour la tonalité B1 comparativement aux tonalités B2, A1 et A2.

Pour l'électrode CPz, aucun effet significatif n'a été montré ni pour la détection ( $F(1, 99) = 0.13$ ,  $p = 0.71$ ) ni pour la tonalité ( $F(3, 99) = 0.92$ ,  $p = 0.43$ ). Un effet significatif a été trouvé seulement pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 99) = 11.21$ ,  $p < .001$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été détectées comparativement aux cibles manquées (Table 5.3). Ils ont aussi montré que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour les cibles détectées pour la tonalité B1 comparativement à la tonalité B2.

Pour l'électrode Pz, aucun effet significatif n'a été montré pour la détection ( $F(1, 101) = 0.95$ ,  $p = 0.33$ ). Un effet significatif a été trouvé à la fois pour la tonalité ( $F(3, 101) = 6.75$ ,  $p < .001$ ) et pour l'interaction entre la tonalité et la détection ( $F(3, 101) = 9.54$ ,  $p < .001$ ). Les tests post-hoc ont montré que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour la tonalité B1 lorsque les cibles ont été détectées comparativement aux cibles manquées (Table 5.3). Ils ont aussi révélé que les valeurs d'amplitude sont significativement plus élevées pour les cibles détectées pour la tonalité B1 comparativement aux tonalités B2, A1 et A2.

### 5.3.3 Synthèse et discussion sur les analyses des ERPs

Dans cette section, nous avons cherché à reproduire les principaux résultats de la littérature sur les corrélats neuronaux de la perception auditive consciente (Dykstra et al., 2016; Giani et al., 2015; Gutschalk et al., 2008; Wiegand and Gutschalk, 2012) à partir de données EEG. Nous avons souhaité observer dans un protocole expérimental de MI multi-tonalités des formes d'ondes de potentiels évoqués ARN et P300 lors de la perception de tonalités du signal cible. Nous avons supposé que les cibles détectées susciteraient des valeurs d'amplitude plus élevées de ces ERPs avant et après l'appui-bouton par le sujet.

La composante ARN est un corrélat neuronal présumé de la perception auditive consciente, observé au niveau du cortex auditif lors de la perception des tonalités du signal cible. De plus grandes valeurs d'amplitude sont associées à cette forme d'onde négative observée environ 250 ms après que les tonalités aient été détectées par les sujets. Notre paradigme de MI multi-tonalités était assez similaire à celui employé par Gutschalk et al. (2008) et Dykstra et al. (2016) puisque la cible auditive comprenait 10 tonalités (12 et 8 respectivement dans les études antérieures), contrairement aux paradigmes de Giani et al. (2015) où la cible consistait en une paire de tonalités et de Wiegand and Gutschalk (2012) où la cible auditive comprenait quatre tonalités.

Dans l'étude de Gutschalk et al. (2008), la composante ARN a été observée deux tonalités avant le report comportemental, ce qui correspondrait à la tonalité B2 dans notre protocole. Dans l'étude de Wiegand and Gutschalk (2012), la composante ARN a été suscitée pour toutes les tonalités de la cible excepté pour la première tonalité (*i.e.*, la deuxième, la troisième et la quatrième). Dans l'étude de Giani et al. (2015), la composante ARN n'est apparue que pour la deuxième des deux tonalités, c'est-à-dire juste avant le report perceptif par le sujet, et correspondrait ainsi à la tonalité B1 dans notre étude. Dans notre cas, aucune forme d'onde similaire à la composante ARN n'a été observée pour la deuxième tonalité (B2) avant le report lorsque les cibles ont été détectées au sein des cortex auditifs. Cependant, une onde négative (Figure 5.10) a été observée sur les électrodes C5, F6 et F7 pour la première tonalité (B1) avant le report lorsque la cible a été détectée. Cette négativité localisée au niveau des lobes temporaux droit et gauche était située dans un intervalle de 250 à 350 ms et présentait des caractéristiques semblables à celles d'une composante ARN (Giani et al., 2015).

Les résultats ont montré que la perception consciente de la cible auditive par le sujet a significativement diminué les valeurs d'amplitude de la composante ARN pour la première tonalité B1 dans la fenêtre 250 – 350 ms. Les valeurs d'amplitude suscitées par cette même tonalité B1 se sont montrées significativement inférieures à celles suscitées par la tonalité B2. Cela est cohérent avec le fait que la consigne donnée aux participants était de n'appuyer sur le presse-bouton qu'une fois qu'ils étaient sûr d'avoir détecté une cible tonale régulière, et donc un pattern d'au moins deux tonalités cibles. Ainsi, la perception consciente auditive de la deuxième tonalité est associée à une diminution des valeurs d'amplitude de la forme d'onde négative observée au niveau des lobes temporaux droit et gauche, représentée par la composante ARN.

Nous avons trouvé que la composante ARN était présente au niveau des électrodes C5, F6 et F7. Lorsque l'on observe la Figure 1.7 et la Figure 5.1 (Droite) sur lesquelles apparaissent respectivement, le gyrus temporal supérieur au sein du lobe temporal et la procédure de regroupement des électrodes, on voit que les électrodes frontales F6 et F7 peuvent correspondre à des zones cérébrales antéro-latérales du lobe temporal. De la même manière, l'électrode centrale latérale gauche C5 peut appartenir au lobe temporal gauche et il serait vraisemblable qu'elle corresponde à une zone cérébrale proche du gyrus temporal supérieur, dans lequel on peut retrouver le gyrus de Heschl (voir Figure 1.7), centre fonctionnel du cortex auditif primaire dans le traitement et l'intégration des informations auditives (Beauchamp et al., 2004; Brugge et al., 2009). Par conséquent, il semble raisonnable de penser que l'on peut faire correspondre les électrodes C5 et F7 au cortex auditif situé dans le lobe temporal gauche et l'électrode F6 au cortex auditif situé dans le lobe temporal droit.

Dans le cortex auditif humain, les tonalités détectées sous MI évoquent une réponse négative tardive (Gutschalk et al., 2008), qui n'est pas évoquée par les cibles manquées et les potentiels évoqués plus

tôt dans le cortex auditif ne dissocient pas les cibles détectées des cibles manquées (Gutschalk et al., 2008; Königs and Gutschalk, 2012; Prilop and Gutschalk, 2017). La réponse négative ARN évoquée par les cibles peut-être observée dans le cortex auditif gauche et droit, mais l'équilibre inter-hémisphérique montre une dépendance constante de l'oreille de présentation ou de la latéralisation par les différences de temps interaurales (Königs and Gutschalk, 2012; Prilop and Gutschalk, 2017).

Dans notre cas, les stimuli auditifs ont été présentés de manière diotique aux deux oreilles. En effet, nous n'avons pas cherché à étudier spécifiquement la latéralisation hémisphérique de la composante ARN. Il est donc cohérent de voir apparaître de telles formes d'ondes au niveau des deux lobes temporaux. Cependant la question expérimentale de la latéralisation hémisphérique de l'ARN devrait être plus précisément étudiée au niveau spatial et temporel, comme on peut l'observer sur la Figure 5.10 au niveau de l'électrode C5 pour la tonalité B1, plusieurs composantes négatives sont visibles. En fait, on voit que ces formes d'ondes de potentiel négatif se concentrent à un niveau antérieur de l'aire temporale et on observe aucun autre pattern similaire sur les électrodes situées plus en arrière. Dans notre cas, cela pourrait suggérer que la perception consciente de la cible auditive, reflétée par le report après la perception de la deuxième tonalité cible perçue (B1), soit associée à des variations de l'activité cérébrale au niveau de la zone fronto-centro-temporale, vraisemblablement incluse dans le lobe temporal et plus précisément au niveau du cortex auditif.

Les résultats de cette analyse montrent donc que de larges formes d'ondes négatives peuvent être observées dans des aires cérébrales situées au niveau des cortex auditifs sur la première tonalité avant le report perceptif du sujet. Nous apportons ici un nouvel argument expérimental permettant de considérer la composante ARN comme un corrélat neuronal EEG de la perception consciente d'un signal auditif. Il est par ailleurs possible de considérer la composante ARN comme un indice de l'intégration locale des caractéristiques du stimulus à la conscience du sujet. Cette intégration à une échelle locale pourrait dès lors être la conséquence de boucles de traitements récurrents ayant pour fonction de réduire l'incertitude vis-à-vis des caractéristiques statistiques des informations auditives présentées.

L'une des premières étapes critiques des processus associés à la perception des sons dans l'environnement acoustique est l'encodage de l'information en un code neural robuste qui permet un traitement subséquent efficient dans le système auditif (Lewicki, 2002). Cet encodage réalisé tout au long de la structure de traitement de l'information auditive pourrait aboutir à une émergence des formes d'ondes ARN à l'échelle cérébrale macroscopique. Il est intéressant de noter également que le planum temporal, situé sur la face supérieure du gyrus temporal supérieur et postérieur au gyrus de Heschl, usuellement impliqué dans le traitement auditif (Nakada et al., 2001) et dans le traitement lexical du langage (Boo-kheimer, 2002) ait montré une relation entre l'activité neuronale et les demandes énergétiques liées à une augmentation de l'entropie des signaux auditifs présentées chez l'humain (Overath et al., 2007).

Overath et al. (2007) ont montré qu'une telle relation se produit dans un mécanisme d'encodage efficace utilisant moins de ressources computationnelles lorsque moins d'informations sont présentes dans le signal et que le planum temporal est un centre neuronal fonctionnel demandant moins de ressources computationnelles pour encoder des signaux redondants par rapport à ceux qui ont une entropie élevée. De cette manière, si l'ARN est le reflet d'une telle structure de traitements récurrents liée à la perception auditive consciente, alors notre analyse serait un argument en faveur des modèles théoriques de la conscience basés sur le traitement récurrent de l'information au sein de zones cérébrales locales (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006). La composante ARN serait alors un indicateur caractéristique des différents traitements récurrents de l'information au sein des — ou en relation avec les — zones usuellement impliquées dans l'intégration des propriétés acoustiques des stimuli auditifs.

En outre, l'analyse par modélisation causale dynamique de Giani et al. (2015) suggère que l'ARN caractériserait la ségrégation des flux auditifs en étant associée à des changements dans la connectivité intrinsèque des cortex auditifs. Une détection réussie du signal cible pourrait reposer sur un traitement récurrent entre les zones corticales auditives et pariétales d'ordre supérieur et ainsi porter la réponse ARN à

un niveau de signature caractéristique de la conscience perceptive auditive. Dans notre analyse, on reporte que les formes d'ondes ARN sont localisées sur des parties relativement latérales des cortex auditifs, chevauchant les zones cérébrales frontales et centrales. Il est nécessaire de compléter ces recherches sur la façon dont la conscience perceptive dans le MI émerge dans une cascade complexe de traitement neuronal qui s'accumule sur plusieurs tonalités cibles au sein de diverses zones cérébrales et notamment au sein du réseau fronto-temporo-pariétal et de ses différentes connexions (Demertzi et al., 2013; Dykstra et al., 2017a; Eklund, 2019; Eriksson et al., 2007; Eriksson, 2017; Giani et al., 2015; Wiegand et al., 2018).

La composante P300 a été traditionnellement considéré comme un corrélat neuronal présumé de la perception consciente (Dehaene et al., 2006; Del Cul et al., 2007; Sergent and Dehaene, 2004; Sergent et al., 2005). Elle est considérée comme un indice du traitement intégratif global à un haut niveau des caractéristiques du stimulus et donc reliant la conscience du stimulus à la perception du sujet. Il a été montré que la P300 était plus grande et avait une latence plus courte pour les tonalités détectées. Dans leur étude, Giani et al. (2015) ont trouvé que la perception consciente augmentait les amplitudes de la P300 de manière significative pour les deux tonalités de la cible. Les auteurs ont alors suggéré qu'avec la P300 comme marqueur de la perception consciente, percevoir la paire de tonalités cibles devrait reposer sur un traitement récurrent entre les zones corticales auditives et pariétales. Dans leurs analyses, Dykstra et al. (2016) ont trouvé une large composante P300 pour les cibles détectées, associée à des générateurs dans les cortex temporo-frontal et temporo-latéral.

Dans notre étude, les résultats ont montré un effet de la perception auditive consciente en fonction de la tonalité sur les valeurs d'amplitude de la P300 pour les quatre électrodes d'intérêts (FCz, Fz, CPz et Pz) dans une fenêtre temporelle de 250 – 350 ms. Pour ces quatre électrodes, la perception consciente de la cible a significativement augmenté les valeurs d'amplitude de la P300 de la première tonalité avant la détection (B1) dans cet intervalle 250 – 350 ms. Cela pourrait suggérer que la composante P300 serait liée à l'intégration des caractéristiques de la cible, ce qui s'observe donc par une augmentation de son amplitude sur le vertex à l'approche du report perceptif par le sujet. Certaines études récentes viennent cependant contredire ce fait en considérant la P300 plutôt comme un processus post-perceptuel plutôt que comme un processus d'intégration consciente (Cohen et al., 2020; Fishman et al., 2021; Pitts et al., 2014b,a; Tsuchiya et al., 2015).

Finalement, lors de la présentation d'une cible auditive composée de 10 tonalités intégrée dans un masqueur multi-tonalités, seule la première tonalité (B1) avant la détection pour les cibles détectées a suscité une composante ARN dans la fenêtre temporelle 250 – 350 ms sur trois électrodes (C5, F6 et F7) localisées dans les cortex auditifs droit et gauche ainsi qu'une composante P300 sur quatre électrodes localisées dans une aire sagittale (FCz, Fz, CPz et Pz) dans la fenêtre temporelle 250 – 350 ms chez le sujet adulte. Par conséquent, à partir des résultats de cette analyse, la perception auditive consciente peut être associée à l'amplification des potentiels des composantes ARN et P300, principalement pour la première tonalité avant le report perceptif du sujet, ce qui correspondrait donc à la deuxième tonalité qu'il ait perçu. Sur la base de ces premiers éléments, la composante ARN serait plus à même que la composante P300 d'être un indicateur pertinent du signal EEG pour indiquer la perception auditive consciente.

## 5.4 Contenu informationnel et complexité de l'EEG dans le MI

Dans un second temps, nous avons cherché à caractériser le contenu informationnel et la complexité du signal neuronal en lien avec la perception auditive consciente d'un flux de tonalités cible sous MI. Nous avons montré dans la première partie que certains algorithmes de mesures d'entropie et de complexité des signaux neurophysiologiques ont permis d'obtenir une caractérisation des états de conscience (Curley et al., 2018; Engemann et al., 2018, 2020; King, 2014; Liang et al., 2015b; Sitt et al., 2014). En outre, plusieurs de ces algorithmes sont désormais utilisables dans le cadre de la caractérisation des contenus de conscience. Ces signatures neuronales permettent de : i) fournir de l'information sur la neurodynamique cérébrale et sur les contenus neuronaux associés aux percepts conscients ; et ii) caractériser le déroulement temporel des processus et des mécanismes à l'œuvre lors de la perception consciente.

Dans le cadre d'un protocole de MI, ce déroulement temporel associé à la conscience de la cible correspond à la construction progressive d'un percept qui peut être envisagé comme une cascade de traitements de l'information à plusieurs échelles spatio-temporelles de l'activité cérébrale. Puisque les aires cérébrales frontales, temporales et pariétales ont des degrés d'implication différents au sein des réseaux cérébraux associés aux processus conscients (Dehaene and Changeux, 2011; Eriksson et al., 2007; Wiegand et al., 2018), il est nécessaire de mieux comprendre comment les caractéristiques statistiques des signaux qui en sont issus s'en trouvent modifiées lors de la perception consciente. À partir de ces observations, nous avons cherché à comprendre dans quelle mesure l'évolution du contenu informationnel et de la complexité de l'activité neuronale associée aux signaux EEG issus des aires frontales, temporales et pariétales peut nous informer sur la perception consciente de tonalités cibles au sein d'un masqueur multi-tonalités.

En devenant perceptible pour le sujet, la cible auditive provoquerait vraisemblablement une modification du contenu informationnel et de la complexité intrinsèque du signal EEG, comme on s'attend à ce que le signal neurophysiologique enregistré à la surface du scalp présente une variation de ses propriétés statistiques qui soit révélatrice de changements du transfert d'information dans les populations neuronales sous-jacentes. En présentant une telle différenciation lors de la perception auditive consciente, cela pourrait représenter un indice utile pour la caractérisation de l'accès conscient.

Au delà de cette différenciation, la structure des patterns dynamiques associés à la variation des contenus d'information et de complexité peut nous renseigner sur l'indication de la conscience perceptive. Comme nous l'avons vu précédemment, de tels indices se montreraient pertinents pour l'implémentation de technologies de monitoring neuroadaptatives permettant la présentation de neurofeedbacks. Ce type de variations n'a pas été montré jusqu'à présent dans des situations de MI. Ainsi, nous avons étudié l'évolution de différentes caractéristiques de contenu informationnel et de complexité des signaux EEG en lien avec la dynamique autour de la perception consciente de la cible auditive sous MI.

Une perception réussie de la cible pourrait être supportée par une augmentation de l'information contenue dans les signaux neuronaux associés à un réseau cérébral fronto-temporo-pariétal fonctionnel (Demertzi et al., 2013; Eklund, 2019; Eriksson et al., 2007; Eriksson, 2017; Giani et al., 2015; Wiegand et al., 2018). La conscience perceptive serait alors liée à des fluctuations du contenu en information du signal neuronal localement disponible et observable à l'échelle EEG macroscopique. De la même manière, on pourrait supposer que la structure de complexité associée au signal neuronal lors de la perception consciente serait différente de celle observée lorsque la cible auditive n'a pas atteint la conscience. Ainsi, une cible détectée serait susceptible d'augmenter le degré de complexité au sein des signaux EEG issus de ce réseau fronto-temporo-pariétal. De plus, dans le cadre de la caractérisation de la dynamique de la construction du percept conscient, on pourrait s'attendre à observer une augmentation progressive du contenu informationnel et du degré de complexité associés aux signaux neuronaux issus de ce réseau lors de la construction du percept auditif. Pour tester ces hypothèses, nous avons utilisé i) des algorithmes permettant le calcul de mesures d'entropie et de complexité du signal neuronal et ii) une approche par agrégation des électrodes EEG (voir Section 5.1.4).

### 5.4.1 Prétraitement et agrégation des électrodes

Les mêmes données EEG issues de la tâche de MI (voir Section 5.1) ont été utilisées dans le cadre de cette analyse. Afin de caractériser la dynamique des caractéristiques du signal EEG sous-jacente à la construction du percept auditif pendant la tâche de perception auditive, un sur-échantillonnage des valeurs du signal EEG a été réalisé. En effet, bien que nous ayons réussi à cibler des combinaisons de paramètres adéquates pour favoriser un décours temporel spécifique, certaines mesures d'information et de complexité sont largement dépendantes du nombre d'échantillons temporels entrant dans le calcul de leur estimateur. Dans cette analyse, nous avons donc du procéder à un tel sur-échantillonnage des valeurs du signal afin de permettre l'obtention des valeurs de mesures pour le décours temporel étudié.

Le signal de base échantillonné par le système à 1000 Hz a ensuite été sur-échantillonné à 4000 Hz afin d'obtenir 24000 échantillons temporels (6 secondes à 4000 Hz). Nous avons ainsi obtenu un fenêtrage temporel des signaux EEG composé de 12 fenêtres temporelles de 1000 points de données chacune (24000 points de données au total : 12000 avant la détection et 12000 après la détection). De cette manière, les mesures d'entropie et de complexité ont pu être calculées sur chacune des fenêtres de 1000 échantillons temporels et une valeur de la mesure a ainsi été obtenue pour chaque fenêtre. Un nombre de 1000 échantillons temporels est une quantité suffisante usuellement utilisée dans la littérature pour les mesures de complexité (Bruhn et al., 2000; Pincus, 1991). En fait, puisque nous avons cherché à étudier la dynamique de l'activité cérébrale autour de la perception consciente et de son absence, nous avons souhaité obtenir suffisamment de fenêtres temporelles pour le calcul des mesures. En sur-échantillonnant le signal, cela nous a permis d'obtenir 12 fenêtres de 1000 points avant la détection/non-détection et 12 fenêtres de 1000 points après la détection/non-détection. Ainsi, nous avons ensuite pu obtenir les estimations fiables des mesures d'entropie et de complexité pour chacune de ces fenêtres temporelles, ce qui n'aurait pas été possible avec un échantillonnage plus bas du signal.

Les mêmes procédures de traitement du signal EEG qu'à la Section 5.1 ont été appliquées ici (filtres non-causaux passe-bas (80 Hz) et passe-haut (1 Hz), rejet des artefacts, ICA, autoreject et inspection visuelle). Comme indiqué dans la Section 5.1.5, afin de permettre l'étude de la dynamique autour de la détection par une approche comparative, nous avons utilisé comme référence temporelle les temps de détection des sujets pour les détections correctes et le temps de détection moyen des sujets pour les détections manquées (*i.e.*, 3.4 s). Le signal prétraité était ensuite segmenté en deux fenêtres de 3 secondes : l'une avant («Before») la référence  $[-3s : 0s]$ , et l'autre après («After») la référence  $[0s : +3s]$ . Nous avons donc obtenu quatre époques EEG qui ont été étiquetées : «Epoch Before Hit», «Epoch After Hit», «Epoch Before Miss» et «Epoch After Miss» (voir Figure 5.2 Droite).

Les valeurs des mesures d'entropie et de complexité ont été agrégées topographiquement pour les analyses statistiques en utilisant la moyenne arithmétique de l'ensemble des électrodes d'un cluster pour obtenir huit zones corticales par hémisphère (Grabner and De Smedt, 2012) : AF pour Antéro-Frontale, F pour Frontale, FC pour Fronto-Centrale, C pour Centrale, CP pour Centro-Pariétale, P pour Pariétale, PO pour Pariéto-Occipitale et T pour Temporale (Figure 5.1 Droite). La neuvième zone corticale correspondait à une zone sagittale (électrodes AFz, Fz, FCz, Cz, CPz, Pz, POz et Oz).

### 5.4.2 Analyses statistiques

L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R (R Core Team, 2021). Les mesures d'entropie et de complexité ont été analysées à l'aide de modèles à effets mixtes avec la bibliothèque `lme` (Bates et al., 2007). Six facteurs ont été employés : Détection (cible détectée/manquée), Condition (avant/après la détection/non-détection), Cluster (AF / F / FC / C / CP / P / PO / T / S), Électrode (d'un Cluster spécifique), Fenêtre (22, 11 avant, 11 après), Sujet (20). Le facteur Électrode et le facteur Fenêtre sont des facteurs emboîtés respectivement dans les facteurs Cluster et Condition. Dans toutes les analyses, les facteurs expérimentaux (*i.e.*, la détection, la condition, le cluster, l'électrode, la fenêtre) ont été traités comme des variables à effet fixe et l'Id. Sujet a été traité comme un effet aléatoire pour le paramètre d'intercept.

D'abord, nous avons réalisé une première analyse par modèle linéaire à effets mixtes de sorte à étudier les effets des facteurs détection, condition et cluster sur les valeurs de mesure (formule R :  $Mesure \sim Détection * Condition * Cluster + 1|Sujet$ ). L'objectif était d'étudier l'effet de la perception consciente de la cible auditive sur les valeurs des différentes mesures avant et après la référence et au sein des différentes zones cérébrales d'intérêts sur la base des valeurs agrégées. Cette première analyse nous a permis de sélectionner des zones cibles spécifiques pour étudier l'effet de la perception consciente plus précisément à l'échelle spatiale des clusters.

Ensuite, nous avons réalisé une deuxième analyse par modèle linéaire à effets mixtes afin d'étudier les effets associés au facteur électrode de ces zones cérébrales cibles. L'objectif était, cette fois, d'étudier l'effet de la perception consciente de la cible auditive sur les valeurs des différentes mesures avant et après la référence pour les électrodes appartenant à un cluster cérébral spécifique (formule R :  $Mesure \sim Détection * Condition * Électrode du Cluster + 1|Sujet$ ).

Enfin, nous avons réalisé une troisième analyse par modèle linéaire à effets mixtes pour étudier la dynamique de la construction du percept dans les zones cérébrales cibles. Sur la base des valeurs de mesures issues du découpage par fenêtres temporelles autour de la référence, nous avons cherché à étudier l'effet de la perception consciente de la cible auditive sur la dynamique temporelle des mesures au sein des clusters d'intérêts (formule R :  $Mesure \sim Detection * Fenetre + 1|Sujet$ ).

À chaque fois, des analyses de la variance ont été effectuées pour tester le modèle nul par rapport au modèle à effet mixte correspondant et les différents modèles ont tous été vérifiés sur la base de leurs résidus. Ensuite, une ANOVA a été réalisée sur le modèle à effets mixtes afin d'évaluer les effets et les interactions de chaque facteur expérimental sur la valeur de la mesure donnée. Dans le cas d'effets statistiques de facteurs et de leurs interactions, nous avons étudié les comparaisons appariées en utilisant les moyennes marginales estimées implémentées dans la bibliothèque R `emmeans` (voir Section 4.1.5).

### 5.4.3 Algorithmes de calcul des mesures d'entropie et de complexité

Dans la Section 2.1, nous avons présenté les différentes caractéristiques de contenu informationnel et de complexité ainsi que certaines des études les ayant utilisées pour caractériser les états de conscience. Nous présentons ici les algorithmes permettant l'estimation des différentes caractéristiques employées. Toutes les mesures d'entropie et de complexité ont été estimées à l'aide de procédures écrites en Python (Van Rossum et al., 2007), basées sur les modules `antropy`, `pyEntropy` et `pyEEG` (Bao et al., 2011).

#### 5.4.3.1 Mesures d'entropie

##### Entropie spectrale

L'entropie spectrale **SpEn** est un marqueur de complexité caractérisant l'irrégularité d'un signal temporel  $x_t$  (Inouye et al., 1991). Elle est définie comme l'entropie de Shannon de la densité de puissance spectrale des données et peut être définie comme suit :

1. Calculer le spectre  $X(\omega_i)$  du signal.
2. Calculer la densité de puissance spectrale du signal via le carré de son amplitude et normaliser par le nombre de bins  $N$  défini.

$$P(\omega_i) = \frac{1}{N} |X(\omega_i)|^2 \quad (5.1)$$

3. Normaliser la densité de puissance spectrale calculée de façon à ce qu'elle puisse être considérée comme une fonction de masse de probabilité :

$$p_i = \frac{P(\omega_i)}{\sum_i P(\omega_i)} \quad (5.2)$$

4. **SpEn** peut ensuite être calculée en utilisant la formule standard de l'entropie de Shannon.

$$\mathbf{SpEn} = - \sum_{i=1}^n p_i \log p_i \quad (5.3)$$

##### Entropie approximée

L'entropie approximée **ApEn** est un marqueur de complexité caractérisant la régularité dans les fluctuations des données d'un signal temporel  $x_t$  (Pincus et al., 1991; Pincus, 1991). Elle dépend de plusieurs paramètres dont les principaux sont le seuil de tolérance  $r$ , sous lequel une récurrence est trouvée (également appelé niveau de filtrage), la longueur du vecteur de données considérées  $m$  (également appelée dimension d'intégration, voir Kantz and Schreiber (2004)) et la durée  $T$  de fenêtre temporelle.

L'entropie approximée **ApEn** est définie de la manière suivante : la série temporelle est intégrée dans un espace de phase<sup>1</sup> de vecteurs  $X_i$  de coordonnées retardées (appelées phases) :

$$X_i = [x_i, x_{i-1}, \dots, x_{i-m+1}] \quad (5.4)$$

où  $x_i$  est le  $i$ ème échantillon de la série temporelle étudiée. L'intégrale de corrélation  $C_i^m(r)$  indique la probabilité que le vecteur intégré  $X_i$  soit similaire à d'autres vecteurs à l'intérieur d'un seuil  $r$  :

1. Dans la théorie des systèmes dynamiques, un espace des phases est un espace mathématique dans lequel tous les états possibles d'un système sont représentés ; chaque état possible correspondant à un point unique dans l'espace des phases. Un espace de phase est un espace multidimensionnel, dont chaque axe représente un degré de liberté du système. Chaque état du système ou combinaison de valeurs des variables d'état du système, est représenté par un point dans l'espace multidimensionnel. L'évolution dans le temps de l'état du système trace un chemin (une trajectoire) dans cet espace multidimensionnel.

$$C_i^m(r) = \frac{N_i^r}{N - m}, \quad i = 1, \dots, N - m + 1 \quad (5.5)$$

où  $N$  est le nombre d'échantillons de données et  $N_i^r$  est le nombre de vecteurs dont la distance à  $X_i$  est inférieure à  $r$ . La norme  $L_\infty$  est choisie comme définition de la distance (*i.e.*, la distance maximale entre des paires d'éléments de l'ensemble des vecteurs).

Ainsi, la définition de l'intégrale de corrélation  $C_i^m(r)$  nécessite de compter le nombre de récurrences  $N_i^r$  de la trajectoire vers des points proches de  $X_i$  et de le diviser par le nombre de paires possibles en estimant ainsi le pourcentage de points voisins de  $X_i$  (*i.e.*, la probabilité que la trajectoire ait des récurrences<sup>2</sup> proches d'elle). Finalement, l'entropie approximée **ApEn** est définie à partir du degré moyen de similarité  $\phi^m(r)$  calculé sur la base de l'intégrale de corrélation pour deux dimensions d'intégration  $m$  et  $m + 1$  :

$$\mathbf{ApEn} = \phi^m(r) - \phi^{m+1}(r) \quad (5.6)$$

où

$$\phi^m(r) = \frac{1}{(N - m + 1)} \sum_{i=1}^{N-m+1} \log C_i^m(r) \quad (5.7)$$

Le nombre de récurrences est plus élevé dans la dimension inférieure. En effet, en augmentant la dimension de  $m$  à  $m + 1$ , un élément est ajouté aux vecteurs. Cela signifie que les récurrences en dimension  $m + 1$  sont également des récurrences en dimension  $m$ . Il peut arriver que deux vecteurs proches en dimension  $m$  ne soient pas voisins en dimension  $m + 1$ , signifiant que les derniers éléments ajoutés aux deux vecteurs sont plus éloignés que le seuil de tolérance  $r$ .

L'entropie approximée **ApEn** est donc plus élevée lorsque la probabilité que les trajectoires divergent est plus grande. En effet, le logarithme dans la définition de  $\phi^m(r)$  est monotone, de sorte que l'entropie augmente si le nombre de récurrences diminue lorsque la dimension d'intégration est augmentée (de  $m$  à  $m + 1$ ). L'entropie approximée est ainsi largement influencée par la longueur des données  $N$ , le seuil de tolérance  $r$  et la dimension d'intégration  $m$  et les valeurs suivantes ont été recommandées :  $N = 1000$ ,  $r$  allant de 0.1 à 0.25 % de l'écart-type du signal et  $m = 2 - 3$  (Bruhn et al., 2000; Pincus, 1991).

### Entropie échantillonnée

L'entropie échantillonnée **SaEn** est un autre marqueur de complexité caractérisant, tout comme l'entropie approximée, les fluctuations des données d'un signal temporel  $x_t$  (Richman and Moorman, 2000). L'entropie approximée **ApEn** présente le biais d'inclure de potentiels modèles d'auto-similarité dans les données ainsi que de dépendre de la taille du jeu de données. L'entropie échantillonnée **SaEn** essaie de compenser ces biais en utilisant une procédure de calcul légèrement différente de l'entropie approximée **ApEn**. L'entropie échantillonnée **SaEn** est définie de la manière suivante :

1. Soit  $[x_1, \dots, x_N]$ , une série temporelle de longueur  $N$ ;
2. Soit  $X_i$  la série intégrée pour  $1 \leq i \leq N - m + 1$ , des vecteurs de longueur  $m$  :

$$X_i = [x_i, x_{i+1}, \dots, x_{i+m-1}] \quad (5.8)$$

3. Soit  $n_i^m(r)$ , le nombre de vecteurs  $x_j$  à une distance  $r$  des vecteurs  $x_i$ , où  $j \neq i$  et  $j = 1, \dots, N - m + 1$  afin d'exclure les modèles auto-similaires ;

---

2. L'étude des récurrences (également appelées points voisins ou correspondances) est très importante dans l'analyse non-linéaire des séries temporelles et conduit à la définition de nombreux indices de complexité et de non-linéarité.

4. Soit  $C_i^m(r)$ , qui est  $(N - m)^{-1}$  fois le nombre de  $n_i^m(r)$ , est défini comme la probabilité que tout  $x_j$  se trouve à une distance  $r$  de  $x_i$ ;
5. Soit  $\phi^m(r)$  le degré moyen de similarité pouvant être calculé comme :

$$\phi^m(r) = \frac{\sum_{i=1}^{N-m+1} \log C_i^m(r)}{N - m + 1} \quad (5.9)$$

6. De même,  $\phi^{m+1}(r)$  peut être calculé pour la dimension intégrée de  $m + 1$  :

$$\mathbf{SaEn} = -\log \frac{\phi^{m+1}(r)}{\phi^m(r)} \quad (5.10)$$

où  $\phi^m(r)$  représente la probabilité que deux séquences correspondent en dimension  $m$ , et  $\phi^{m+1}(r)$  correspond à la probabilité que deux séquences correspondent en dimension  $m + 1$ .

De cette manière, l'entropie échantillonnée **SaEn** n'inclut pas les modèles auto-similaires et ne dépend pas de la taille des données. Des valeurs de paramètres similaires à celles de l'entropie approximée **ApEn** ont été recommandées dans la littérature pour l'entropie échantillonnée **SaEn** (Wang et al., 2018; Zhang et al., 2015; Zurek et al., 2018).

### Entropie de permutation

L'entropie de permutation **PeEn** est un marqueur de complexité capturant les relations d'ordre entre les valeurs d'un signal temporel  $x_t$  associé à un système dynamique (Bandt and Pompe, 2002). Le signal temporel est transformé en une séquence de symboles discrets et l'entropie du signal est quantifiée à partir des densités de probabilité de ces symboles. La transformation est effectuée en extrayant des sous-vecteurs du signal, chacun comprenant  $m$  mesures séparées par un délai temporel fixe  $\tau$ . Comme **ApEn** et **SaEn**, l'entropie de permutation **PeEn** repose sur trois paramètres : la dimension d'intégration  $m$ , le délai d'intégration  $\tau$  et la longueur du signal  $N$ . L'entropie de permutation **PeEn** est calculée telle que :

1. Soit une série temporelle d'entrée  $[x_0, x_1, \dots, x_{N-1}]$ , et une dimension d'intégration  $m > 1$ ;
2. Pour chaque sous-séquence extraite au temps  $t$ ,  $[x_{t-(m-1)}, x_{t-(m-2)}, \dots, x_{t-1}, x_t]$ , un modèle de rangs  $\pi$  relatif à  $t$  est obtenu sous la forme  $\pi = [r_0, r_1, \dots, r_{m-1}]$ ;
3. Ce modèle de rangs est défini par un pattern d'ordre :  $x_{t-r_{m-1}} \leq x_{t-r_{m-2}} \leq \dots \leq x_{t-r_1} \leq x_{t-r_0}$ ;
4. Pour toutes les  $m!$  permutations possibles, chaque probabilité  $p(\pi)$  est estimée comme la fréquence relative de chaque motif  $\pi$  différent trouvé;
5. Une fois que toutes ces probabilités ont été obtenues, la valeur finale de l'entropie de permutation **PeEn** est donnée par :

$$\mathbf{PeEn} = -\sum_{j=0}^{m!-1} p(\pi_j) \log p(\pi_j) \quad (5.11)$$

Les valeurs de paramètres qui ont été recommandées dans la littérature pour l'entropie de permutation **PeEn** sont :  $3 \leq m \leq 7$ ,  $\tau = 1$  et  $N \gg m!$  (Bandt and Pompe, 2002; Cuesta-Frau et al., 2019).

### Entropie de décomposition en valeurs singulières

L'entropie de décomposition en valeurs singulières **SvEn** est un marqueur de complexité caractérisant la dimension des données d'un signal temporel  $x_t$  (Varshavsky et al., 2006; Banerjee and Pal, 2014) et représente un outil qui peut compléter les méthodes d'analyse non-linéaire existantes pour tester la complexité des séries temporelles (Alvarez-Ramirez and Rodriguez, 2021). Elle indique le nombre de vecteurs propres nécessaires à une explication adéquate des données associées au signal. Globalement,

l'entropie de décomposition en valeurs singulières **SvEn** est calculée à partir de la distribution des valeurs singulières d'une matrice  $M$  comprenant tous les vecteurs construits selon une procédure de délais. D'abord, on construit un vecteur de délais  $y_i$  sur la base d'un signal  $[x_1, x_2, \dots, x_n]$  tel que :

$$y_i = [x_i, x_{i+\tau}, \dots, x_{i+(m-1)*\tau}] \quad (5.12)$$

où  $\tau$  correspond au délai considéré et  $m$  à la dimension d'intégration.

On construit ensuite une matrice d'intégration  $Y$  telle que :

$$Y = [y_1, y_2, \dots, y_{N-(m-1)*\tau}]^T \quad (5.13)$$

On réalise ensuite une décomposition en valeurs singulières sur la matrice  $Y$  afin de produire  $M$  valeurs  $\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_M$ , qui vont représenter un spectre singulier de valeurs.

L'entropie de décomposition en valeurs singulières **SvEn** peut alors être définie comme :

$$\mathbf{SvEn} = - \sum_{i=1}^M \sigma_i \log \sigma_i \quad (5.14)$$

### 5.4.3.2 Mesures de complexité

#### Exposant de Hurst

L'exposant de Hurst  $\mathbf{H}$  est un marqueur de complexité caractérisant le degré de dépendance à long-terme d'un signal temporel  $x_t$  (Hurst, 1951). De nombreux estimateurs de la dépendance long-terme ont été proposés précédemment. Le plus connu parmi eux est obtenu par analyse de l'étendue de mise à l'échelle (ang : «rescaled range», noté RS) (Mandelbrot and Wallis, 1968, 1969), laquelle est basée sur les travaux de Hurst (1951). D'autres estimateurs peuvent être obtenus comme par exemple grâce à l'analyse de fluctuation à tendance retirée (ang : «detrended fluctuation analysis», notée DFA).

Pour obtenir l'exposant de Hurst, il est nécessaire d'estimer la dépendance de l'étendue de mise à l'échelle sur une durée d'observation  $n$ . Une série temporelle  $X_i : [x_1, x_2, \dots, x_n]$  de longueur totale  $N$  est divisée en un nombre de vecteurs plus courts de longueur  $n = N, \frac{N}{2}, \frac{N}{4}, \dots$ .

L'étendue de mise à l'échelle moyenne est ensuite calculée pour chaque valeur de  $n$  comme suit :

1. Calcul de la moyenne :

$$m = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i \quad (5.15)$$

2. Nouvelle série ajustée à la moyenne :

$$y_t = x_t - m \quad (5.16)$$

3. Calcul de la série déviante cumulative  $z$  :

$$z_t = \sum_{i=1}^t y_i \quad (5.17)$$

4. Calcul de l'étendue  $R$  :

$$R(n) = \max(z_1, \dots, z_n) - \min(z_1, \dots, z_n) \quad (5.18)$$

5. Calcul de la déviation standard :

$$S(n) = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - m)^2} \quad (5.19)$$

6. Calcul de l'étendue mise à l'échelle  $\frac{R(n)}{S(n)}$  et moyennage sur tous les vecteurs de longueur  $n$ .  $R(n)$  est l'étendue des premiers  $n$  écarts cumulatifs par rapport à la moyenne,  $S(n)$  leur écart-type,  $E[x]$  leur espérance et  $n$  la durée d'observation, c'est-à-dire le nombre de points de la série temporelle. L'exposant de Hurst est ensuite estimé en modélisant une loi de puissance  $E[\frac{R(n)}{S(n)}] = Cn^H$ . Cela peut être fait en traçant  $\log[\frac{R(n)}{S(n)}]$  en fonction de  $\log(n)$  et en calculant l'ajustement linéaire. La pente de la droite donne ainsi l'exposant de Hurst  $H$ .

### Exposant fractal

L'analyse de fluctuation à tendance retirée (DFA) permet de caractériser le degré d'auto-similarité statistique d'un signal  $x(t)$  en mesurant son exposant fractal  $\alpha$  (Peng et al., 1993). D'abord, la série  $x(t)$  de taille  $N$  est intégrée, en calculant pour chaque temps  $t$  l'écart cumulé par rapport à la moyenne :

$$X_t = \sum_{i=1}^t (x_i - \bar{x}) \quad (5.20)$$

où  $X_t$  est appelée somme cumulative ou "profil". Ensuite, la série intégrée  $X_t$  est segmentée en fenêtres temporelles non-chevauchantes de longueur de  $n$  échantillons chacune. Un ajustement linéaire local des moindres carrés (*i.e.*, tendance locale) est calculé dans chaque fenêtre temporelle. La série  $X_t$  est localement «détrendée» en soustrayant les valeurs théoriques données par la régression, c'est-à-dire que la tendance linéaire calculée est soustraite à la série pour une série «détrendée».  $Y_t$  indique la séquence résultante des ajustements de la droite. Pour une fenêtre temporelle de longueur  $n$  donnée, la taille caractéristique de la fluctuation pour cette série intégrée et détrendée est calculée par :

$$F(n) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{t=1}^N (X_t - Y_t)^2} \quad (5.21)$$

Ce processus est répété sur plusieurs tailles de fenêtre différentes  $n$  (en pratique, la longueur la plus courte est d'environ 10, et la plus grande  $\frac{N}{2}$ , donnant deux fenêtres adjacentes). Enfin, un graphique log-log de  $F(n)$  est construit. L'exposant fractal  $\alpha$  est estimé comme la pente de la droite ajustée au graphique log-log, laquelle indique l'auto-similarité statistique. Une loi d'échelle de la forme suivante est attendue :

$$F(n) \propto n^\alpha \quad (5.22)$$

### Dimension fractale

La dimension fractale  $D$  est un marqueur de complexité qui caractérise le degré «fractal» d'un signal en le quantifiant en tant que rapport du changement de détail par rapport au changement d'échelle (Goh et al., 2005; Klonowski et al., 2002). Lorsqu'on pense aux dimensions d'un objet, on les associe à la dimension topologique de cet objet, par exemple, une ligne a une dimension topologique de 1, un carré de 2 et un cube de 3. Cela peut être exprimé en termes de longueur de l'objet en tant que normes de dimension :  $L^1$ ,  $L^2$  et  $L^3$  pour une ligne, un carré et un cube respectivement, où l'exposant est la dimension. Cependant, la dimension topologique ne convient pas pour mesurer des dimensions d'objets fractals, nombres réels non-entiers. Au lieu de cela, la dimension de Hausdorff, qui peut être une valeur réelle

non-entière, est usuellement utilisée (Hausdorff, 1918). En géométrie fractale, où les dimensions ne sont plus des nombres entiers, des relations de mise à l'échelle peuvent être définies par une règle générale de mise à l'échelle :

$$N = \varepsilon^{-D} \quad (5.23)$$

$$\log_{\varepsilon} N = -D = \frac{\log N}{\log \varepsilon} \quad (5.24)$$

où  $N$  représente le nombre de points,  $\varepsilon$  le facteur d'échelle et  $D$  la dimension fractale.

Dans le cadre du signal EEG,  $D$  peut être obtenue en divisant le signal en plus petites sections similaires de longueur  $m$ . Il est possible d'obtenir un nombre de patterns auto-similaires  $S$  formant le signal d'origine en agrandissant chaque sous-section d'un facteur  $\varepsilon$  et en l'élevant à la puissance de la dimension  $D$ . Cela est régi par une loi de puissance exprimée comme :

$$S \propto \varepsilon^D \quad (5.25)$$

La dimension fractale classique de Hausdorff peut alors être obtenue comme :

$$D_{Hausdorff} = \frac{\log S}{\log \varepsilon} \quad (5.26)$$

$D$  mesure ainsi le taux d'addition de détails avec une échelle (*i.e.*, une résolution) accrue. Usuellement, la dimension fractale de l'EEG oscille entre 1 et 2 car elle caractérise la complexité d'un signal considéré sur un plan bidimensionnel (voltage et temps).

Higuchi (1988) a proposé un algorithme pour estimer la dimension fractale directement dans le domaine temporel. Cette méthode donne une estimation raisonnable de  $D$  dans le cas de segments de signal courts et présente un temps de calcul rapide. L'algorithme de Higuchi est tel que :

1. Soit un signal donné :  $x = \{x_1, x_2, \dots, x_N\}$  pour lequel  $k$  nouvelles courbes  $x_m^k$  sont construites comme suit :

$$x_m^k = \{x_m, x_{m+k}, \dots, x_{m+(\frac{N-m}{k}) \cdot k}\} \quad (5.27)$$

avec  $m = 1, 2, \dots, k$  où  $m$  et  $k$  sont des entiers indiquant le temps initial et le temps d'intervalle, respectivement.

2. La longueur,  $L_m(k)$  de chaque courbe  $s_m^k$  est calculée comme :

$$L_m(k) = \frac{1}{k} \left[ \left( \sum_{i=1}^{\frac{N-m}{k}} |x_{m+ik} - x_{m+(i-1)k}| \right) \cdot \frac{N-1}{k} \right] \quad (5.28)$$

3. La longueur de la courbe pour l'intervalle  $k$ ,  $L(k)$ , est calculée comme la moyenne des  $m$  courbes  $L_m(k)$  for  $m = 1, \dots, k$ . Si  $L(k) \propto k^{-D}$ , alors le signal est fractal de dimension fractale  $D$  et si  $L(k)$  est représenté graphiquement contre  $1/k$ , où  $k = 1, \dots, k_{max}$ , dans une échelle log-log, les points de données tombent sur la ligne droite de pente  $D$ .
4. Enfin, un ajustement linéaire par moindres carrés est appliqué sur les paires  $\{\log 1/k, \log L(k)\}$ , et la pente de la ligne obtenue donne l'estimation de la dimension fractale  $D$ .

Katz (1988) a proposé un algorithme dans lequel la dimension fractale peut également être obtenue directement à partir de la série temporelle. L'algorithme de Katz est basé sur le traitement suivant :

$$D = \frac{\log_{10}(L)}{\log_{10}(d)} \quad (5.29)$$

où  $L$  est la longueur totale de la série temporelle EEG définie comme le nombre de point total et  $d$  est la distance (euclidienne) entre le premier point de la série et le point qui fournit la distance la plus éloignée vis-à-vis du premier point. Afin d'outrepasser la dépendance aux unités de mesures utilisées pour le calcul, Katz (1988) a proposé une normalisation exprimée comme :

$$D_{Katz} = \frac{\log_{10}\left(\frac{L}{a}\right)}{\log_{10}\left(\frac{d}{a}\right)} \quad (5.30)$$

où  $a$  est le nombre moyen d'étapes ou distance moyenne entre les points successifs de la série. Ainsi :

$$D_{Katz} = \frac{\log_{10}(n)}{\log_{10}\left(\frac{d}{L}\right) + \log_{10}(n)} \quad (5.31)$$

Enfin, Petrosian (1995) a proposé un algorithme pouvant également être utilisé pour fournir un calcul rapide de  $D$  d'un signal en traduisant la série en une séquence binaire. Il existe plusieurs variantes de l'algorithme différant principalement par la façon dont la séquence binaire est créée. Dans un algorithme nommé Petrosian C, des échantillons consécutifs de la série temporelle sont soustraits et la séquence binaire est créée en fonction du résultat de la soustraction. Un "+1" ou "-1" est attribué à chaque résultat positif ou négatif respectivement. Dans un algorithme nommé Petrosian D, la séquence binaire est formée en attribuant un 1 pour chaque différence entre des échantillons consécutifs dans la série temporelle qui dépasse une amplitude d'une fois l'écart type et un 0 est attribué autrement.  $D$  est alors calculé comme :

$$D_{Petrosian} = \frac{\log_{10} n}{\log_{10} n + \log_{10} \left( \frac{n}{n+0.4N_{\Delta}} \right)} \quad (5.32)$$

où  $n$  est la longueur de la séquence et  $N_{\Delta}$  est le nombre de changements de signe dans la séquence binaire.

### Paramètres de Hjorth

Les paramètres de Hjorth sont des marqueurs caractérisant les propriétés statistiques d'un signal temporel  $x_t$  (Hjorth, 1970). L'activité de Hjorth représente la variance de la fonction temporelle du signal et est simplement définie comme :

$$A_{Hjorth} = Var(x_t) \quad (5.33)$$

La mobilité de Hjorth représente la fréquence moyenne du signal et est définie comme la racine carrée du ratio entre la variance de la dérivée première du signal  $x_t$  et la variance du signal  $x_t$  :

$$M_{Hjorth} = \sqrt{\frac{Var(x'_t)}{Var(x_t)}} \quad (5.34)$$

La complexité de Hjorth représente la mesure des variations fréquentielles au cours d'une période temporelle spécifique et indique comment la forme du signal est similaire à celle d'une onde sinusoïdale pure. La valeur converge vers 1 avec la similarité entre le signal et la sinusoïde :

$$C_{Hjorth} = \frac{M_{Hjorth}(x'_t)}{M_{Hjorth}(x_t)} \quad (5.35)$$

#### 5.4.4 Résultats des mesures d'entropies

Nous présentons tout d'abord les résultats obtenus pour les mesures d'entropie calculées. Ces mesures sont au nombre de cinq : Entropie spectrale **SpEn**, Entropie approximée **ApEn**, Entropie échantillonnée **SaEn**, Entropie de permutation **PeEn** et Entropie de décomposition en valeurs singulières **SvEn**. La Figure 5.12 présente les valeurs moyennes et leurs erreurs standards pour ces cinq mesures d'entropie calculées pour chacun des clusters d'électrodes. Ces valeurs ont été obtenues pour des fenêtres de 3 sec avant et des fenêtres de 3 sec après la référence temporelle. Les mesures ont été calculées à partir du signal issu de chaque électrode. Ensuite, ces mesures ont été agrégées de manière topographique en utilisant la moyenne arithmétique de l'ensemble des électrodes d'un cluster. Ainsi, cela rendait une valeur de mesure par électrode et une valeur de mesure par cluster.

Nous avons représenté sur la Figure 5.12 les différentes valeurs des mesures par cluster de manière ordonnée par amplitude. On observe que le cluster fronto-central exprime les valeurs les plus élevées pour l'ensemble des cinq mesures d'entropie lorsque la cible est détectée par le sujet. Le cluster temporal et frontal présentent ensuite les valeurs les plus élevées. Au contraire, les valeurs les plus faibles sont observées pour les clusters pariétal et sagittal principalement. La variabilité au sein du cluster fronto-central est la plus haute à la fois pour les conditions avant et après pour les cinq mesures.

Ainsi, un premier modèle linéaire à effets mixtes a été ajusté pour étudier l'effet des facteurs détection, condition et cluster sur les valeurs des mesures d'entropie (formule R : Mesure d'entropie  $\sim$  Détection \* Condition \* Cluster + 1|Sujet). La Table 5.4 reporte les résultats des analyses statistiques des modèles linéaire à effets mixtes pour le modèle simple réalisées sur les mesures d'entropie avant et après la référence.

Les effets significatifs mis en évidence par l'analyse de variance sont :

- pour l'entropie spectrale **SpEn** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 6.64, p = 0.01, \eta^2 = 0.01$ );
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 51.21, p < .001, \eta^2 = 0.39$ );
  - l'interaction entre la détection et le cluster est significative et faible ( $F(8) = 2.82, p = 0.004, \eta^2 = 0.03$ );
- pour l'entropie approximée **ApEn** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 7.94, p = 0.005, \eta^2 = 0.01$ );
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 49.65, p < .001, \eta^2 = 0.38$ );
  - l'interaction entre la détection et le cluster est significative et moyenne ( $F(8) = 9.61, p < .001, \eta^2 = 0.11$ );
- pour l'entropie échantillonnée **SaEn** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et très faible ( $F(1) = 5.54, p = 0.019, \eta^2 = 8.49 \times 10^{-3}$ );
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 46.06, p < .001, \eta^2 = 0.36$ );
  - l'interaction entre la détection et le cluster est significative et moyenne ( $F(8) = 7.88, p < .001, \eta^2 = 0.09$ );
- pour l'entropie de permutation **PeEn** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et moyen ( $F(1) = 91.16, p < .001, \eta^2 = 0.12$ );
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 147.72, p < .001, \eta^2 = 0.65$ );
  - l'interaction entre la détection et la condition est significative et très faible ( $F(1) = 4.54, p = 0.034, \eta^2 = 6.97 \times 10^{-3}$ );
  - l'interaction entre la détection et le cluster est significative et importante ( $F(8) = 76.56, p < .001, \eta^2 = 0.49$ );
- pour l'entropie de décomposition en valeurs singulières **SvEn** :
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 46.04, p < .001, \eta^2 = 0.36$ );

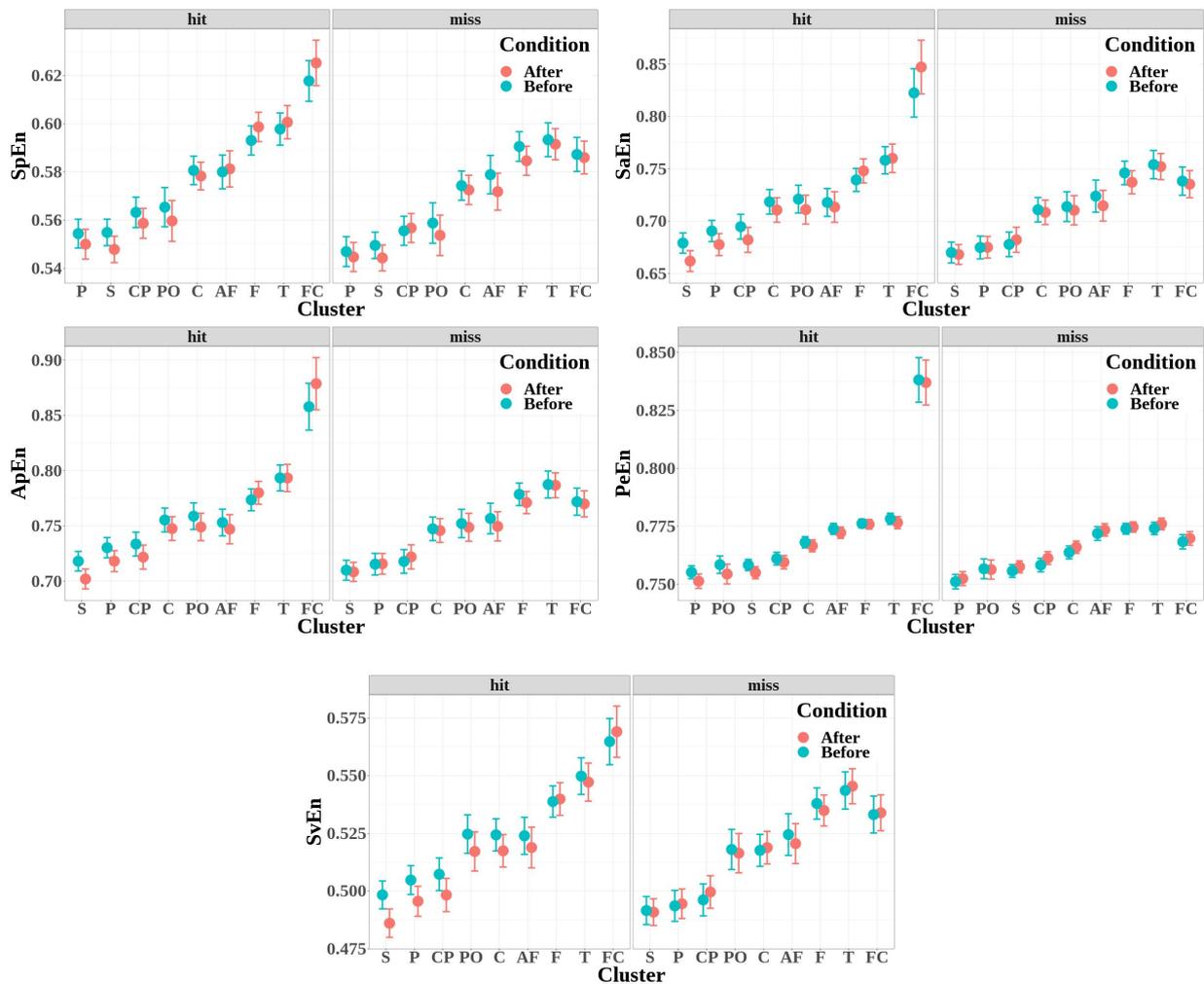


FIGURE 5.12 – Valeurs moyennes et barres d’erreur standard des mesures d’entropie calculées pour chacun des clusters (AF : Antéro-Frontal, F : Frontal, FC : Fronto-Central, C : Central, CP : Centro-Pariétal, P : Pariétal, PO : Pariéto-Occipital, T : Temporal et S : Sagittal) avant et après la détection (hit, en rouge clair) ou la non-détection (miss, en bleu clair) de la cible. Les mesures ont été calculées à partir de chaque électrode du cluster puis obtenues par agrégation topographique des valeurs. Globalement, le cluster fronto-central exprime les valeurs les plus élevées pour les cinq mesures d’entropie lorsque la cible est détectée (hit) par le sujet.

— l’interaction entre la détection et le cluster est significative et faible ( $F(8) = 2.70$ ,  $p = 0.006$ ,  $\eta^2 = 0.03$ ).

En résumé, dans le modèle Détection \* Condition \* Cluster + 1|Sujet, le facteur cluster et l’interaction détection \* cluster ont tous les deux montré des effets significatifs sur toutes les mesures d’entropie mais l’interaction condition \* détection \* cluster n’a pas d’effet significatif sur les mesures d’entropie. Du fait de l’effet significatif de l’interaction détection \* cluster sur les mesures d’entropie, nous avons cherché une éventuelle différence entre ces clusters. Les résultats des comparaisons multiples, montrent une augmentation des valeurs de mesure d’entropie dans le cluster fronto-central pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées pour :

TABLE 5.4 – Table des résultats des analyses statistiques du modèle linéaire à effets mixtes Détection \* Condition \* Cluster + 1 | Sujet réalisées sur les mesures d'entropie avant et après la référence temporelle. Seuls les résultats des analyses des facteurs principaux et de leurs interactions sont reportés. Les résultats des comparaisons multiples pertinentes pour nous sont reportées directement dans le texte.

Mesure d'entropie ~ Détection * Condition * Cluster + 1   Sujet								
	Measure	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	Sign.
<b>Détection</b>								
	<i>SpEn</i>	0.004	0.004	1	647	6.644	0.010	**
	<i>ApEn</i>	0.016	0.016	1	647	7.937	0.005	**
	<i>SaEn</i>	0.014	0.014	1	647	5.540	0.019	*
	<i>PeEn</i>	0.012	0.012	1	647	91.162	<.0001	***
	<i>SvEn</i>	0.001	0.001	1	647	1.653	0.199	
<b>Condition</b>								
	<i>SpEn</i>	0.001	0.001	1	646	1.091	0.297	
	<i>ApEn</i>	0.002	0.002	1	647	0.846	0.358	
	<i>SaEn</i>	0.002	0.002	1	647	0.685	0.408	
	<i>PeEn</i>	0.000	0.000	1	647	0.124	0.725	
	<i>SvEn</i>	0.001	0.001	1	646	1.637	0.201	
<b>Cluster</b>								
	<i>SpEn</i>	0.266	0.033	8	646	51.210	<.0001	***
	<i>ApEn</i>	0.793	0.099	8	647	49.651	<.0001	***
	<i>SaEn</i>	0.907	0.113	8	647	46.062	<.0001	***
	<i>PeEn</i>	0.152	0.019	8	647	147.722	<.0001	***
	<i>SvEn</i>	0.285	0.036	8	646	46.043	<.0001	***
<b>Détection * Condition</b>								
	<i>SpEn</i>	0.000	0.000	1	646	0.421	0.517	
	<i>ApEn</i>	0.000	0.000	1	647	0.080	0.778	
	<i>SaEn</i>	0.000	0.000	1	647	0.003	0.957	
	<i>PeEn</i>	0.001	0.001	1	647	4.539	0.034	*
	<i>SvEn</i>	0.001	0.001	1	646	1.488	0.223	
<b>Détection * Cluster</b>								
	<i>SpEn</i>	0.015	0.002	8	646	2.817	0.004	**
	<i>ApEn</i>	0.154	0.019	8	647	9.611	<.0001	***
	<i>SaEn</i>	0.155	0.019	8	647	7.883	<.0001	***
	<i>PeEn</i>	0.079	0.010	8	647	76.564	<.0001	***
	<i>SvEn</i>	0.017	0.002	8	646	2.696	0.006	**
<b>Condition * Cluster</b>								
	<i>SpEn</i>	0.001	0.000	8	646	0.253	0.980	
	<i>ApEn</i>	0.005	0.001	8	647	0.291	0.969	
	<i>SaEn</i>	0.006	0.001	8	647	0.294	0.968	
	<i>PeEn</i>	0.000	0.000	8	647	0.131	0.998	
	<i>SvEn</i>	0.001	0.000	8	646	0.186	0.993	
<b>Détection * Condition * Cluster</b>								
	<i>SpEn</i>	0.001	0.000	8	646	0.269	0.976	
	<i>ApEn</i>	0.007	0.001	8	647	0.421	0.909	
	<i>SaEn</i>	0.009	0.001	8	647	0.464	0.882	
	<i>PeEn</i>	0.000	0.000	8	647	0.062	1.000	
	<i>SvEn</i>	0.001	0.000	8	646	0.240	0.983	

- **SpEn** ( $t = 4.71, p < .001$ );
- **ApEn** ( $t = 8.70, p < .001$ );
- **SaEn** ( $t = 7.88, p < .001$ );
- **PeEn** ( $t = 24.72, p < .001$ ) et
- **SvEn** ( $t = 4.54, p < .001$ ).

À partir de ces résultats, nous avons cherché à obtenir plus de précisions sur la localisation topographique des variations d'entropie du cluster fronto-central. Nous avons ajusté un second modèle linéaire à effets mixtes pour étudier l'effet des facteurs détection, condition et électrodes sur les valeurs des mesures d'entropie (formule R : Mesure d'entropie ~ Détection \* Condition \* Électrode Cluster FC + 1 | Sujet). La Figure 5.13 présente les valeurs moyennes et barres d'erreur standard des mesures d'entropie calculées pour chacune des électrodes du cluster fronto-central avant et après le temps de référence. On observe que les valeurs des mesures d'entropie au sein du cluster fronto-central augmentent progressivement avec la latéralité pour les cibles détectées. Les électrodes fronto-centrales FC5 et FC6 expriment les valeurs les

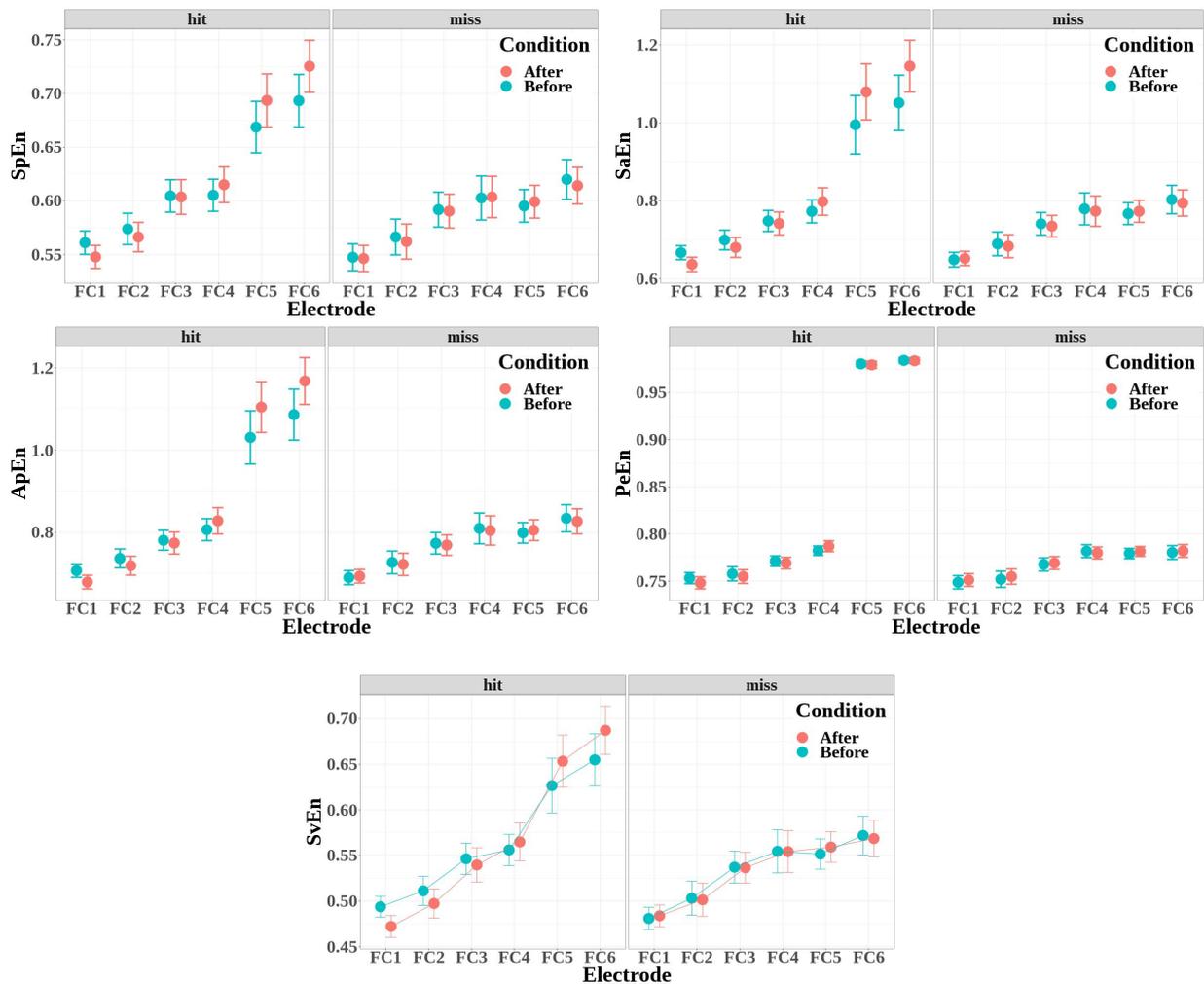


FIGURE 5.13 – Valeurs moyennes et barres d’erreur standard des mesures d’entropie calculées pour chacune des électrodes du cluster fronto-central (FC1, FC2, FC3, FC4, FC5 et FC6) avant et après la référence temporelle. Les électrodes fronto-centrales FC5 et FC6 montrent les valeurs les plus élevées lorsque la cible a été détectée par le sujet.

plus élevées tandis que les électrodes plus centrales, FC1 et FC2, montrent les valeurs les plus faibles. On voit également que la variabilité est la plus élevée pour les deux électrodes FC5 et FC6 pour les cibles détectées à la fois avant et après la détection. La Table 5.5 reporte les résultats des analyses statistiques par modélisation linéaire à effets mixtes pour ce deuxième modèle.

L’analyse de variance du modèle montre que l’interaction entre la détection et l’électrode est significative et importante pour :

- **SpEn** ( $F(5) = 15.75, p < .001, \eta^2 = 0.16$ );
- **ApEn** ( $F(5) = 40.03, p < .001, \eta^2 = 0.32$ );
- **SaEn** ( $F(5) = 31.50, p < .001, \eta^2 = 0.27$ );
- **PeEn** ( $F(5) = 1118.77, p < .001, \eta^2 = 0.93$ ) et
- **SvEn** ( $F(5) = 15.79, p < .001, \eta^2 = 0.16$ ).

Les analyses par comparaisons multiples ont permis d’observer une augmentation significative des valeurs de mesure pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées sur l’électrode FC5 pour :

TABLE 5.5 – Tables des résultats des analyses statistiques du modèle linéaire à effets mixtes Détection \* Condition \* Électrodes Cluster FC + 1 | Sujet réalisées sur les mesures d'entropie avant et après la référence.

Mesure d'entropie ~ Détection * Condition * Électrodes Cluster FC + 1   Sujet								
	Measure	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	Sign.
<b>Détection</b>								
	<i>SpEn</i>	0.116	0.116	1	425	54.726	<.0001	***
	<i>ApEn</i>	0.973	0.973	1	426	97.662	<.0001	***
	<i>SaEn</i>	0.974	0.974	1	426	75.928	<.0001	***
	<i>PeEn</i>	0.533	0.533	1	425	2903.578	<.0001	***
	<i>SvEn</i>	0.104	0.104	1	425	39.382	<.0001	***
<b>Condition</b>								
	<i>SpEn</i>	0.001	0.001	1	425	0.533	0.466	
	<i>ApEn</i>	0.010	0.010	1	425	1.042	0.308	
	<i>SaEn</i>	0.014	0.014	1	425	1.076	0.300	
	<i>PeEn</i>	0.000	0.000	1	425	0.015	0.903	
	<i>SvEn</i>	0.001	0.001	1	425	0.282	0.596	
<b>Electrode</b>								
	<i>SpEn</i>	0.700	0.140	5	425	66.306	<.0001	***
	<i>ApEn</i>	5.134	1.027	5	425	103.068	<.0001	***
	<i>SaEn</i>	5.452	1.090	5	425	84.962	<.0001	***
	<i>PeEn</i>	1.475	0.295	5	425	1605.774	<.0001	***
	<i>SvEn</i>	1.102	0.220	5	425	83.303	<.0001	***
<b>Détection * Condition</b>								
	<i>SpEn</i>	0.002	0.002	1	425	1.064	0.303	
	<i>ApEn</i>	0.015	0.015	1	425	1.527	0.217	
	<i>SaEn</i>	0.022	0.022	1	425	1.738	0.188	
	<i>PeEn</i>	0.000	0.000	1	425	1.073	0.301	
	<i>SvEn</i>	0.000	0.000	1	425	0.136	0.712	
<b>Détection * Electrode</b>								
	<i>SpEn</i>	0.166	0.033	5	425	15.755	<.0001	***
	<i>ApEn</i>	1.994	0.399	5	425	40.026	<.0001	***
	<i>SaEn</i>	2.021	0.404	5	425	31.495	<.0001	***
	<i>PeEn</i>	1.027	0.205	5	425	1118.773	<.0001	***
	<i>SvEn</i>	0.209	0.042	5	425	15.793	<.0001	***
<b>Condition * Electrode</b>								
	<i>SpEn</i>	0.009	0.002	5	425	0.808	0.544	
	<i>ApEn</i>	0.055	0.011	5	425	1.114	0.352	
	<i>SaEn</i>	0.071	0.014	5	425	1.100	0.360	
	<i>PeEn</i>	0.000	0.000	5	425	0.094	0.993	
	<i>SvEn</i>	0.013	0.003	5	425	0.956	0.445	
<b>Détection * Condition * Electrode</b>								
	<i>SpEn</i>	0.008	0.002	5	425	0.761	0.578	
	<i>ApEn</i>	0.055	0.011	5	425	1.100	0.360	
	<i>SaEn</i>	0.070	0.014	5	425	1.098	0.361	
	<i>PeEn</i>	0.001	0.000	5	425	0.641	0.668	
	<i>SvEn</i>	0.012	0.002	5	425	0.898	0.483	

- **SpEn** ( $t = 5.15, p < .0001$ );
- **ApEn** ( $t = 8.17, p < .0001$ );
- **SaEn** ( $t = 7.22, p < .0001$ );
- **PeEn** ( $t = 46.73, p < .0001$ );
- **SvEn** ( $t = 4.81, p < .0001$ );

et sur l'électrode FC6 pour :

- **SpEn** ( $t = 6.03, p < .0001$ );
- **ApEn** ( $t = 9.67, p < .0001$ );
- **SaEn** ( $t = 8.60, p < .0001$ );
- **PeEn** ( $t = 47.86, p < .0001$ );
- **SvEn** ( $t = 6.34, p < .0001$ ).

Au contraire, une réduction significative des valeurs de mesure a été principalement observée pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées sur l'électrode FC1 pour :

- **SpEn** ( $t = -2.88, p = .02$ );
- **ApEn** ( $t = -4.65, p < .0001$ );
- **SaEn** ( $t = -4.12, p < .001$ );
- **PeEn** ( $t = -24.22, p < .0001$ );
- **SvEn** ( $t = -3.08, p = .01$ );

sur l'électrode FC2 pour :

- **SpEn** ( $t = -3.05, p = .01$ );
- **ApEn** ( $t = -4.56, p < .0001$ );
- **SaEn** ( $t = -4.03, p < .001$ );
- **PeEn** ( $t = -23.41, p < .0001$ );
- **SvEn** ( $t = -2.56, p = .02$ );

sur l'électrode FC3 pour :

- **ApEn** ( $t = -4.41, p = .0001$ );
- **SaEn** ( $t = -3.87, < .001$ );
- **PeEn** ( $t = -23.85, p < .0001$ );

et sur l'électrode FC4 pour :

- **SpEn** ( $t = -2.93, p = .02$ );
- **ApEn** ( $t = -4.21, p < .001$ );
- **SaEn** ( $t = -3.79, p < .001$ );
- **PeEn** ( $t = -23.11, p < .0001$ ).

En résumé, dans le modèle Détection \* Condition \* Electrodes Cluster FC + 1|Sujet, le facteur détection, le facteur électrode et leur interaction détection \* électrode ont montré un effet significatif sur l'ensemble des mesures d'entropie, mais ni l'interaction condition \* détection \* électrode, ni les interactions détection \* condition et condition \* électrode ont montré d'effet significatif sur les mesures d'entropie. Les cinq mesures ont présenté des valeurs significativement supérieures pour les électrodes FC5 et FC6 lorsque les cibles auditives ont été détectées. Au contraire, les électrodes les plus centrales FC1 et FC2 ont montré des valeurs statistiquement inférieures pour les cibles détectées.

Finalement, nous avons étudié la dynamique d'évolution des mesures d'entropie autour de la détection (appui-bouton) et de l'omission (temps moyen de détection) des cibles. Nous avons cherché à savoir quelle mesure était à même de présenter une variation caractéristique susceptible de discriminer la construction du percept conscient. Nous avons donc réalisé une analyse par modèle linéaire à effets mixtes sur le cluster fronto-central pour étudier l'effet des facteurs détection et fenêtres sur les valeurs des différentes mesures d'entropie (formule R : Mesure d'entropie  $\sim$  Détection \* Fenêtre + 1|Sujet).

La Figure 5.14 présente, pour chaque mesure d'entropie, l'évolution au cours du temps des valeurs calculées sur les fenêtres temporelles de 1000 points de données pour le cluster fronto-central entre  $-3$  et  $+3$  secondes autour de la référence. La ligne verticale rouge indique la référence temporelle considérée. Pour les cinq mesures d'entropie, on observe avant la référence pour les cibles détectées des valeurs d'entropie supérieures comparativement aux cibles non-détectées. Après la référence, au contraire, le décours temporel apparaît plus variable : à certains moments, les valeurs d'entropie sont plus élevées pour les cibles détectées que pour les cibles non-détectées, tandis qu'à d'autres, c'est l'inverse. Un pattern caractéristique apparaît néanmoins pour toutes les mesures juste au moment de la référence : une diminution des valeurs jusqu'à plusieurs centaines de ms à partir de la référence. Cette chute est notamment la plus prononcée pour la mesure d'entropie de décomposition en valeurs singulières, qui par ailleurs, est la seule à montrer une tendance à la hausse aussi importante juste après.

La Table 5.6 reporte les résultats des analyses statistiques du modèle Mesure d'entropie  $\sim$  Détection \* Fenêtre + 1|Sujet. Dans ce modèle, le facteur détection n'a pas d'effet significatif sur les mesures d'entropie et seule **SpEn** a montré une tendance statistique ( $F(1) = 3.44, p = 0.06, \eta^2 = 4.31 \times 10^{-3}$ ). Un effet significatif pour la fenêtre a été trouvé pour **ApEn** ( $F(21) = 1.66, p = 0.031, \eta^2 = 0.04$ ),

## Mesures d'entropie en fonction du temps autour de la référence temporelle

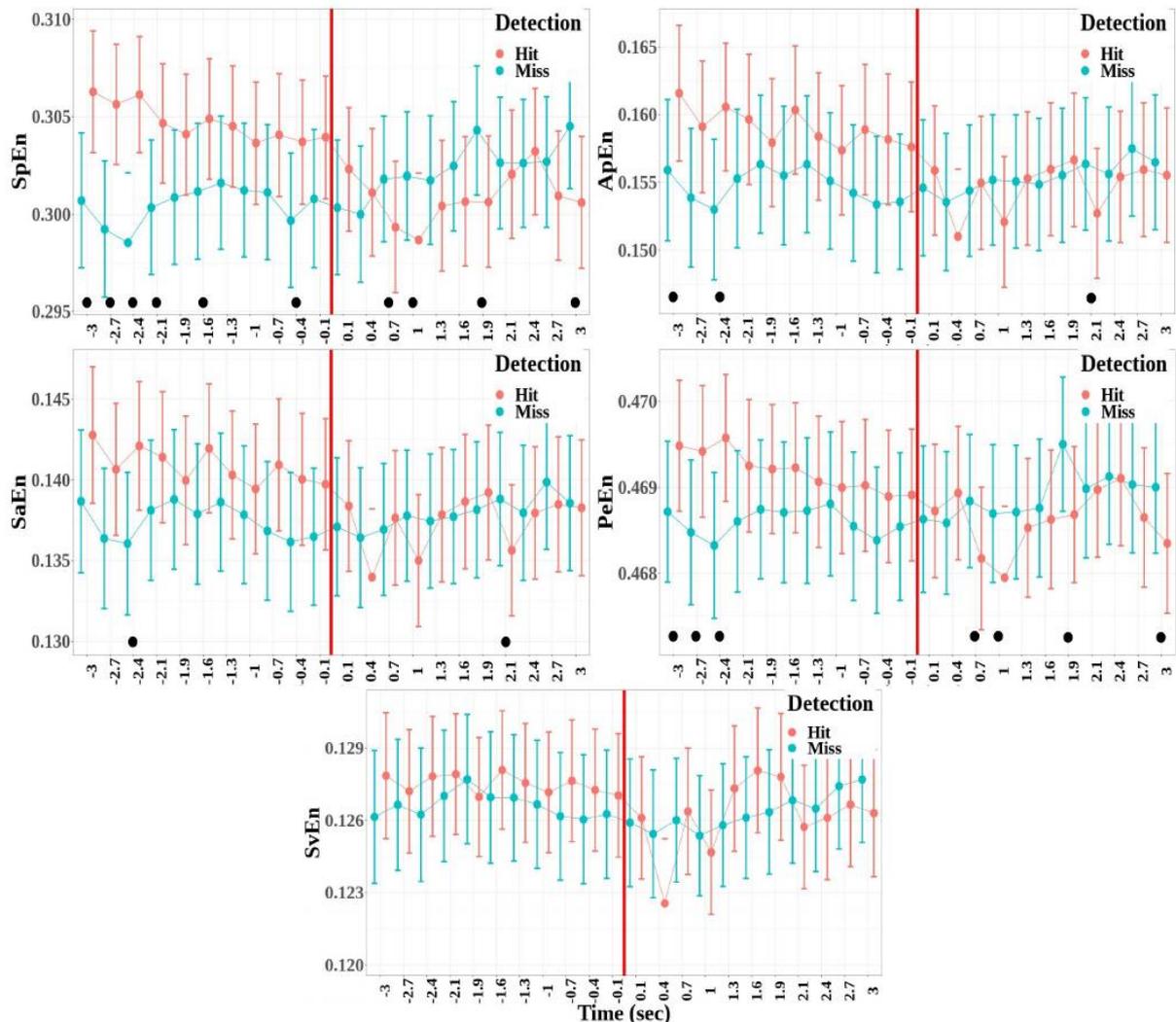


FIGURE 5.14 – Valeurs moyennes et barres d'erreur standard des mesures d'entropie calculées pour chacune des fenêtres de temps de  $-3$  à  $+3$  secondes, respectivement avant et après la référence temporelle (ligne rouge) pour le cluster fronto-central. Les mesures ont été estimées à partir de fenêtres de 1000 points. Les points noirs montrent les fenêtres temporelles où une différence significative est observée entre la détection et la non-détection.

**SaEn** ( $F(21) = 1.60$ ,  $p = 0.044$ ,  $\eta^2 = 0.04$ ) et **SvEn** ( $F(21) = 1.63$ ,  $p = 0.038$ ,  $\eta^2 = 0.04$ ). Un effet significatif est reporté pour l'interaction entre la détection et la fenêtre pour **SpEn** ( $F(21) = 5.22$ ,  $p < .001$ ,  $\eta^2 = 0.12$ ), pour **ApEn** ( $F(21) = 1.90$ ,  $p = 0.009$ ,  $\eta^2 = 0.05$ ), pour **SaEn** ( $F(21) = 1.68$ ,  $p = 0.028$ ,  $\eta^2 = 0.04$ ) et pour **PeEn** ( $F(21) = 2.76$ ,  $p < .001$ ,  $\eta^2 = 0.07$ ). Cette interaction n'était cependant pas significative pour **SvEn** ( $F(21) = 0.92$ ,  $p = 0.569$ ,  $\eta^2 = 0.02$ ).

Enfin, les analyses par comparaisons multiples entre les différentes fenêtres et les cibles détectées ou non-détectées ont permis de déterminer les fenêtres temporelles pour lesquelles une différence significative a été trouvée entre les cibles détectées et celles non-détectées. Ces fenêtres significatives sont représentées sur la Figure 5.14 comme points noirs. Les mesures **SpEn**, **ApEn**, **SaEn** et **PeEn** présentent des fenêtres significatives autour de la référence temporelle. L'entropie spectrale **SpEn** est la mesure qui présente le plus de fenêtres significatives avant la référence de sorte que les valeurs trouvées pour les cibles

TABLE 5.6 – Tables des résultats des analyses statistiques du modèle linéaire à effets mixtes Détection \* Fenêtre + 1 | Sujet réalisées sur les mesures d'entropie avant et après la référence temporelle.

Mesure d'entropie ~ Détection * Fenêtre + 1   Sujet								
	Measure	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	Sign.
<b>Détection</b>								
	SpEn	0.000	0.000	1	795	3.438	0.064	.
	ApEn	0.000	0.000	1	795	2.588	0.108	
	SaEn	0.000	0.000	1	795	1.332	0.249	
	PeEn	0.000	0.000	1	795	0.604	0.437	
	SvEn	0.000	0.000	1	795	2.794	0.095	
<b>Fenêtre</b>								
	SpEn	0.001	0.000	21	795	1.392	0.113	
	ApEn	0.002	0.000	21	795	1.663	0.031	*
	SaEn	0.001	0.000	21	795	1.595	0.044	*
	PeEn	0.000	0.000	21	795	1.427	0.097	
	SvEn	0.001	0.000	21	795	1.625	0.038	*
<b>Détection * Fenêtre</b>								
	SpEn	0.002	0.000	21	795	5.222	<.0001	***
	ApEn	0.002	0.000	21	795	1.898	0.009	**
	SaEn	0.001	0.000	21	795	1.682	0.028	*
	PeEn	0.000	0.000	21	795	2.762	<.0001	***
	SvEn	0.000	0.000	21	795	0.917	0.569	

détectées sont supérieures à celles trouvées pour les cibles non-détectées. Après la référence, l'entropie de permutation **PeEn** montre plusieurs fenêtres significatives. En outre, le pic visible pour l'entropie **SvEn** n'est pas significatif puisque aucun effet significatif n'était reporté pour l'interaction entre la détection et la fenêtre sur cette mesure.

#### 5.4.5 Résultats des mesures de complexité

Nous présentons maintenant les résultats trouvés pour les mesures de complexité. Ces mesures de complexité sont au nombre de sept : l'exposant fractal  $\alpha$ , l'exposant de Hurst **H**, la dimension fractale de Higuchi **HFD**, la dimension fractale de Katz **KFD**, la dimension fractale de Petrosian **PDF**, le paramètre de mobilité **Hjorth** et le paramètre de complexité **Hjorth**. Les différentes étapes de l'analyse statistique ont été effectuées de manière similaire à celles des mesures d'entropie.

La Figure 5.15 présente les valeurs moyennes et erreurs standards des sept mesures de complexité calculées pour chaque cluster 3 sec avant et 3 sec après la détection (hit, en rouge clair) ou la non-détection (miss, en bleu clair) de la cible. On observe que le cluster fronto-central exprime les valeurs les plus élevées lorsque la cible est détectée pour toutes les mesures, excepté pour l'exposant  $\alpha$ . Pour cette mesure, le cluster fronto-central a des valeurs parmi les plus basses (avec le cluster temporal) et c'est le cluster sagittal qui présente les plus hautes valeurs. On voit que l'exposant de Hurst et la dimension fractale de Petrosian ont une variabilité très inférieure pour tous les clusters excepté pour le cluster fronto-central. Un premier modèle linéaire à effets mixtes a donc été ajusté pour étudier les effets des facteurs détection, condition et cluster sur les valeurs des mesures de complexité (formule R : Mesure de complexité ~ Détection \* Condition \* Cluster + 1|Sujet). La Table 5.7 reporte les résultats des analyses des modèles linéaire à effets mixtes sur les mesures de complexité avant et après la référence.

Les effets significatifs mis en évidence par l'analyse de variance sont :

- pour l'exposant **Alpha** :
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 44.79, p < .001, \eta^2 = 0.36$ );
- pour l'exposant de Hurst **H** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et important ( $F(1) = 118.19, p < .001, \eta^2 = 0.15$ );

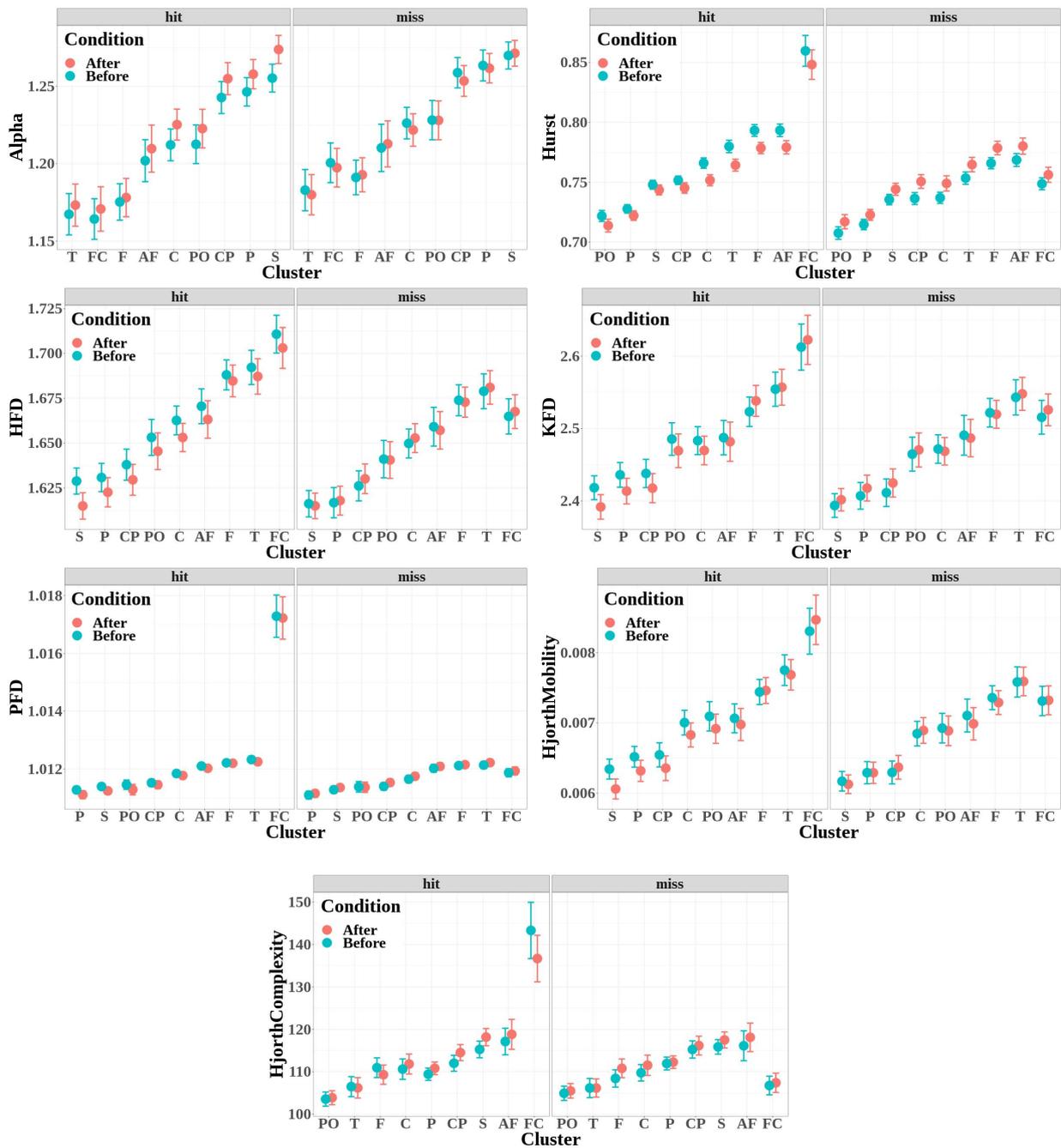


FIGURE 5.15 – Valeurs moyennes et barres d'erreur standard des mesures de complexité calculées pour chacun des clusters avant et après la détection (hit, en rouge clair) ou la non-détection (miss, en bleu clair) de la cible. Les mesures ont été calculées à partir de chaque électrode du cluster puis obtenues par agrégation topographique des valeurs.

- l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 95.88, p < .001, \eta^2 = 0.54$ );
- l'interaction entre la détection et la condition est significative et faible ( $F(1) = 29.27, p < .001, \eta^2 = 0.04$ );
- l'interaction entre la détection et le cluster est significative et importante ( $F(8) = 27.78, p < .001, \eta^2 = 0.26$ );
- pour la dimension fractale de Higuchi **HFD** :

TABLE 5.7 – Tables des résultats des analyses statistiques du modèle linéaire à effets mixtes pour le modèle Détection \* Condition \* Cluster + 1 | Sujet réalisées sur les mesures de complexité avant et après la référence temporelle.

Mesure de complexité ~ Détection * Condition * Cluster + 1   Sujet								
	Measure	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	Sign.
<b>Détection</b>								
	Alpha	0.00	0.00	1	647	1.65	0.2000	
	Hurst	0.08	0.08	1	647	118.19	<.0001	***
	HFD	0.01	0.01	1	647	8.14	0.0045	**
	KFD	0.01	0.01	1	647	0.83	0.3617	
	PFD	0.00	0.00	1	647	265.17	<.0001	***
	Complexité Hjorth	3711.52	3711.52	1	647	28.39	<.0001	***
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	1	647	2.85	0.0917	
<b>Condition</b>								
	Alpha	0.00	0.00	1	646	1.54	0.2158	
	Hurst	0.00	0.00	1	647	0.00	0.9826	
	HFD	0.00	0.00	1	647	2.33	0.1274	
	KFD	0.00	0.00	1	647	0.08	0.7782	
	PFD	0.00	0.00	1	647	0.15	0.6943	
	Complexité Hjorth	74.29	74.29	1	646	0.57	0.4513	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	1	647	1.11	0.2931	
<b>Cluster</b>								
	Alpha	0.73	0.09	8	646	44.79	<.0001	***
	Hurst	0.51	0.06	8	647	95.88	<.0001	***
	HFD	0.44	0.05	8	647	59.41	<.0001	***
	KFD	2.21	0.28	8	647	37.48	<.0001	***
	PFD	0.00	0.00	8	647	333.48	<.0001	***
	Complexité Hjorth	22071.98	2759.00	8	646	21.10	<.0001	***
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	8	647	43.44	<.0001	***
<b>Détection * Condition</b>								
	Alpha	0.01	0.01	1	646	2.67	0.1029	
	Hurst	0.02	0.02	1	647	29.27	<.0001	***
	HFD	0.00	0.00	1	647	3.69	0.0550	.
	KFD	0.01	0.01	1	647	1.07	0.3013	
	PFD	0.00	0.00	1	647	4.52	0.0339	*
	Complexité Hjorth	41.70	41.70	1	646	0.32	0.5725	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	1	647	0.65	0.4218	
<b>Détection * Cluster</b>								
	Alpha	0.01	0.00	8	646	0.64	0.7465	
	Hurst	0.15	0.02	8	647	27.78	<.0001	***
	HFD	0.02	0.00	8	647	2.54	0.0101	*
	KFD	0.14	0.02	8	647	2.39	0.0152	*
	PFD	0.00	0.00	8	647	241.75	<.0001	***
	Complexité Hjorth	19554.26	2444.28	8	646	18.69	<.0001	***
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	8	647	3.46	0.0006	***
<b>Condition * Cluster</b>								
	Alpha	0.00	0.00	8	646	0.06	0.9999	
	Hurst	0.00	0.00	8	647	0.12	0.9983	
	HFD	0.00	0.00	8	647	0.07	0.9998	
	KFD	0.01	0.00	8	647	0.12	0.9982	
	PFD	0.00	0.00	8	647	0.12	0.9984	
	Complexité Hjorth	388.95	48.62	8	646	0.37	0.9355	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	8	647	0.16	0.9961	
<b>Détection * Condition * Cluster</b>								
	Alpha	0.00	0.00	8	646	0.08	0.9997	
	Hurst	0.00	0.00	8	647	0.24	0.9837	
	HFD	0.00	0.00	8	647	0.07	0.9998	
	KFD	0.01	0.00	8	647	0.22	0.9866	
	PFD	0.00	0.00	8	647	0.06	0.9999	
	Complexité Hjorth	322.68	40.33	8	646	0.31	0.9629	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	8	647	0.19	0.9929	

- l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 8.14$ ,  $p = 0.004$ ,  $\eta^2 = 0.01$ );
- l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 59.41$ ,  $p < .001$ ,  $\eta^2 = 0.42$ );

- l'interaction entre détection et cluster est significative et faible ( $F(8) = 2.54, p = 0.01, \eta^2 = 0.03$ );
- pour la dimension fractale de Katz **KFD** :
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 37.48, p < .001, \eta^2 = 0.32$ );
  - l'interaction entre la détection et la condition est non significative et très faible ( $F(1) = 1.07, p = 0.301, \eta^2 = 1.65 \times 10^{-3}$ );
  - l'interaction entre détection et cluster est significative et faible ( $F(8) = 2.39, p = 0.015, \eta^2 = 0.03$ );
- pour la dimension fractale de Petrosian **PFD** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et important ( $F(1) = 265.17, p < .001, \eta^2 = 0.29$ );
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 333.48, p < .001, \eta^2 = 0.80$ );
  - l'interaction entre la détection et la condition est significative et très faible ( $F(1) = 4.52, p = 0.034, \eta^2 = 6.94 \times 10^{-3}$ );
  - l'interaction entre la détection et le cluster est significative et importante ( $F(8) = 241.75, p < .001, \eta^2 = 0.75$ );
- pour le paramètre de **mobilité Hjorth** :
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 43.44, p < .001, \eta^2 = 0.35$ );
  - l'interaction entre la détection et le cluster est significative et faible ( $F(8) = 3.46, p < .001, \eta^2 = 0.04$ );
- pour le paramètre de **complexité Hjorth** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 28.39, p < .001, \eta^2 = 0.04$ );
  - l'effet principal du cluster est significatif et important ( $F(8) = 21.10, p < .001, \eta^2 = 0.21$ );
  - l'interaction entre détection et cluster est significative et importante ( $F(8) = 18.69, p < .001, \eta^2 = 0.19$ ).

En résumé, dans le modèle Mesure de complexité  $\sim$  Détection \* Condition \* Cluster + 1|Sujet, le facteur cluster et l'interaction entre la détection et le cluster ont montré un effet significatif pour toutes les mesures de complexité excepté pour l'exposant  $\alpha$ . Le facteur détection a présenté un effet significatif pour l'exposant de Hurst **H**, la dimension fractale de Higuchi **HFD**, la dimension fractale de Petrosian **PFD** et le paramètre de **complexité Hjorth**. L'interaction entre la détection et la condition a montré un effet significatif pour l'exposant de Hurst **H**, la dimension fractale de Katz **KFD**, la dimension fractale de Petrosian **PFD**, Néanmoins, l'interaction condition \* détection \* cluster n'a pas montré d'effet significatif sur les mesures de complexité. Comme l'interaction détection \* cluster était significative, nous avons regardé les clusters significatifs. Les comparaisons multiples entre les différents clusters nous ont permis d'observer une augmentation significative des valeurs de mesure dans le cluster fronto-central pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées pour :

- **Hurst** ( $t = 14.77, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = 4.41, p < .001$ );
- **KFD** ( $t = 4.31, p < .001$ );
- **PFD** ( $t = 43.96, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = 12.15, p < .0001$ );
- **mobilité Hjorth** ( $t = 5.19, p < .0001$ ).

Ensuite, nous avons cherché à obtenir plus de précisions sur la localisation topographique des variations de complexité du signal à l'échelle du cluster fronto-central. Nous avons ajusté un second modèle linéaire à effets mixtes pour étudier les effets des facteurs de détection, de condition et d'électrodes du cluster sur les valeurs de chaque mesure de complexité (formule R : Mesure de complexité  $\sim$  Détection \* Condition \* Electrode Cluster FC + 1|Sujet). La Figure 5.16 présente les valeurs moyennes et barres d'erreur standard des mesures de complexité calculées pour chacune des électrodes du cluster fronto-central

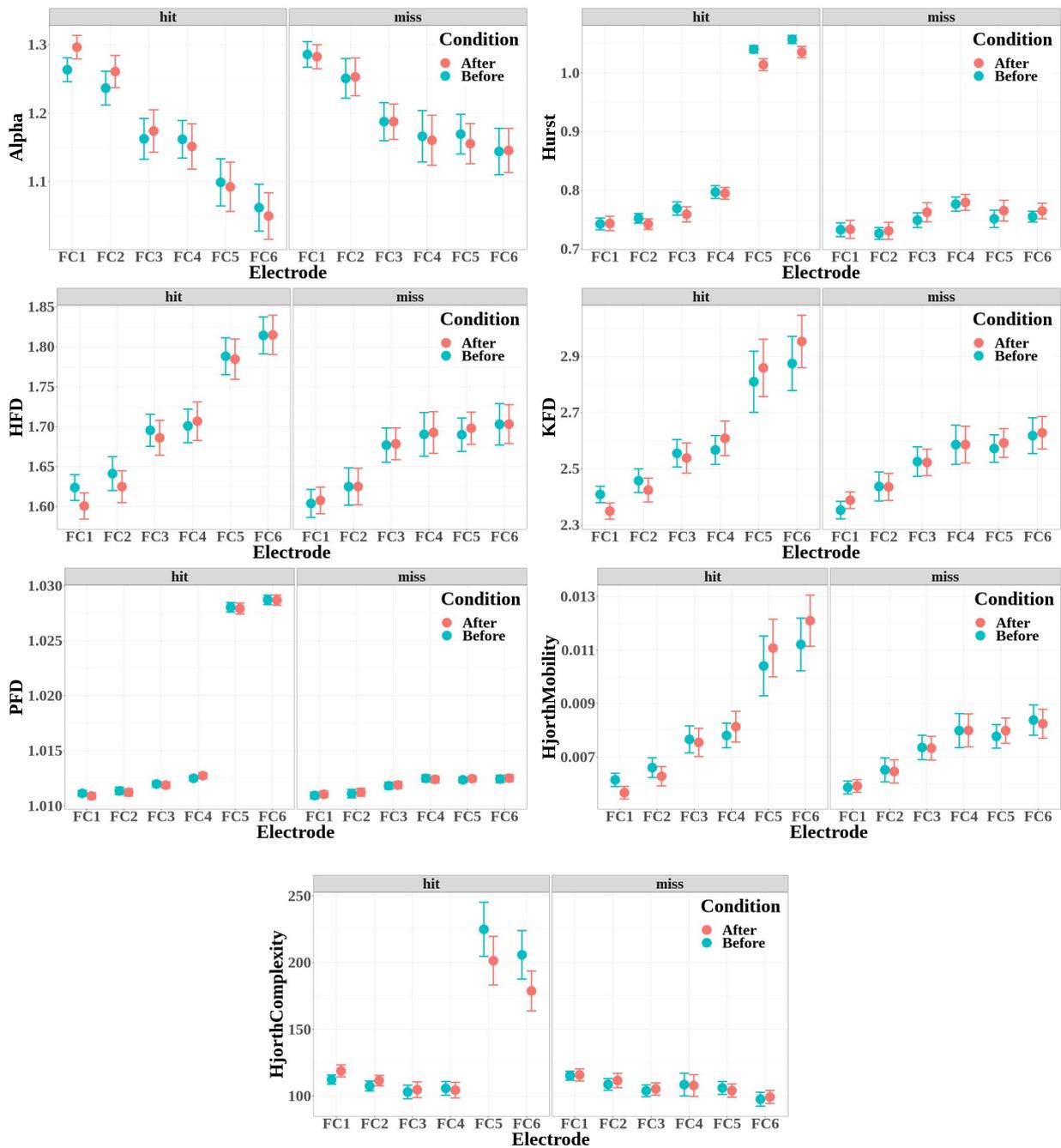


FIGURE 5.16 – Valeurs moyennes et barres d’erreur standard des mesures de complexité calculées pour chacune des électrodes du cluster fronto-central (FC1, FC2, FC3, FC4, FC5 et FC6) avant et après la détection (hit) ou la non-détection (miss). On retrouve ici des valeurs plus élevées pour les électrodes FC5 et FC6 pour toutes les mesures de complexité sauf l’exposant  $\alpha$ .

avant et après la référence. La Table 5.8 reporte les résultats des analyses statistiques par modélisation linéaire à effets mixtes pour ce deuxième modèle.

L’interaction entre la détection et la condition était statistiquement significative et faible pour l’exposant de **Hurst** ( $F(1) = 8.02, p = 0.005, \eta^2 = 0,02$ ). L’interaction entre la détection et l’électrode était statistiquement significative et importante pour :

TABLE 5.8 – Tables des résultats des analyses statistiques du modèle linéaire mixte Détection \* Condition \* Électrodes Cluster FC + 1 | Sujet réalisées sur les mesures de complexité avant et après la référence temporelle.

Mesure de complexité ~ Détection * Condition * Électrodes Cluster FC + 1   Sujet								
	Measure	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	Sign.
<b>Détection</b>								
	Alpha	0.09	0.09	1	425	15.96	0.0001	***
	Hurst	1.19	1.19	1	426	904.57	<.0001	***
	HFD	0.16	0.16	1	425	71.76	<.0001	***
	KFD	0.86	0.86	1	426	29.88	<.0001	***
	PFD	0.00	0.00	1	425	5227.18	<.0001	***
	Complexité Hjorth	135396.22	135396.22	1	427	133.95	<.0001	***
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	1	426	35.63	<.0001	***
<b>Condition</b>								
	Alpha	0.00	0.00	1	425	0.06	0.8063	
	Hurst	0.00	0.00	1	425	0.35	0.5535	
	HFD	0.00	0.00	1	425	0.33	0.5634	
	KFD	0.01	0.01	1	425	0.41	0.5210	
	PFD	0.00	0.00	1	425	0.00	0.9952	
	Complexité Hjorth	1050.71	1050.71	1	424	1.04	0.3085	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	1	425	0.28	0.5994	
<b>Electrode</b>								
	Alpha	1.92	0.38	5	425	71.40	<.0001	***
	Hurst	2.22	0.44	5	425	338.86	<.0001	***
	HFD	1.37	0.27	5	425	125.17	<.0001	***
	KFD	8.98	1.80	5	425	62.30	<.0001	***
	PFD	0.01	0.00	5	425	2574.69	<.0001	***
	Complexité Hjorth	206682.54	41336.51	5	424	40.89	<.0001	***
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	5	425	63.01	<.0001	***
<b>Détection * Condition</b>								
	Alpha	0.00	0.00	1	425	0.51	0.4736	
	Hurst	0.01	0.01	1	425	8.02	0.0049	**
	HFD	0.00	0.00	1	425	1.43	0.2321	
	KFD	0.00	0.00	1	425	0.00	0.9935	
	PFD	0.00	0.00	1	425	0.73	0.3933	
	Complexité Hjorth	1543.11	1543.11	1	424	1.53	0.2173	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	1	425	0.22	0.6392	
<b>Détection * Electrode</b>								
	Alpha	0.13	0.03	5	425	4.96	0.0002	***
	Hurst	1.81	0.36	5	425	275.44	<.0001	***
	HFD	0.22	0.04	5	425	20.48	<.0001	***
	KFD	1.81	0.36	5	425	12.52	<.0001	***
	PFD	0.01	0.00	5	425	2080.60	<.0001	***
	Complexité Hjorth	272930.74	54586.15	5	424	54.00	<.0001	***
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	5	425	15.77	<.0001	***
<b>Condition * Electrode</b>								
	Alpha	0.01	0.00	5	425	0.44	0.8194	
	Hurst	0.00	0.00	5	425	0.18	0.9706	
	HFD	0.00	0.00	5	425	0.29	0.9208	
	KFD	0.07	0.01	5	425	0.48	0.7941	
	PFD	0.00	0.00	5	425	0.06	0.9976	
	Complexité Hjorth	5808.51	1161.70	5	424	1.15	0.3336	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	5	425	0.51	0.7694	
<b>Détection * Condition * Electrode</b>								
	Alpha	0.01	0.00	5	425	0.30	0.9152	
	Hurst	0.01	0.00	5	425	0.89	0.4899	
	HFD	0.00	0.00	5	425	0.28	0.9246	
	KFD	0.08	0.02	5	425	0.58	0.7121	
	PFD	0.00	0.00	5	425	0.45	0.8142	
	Complexité Hjorth	4955.83	991.17	5	424	0.98	0.4292	
	Mobilité Hjorth	0.00	0.00	5	425	0.50	0.7781	

- **Alpha** ( $F(5) = 4.96, p < .001, \eta^2 = 0.06$ );
- **Hurst** ( $F(5) = 275.44, p < .0001, \eta^2 = 0.76$ );
- **HFD** ( $F(5) = 20.48, p < .0001, \eta^2 = 0.19$ );

- **KFD** ( $F(5) = 12.52, p < .0001, \eta^2 = 0.13$ );
- **PFD** ( $F(5) = 2080.60, p < .0001, \eta^2 = 0.96$ );
- **mobilité Hjorth** ( $F(5) = 15.77, p < .0001, \eta^2 = 0.16$ );
- **complexité Hjorth** ( $F(5) = 54.00, p < .0001, \eta^2 = 0.39$ ).

Les analyses statistiques des comparaisons multiples ont révélé une augmentation significative des valeurs de la mesure pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées sur l'électrode FC5 pour :

- **Hurst** ( $t = 22.28, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = 5.34, p < .0001$ );
- **KFD** ( $t = 4.43, p < .001$ );
- **PFD** ( $t = 62.47, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = 11.43, p < .0001$ );
- **mobilité Hjorth** ( $t = 4.92, p < .0001$ );

et sur l'électrode FC6 pour :

- **Hurst** ( $t = 24.60, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = 7.33, p < .0001$ );
- **KFD** ( $t = 5.52, p < .001$ );
- **PFD** ( $t = 66.49, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = 9.22, p < .0001$ );
- **mobilité Hjorth** ( $t = 6.23, p < .0001$ ).

Inversement, une réduction significative des valeurs de la mesure a été principalement observée pour les cibles détectées par rapport aux cibles manquées sur l'électrode FC1 pour :

- **Hurst** ( $t = -12.20, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = -3.53, p < .01$ );
- **PFD** ( $t = -32.68, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = -4.99, p < .0001$ );
- **mobilité Hjorth** ( $t = -2.88, p < .05$ );

sur l'électrode FC2 pour :

- **Hurst** ( $t = -11.07, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = -3.37, p < .01$ );
- **PFD** ( $t = -32.09, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = -5.01, p < .0001$ );
- **mobilité Hjorth** ( $t = -3.06, p < .05$ );

sur l'électrode FC3 pour :

- **Hurst** ( $t = -12.45, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = -2.85, p < .05$ );
- **PFD** ( $t = -32.39, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = -5.11, p < .0001$ );

et enfin sur l'électrode FC4 pour

- **Hurst** ( $t = -11.14, p < .0001$ );
- **HFD** ( $t = -2.92, p < .05$ );
- **KFD** ( $t = -2.70, p < .05$ );
- **PFD** ( $t = -31.79, p < .0001$ );
- **complexité Hjorth** ( $t = -5.48, p < .0001$ );
- **mobilité Hjorth** ( $t = -2.98, p < .05$ ).

En résumé, dans le modèle Mesure de complexité  $\sim$  Détection \* Condition \* Électrodes Cluster FC + 1|Sujet, les facteurs détection et électrodes ainsi que leur interaction détection \* électrode ont présenté un effet significatif sur l'ensemble des mesures de complexité, cependant l'interaction condition \* détection \* électrode n'a pas d'effet significatif sur les mesures de complexité. De plus, l'interaction détection \* condition a montré un effet significatif pour l'exposant de Hurst seulement. Toutes les mesures ont montré des valeurs significativement supérieures pour les électrodes FC5 et FC6 lorsque les cibles auditives ont

TABLE 5.9 – Tables des résultats des analyses statistiques du modèle linéaire à effets mixtes Détection \* Fenêtre + 1|Sujet réalisées sur les mesures de complexité avant et après la référence temporelle.

Mesure de complexité ~ Détection * Fenêtre + 1 Sujet								
	Measure	Sum Sq	Mean Sq	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	Sign.
<b>Détection</b>								
	<i>Alpha</i>	0.00	0.00	1	795	9.66	0.0019	**
	<i>Hurst</i>	0.00	0.00	1	795	4.46	0.0351	*
	<i>HFD</i>	0.00	0.00	1	795	8.50	0.0036	**
	<i>KFD</i>	0.00	0.00	1	795	0.02	0.8802	
	<i>PFD</i>	0.00	0.00	1	795	0.68	0.4099	
	<i>Complexité Hjorth</i>	8580.97	8580.97	1	795	19.69	<.0001	***
	<i>Mobilité Hjorth</i>	0.00	0.00	1	795	0.01	0.9242	
<b>Fenêtre</b>								
	<i>Alpha</i>	0.00	0.00	21	795	1.62	0.0390	*
	<i>Hurst</i>	0.00	0.00	21	795	3.13	<.0001	***
	<i>HFD</i>	0.00	0.00	21	795	1.38	0.1185	
	<i>KFD</i>	0.00	0.00	21	795	1.35	0.1373	
	<i>PFD</i>	0.00	0.00	21	795	1.61	0.0413	*
	<i>Complexité Hjorth</i>	16819.59	800.93	21	795	1.84	0.0124	*
	<i>Mobilité Hjorth</i>	0.00	0.00	21	795	0.94	0.5437	
<b>Détection * Fenêtre</b>								
	<i>Alpha</i>	0.00	0.00	21	795	4.64	<.0001	***
	<i>Hurst</i>	0.00	0.00	21	795	2.30	0.0008	***
	<i>HFD</i>	0.00	0.00	21	795	4.86	<.0001	***
	<i>KFD</i>	0.00	0.00	21	795	1.47	0.0803	
	<i>PFD</i>	0.00	0.00	21	795	3.31	<.0001	***
	<i>Complexité Hjorth</i>	9301.48	442.93	21	795	1.02	0.4400	
	<i>Mobilité Hjorth</i>	0.00	0.00	21	795	1.19	0.2490	

été détectées, excepté l'exposant  $\alpha$ .

Finalement, nous avons étudié la dynamique d'évolution des mesures de complexité autour de la référence temporelle au moyen d'une analyse statistique sur le cluster fronto-central en prenant en compte la détection et le fenêtrage temporel. La Table 5.9 reporte les résultats des analyses pour ce modèle Mesure de complexité ~ Détection \* Fenêtre + 1|Sujet. La Figure 5.17 montre l'évolution au cours du temps des mesures de complexité calculées sur les fenêtres de 1000 points pour le cluster fronto-central entre  $-3$  et  $+3$  secondes autour de la référence temporelle (indiquée par la ligne verticale verte).

Comparativement aux mesures d'entropie, les patterns sont plus hétérogènes. Typiquement, les exposants **Alpha** et de **Hurst** affichent des valeurs inférieures avant la référence pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées. Au contraire, pour les mesures **HFD**, **KFD**, **PFD** et de **mobilité Hjorth**, des valeurs supérieures sont observées avant la référence pour les cibles détectées. On observe des valeurs assez similaires pour les cibles détectées et manquées pour le paramètre **complexité Hjorth** avant la référence. Après la référence, cependant, les valeurs semblent se compenser par de progressifs retours à la ligne de base. On voit notamment aussi pour l'exposant de **Hurst** et pour le paramètre de **complexité Hjorth** une augmentation importante vers 300-400 ms après la référence. À l'inverse, pour les dimensions fractales **HFD**, **KFD**, **PFD** et pour le paramètre de **mobilité Hjorth**, on observe plutôt une chute des valeurs de mesure sur plusieurs centaines de ms après la référence.

Les effets significatifs mis en évidence par l'analyse de variance sont :

- pour l'exposant **Alpha** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 9.66$ ,  $p = 0.002$ ,  $\eta^2 = 0.01$ );
  - l'effet principal de la fenêtre est significatif et faible ( $F(21) = 1.62$ ,  $p = 0.039$ ,  $\eta^2 = 0.04$ );
  - l'interaction entre la détection et la fenêtre est significative et moyenne ( $F(21) = 4.64$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.11$ );
- pour l'exposant de **Hurst** :

## Mesures de complexité en fonction du temps autour de la référence temporelle

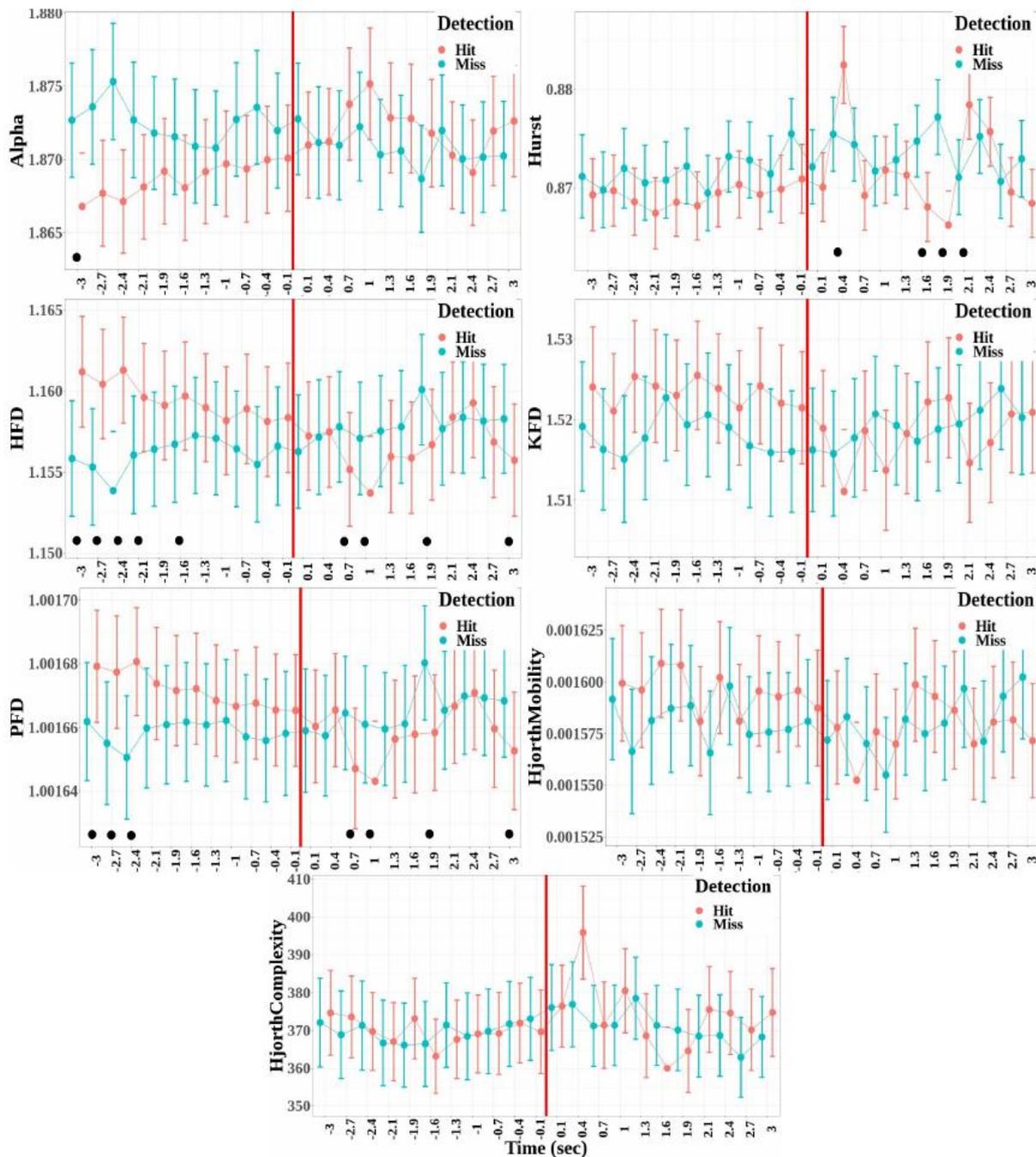


FIGURE 5.17 – Valeurs moyennes et barres SE des mesures de complexité calculées pour chacune des fenêtres de temps de  $-3$  à  $+3$  secondes, respectivement avant et après la détection (hit, en rouge) ou la non-détection (miss, en bleu) de la cible pour le cluster fronto-central. Les mesures ont été calculées à partir d'une fenêtre temporelle avec 1000 points de données. Les points noirs montrent les fenêtres temporelles où une différence statistiquement significative a été trouvée dans les analyses entre la détection et la non-détection.

— l'effet principal de détection est significatif et très faible ( $F(1) = 4.46$ ,  $p = 0.035$ ,  $\eta^2 = 5.57 \times 10^{-3}$ );

- l'effet principal de la fenêtre est significatif et moyen ( $F(21) = 3.13, p < 0.001, \eta^2 = 0.08$ );
- l'interaction entre la détection et la fenêtre est significative et faible ( $F(21) = 2.30, p < 0.001, \eta^2 = 0.06$ );
- pour la dimension fractale de Higuchi **HFD** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 8.50, p = 0.004, \eta^2 = 0.01$ );
  - l'interaction entre la détection et la fenêtre est significative et moyenne ( $F(21) = 4.86, p < 0.001, \eta^2 = 0.11$ );
- pour la dimension fractale de Petrosian **PFD** :
  - l'effet principal de la fenêtre est significatif et faible ( $F(21) = 1.61, p = 0.041, \eta^2 = 0.04$ );
  - l'interaction entre la détection et la fenêtre est significative et moyenne ( $F(21) = 3.31, p < 0.001, \eta^2 = 0.08$ );
- pour le paramètre de **complexité Hjorth** :
  - l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 19.69, p < .001, \eta^2 = 0.02$ );
  - l'effet principal de la fenêtre est significatif et faible ( $F(21) = 1.84, p = 0.012, \eta^2 = 0.05$ ).

Enfin, l'interaction entre la détection et la fenêtre a montré un effet significatif pour quatre mesures : l'exposant **Alpha**, l'exposant de **Hurst** et les dimensions fractales **HFD** et **PFD**. Les analyses par comparaisons multiples pour les fenêtres entre les cibles détectées et les cibles non-détectées ont permis de déterminer les fenêtres temporelles pour lesquelles la détection était significative (représentées sur la Figure 5.17 par des points noirs). Avant la référence, **HFD** et **PFD** présentent plusieurs fenêtres pour lesquelles des valeurs significativement supérieures sont observées pour les cibles détectées. Après la référence, **HFD**, **PFD** et l'exposant de **Hurst** montrent des fenêtres significatives. De manière importante, seul l'exposant de **Hurst** montre un pic de valeurs significatif juste après la référence pour les cibles détectées comparativement aux cibles manquées.

#### 5.4.6 Synthèse et discussion pour les mesures d'entropie et de complexité

Dans cette section, nous avons étudié l'évolution des mesures d'entropie et de complexité des signaux EEG au moment de la perception consciente de la cible auditive dans le MI. Pour y parvenir, nous avons étudié la performance de cinq mesures d'entropie et sept mesures de complexité pour évaluer l'effet de la perception auditive consciente sur la dynamique de l'activité cérébrale macroscopique EEG. Afin d'évaluer l'effet de la conscience perceptive auditive, nous avons comparé la différence entre les cibles perçues et non-perçues, avant et après la perception, pour les mesures d'entropie, d'une part, et pour les mesures de complexité, d'autre part. Pour cela, nous avons employé une procédure d'agrégation topographique des électrodes en clusters définis comme la moyenne arithmétique des valeurs de mesure sur l'ensemble des électrodes d'un cluster afin de pouvoir disposer de mesures moyennes associées à des zones cérébrales localement définies (Grabner and De Smedt, 2012). Nous avons ainsi cherché à trouver à la fois des clusters, des électrodes et des fenêtres temporelles permettant de discriminer statistiquement la perception auditive consciente à l'échelle de l'activité cérébrale macroscopique.

Les résultats ont montré qu'au sein du cluster fronto-central, les cibles détectées correspondaient à des valeurs de mesures d'entropie et de complexité significativement plus élevées que les cibles non-détectées, excepté pour la mesure  $\alpha$ . Dans les mesures d'entropie, les valeurs de l'entropie de permutation (PeEn) était statistiquement moins élevées pour les cibles détectées dans les clusters antéro-frontal, frontal, centro-pariétal, pariétal, pariéto-occipital et sagittal, comparativement aux cibles qui n'ont pas été détectées. Dans les mesures de complexité, seule la dimension fractale de Petrosian (PFD) présentait des valeurs statistiquement moins élevées pour les cibles détectées au sein de tous les autres clusters (autres que le cluster FC), comparativement aux cibles non détectées. De manière importante, l'entropie de permutation (PeEn) et la dimension fractale de Petrosian (PFD) étaient les seules mesures à présenter des valeurs

statistiquement plus élevées dans le cluster FC et moins élevées dans la plupart des autres clusters lors de la perception auditive consciente. De cette manière, les signaux issus de l'aire cérébrale fronto-centrale peuvent être associés à une augmentation de leur contenu en information et en complexité lorsque une cible auditive devient perçue par le sujet.

De plus, les résultats ont montré que toutes les mesures d'entropie et de complexité, excepté l'exposant  $\alpha$ , présentent des valeurs significativement supérieures pour les électrodes FC5 et FC6 lors de la perception consciente. Les électrodes FC5 et FC6 sont des électrodes adjacentes au cluster temporal et pourraient être vraisemblablement associées à des localisations du lobe temporal comme par exemple le gyrus temporal supérieur. En outre, l'entropie de permutation (PeEn) discrimine entre les cibles détectées et non-détectées pour quasiment tous les clusters (sauf les clusters central et temporal), tandis que la dimension fractale de Petrosian (PFD) discrimine entre les cibles détectées et non-détectées pour tous les clusters. À partir de ces résultats, seul l'exposant fractal  $\alpha$  ne peut pas être utilisé pour discriminer la perception auditive consciente de son absence dans le cluster fronto-central, tandis que seule la dimension fractale de Petrosian (PFD) peut être utilisée pour la discriminer dans tous les clusters.

Ces résultats peuvent être mis en relation avec l'étude par IRMf de [Overath et al. \(2007\)](#) dans laquelle les auteurs ont cherché les zones cérébrales pour lesquelles la variation d'entropie contenue dans des séquences de tonalités auditives augmentait l'activité neuronale et les demandes énergétiques. Dans cette étude, le planum temporal correspondait à un centre neuronal fonctionnel consommant une quantité moindre de ressources computationnelles pour encoder les signaux présentant de la redondance par rapport à ceux présentant un contenu en information élevé. Dans notre analyse, les deux électrodes FC5 et FC6 pourraient être associées au recueil d'une activité générée au niveau de ce centre neuronal, en raison de leur localisation relativement proche du gyrus temporal supérieur. Dans ce cas, les valeurs de mesures d'entropie supérieures lors de la perception auditive consciente de la cible pourraient être le reflet de l'activation du planum temporal en réponse à la demande de traitement des flux issus de la cible et du masqueur. Si le planum temporal correspond à un centre neural efficace pour l'encodage des propriétés statistiques des signaux acoustiques, alors les valeurs augmentées lors de la perception auditive consciente des mesures d'entropie pourraient en être une signature neuronale caractéristique.

L'évolution des mesures d'entropie et de complexité sur le décours temporel de l'essai a ensuite permis d'observer que les mesures d'entropie présentaient des valeurs plus élevées avant la référence pour les cibles détectées. Les valeurs apparaissaient ensuite revenir au niveau de celles des cibles non-détectées après la référence. Ce résultat peut suggérer un contenu en information plus élevé lors de la construction du percept conscient à l'échelle du signal cérébral. Si les flux auditifs en provenance de la cible et du masqueur sont traités de manière récurrente à différents niveaux dans la chaîne de traitement de l'information, on peut suggérer qu'un certain degré de redondance de l'information soit disponible à l'échelle du signal neuronal. Cette redondance pourrait alors être reflétée dans des transitions du contenu en information dans le signal neuronal lors de la dynamique de la construction du percept auditif conscient. Lorsque la cible a été perçue et que l'information qui lui est associée a été traitée, on pourrait s'attendre à observer une diminution des valeurs de mesures d'entropie puisque le contenu en information au niveau du signal neuronal serait progressivement diminué.

La dynamique temporelle était plus nuancée pour les mesures de complexité. Quatre mesures (exposant  $\alpha$ , exposant de Hurst, HFD et PFD) ont montré une interaction significative entre la détection et le décours temporel. Avant la référence, seules les dimensions fractales HFD et PFD ont montré des fenêtres temporelles significatives avec des valeurs supérieures lors de la perception auditive consciente, tandis qu'après la référence, HFD, PFD et également l'exposant de Hurst ont montré de telles fenêtres significatives. De plus, seul l'exposant de Hurst a exprimé une variation d'amplitude significative dans la fenêtre temporelle juste après la référence pour les cibles détectées comparativement à celles manquées. Bien qu'une forte variation d'amplitude ait été observée de manière similaire juste après le report pour le paramètre de complexité de Hjorth, l'interaction entre la détection et la fenêtre n'était pas significative.

Dans le cluster fronto-central, une variation prononcée de l'entropie de décomposition en valeurs singulières (SvEn), de l'exposant de Hurst et du paramètre de complexité de Hjorth a été observée dans la fenêtre temporelle suivant la référence lors de la perception auditive consciente. Néanmoins, l'exposant de Hurst était la seule mesure à montrer un effet significatif de la détection pour cette fenêtre temporelle suivant la référence d'environ 400 ms, et les valeurs de l'exposant y étaient significativement supérieures pour les cibles détectées comparativement à celles manquées. L'exposant de Hurst a usuellement été utilisé comme une mesure statistique pour caractériser les corrélations à long-terme d'un signal temporel (Hurst, 1951). Concrètement, une hausse de l'exposant de Hurst dans le signal neuronal fronto-central, associée à la perception consciente d'une cible composée de tonalités auditives, correspond à une élévation du niveau de corrélations long-termes au sein de ce signal. Cela signifie que la perception auditive consciente a augmenté la structure de corrélations statistiques dans l'aire cérébrale fronto-centrale et ce, de manière visible juste après le report perceptif du sujet.

Malheureusement, nous n'avons pas réalisé une analyse plus détaillée de la dynamique de la construction pour chacune des électrodes du cluster fronto-central. Cependant, on pourrait s'attendre à ce que les électrodes les plus latérales FC5 et FC6 présentent de telles hausses, ce qui signifierait que la conscience perceptive de la cible auditive pourrait reposer sur une augmentation de l'activation au sein du planum temporal vis-à-vis de l'augmentation du traitement des informations statistiques et redondantes associées au flux de la cible et du masqueur. De plus, cette augmentation de l'exposant de Hurst suivant le report perceptif du sujet peut se comprendre comme un rapprochement de la valeur maximale de l'exposant (*i.e.* 1). De cette manière, la conscience perceptive de la cible amènerait le signal neuronal à devenir un signal de plus en plus persistant (puisque  $0,5 < H < 1$ ) et à présenter une auto-corrélation positive long-terme de plus en plus forte, suggérant ainsi une possible amplification des mécanismes de traitement de l'information au sein de cette zone cérébrale.

De cette manière, la perception auditive consciente a suscité des variations significatives des valeurs de mesure dans le cluster cérébral fronto-central. Chaque mesure présentée dans cette analyse quantifie un aspect spécifique du signal neuronal et, même si elles partagent le terme «entropie», les mesures d'entropie se basent sur des propriétés différentes du signal. Les différentes mesures d'entropie et de complexité utilisées ici quantifient donc des propriétés linéaires ou non-linéaires en fonction des caractéristiques statistiques du signal neuronal. Certaines mesures sont basées sur des calculs dans le domaine fréquentiel tandis que d'autres réalisent leurs estimations dans le domaine temporel.

Un exemple important est l'entropie spectrale, qui quantifie la variation de forme du spectre de puissance dans le domaine fréquentiel, et ne peut donc pas être comparée à des techniques analytiques dans le domaine temporel. Un autre exemple est la différence qu'il existe entre l'entropie de permutation (PeEn) et l'entropie approximée (ApEn). L'entropie de permutation (PeEn) évalue la distribution de probabilité des patterns de rang d'amplitude dans le signal, tandis que l'entropie approximée (ApEn) évalue la probabilité que des patterns d'amplitude absolue similaires détectés dans le signal restent similaires s'ils sont étendus d'une valeur d'amplitude supplémentaire. Par conséquent, elles ont des forces différentes dans leur capacité à caractériser le signal neuronal. L'entropie approximée (ApEn) a montré notamment un avantage dans la discrimination de différents niveaux d'inconscience, tandis que l'entropie de permutation (PeEn) a montré un avantage pour séparer les états de conscience des états d'inconscience (Schneider et al., 2014). Dans notre analyse, nous montrons que les différentes mesures d'entropie sont toutes à même de discriminer la perception auditive consciente dans le cluster fronto-central et que les cinq mesures ont présenté des valeurs significativement supérieures pour les électrodes les plus latérales du cluster (FC5 et FC6) lorsque les cibles auditives ont été détectées. De cette manière, la conscience perceptive d'une cible auditive peut être caractérisée par des variations des propriétés à l'échelle macroscopique du signal neuronal, montrant la possibilité d'utiliser les différents algorithmes dans le cadre de la discrimination des états perceptifs conscients et donc des contenus de conscience associés aux représentations cérébrales.

Finalement, nous apportons ici un argument expérimental selon lequel les mesures d'entropies et de complexité, sur la base des caractéristiques statistiques du signal neuronal qu'elles représentent, permettent de discriminer l'effet de la perception auditive consciente dans le cadre d'un protocole de MI chez le sujet sain. Parmi elles, au moins une mesure de complexité, l'exposant de Hurst, présente un pic de valeurs important suivant le report perceptif du sujet. Bien que ce pic de valeurs observé pour l'exposant de Hurst puisse ne pas être strictement associé à la conscience perceptive, mais plutôt à des processus post-perceptuels comme dans le cadre des discussions récentes sur la composante P300 (Cohen et al., 2020; Fishman et al., 2021; Pitts et al., 2014b,a; Tsuchiya et al., 2015), il permet dans cette analyse de discriminer la perception de l'absence de perception par le sujet, et représente ainsi un indicateur pertinent pour la problématique pratique associée à ce travail.

## 5.5 Transmission de l'information à l'échelle cérébrale dans le MI

Le troisième ensemble de mesures que nous avons utilisé permet de caractériser la transmission de l'information à l'échelle cérébrale lors de la perception du flux de tonalités cible dans le MI. Nous avons cherché à déterminer les zones cérébrales où le transfert d'information serait modifié suite à l'accès conscient de la cible auditive. Dans le cadre du MI, la transmission de l'information entre les différentes zones cérébrales lors de la perception consciente de la cible auditive n'a pas été spécifiquement étudiée. En effet, les études de neuroimagerie sur la connectivité fonctionnelle et le transfert d'information au sein du réseau fronto-temporo-pariétal dans une situation de masquage sonore font largement défaut.

Les mesures classiques de connectivité fonctionnelle principalement linéaires ne permettent pas de prendre en compte la non-linéarité des signaux cérébraux. Nous avons vu dans la Section 2.1 que plusieurs mesures issues de la Théorie de l'information sont plus sensibles à l'égard de ce type de propriétés des signaux. Certaines de ces mesures nous permettent d'étudier la transmission d'information, dirigée ou non, à l'échelle du cerveau, en s'appuyant sur les signaux neuronaux issus de l'EEG. Parmi ces mesures, l'information mutuelle (IM) est une mesure de connectivité fonctionnelle non-dirigée (symétrique), et l'entropie de transfert (TE) est une mesure de connectivité fonctionnelle dirigée (non-symétrique). Pour cette analyse, nous avons donc utilisé des mesures de dépendance linéaire classiques (corrélation et covariance), ainsi que des mesures de transfert d'information plus spécifiques de dépendance non-linéaire (IM et TE) pour étudier la transmission de l'information à l'échelle cérébrale dans le MI.

Ces mesures sont usuellement obtenues sur la base d'un appariement des signaux issus des différentes électrodes, donnant lieu à une valeur de mesure pour chaque paire d'électrodes. L'utilisation de graphes, comme les graphes de corrélation, peuvent être intéressants pour représenter des liens statistiques entre les noeuds considérés. De fait, nous étudions ici l'information issue de graphes de corrélation, de covariance, d'information mutuelle et d'entropie de transfert entre les signaux temporels des différentes électrodes.

Nous avons mentionné précédemment que l'activité cérébrale associée à un réseau fronto-temporo-pariétal a été considérée comme un substrat neuronal essentiel dans les mécanismes et les processus associés à la perception consciente (Demertzi et al., 2013; Eriksson et al., 2007; Giani et al., 2015). Des changements significatifs du signal neuronal dans le cortex auditif primaire ont précédemment été associés à la perception de la cible et par conséquent à la ségrégation des flux auditifs (Kondo and Kashino, 2009). De plus, l'activité du cortex pariétal semble essentielle à l'organisation perceptive et plus particulièrement à la liaison des différentes caractéristiques des objets auditifs (Cusack, 2005). Il a aussi été montré que l'activité neuronale au niveau du lobe pariétal peut être modulée par des demandes d'intégration liées au stimulus auditif dans le MI, notamment lorsque le sujet perçoit la cible (Eriksson, 2017). Ainsi, l'activité du cortex pariétal est augmentée lorsque l'organisation perceptive donne lieu à deux flux auditifs plutôt qu'un seul. Récemment, Pereira et al. (2021) ont montré que la perception réussie de stimuli implique une accumulation d'évidence vers un centre informationnel et fonctionnel orchestré par le cortex pariétal postérieur. Ils ont suggéré que cette zone cérébrale, en tant que borne de décision, puisse servir de déclencheur à l'«embrasement» neuronal sous-jacent à la conscience perceptive du stimulus.

Sur la base de ces différents résultats, il apparaît que des processus d'intégration et de transmission de l'information associés à un traitement cérébral distribué peuvent être à même d'expliquer une partie de l'activité neuronale associée aux expériences conscientes lors de la perception auditive de tonalités cibles. Nous avons donc supposé qu'une transmission de l'information plus importante serait observée lors de la perception consciente de la cible auditive au sein du réseau fronto-temporo-pariétal. Nous avons également supposé qu'un transfert d'information plus important serait dirigé vers les cortex pariétaux. De cette manière, la perception auditive consciente dans le MI pourrait être caractérisée par des mécanismes de transfert d'information plus importants entre les cortex frontal, temporal et pariétal, ce qui se refléterait dans les mesures d'IM et de TE pour les cibles détectées comparativement aux cibles non-détectées.

## 5.5.1 Procédure

### 5.5.1.1 Prétraitement

Dans le cadre de cette analyse, les mêmes données EEG issues de la tâche de MI précédemment définie ont été utilisées (Section 5.1). Les données ont été reréférencées à la moyenne des électrodes, puis le signal EEG a été sous-échantillonné à 500 Hz et des filtres non-causaux passe-bas (80 Hz) et passe-haut (1 Hz) ont été appliqués aux données. Ensuite, les procédures de prétraitements ont été appliquées de la même manière que décrites précédemment (*i.e.*, rejet des artefacts, ICA, autoreject, inspection visuelle). Nous avons considéré la différence entre les conditions «après» et «avant» la référence temporelle comme précédemment (*i.e.*, temps de détection des sujets pour les détections correctes et moyenne des temps de détection des sujets pour les détections manquées, voir Section 5.1.5).

### 5.5.1.2 Tests statistiques par permutation de clusters non-paramétriques

Afin d'avoir une méthodologie statistique appropriée à cette analyse, nous avons employé une approche de tests statistiques non-paramétriques par permutation basés sur des groupes ou clusters d'électrodes. Ces tests permettent à partir de statistiques basées sur taille et poids de clusters, de trouver des clusters et des liens qui diffèrent de manière significative pour les facteurs de détection et d'électrodes étudiés. De cette manière, les mesures obtenues à partir des signaux issus de paires d'électrodes, et analysées à l'aide d'une approche statistique basée sur les clusters, vont nous permettre de mieux caractériser la transmission d'information entre zones cérébrales lors de la perception de la cible auditive dans le MI.

Les différentes mesures — corrélation, covariance, information mutuelle et entropie de transfert — ont ainsi été analysées en utilisant des statistiques basées sur les tests non-paramétriques de permutation de clusters (Maris et al., 2007; Maris and Oostenveld, 2007; Nichols and Holmes, 2002). Pour chaque paire de signaux et chaque sujet, la valeur de la mesure est calculée pour chaque groupe de détection (cibles détectées et cibles manquées) et pour chaque groupe de condition (avant et après la référence). Pour chaque mesure, on prend la différence  $\delta$  entre la valeur de la mesure après la référence et la valeur de la mesure avant la référence (par exemple, pour l'IM, on a donc :  $\delta = \text{IM avant} - \text{IM après}$ ). On obtient ainsi deux ensembles de données, l'un comportant les indices  $\delta$  pour chaque paire d'électrodes pour les cibles détectées, et l'autre comportant les indices  $\delta$  pour chaque paire d'électrodes pour les cibles manquées. Ensuite, pour chaque mesure, le test est composé des étapes suivantes :

1. La différence entre les valeurs de mesure de chaque ensemble de données, notée  $\Delta$ , est calculée et correspond à la statistique expérimentale. Un premier test de permutation est ensuite utilisé pour évaluer la significativité de cette statistique expérimentale. L'hypothèse nulle est définie comme la situation où il n'y a pas de différence entre les cibles détectées et les cibles manquées. La distribution des  $\Delta$  sous l'hypothèse nulle est alors obtenue en assignant aléatoirement les valeurs de mesure à l'un des deux groupes et en calculant  $\Delta$  pour chaque permutation. L'ensemble des valeurs de  $\Delta$  obtenues pour un grand nombre de permutations donne ainsi une estimation de la distribution de  $\Delta$  sous l'hypothèse nulle. La valeur expérimentale de la statistique est considérée comme significative si elle s'écarte de la distribution de permutation pour une valeur  $p < \alpha = 0.01$ .

2. Sur la base de l'étape précédente, une statistique basée sur les clusters est ensuite déterminée. Un cluster est alors défini comme l'ensemble des paires de signaux ayant un signal de référence en commun (Maris et al., 2007). Chaque cluster se voit attribuer une taille (c'est-à-dire un nombre de paires pour lesquelles l'hypothèse nulle a été rejetée à l'étape 1) et un poids statistique (c'est-à-dire une différence entre les statistiques de seuil et les statistiques expérimentales observées à l'étape 1).

3. Un deuxième test de permutation est ensuite effectué sur les statistiques basées sur les clusters (taille et poids). Ce test permet de déterminer les distributions sous l'hypothèse nulle de l'absence de différence entre les groupes pour l'indice de taille et de poids des clusters. Seuls les clusters pour lesquels

la statistique basée sur les clusters est supérieure à celle de la distribution de permutation (avec un risque  $\alpha = 0.01$ ) sont sélectionnés comme significatifs.

Les tests de permutation ont été effectués à l'aide d'une procédure mise en œuvre par [Lenne et al. \(2013\)](#) dans le langage de programmation Python ([Van Rossum et al., 2007](#)). Le calcul des statistiques des clusters a été effectué en utilisant 100000 permutations et un seuil statistique  $\alpha = 0.01$ . Les mesures électrophysiologiques ont été sélectionnées lorsqu'elles permettent de différencier significativement les cibles détectées des cibles manquées sur la base des statistiques de clusters.

## 5.5.2 Algorithmes de calcul

### Covariance et corrélation linéaire

La covariance caractérise les variations simultanées des deux VA : elle est positive lorsque les écarts entre les variables et leurs moyennes ont tendance à être de même signe, négative dans le cas contraire.

Soient deux VAD  $X$  et  $Y$  de moyennes respectives  $\mu_X$  et  $\mu_Y$  et présentant le même nombre d'échantillons  $(x_i, y_i)$  pour  $i = 1, \dots, n$ . La covariance peut s'écrire :

$$Cov(X, Y) = \sigma_{X,Y}^2 = E(X - \mu_X)(Y - \mu_Y) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (x_i - \mu_X)(y_i - \mu_Y) \quad (5.36)$$

La variance est considérée comme un cas particulier de covariance où  $X$  et  $Y$  sont les mêmes variables :

$$Var(X) = Cov(X, X) = \sigma_X^2 = E(X - \mu_X)(X - \mu_X) = E[(X - \mu_X)^2] \quad (5.37)$$

Le coefficient de corrélation de Pearson est une estimation linéaire paramétrique de la corrélation entre deux VA. Il représente la covariance divisée par le produit de leur écart type et peut ainsi être considéré comme une covariance normalisée, permettant de s'échelonner de  $-1$  à  $1$ .

Pour deux VAD  $X$  et  $Y$  avec un écart-type respectivement  $\sigma_x$  et  $\sigma_y$ , le coefficient de corrélation de Pearson  $\rho_{X,Y}$  est :

$$\rho_{X,Y} = \frac{\sigma_{X,Y}^2}{\sigma_X \sigma_Y} \quad (5.38)$$

### Information mutuelle et entropie de transfert

L'information mutuelle a été définie (voir Section 2.1.2.5) comme la quantité par laquelle une mesure de  $Y$  réduit l'incertitude de  $X$  ([Shannon, 1948](#); [Cover and Thomas, 2006](#)), c'est-à-dire qu'elle reflète la réduction de l'incertitude sur une variable aléatoire  $X$  lorsque la mesure de  $Y$  est connue. De cette façon, l'IM entre deux VA  $X$  et  $Y$  mesure la transmission d'information (en bits d'information si le logarithme est en base binaire) entre les variables  $X$  et  $Y$  ([Shannon, 1948](#); [Lenne et al., 2013](#)). En tant que mesure de dépendance statistique non-linéaire, l'IM augmente avec la force de la dépendance et présente une valeur maximale lorsque les deux VA sont totalement dépendantes. Inversement, lors de l'indépendance totale des deux variables ( $p(x, y) = p(x)p(y)$ ), l'IM s'annule et devient égale à zéro. Nous avons vu que l'IM entre deux VAD peut être écrite sous plusieurs formes telles que :

$$IM(X; Y) = \sum_{x \in X} \sum_{y \in Y} p(x, y) \log \frac{p(x, y)}{p(x)p(y)} \quad (5.39)$$

$$\begin{aligned}
IM(X; Y) &= IM(Y; X) \\
&= H(X) - H(X|Y) \\
&= H(Y) - H(Y|X) \\
&= H(X) + H(Y) - H(X, Y)
\end{aligned} \tag{5.40}$$

La principale difficulté du calcul de l'IM à partir de données expérimentales réside dans l'estimation de la distribution de probabilités jointes  $p(x, y)$  à partir d'histogrammes. Généralement, les outils de calculs sont des variations d'algorithmes de «binning» afin de discrétiser  $X$  et  $Y$  pour permettre le calcul d'une IM discrète. La sélection du nombre  $k$  de bins d'échantillonnage a une grande influence sur la précision de l'IM de par l'existence d'un compromis biais-variance (Hlaváčková-Schindler et al., 2007; Ince et al., 2017; Jeong et al., 2001; Sun et al., 2018).

En dépit de diverses techniques de correction de biais (Paninski, 2003; Schürmann and Grassberger, 1996) et du fait que l'IM par discrétisation approxime l'IM théorique, il est bien établi que cette discrétisation est une méthode sous-optimale pour la manipulation de distributions empiriques de données à valeurs réelles continues (Budden and Crampin, 2016; Ross, 2014; Roulston, 1999; Seok and Kang, 2015). Néanmoins, pour estimer l'information mutuelle entre deux VA à  $n$  échantillons, Hlaváčková-Schindler et al. (2007) ont établi que  $\sqrt{n/5} \leq k \leq \sqrt{n}$  représente un bon compromis biais-variance pour la discrétisation. De ce fait, nous avons choisi d'utiliser cette procédure de discrétisation en prenant  $k = 40$  bins sur la base de données temporelles issues de 6 secondes d'enregistrements échantillonnés à 500 Hz.

L'IM étant une mesure symétrique, toutes les matrices de mesures sont carrées et symétriques. Nous avons donc obtenu 1740 indices d'IM pour toutes les paires de signaux sur la base de 60 électrodes. Les indices d'IM ont été calculés entre les 60 paires de canaux unipolaires en utilisant la procédure suivante :

1. Le signal de chaque électrode a été transformé en un processus uniformément distribué utilisant  $k = 40$  bins afin que chaque symbole ait la même probabilité d'occurrence et que l'entropie soit maximale (Hlaváčková-Schindler et al., 2007). L'intervalle entre la valeur minimale et maximale de  $X$  est divisé en  $k = 40$  sous-intervalles (indexés de 0 à  $k - 1$ ) contenant chacun  $1/40$  valeurs de  $X$ . Le signal est ainsi transformé en une séquence symbolique.

2. Pour chaque paire de représentation symbolique des signaux  $X$  et  $Y$ , l'information mutuelle  $IM(X; Y)$  a été calculée en utilisant une approche classique (Studholme et al., 1998) dont l'expression prend la forme spécifique :

$$IM(X; Y) = H(X) + H(Y) - H(X, Y) \tag{5.41}$$

L'entropie de transfert, présentée dans la Section 2.1.2.6, a été définie comme une extension de l'IM qui mesure le transfert d'information dirigé entre les séries temporelles d'une VA source et d'une VA cible (Schreiber, 2000; Paluš et al., 2001). L'entropie de transfert permet de quantifier le degré d'influence causale parmi les interactions complexes en considérant l'histoire commune partagée entre les deux VA via un conditionnement de l'IM. Plus précisément, l'entropie de transfert conditionne le passé de  $X_t$  pour éliminer toute information redondante ou partagée entre  $X_t$  et son passé, et supprime toute information de  $Y$  concernant  $X$  au temps  $t$  qui se trouve dans le passé de  $X$  (Williams and Beer, 2011; Ikegwu et al., 2020). L'entropie de transfert de  $Y$  vers  $X$ , notée  $TE_{Y \rightarrow X}(t)$  peut être définie (Kraskov et al., 2004) comme :

$$\begin{aligned}
TE_{Y \rightarrow X}(t) &= IM(X_t; Y_{t-\tau} | X_{t-\tau}) \\
&= IM(X_t | X_{t-\tau}, Y_{t-\tau}) - IM(X_t | X_{t-\tau})
\end{aligned} \tag{5.42}$$

Toutes les routines ont été implémentées dans des scripts Python (Van Rossum et al., 2007). Le module python *PyIF* (Ikegwu et al., 2020) a été utilisé pour estimer les entropies de transfert bivariés. Dans ce module, les entropies de transfert ont été estimées grâce à l'estimateur de Kraskov (Kraskov et al., 2004).

### 5.5.3 Résultats des analyses sur les mesures de transfert d'information

Les tests par permutation de clusters nous ont permis d'obtenir des clusters et des liens qui diffèrent significativement entre les cibles détectées et les cibles non-détectées. Nous avons représenté les résultats statistiquement significatifs de cette analyse sous formes de graphes. La Figure 5.18 représente les liens et les clusters significativement différents entre les cibles détectées et les cibles non-détectées pour les mesures de covariance et de corrélation. La Figure 5.19 représente les liens et les clusters significativement différents entre les cibles détectées et les cibles non-détectées pour les mesures d'information mutuelle et d'entropie de transfert. Pour chaque mesure, les poids statistiques sont présentés dans la Table 5.10 et nous reportons l'ensemble des clusters (ou «hubs» informationnels) de plus de deux liens significatifs.

Au total, nous avons obtenu 28 liens significatifs pour la covariance, 40 pour la corrélation, 7 pour l'information mutuelle et 32 pour l'entropie de transfert. Premièrement, dans les mesures de dépendance linéaire, 11 clusters significatifs ont été observés pour la mesure de covariance (AF7, F5, F7, F8, FC4, FC6, C2, C5, FT7, FT8 et T7) tandis que 17 clusters significatifs ont été observés pour la mesure de corrélation (AF4, AFz, C5, CP5, F1, F2, F3, F5, F7, Fz, F8, FC4, FC5, O1, T7, FT7 et FT8). Deuxièmement, dans les mesures de dépendance non-linéaire, aucun cluster significatif n'a été observé pour l'information mutuelle alors que 9 clusters significatifs ont été observés pour l'entropie de transfert (Pz, P4, P6, P8, AF4, FC3, CPz, PO3 et O2).

Les résultats associés à la mesure de covariance indiquent que la détection de la cible auditive provoque des variations simultanées entre les signaux issus des parties antéro-latérales principalement des hémisphères droit (F8, FT8) et gauche (F7, FT7 et T7). On observe également que l'électrode antéro-frontale gauche la plus latérale (AF7) présente ces variations avec plusieurs électrodes centrales et centro-pariétales. Cela montre donc une forte covariation entre les signaux cérébraux associés aux lobes fronto-temporal droit et gauche, et par conséquent une covariation de l'activité cérébrale des cortex auditifs droit et gauche. Les résultats associés à la mesure de corrélation permettent de retrouver un pattern assez similaire sur les électrodes les plus latérales (coté droit : F8 et FT8 ; coté gauche : F7, FT7 et T7). On observe également deux clusters significatifs à l'arrière du cerveau : un cluster au niveau occipital (O1) et un autre au niveau pariéto-occipital (O4). Ainsi, une covariation linéaire importante est observable entre les signaux issus des électrodes localisées au sein des lobes temporaux droit et gauche.

Les résultats associés aux mesures d'information mutuelle ne laissent apparaître que très peu de liens significatifs et aucun cluster significatif. Cependant, ceux associés aux mesures d'entropie de transfert montrent que les valeurs sont significativement plus élevées lorsque les cibles auditives étaient détectées que lorsqu'elles ne l'étaient pas. De plus, nous pouvons observer un cluster significatif de liens informationnels associé à l'aire pariétale droite. On observe notamment que les électrodes pariétales P6 et P8 sont des centres vers lesquels se dirigent l'information et représentent ainsi des clusters entrants. Au contraire, l'information dirigée vers ces clusters apparaît provenir d'un ensemble d'aires cérébrales différentes, qui représentent des clusters sortants. On voit également que l'électrode AF4 est un centre antérieur vers lequel se dirige de l'information.

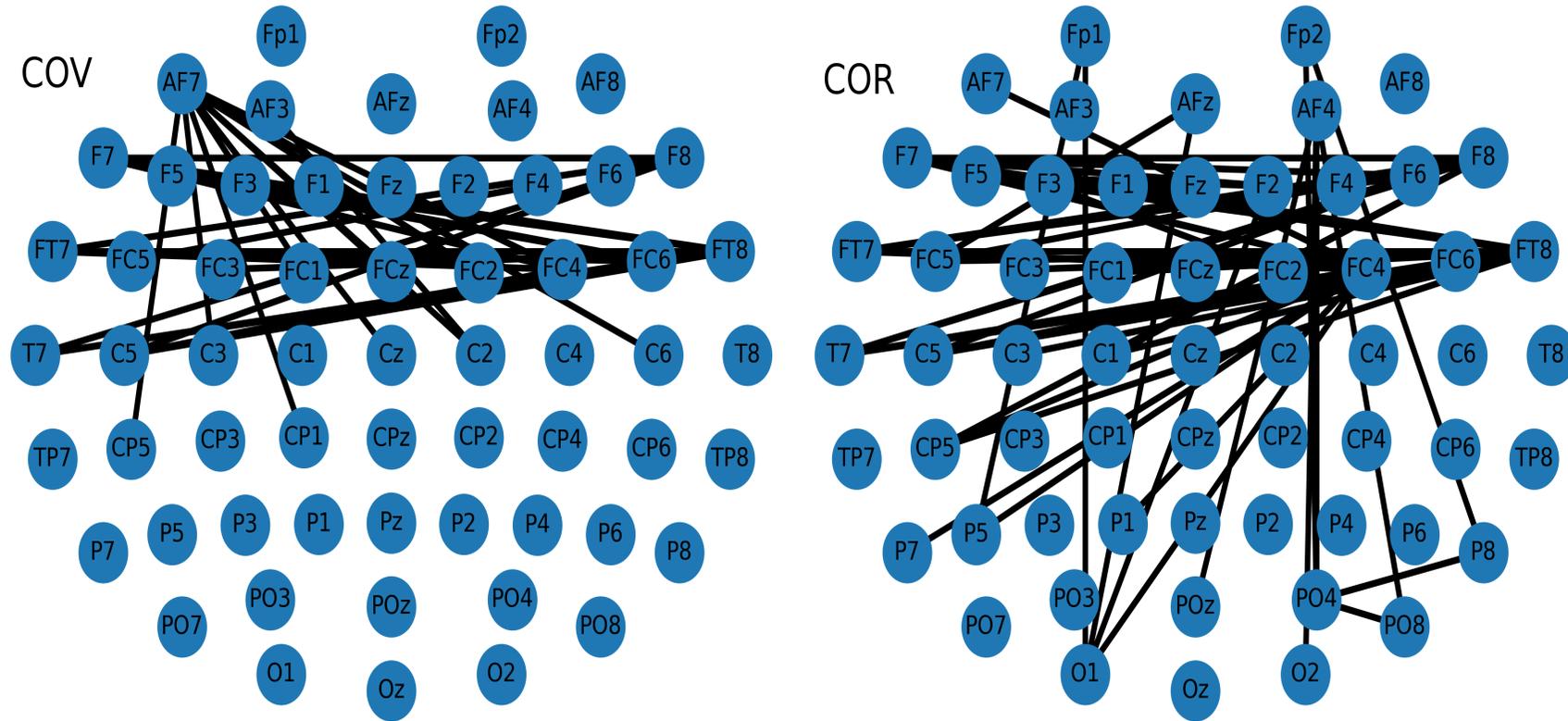


FIGURE 5.18 – Schémas topographiques indiquant à la fois les clusters et liens dont les critères de taille et de poids sont remplis en utilisant la procédure de test par permutation de clusters non-paramétrique pour les mesures de covariance (Gauche) et de corrélation (Droite) pour 100000 permutations et un seuil statistique de 0.01.

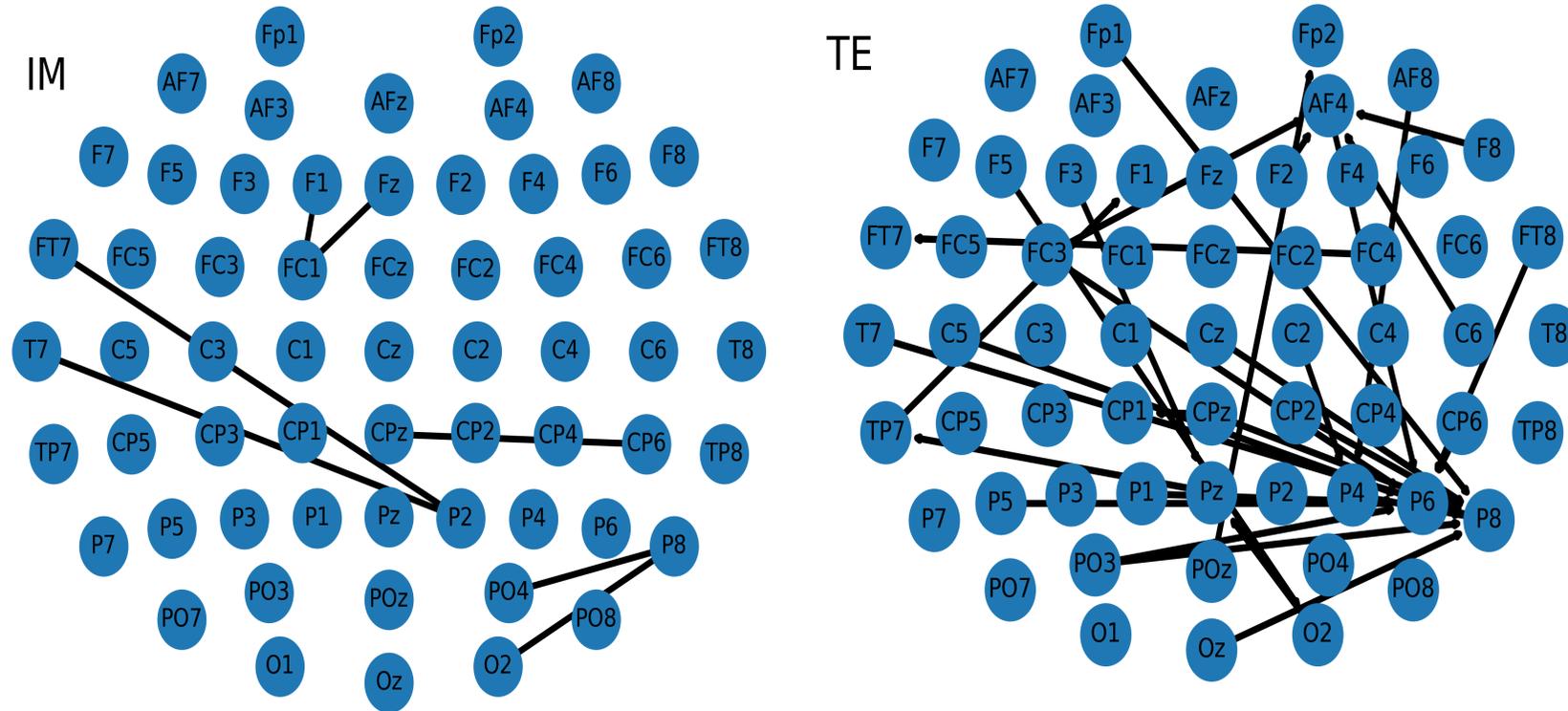


FIGURE 5.19 – Schémas topographiques indiquant à la fois les clusters et liens dont les critères de taille et de poids sont remplis en utilisant la procédure de test par permutation de clusters non-paramétrique pour les mesures d'information mutuelle (Gauche) et d'entropie de transfert (Droite) pour 100000 permutations et un seuil statistique de 0.01.

TABLE 5.10 – Table reportant les poids statistiques des liens entre les électrodes sources et les électrodes cibles pour lesquelles à la fois la taille et le poids sont significativement différents entre les cibles détectées et non-détectées pour les mesures de corrélation linéaire (Haut Gauche), de covariance (Haut Droite), d'information mutuelle (Bas Gauche) et d'entropie de transfert (Bas Droite).

<b>Cov</b>						<b>Cor</b>					
Source	Target	Weights	Source	Target	Weights	Source	Target	Weights	Source	Target	Weights
AF3	C2	2,5.10 <sup>-13</sup>	C5	FT8	1,4.10 <sup>-12</sup>	AF4	O1	0.0009	F2	O1	0.005
AF7	C2	1,0.10 <sup>-12</sup>	F5	FC6	4,7.10 <sup>-13</sup>	AF4	O2	0.006	F2	P5	0.002
AF7	C3	8,2.10 <sup>-13</sup>	F5	FT8	6,3.10 <sup>-13</sup>	AF4	PO3	0.002	F3	FC2	0.006
AF7	C6	1,6.10 <sup>-12</sup>	F7	F8	5,9.10 <sup>-13</sup>	AF4	PO4	0.004	F3	FT8	0.007
AF7	CP1	7,7.10 <sup>-13</sup>	F7	FC6	1,8.10 <sup>-12</sup>	AF4	PO8	0.001	F3	Fz	0.009
AF7	CP5	9,0.10 <sup>-14</sup>	F7	FT8	1,1.10 <sup>-12</sup>	AF4	POz	0.005	F5	FC4	0.004
AF7	Cz	2,6.10 <sup>-12</sup>	F8	FT7	2,1.10 <sup>-12</sup>	AFz	FC5	0.0005	F5	FT8	0.005
AF7	FC1	1,9.10 <sup>-14</sup>	F8	T7	2,3.10 <sup>-13</sup>	AFz	O1	0.0004	F6	T7	0.007
AF7	FC2	1,3.10 <sup>-12</sup>	FC3	FT8	1,1.10 <sup>-13</sup>	AFz	T7	< .0001	F7	F8	0.0003
AF7	FC4	1,2.10 <sup>-13</sup>	FC4	FT7	1,4.10 <sup>-12</sup>	C1	FT8	0.006	F7	FC4	0.005
AF7	FCz	2,1.10 <sup>-12</sup>	FC6	FT7	9,5.10 <sup>-14</sup>	C3	FT8	0.005	F7	FT8	0.001
C5	F8	6,3.10 <sup>-13</sup>	FC6	T7	1,1.10 <sup>-12</sup>	C5	FC4	0.007	F8	FC5	0.002
C5	FC4	9,1.10 <sup>-13</sup>	FT7	FT8	2,2.10 <sup>-12</sup>	C5	FC6	0.005	F8	FT7	0.001
C5	FC6	2,3.10 <sup>-12</sup>	FT8	T7	1,4.10 <sup>-13</sup>	C5	FT8	0.008	F8	T7	0.002
						CP5	F8	0.009	FC1	FT8	0.0001
						CP5	FC4	0.003	FC3	FT8	< .0001
						CP5	FT8	0.002	FC4	FT7	0.0007
						F1	FT8	0.002	FC4	O1	0.001
						F1	Fz	0.002	FC4	P1	0.002
						F2	F5	0.003	F2	F7	0.006

<b>IM</b>		
Source	Target	Weights
CP6	CPz	0.0007
F1	FC1	0.0005
FC1	Fz	0.0006
FT7	P2	0.0005
O2	P8	0.002
P2	T7	0.0001
P8	PO4	0.003

<b>TE</b>					
Source	Target	Weights	Source	Target	Weights
AF8	P4	0.0002	FT8	P6	0.0001
C2	P4	0.001	Fp1	P8	0.001
C5	P6	0.0008	O2	Pz	0.001
C6	AF4	0.0001	Oz	P8	0.001
CP2	P8	0.003	P1	P6	0.0008
CP6	P6	0.004	P4	P8	0.001
CPz	CP1	0.0006	P5	P6	0.0005
CPz	P8	0.0003	P8	P4	0.001
Cz	P8	0.002	P8	P6	0.0004
F2	AF4	0.0006	PO3	P6	0.0003
F3	Pz	0.0004	PO3	P8	0.001
F5	O2	0.0008	PO4	O2	0.0008
F8	AF4	0.0007	POz	Fp2	0.0008
FC3	AF4	0.001	Pz	TP7	0.0004
FC3	P6	0.0007	T7	P8	0.0008
FC4	FT7	< .0001	TP7	F1	0.0003

### 5.5.4 Synthèse et discussion pour les mesures de transfert d'information

Dans cette section, nous avons étudié l'effet de la perception auditive consciente sur le transfert d'information entre les différentes zones cérébrales dans le MI. Nous avons cherché à savoir si les aires frontales, temporales et pariétales étaient susceptibles de présenter une transmission de l'information plus importante dans le cas où la cible auditive serait perçue. Plus précisément, nous avons regardé si un échange d'information serait observé en provenance des aires cérébrales antérieures vers les aires pariétales. Pour cela, nous avons utilisé deux mesures classiques linéaires, la corrélation et la covariance, ainsi que deux mesures non-linéaires, l'information mutuelle et l'entropie de transfert.

Les mesures de dépendance linéaire (covariance et corrélation) nous ont permis de montrer des relations linéaires entre les électrodes latérales des hémisphères cérébraux. Ces électrodes étaient principalement localisées au niveau des aires frontales, fronto-temporales et temporales. Cela semble suggérer que les signaux issus des électrodes situées au niveau des cortex frontal et temporal des deux hémisphères

covariant linéairement lorsque les sujets ont détecté les cibles auditives et non lorsque les cibles n'étaient pas détectées. Nous avons également trouvé que l'activité de l'aire antéro-frontale gauche covariait de manière significative avec des zones centrales et centro-pariétales lors de la perception de la cible auditive.

Cependant, les mesures de dépendance non-linéaire, information mutuelle et entropie de transfert ont montré des résultats nettement différents. La mesure d'entropie de transfert, quantifiant le transfert d'information dirigé, présentait des valeurs significativement supérieures lors de la perception de la cible pour plusieurs clusters cérébraux. Notamment, plusieurs électrodes pariétales de l'hémisphère droit sont apparues être de véritables cibles du transfert d'information (P6 et P8). L'ensemble de liens informationnels significatifs associé à l'aire pariétale droite et les électrodes le composant correspondaient à des centres cérébraux vers lesquels se dirigeaient l'information. L'information arrivant au niveau de ce cluster pariétal provenait de plusieurs zones cérébrales comme les aires temporale, fronto-centrale, centrale ou encore pariétale gauches. De plus, l'électrode localisée au niveau du cortex antéro-frontal droit AF4 semblait également correspondre à un centre cérébral antérieur vers lequel était dirigé de l'information en provenance de différentes électrodes des deux hémisphères.

De cette manière, cette analyse nous a permis d'observer un échange important d'information selon un axe antéro-postérieur basé sur des centres attracteurs dépendants de leur localisation dans les hémisphères cérébraux. Ces résultats suggèrent un transfert de l'information inter-hémisphérique augmenté lorsque les cibles ont été détectées, en provenance de plusieurs zones de l'hémisphère gauche et en direction de l'aire pariétale droite. Ces résultats permettent de renforcer l'hypothèse que l'activité au sein d'un réseau fronto-temporo-pariétal est associée à la perception consciente de stimuli.

Dans le cadre de la ségrégation des flux auditifs et de l'organisation perceptive cohérente des objets auditifs, les mécanismes de transfert de l'information neuronale apparaissent largement dépendants de l'activation du cortex pariétal et de sa capacité à accumuler l'information entrante (Overath et al., 2007; Pereira et al., 2021). L'augmentation de l'information vers ce centre fonctionnel pariétal pourrait signifier un rôle d'attracteur informationnel visant à donner un sens à la représentation perceptive des flux auditifs et mener à une ségrégation aboutie des flux dissociés de la cible et du masqueur. De plus, la localisation des électrodes pariétales postérieures P6 et P8 correspond notamment au sillon temporal supérieur situé en arrière du lobe temporal au niveau de la jonction temporo-pariétale. L'activité au sein des sillons intra-pariétaux inféro-postérieur du lobe pariétal et de la jonction temporo-pariétale a été montrée être dépendante des demandes d'intégration dans le MI (Eriksson, 2017). Les résultats de notre analyse pourraient venir appuyer le rôle des aires pariétales droites dans leur capacité à associer les représentations sensorielles et perceptives liées à l'intégration des caractéristiques des stimuli chez l'humain.

Puisque la perception bistable correspond à la fluctuation dans le temps de la perception du sujet lorsque les entrées sensorielles permettent des interprétations perceptives multiples et concurrentes (comme dans le MI), la perception du sujet peut osciller entre deux percepts mutuellement exclusifs malgré la constance de l'entrée sensorielle. Les études d'imagerie avaient révélé des réponses transitoires au sein du cortex fronto-pariétal latéral droit au moment des transitions perceptives entre les interprétations, reflétant potentiellement l'initiation neuronale des transitions (Kleinschmidt et al., 2002; Lumer et al., 1998; Sterzer and Kleinschmidt, 2007). En outre, une activation plus importante du cortex fronto-pariétal droit a également été montrée lors des transitions qui durent plus longtemps, suggérant que cette zone du cortex cérébral resterait actif aussi longtemps que dure une transition (Knapen et al., 2011). De cette manière, l'activation du cortex fronto-pariétal droit pendant la perception bistable pourrait refléter une réponse aux transitions perceptives, réponse associée à la construction d'un percept conscient issue d'une analyse de la scène auditive préalable ayant aboutie à une ségrégation réussie des flux auditifs entre la cible et le masqueur à travers le temps. Dans notre analyse, les résultats associant la zone cérébrale antéro-frontale droite à un rôle de centre attracteur vers lequel se dirige de l'information semblent soutenir cette idée que le cortex fronto-pariétal montre une activation en réponse aux fluctuations des transitions perceptives et des représentations des flux auditifs.

## 5.6 Intégration de l'information dans le MI

Dans cette quatrième et dernière partie, nous avons étudié des mesures issues de la théorie de l'information intégrée (TII) pour caractériser la dynamique cérébrale associée à la perception consciente de la cible auditive. Parmi les méthodes capables de caractériser la dynamique cérébrale lors de la construction d'un percept auditif conscient, nous venons d'étudier celles usuellement employées dans la littérature pour caractériser les états de conscience. Les méthodes utilisées dans cette partie découlent d'un ensemble théorique développé pour aborder le problème des contenus de conscience et caractériser la dynamique de l'activité cérébrale lors de la conscience perceptive.

Parmi ces méthodes, présentées dans le Chapitre 2, la TII propose des mesures permettant de quantifier l'intégration de l'information à des échelles cérébrales différentes. Parmi ces mesures notamment, la mesure  $\Phi$  de la quantité d'information intégrée dans un système physique tient un rôle particulier. D'une part, la TII postule que  $\Phi$  présente une relation d'identité avec la conscience et la décrit comme une information intégrée entre des éléments hautement différenciés mais irréductibles du système cérébral. D'autre part, elle prédit que la valeur de  $\Phi$  estimée à partir des activités cérébrales représente le niveau de conscience à travers la diversité du répertoire d'états fonctionnels associés au système cérébral. Ainsi, plus un système est conscient, plus il intègre de l'information, plus il génère de l'information intégrée et par conséquent, plus son  $\Phi$  augmente.

Nous avons brièvement présenté plusieurs des mesures proposées dans la littérature et avons soulevé des problématiques liées à leur utilisation. Actuellement, les mesures de la TII soulèvent d'importantes questions sur la possibilité de les appliquer aux données réelles issues d'enregistrements neurophysiologiques. Leur comportement, à l'exception des cas les plus simples, n'a pas été caractérisé de manière approfondie et malgré le nombre croissant d'études comparatives s'y intéressant ([Barrett and Seth, 2011](#); [Barrett and Mediano, 2019](#); [Haun et al., 2016, 2017](#); [Isler et al., 2018](#); [Kim et al., 2018](#); [Kim and Lee, 2019](#); [Kitazono et al., 2018](#); [Mediano et al., 2019](#); [Oizumi et al., 2016a](#); [Seth et al., 2011](#); [Tegmark, 2016](#); [Toker and Sommer, 2019](#)), il y a un réel manque d'études visant spécifiquement à tester et mettre à l'épreuve cette théorie sur des données neuronales. À notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à étudier les mécanismes d'intégration de l'information de la perception auditive consciente dans une situation de MI en s'appuyant sur la TII de la conscience. Nous avons donc mis à l'épreuve différentes mesures d'information intégrée et étudié leur décours temporel au cours de la construction de la perception auditive consciente dans le MI.

Nous avons vu que les aires cérébrales temporales présentent une activité qui est associée à des traitements de l'information liée au stimulus sonore ([Bidet-Caulet, 2007](#); [Micheyl et al., 2007a](#)). Les aires primaires du cortex auditif ont un rôle essentiel dans le décodage des informations sensorielles ([Bidet-Caulet, 2007](#)). Les aires secondaires sont plutôt impliquées dans l'intégration des informations primaires et peuvent initier des processus d'identification et de stockage des informations, ou de focalisation attentionnelle sur une information pertinente ([Hasselmann, 2017](#); [Lorenzi, 2016](#)). Les aires cérébrales plus centrales correspondent plutôt à des activités associées à l'intégration des informations en provenance de sources sensorielles multi-modales ([Dehaene et al., 2006](#); [Del Cul et al., 2007](#)).

Les travaux de [Giani et al. \(2015\)](#) ont montré, en utilisant une analyse par modélisation causale dynamique, que la composante ARN suscitée par la détection de la cible pouvait provenir de processus récurrents dans le cortex auditif. Cette analyse a permis d'indiquer que la composante ARN sous-tendant la ségrégation des flux auditifs était principalement due à des changements dans la connectivité intrinsèque des cortex auditifs. De plus, cette même analyse a permis de montrer que la composante P300 amplifiée de manière significative lorsque la cible a été détectée, reposait sur un traitement récurrent entre les cortex auditif et pariétal. Ainsi, dans le cadre de l'étude de la caractérisation de la dynamique temporelle de la perception auditive consciente, le décours temporel de la quantité d'information intégrée associée à ces zones cérébrales temporales, centrales et pariétales nous a semblé ici pertinent.

Dans ce contexte, notre objectif principal était de savoir si des mesures d'information intégrée étaient susceptibles de caractériser la perception auditive consciente d'un flux de tonalités cible sous MI. Nous avons souhaité déterminer l'intégration d'information en utilisant des algorithmes issus de la littérature récente afin de calculer les mesures d'information intégrée sur les données EEG issues de la tâche de MI. Pour cela, nous avons étudié le décours temporel de l'intégration d'information pour les cibles perçues et non-perçues, avant et après la perception. À partir des prédictions de la TII, nous avons supposé que la perception auditive consciente d'un flux de tonalités cible intégré dans un masqueur multi-tonalités susciterait un niveau plus élevé d'information intégrée. Nous avons également supposé qu'une hausse progressive de la quantité d'information intégrée dans le temps serait observée pour les cibles détectées jusqu'à atteindre le report explicite conscient par le sujet lors de l'appui-bouton. Ainsi, quelque soit la zone cérébrale considérée, nous avons fait l'hypothèse que les cibles perçues susciteraient davantage d'information intégrée que les cibles non-perçues et qu'elles exprimeraient une augmentation progressive de l'information intégrée jusqu'au report perceptif du sujet.

### 5.6.1 Mesures d'information intégrée

Les quatre mesures d'information intégrée utilisées ici pour étudier la dynamique de la perception auditive consciente sont celles présentées dans la Section 2.2.2. Elles sont : i) l'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$ , ii) l'information intégrée géométrique  $\Phi^G$ , iii) l'information intégrée stochastique  $\Phi^H$  et iv) l'information intégrée par redondance ou «multi-information»  $\Phi^{MI}$ . Les algorithmes permettant le calcul de ces quatre mesures ont été rendus disponibles dans la toolbox Matlab «phitoolbox» (Oizumi et al., 2016a; Toker and Sommer, 2019). Nous présentons dans ce qui suit une description rapide permettant de comprendre l'implémentation pratique des algorithmes trouvés dans cette toolbox.

Les mesures d'information intégrée visent à caractériser, comme la complexité neuronale présentée dans la Section 2.2.2, et dont elles sont issues, la différence d'information entre le système effectif et ses interactions et un système totalement indépendant. Cette différence vise à totalement quantifier l'intégration d'information dans un système organisé tel que le cerveau. Chaque mesure aborde le problème selon un point de vue théorique particulier lui donnant sa spécificité.

#### Information intégrée basée sur le décodage

L'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$  aborde le problème en terme d'émetteur et récepteur en considérant leur situation : la première correspond à celle où le récepteur décode l'information du système à partir de la distribution de probabilité optimale correspondant à celle observée et la compare à la situation où le récepteur décode le message sur la base d'une distribution de probabilité issue d'un système dont les parties sont totalement indépendantes.

Ainsi :

$$\Phi^* = IM(X_t; X_{t-\tau}) - IM^*(X_t; X_{t-\tau}) \quad (5.43)$$

avec  $\tau$  le décalage temporel souhaité pour caractériser l'intégration d'information,  $IM(X_t; X_{t-\tau})$  l'information mutuelle entre les états présents et les états passés décalés selon  $\tau$  et  $IM^*$  l'information de décodage issue du système aux parties indépendantes.

Le formalisme complet pour le calcul de  $\Phi^*$  est donné dans Oizumi et al. (2016a).

#### Information intégrée géométrique

L'information intégrée géométrique  $\Phi^G$  utilise la géométrie de l'information qui est une application de la géométrie différentielle aux relations et structures de distributions de probabilité. Dans ce formalisme, la divergence de Kullback-Leibler est une mesure naturelle de la distance entre deux distributions de

probabilité. L'information intégrée géométrique  $\Phi^G$  est basée sur ce fait et vise à mesurer la distance entre la distribution de probabilité du système par rapport à celle d'un système totalement déconnecté.

Ainsi :

$$\Phi^G = \min_q D_{KL} [p(X_t, X_{t-\tau}) || q(X_t, X_{t-\tau})] \quad (5.44)$$

où  $D_{KL}[p||q]$  représente la divergence de Kullback-Leibler entre les deux distributions de probabilités jointes des états présents et passés du système entre les modèles connecté  $p$  et déconnecté  $q$ .

Comme dans le cas de  $\Phi^*$ , les informations intégrées géométriques  $\Phi^G$  ont une formulation analytique qui apparaît plus simple et plus rapide à calculer dans le cadre de l'hypothèse gaussienne (Oizumi et al., 2016b). Dans le cas gaussien, le recours à la géométrie de l'information n'est pas nécessaire pour minimiser  $D_{KL}$ ; il n'y a donc pas de sens direct dans lequel cette mesure est «géométrique» pour des variables gaussiennes. Cela dit, parce que le cadre de la géométrie de l'information est nécessaire pour le calcul de cette mesure dans le cas non-gaussien, cette mesure est appelée «information intégrée géométrique» également dans le cas gaussien. L'information intégrée géométrique  $\Phi^G$  peut être calculée avec des données gaussiennes en utilisant le cadre classique de la régression linéaire, comme de nombreuses mesures théoriques de l'information.

Le formalisme complet pour le calcul de  $\Phi^G$  est donné dans Oizumi et al. (2016b).

### Information intégrée stochastique

L'information intégrée stochastique  $\Phi^H$  aborde le problème à partir des probabilités de transition entre un état et un autre dans le cas du système intégré par rapport à un système dont les état évoluent de façon totalement indépendante.

Ainsi :

$$\Phi^H = \sum_i H(M_{t-\tau}^i | M_t^i) - H(X_{t-\tau} | X_t) \quad (5.45)$$

où  $H(X_{t-\tau} | X_t)$  mesure la quantité d'information «perdue» de manière irréversible et  $M^i$  sont les états du système.

Le formalisme complet pour le calcul de  $\Phi^H$  est donné dans Kitazono et al. (2018) et Mediano et al. (2019).

### Information intégrée par redondance ou multi-information

L'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ , également appelée «multi-information mutuelle» (Amari, 2001; Ay, 2015) représente une généralisation multivariée de l'information mutuelle de Shannon (McGill (1954); Shannon (1948)).

Elle quantifie l'intégration d'information en abordant le problème par mesure de la quantité d'information partagée par les variables du système connecté par rapport à celle partagée lorsque toutes les interactions sont supprimées, c'est-à-dire lorsque les  $M$  parties du système sont considérées comme indépendantes (Kitazono et al., 2018) :

$$\Phi^{MI} = \sum_i H(M_{t-\tau}^i, M_t^i) - H(X_{t-\tau}, X_t) \quad (5.46)$$

avec  $H(X_{t-\tau}, X_t)$  l'entropie conjointe.

Le formalisme complet pour le calcul de  $\Phi^{MI}$  est donné dans Kitazono et al. (2018).

## 5.6.2 Procédure

### 5.6.2.1 Prétraitement et traitement

Les mêmes données EEG issues de la tâche de MI (Section 5.1) ont été utilisées dans le cadre de cette analyse. Les données EEG ont été reréférencées à la moyenne des électrodes, puis le signal EEG a été sous-échantillonné à 125 Hz et des filtres non-causaux passe-bas (80 Hz) et passe-haut (1 Hz) ont été appliqués aux données. Les procédures de prétraitements ont été appliquées de la même manière que décrit précédemment (*i.e.*, rejet des artefacts, ICA, autoreject, inspection visuelle). Pour permettre l'étude de la dynamique autour de la détection par une approche comparative, nous avons utilisé les temps de détection des sujets pour les détections correctes et la moyenne des temps de détection des sujets pour les détections manquées (*i.e.*, 3.4 s).

Le signal prétraité a ensuite été segmenté en fenêtres de 3 secondes avant la détection  $[-3s : 0s]$  jusqu'à 3 secondes après  $[0s : +3s]$  et centré en utilisant la fenêtre temporelle totale. Ces fenêtres ont été respectivement étiquetées «Epoch Before» et «Epoch After» et il en résulte les quatre catégories de fenêtres : «Epoch Before Hit», «Epoch After Hit», «Epoch Before Miss» et «Epoch After Miss». Chaque fenêtre temporelle correspondant aux essais cible-détectée et aux essais cible-manquée sont d'une durée totale de 6 secondes, soit un nombre d'échantillons de 750 points. Pour chaque mesure d'information intégrée  $\Phi$ , nous avons considéré un total de 65 fenêtres autour de la référence : 27 fenêtres avant et 38 fenêtres après. Chacune de ces 65 fenêtres temporelles consistait en la moyenne arithmétique de 10 points de données, pour un total de 650 points.

Le calcul des mesures d'information intégrée nécessite de prendre en compte un décalage temporel  $\tau$  dans les données de la série temporelle multivariée  $X$ . Intégrer un tel décalage permet d'obtenir les matrices de covariances entre les états présents ( $X_t$ ) et les états passés ( $X_{t-\tau}$ ) du système. En faisant varier le décalage temporel  $\tau$ , on obtient ensuite les décours temporels d'intégration de l'information pour chacun des sujets pour les cibles détectées et celles non-détectées, avant et après la référence. Cela permet in fine l'étude de la dynamique de l'intégration d'information à l'échelle cérébrale macroscopique.

Néanmoins, le calcul des mesures issues de la théorie de l'information intégrée sur des données réelles neurophysiologiques se heurte à deux problèmes notables. Ces deux problèmes sont intrinsèquement liés car ils sont tous deux associés à l'analyse de graphes. Le premier problème concerne la taille du graphe du réseau sous-jacent à l'étude, c'est-à-dire ici le nombre d'électrodes à prendre en compte dans le calcul des mesures d'information intégrée. Plus le nombre d'électrodes du réseau est important, plus le graphe augmente en densité, plus le nombre de connexions à quantifier est grand, plus les calculs sous-jacents sont nombreux et finalement plus le temps de calcul augmente. Le second problème est la manière dont le graphe est partitionné et la méthode de partitionnement sous-jacente utilisée, qui va nécessairement présenter un impact déterminant sur les temps de calcul. Dans la Section 2.2.1.4, nous avons précisé que l'information intégrée se réfère à l'information minimale irréductible au sein du système pouvant être obtenue lors du partitionnement de celui-ci. Cela implique la division du système afin de rechercher la partition d'information minimale (PIM) pour laquelle les éléments du système sont le moins intégrés afin de calculer la mesure d'information résiduelle provoquée par le partitionnement.

La recherche de la PIM est une étape fondamentale et obligatoire pour le calcul des mesures d'information intégrée et peut être formulée comme un problème d'optimisation. La PIM est la partition qui divise un système en sous-systèmes les moins interdépendants possible. Ceci, de sorte que la perte d'information causée par la suppression des interactions entre les sous-systèmes soit minimisée. La perte d'information est quantifiée par la mesure de l'information intégrée. Ainsi, la PIM,  $\pi^{PIM}$ , est définie comme une partition où l'information intégrée est minimisée. Dans notre étude, la recherche de partitions d'information minimale a été orienté uniquement sur les bi-partitions.

Les différents pré-tests réalisés au préalable nous ont contraints à utiliser une faible fréquence d'échantillonnage (125 Hz) et deux clusters : temporel et sagittal. Le cluster temporel était composé de

6 électrodes d'intérêt (FT7, T7, TP7, FT8, T8 et TP8) tandis que le cluster sagittal de 4 électrodes (Fz, FCz, Cz et CPz). De cette manière, les quatre mesures d'informations intégrées  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$  ont été calculées sur les données issues de 6 électrodes du cluster temporal puis sur les données issues de 4 électrodes du cluster sagittal recueillies chez 20 sujets.

### 5.6.3 Analyses statistiques

Toutes les statistiques ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team, 2021). Les mesures d'information intégrée ont été analysées à l'aide de modèles à effets mixtes avec la bibliothèque `lme` (Bates et al., 2007). Quatre facteurs ont été utilisés : Détection (Hits/Miss), Condition (Avant/Après la détection), Fenêtre (65, 27 avant, 38 après), Sujet (20). Les facteurs expérimentaux (Détection, Condition, Fenêtre) ont été traités comme des variables à effet fixe et le facteur Sujets Id. comme effet aléatoire.

Dans un premier temps, nous avons effectué une analyse statistique de manière à voir les effets de la détection, de la condition et de leur interaction sur les différentes mesures d'information intégrée. Une analyse par modélisation linéaire à effets mixtes a ainsi été réalisée selon la formule R suivante :  $\Phi \sim \text{Détection} * \text{Condition} + 1 | \text{Sujet}$ . Dans un second temps, nous avons étudié les effets de la détection, de la fenêtre temporelle et de leur interaction sur les mesures d'information intégrée. Une analyse statistique a été réalisée avec des modèles linéaires à effets mixtes en utilisant la formule R :  $\Phi \sim \text{Détection} * \text{Fenêtre} + 1 | \text{Sujet}$ . Le premier modèle linéaire à effets mixtes est nommé «modèle simple» tandis que le deuxième est nommé «modèle fenêtré». Une analyse de variance a été effectuée sur le modèle à effets mixtes afin d'évaluer les effets de chaque facteur expérimental et de leurs interactions sur la valeur de la mesure donnée. Dans le cas d'effets statistiques de facteurs et de leurs interactions, nous avons étudié les comparaisons appariées en utilisant les moyennes marginales estimées implémentées dans la bibliothèque R `emmeans` (voir Section 4.1.5).

### 5.6.4 Résultats

En préambule, nous présentons les résultats associés à l'une des principales caractéristiques limitantes de la TII : le temps de calcul issu de son application à des données neuronales réelles. Les temps de calcul nécessaires pour obtenir les différentes mesures d'information intégrée ont été extrêmement longs. La Table 5.11 présente les correspondances pour chaque sujet entre le nombre de cibles détectées et non-détectées (*i.e.*, nombre d'essais Hits et nombre d'essais Miss, respectivement) et le temps de calcul en nombre d'heures nécessaire pour obtenir l'ensemble des quatre mesures d'informations intégrées  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$  pour le cluster sagittal, comprenant les électrodes d'intérêt Fz, FCz, Cz et CPz<sup>3</sup>. Les mesures n'ont pas pu être calculées pour le Sujet n°14 du fait de son nombre de cibles non-détectées trop faible, ce qui nous a forcé à le retirer des analyses. Nous avons également choisi de reporter le ratio nombre d'heures par essai. Pour les cibles détectées, on reporte une moyenne de 1.72 heure par essai (soit 103 min) et un écart-type de 0.33 heure par essai (soit 19.91 min). Pour les cibles non-détectées, la moyenne est de 1.03 heure par essai (soit 61.92 min) et l'écart-type de 0.44 heure par essai (soit 26.97 min).

#### 5.6.4.1 Cluster Temporal

Nous reportons les résultats pour chaque mesure d'information intégrée obtenus à partir des électrodes du cluster temporal (FT7, T7, TP7, FT8, T8 et TP8). La Figure 5.20 présente la distribution des valeurs des quatre mesures d'information intégrée en fonction de la détection (cibles détectées, en rouge ; cibles manquées, en bleu) et de la condition (avant la détection ; après la détection). La Table 5.12 (Haut) reporte

3. Les temps de calcul pour le cluster temporal n'ont malheureusement pas été enregistrées et ne sont donc pas reportées ici, cependant les mêmes ordres de grandeur ont été observés qualitativement.

TABLE 5.11 – Table de correspondances pour chaque sujet entre le nombre de cibles détectées et non-détectées et le temps de calcul en nombre d'heures des mesures d'informations intégrées nécessaire pour le cluster sagittal (Fz, FCz, Cz et CPz). Le ratio nombre d'heures par essai est également indiqué. Les mesures n'ont pas été calculées pour le Sujet n°14 puisqu'il a été retiré des analyses du à son nombre de cibles non-détectées trop faible.

Sujet Id.	Catégorie/Heures	nb Hits	nb heures	heure(s)/Hit	nb Miss	nb heures	heure(s)/Miss
1		125	260	2.08	31	26	0.83
2		93	141	1.51	40	43	1.07
3		96	115	1.19	35	33	0.94
4		105	216	2.05	44	48	1.09
5		120	264	2.2	34	31	1.9
6		97	204	2.1	22	15	0.68
7		63	84	1.33	81	160	1.97
8		132	232	1.75	28	24	0.85
9		69	112	1.62	31	26	0.83
10		150	288	1.92	10	2	0.24
11		113	240	2.12	44	45	1.02
12		82	96	1.17	78	124	1.58
13		91	168	1.84	61	14	0.22
14		136	-	-	1	-	-
15		120	168	1.4	31	26	0.83
16		123	240	1.95	37	36	0.97
17		68	98	1.44	92	146	1.58
18		120	170	1.41	40	43	1.07
19		117	240	2.05	37	33	0.89
20		78	120	1.53	38	40	1.05
Total		2098	3456	33.66	815	915	19.6
Moyenne		105	181	1.72	40	48	0.44

les résultats des analyses statistiques du modèle simple réalisées sur les valeurs des mesures d'information intégrées  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$ .

Nous reportons ensuite les résultats des analyses des mesures d'information intégrée en fonction du décalage temporel  $\tau$  pour les électrodes du cluster temporel (FT7, T7, TP7, FT8, T8 et TP8). La Figure 5.21 nous présente dans la colonne de gauche les moyennes et erreurs standards des valeurs des quatre mesures d'information intégrée en fonction du décalage temporel  $\tau$  et de la détection (cibles détectées, en rouge ; cibles manquées, en bleu). La Table 5.12 (Bas) reporte les résultats des analyses du modèle fenêtré réalisées sur les valeurs des mesures d'information intégrées  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$ .

Le fait que 100 points de données temporels soient manquants correspond à la nécessité de disposer d'un certain nombre de valeurs pour le calcul des informations intégrées. L'insertion d'un décalage temporel  $\tau$  par incrémentation progressive dans les calculs de  $\Phi$  amène donc à une réduction de cette fenêtre là où le décalage est inséré. Par conséquent, cela provoque la dissymétrie dans la fenêtre temporelle observée sur les figures de dynamique temporelle des  $\Phi$ , comme l'intervalle des abscisses va de  $-2.15$  à  $+3$  secondes. Comme le calcul des mesures était considéré de façon unidirectionnelle, c'est-à-dire de «Avant» la détection à «Après» la détection, c'est la partie initiale des données de la condition «Avant» qui représente les 100 points manquants dans les fenêtres temporelles.

Nous représentons également pour chaque mesure d'information intégrée  $\Phi$ , la différence Hit-Miss calculée au cours du temps ( $\Delta = \Phi_{Hit} - \Phi_{Miss}$ ). Cette différence peut être observée dans la colonne de droite de la Figure 5.21. La différence de valeurs des informations intégrées entre les cibles détectées et les cibles non-détectées renseigne sur le mécanisme temporel d'intégration de l'information associé à la prise de conscience de la cible auditive :

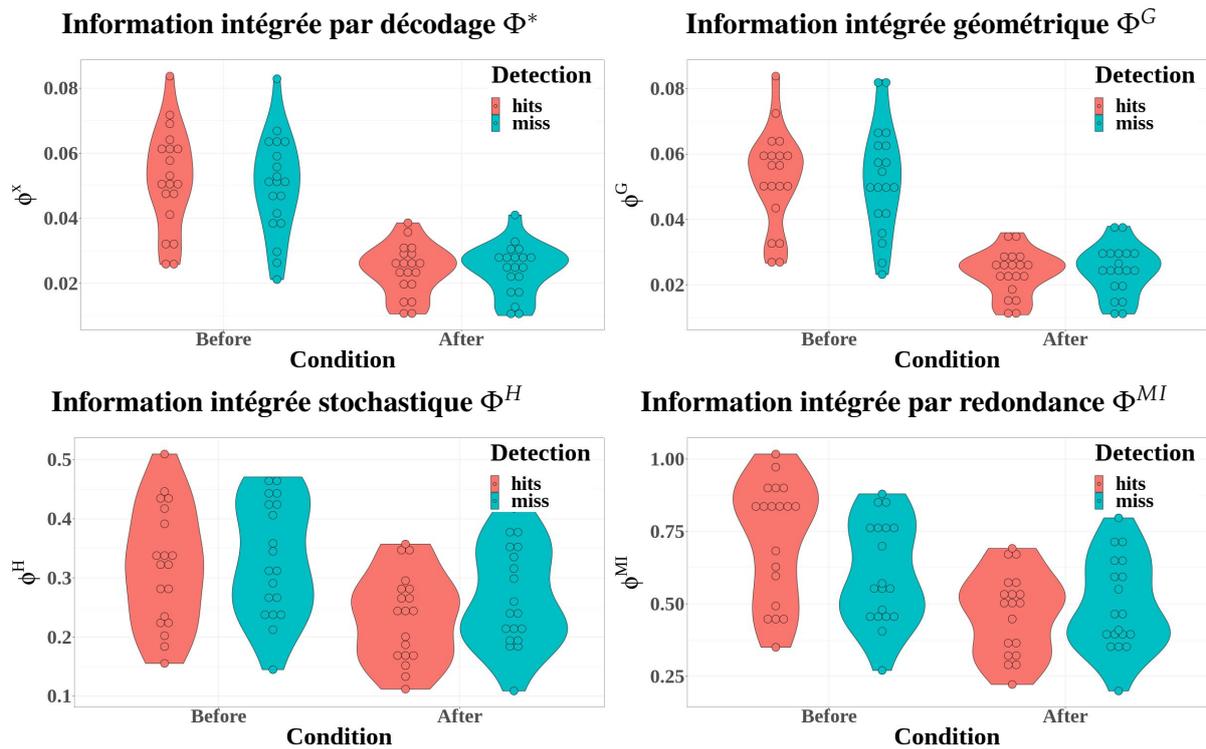


FIGURE 5.20 – Mesures d'information intégrée représentées ici pour le cluster temporel sous forme de violin-plot en fonction de la détection (cibles détectées, en rouge; cibles manquées, en bleu) et de la condition (avant la détection; après la détection) :  $\Phi^*$  (Haut Gauche);  $\Phi^G$  (Haut Droite);  $\Phi^H$  (Bas Gauche) et  $\Phi^{MI}$  (Bas Droite).

- Pour l'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$ , la différence est positive avant la référence et nous n'observons pas de variation forte au moment de la référence. Cependant, on voit une diminution progressive au cours du temps de la différence avec une inversion des valeurs, la différence devenant négative. Ainsi, alors que  $\Phi_{Hits}^* > \Phi_{Miss}^*$  avant la référence temporelle, les valeurs de  $\Phi_{Miss}^*$  semblent globalement dépasser celles de  $\Phi_{Hits}^*$  après la référence.
- Pour l'information intégrée géométrique  $\Phi^G$ , on observe une instabilité du comportement avant la référence temporelle. Après la référence, elle présente un comportement similaire à celui de  $\Phi^*$ , c'est-à-dire des valeurs globalement supérieures de  $\Phi_{Miss}^G$  par rapport à celles de  $\Phi_{Hits}^G$ .
- Pour l'information intégrée stochastique  $\Phi^H$ , la différence est négative et faible avant la référence et diminue fortement à partir de celle-ci avant de retrouver une stabilité une seconde après la référence. On voit ici qu'il n'y a pas de changement dans l'ordre des valeurs :  $\Phi_{Miss}^H > \Phi_{Hits}^H$  avant comme après la référence temporelle. On remarque néanmoins, que c'est au moment de la référence que les valeurs de  $\Phi_{Miss}^H$  et  $\Phi_{Hits}^H$  semblent être quasiment équivalentes.
- Enfin, pour l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ , la différence est positive et relativement stable avant la référence pour ensuite diminuer de façon importante à partir de la référence jusqu'à afficher des valeurs négatives. Dans le cluster temporel, on observe donc un changement dans l'ordre des valeurs de  $\Phi^{MI}$  :  $\Phi_{Hits}^{MI} > \Phi_{Miss}^{MI}$  avant la référence temporelle, puis le contraire.

Pour l'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$ , le pouvoir explicatif total du modèle simple est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,93) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,55. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 0.51, p = 0.479, \eta^2 = 9.31 \times 10^{-3}$ );

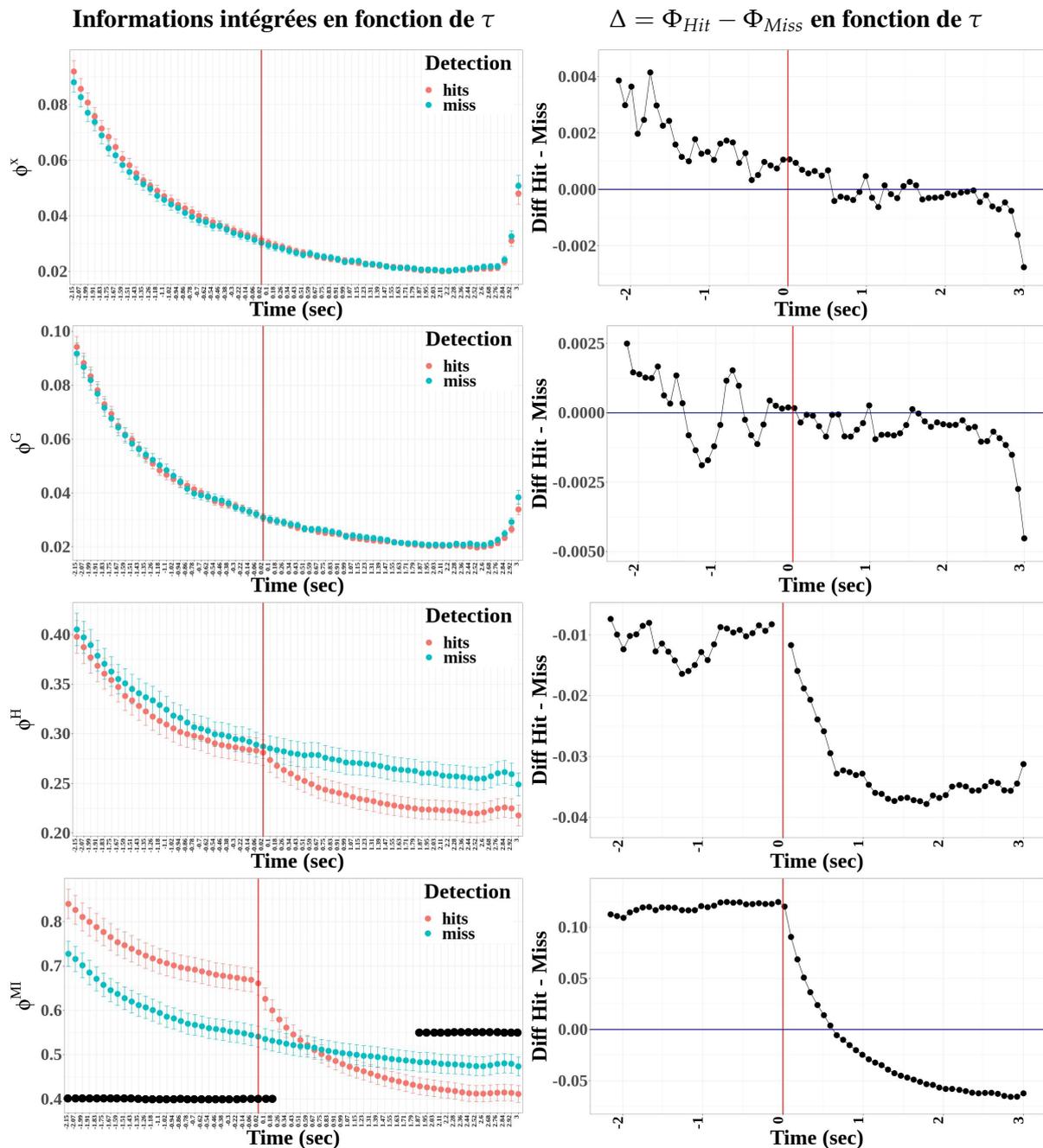


FIGURE 5.21 – Évolution de la dynamique autour de la détection des mesures d'information intégrée pour le cluster temporel. Dans la colonne de gauche, les mesures apparaissent en fonction de  $\tau$  et de la détection dans l'ordre suivant :  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$ . Dans la colonne de droite, sont représentés pour chaque mesure de  $\Phi$ , son différence Hit-Miss calculé sur le temps ( $\Delta = \Phi_{Hit} - \Phi_{Miss}$ ). Les barres verticales rouges représentent la référence temporelle. Les points noirs montrent les fenêtres temporelles exprimant une différence statistiquement significative entre les cibles détectées et les cibles manquées.

- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 580.20$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.91$ );
- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 0.75$ ,  $p = 0.390$ ,  $\eta^2 = 0.01$ ).

TABLE 5.12 – Tables des résultats des analyses statistiques par modélisation linéaire à effets mixtes pour le modèle simple (tables du haut) et pour le modèle fenêtré (tables du bas) réalisées sur les valeurs des mesures d'information intégrées  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$  issues du cluster temporel avant et après l'appui-bouton pour les cibles détectées et avant et après le temps moyen de la détection pour les cibles non-détectées. Les p-values significatives sont accompagnées d'une étoile (\*) dans la colonne correspondante.

## Modèle Simple

$\Phi^*$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	$\Phi^G$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	54	0.51	0.47	Detection	1	54	0.03	0.85
Condition	1	54	580.20	0.00 *	Condition	1	54	541.93	0.00 *
Detection :Condition	1	54	0.75	0.39	Detection :Condition	1	54	0.15	0.69
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
miss - hits	-0.00	0.00	-0.21	0.83	miss - hits	0.00	0.00	0.06	0.96
After - Before	-0.03	0.00	-24.46	0.00 *	After - Before	-0.03	0.00	-23.88	0.00 *
					miss.Before - hits.Before	-0.00	0.00	-0.15	1.00
					hits.After - hits.Before	-0.03	0.00	-17.20	0.00
					miss.After - hits.Before	-0.03	0.00	-16.78	0.00
					hits.After - miss.Before	-0.03	0.00	-17.04	0.00
					miss.After - miss.Before	-0.03	0.00	-16.63	0.00
					miss.After - hits.After	0.00	0.00	0.41	1.00

$\Phi^H$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	$\Phi^{MI}$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	54	4.08	0.04 *	Detection	1	54	4.29	0.04 *
Condition	1	54	49.39	0.00 *	Condition	1	54	69.34	0.00 *
Detection :Condition	1	54	1.01	0.31	Detection :Condition	1	54	11.03	0.00 *
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
miss - hits	0.02	0.01	1.49	0.14	miss - hits	-0.05	0.03	-1.35	0.18
After - Before	-0.07	0.01	-6.90	0.00 *	After - Before	-0.18	0.02	-7.55	0.00 *
					miss.Before - hits.Before	-0.12	0.03	-3.92	0.00 *
					hits.After - hits.Before	-0.26	0.03	-8.46	0.00 *
					miss.After - hits.Before	-0.23	0.03	-7.55	0.00 *
					hits.After - miss.Before	-0.14	0.03	-4.55	0.00 *
					miss.After - miss.Before	-0.11	0.03	-3.64	0.00 *
					miss.After - hits.After	0.03	0.03	0.91	1.00

## Modèle Fenêtré

$\Phi^*$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	$\Phi^G$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	2322	7.58	0.00 *	Detection	1	2322	1.38	0.24
Fenetre	64	2322	356.27	0.00 *	Fenetre	64	2322	331.52	0.00 *
Detection :Fenetre	64	2322	0.46	0.99	Detection :Fenetre	64	2322	0.28	1.00
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
miss - hits	-0.00	0.00	-0.86	0.39	miss - hits	0.00	0.00	0.38	0.71

$\Phi^H$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	$\Phi^{MI}$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	2322	187.54	0.00 *	Detection	1	2322	98.95	0.00 *
Fenetre	64	2322	42.46	0.00 *	Fenetre	64	2322	55.38	0.00 *
Detection :Fenetre	64	2322	0.79	0.89	Detection :Fenetre	64	2322	8.54	0.00 *
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
miss - hits	0.02	0.00	9.50	0.00 *	miss - hits	-0.03	0.01	-6.15	0.00 *

Les tests post-hoc pour le modèle simple montrent que les valeurs de  $\Phi^*$  diminuent significativement après la référence. Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,93) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,67. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et très faible ( $F(1) = 7.58$ ,  $p = 0.006$ ,  $\eta^2 = 3.25 \times 10^{-3}$ );

- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 356.27, p < 0.001, \eta^2 = 0.91$ );
- l'interaction entre la détection et la fenêtre n'est pas significative ( $F(64) = 0.46, p > 0.999, \eta^2 = 0.01$ ).

Pour l'information intégrée géométrique  $\Phi^G$ , le pouvoir explicatif total du modèle simple est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,92) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,58. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 0.03, p = 0.859, \eta^2 = 5.93 \times 10^{-4}$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 541.93, p < 0.001, \eta^2 = 0.91$ );
- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 0.15, p = 0.698, \eta^2 = 2.80 \times 10^{-3}$ ).

Les tests post-hoc pour le modèle simple montrent que les valeurs de  $\Phi^G$  diminuent significativement après la référence. Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,92) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,69. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 1.38, p = 0.241, \eta^2 = 5.93 \times 10^{-4}$ );
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 331.52, p < 0.001, \eta^2 = 0.90$ );
- l'interaction entre la détection et la fenêtre n'est pas significative ( $F(64) = 0.28, p > 0.999, \eta^2 = 7.74 \times 10^{-3}$ ).

Pour l'information intégrée stochastique  $\Phi^H$ , le pouvoir explicatif total du modèle simple est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,78) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,16. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et moyen ( $F(1) = 4.08, p = 0.048, \eta^2 = 0.07$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 49.39, p < 0.001, \eta^2 = 0.48$ );
- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 1.01, p = 0.319, \eta^2 = 0.02$ ).

Les tests post-hoc pour le modèle simple montrent que les valeurs de  $\Phi^H$  diminuent significativement après la référence. Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,83) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,22. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et moyen ( $F(1) = 187.54, p < 0.001, \eta^2 = 0.07$ );
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 42.46, p < 0.001, \eta^2 = 0.54$ );
- l'interaction entre la détection et la fenêtre n'est pas significative ( $F(64) = 0.79, p = 0.892, \eta^2 = 0.02$ ).

Les tests post-hoc pour le modèle fenêtré montrent que les valeurs de  $\Phi^H$  augmentent significativement pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées.

Pour l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ , le pouvoir explicatif total du modèle simple est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,77) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,26. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et moyen ( $F(1) = 4.29, p = 0.043, \eta^2 = 0.07$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 69.34, p < 0.001, \eta^2 = 0.56$ );

- l'interaction entre la détection et la condition est significative et importante ( $F(1) = 11.03$ ,  $p = 0.002$ ,  $\eta^2 = 0.17$ ).

Les tests post-hoc pour le modèle simple (Table 5.12) montrent que :

- les valeurs de  $\Phi^{MI}$  diminuent significativement après la référence ;
- les valeurs de  $\Phi^{MI}$  sont significativement plus faibles avant la référence pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées ;
- les valeurs de  $\Phi^{MI}$  sont significativement plus faibles après la référence pour les cibles manquées comparativement à avant la référence.

Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,82) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,30. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 98.95$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.04$ ) ;
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 55.38$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.60$ ) ;
- l'interaction entre la détection et la fenêtre est significative et importante ( $F(64) = 8.54$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.19$ ).

Les tests post-hoc pour le modèle fenêtré montrent que les valeurs de  $\Phi^{MI}$  diminuent significativement pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées.

#### 5.6.4.2 Cluster Sagittal

Nous reportons désormais les résultats de chaque mesure d'information intégrée pour les électrodes du cluster sagittal (Fz, FCz, Cz et CPz) : la distribution des valeurs sur la Figure 5.22, les résultats pour le modèle simple sur la Table 5.13, les moyennes et erreurs standards des valeurs en fonction du décalage temporel  $\tau$  sur la Figure 5.23 et les résultats des analyses pour le modèle fenêtré sur la Table 5.13.

La différence Hit-Miss calculée au cours du temps ( $\Delta = \Phi_{Hit} - \Phi_{Miss}$ ) est représentée pour chaque mesure d'information intégrée  $\Phi$  dans la colonne de droite de la Figure 5.23. Un résultat notable est que les patterns dynamiques d'informations intégrées et leurs différences Hit-Miss calculées au cours du temps semblent présenter des comportements relativement similaires entre les clusters temporel et sagittal. En outre, des effets de bords sont nettement visibles aux extrémités après la référence temporelle, notamment pour l'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$  et l'information intégrée géométrique  $\Phi^G$  dans le cluster temporel et pour ces deux mêmes ainsi que pour l'information intégrée stochastique  $\Phi^H$  dans le cluster sagittal :

- Pour l'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$ , la différence est positive au début pendant une seconde avant de diminuer fortement pour devenir négative et globalement le rester jusqu'à la fin. Ainsi, pendant une seconde avant la référence  $\Phi_{Hits}^* > \Phi_{Miss}^*$ , puis on observe un changement dans l'ordre des valeurs et  $\Phi_{Hits}^* < \Phi_{Miss}^*$  quasiment jusqu'à la fin.
- Pour l'information intégrée géométrique  $\Phi^G$ , la différence est positive seulement au début et négative tout le reste du décours temporel. De cette manière,  $\Phi_{Miss}^* > \Phi_{Hits}^*$  pendant quasiment tout l'intervalle temporel étudié.
- Pour l'information intégrée stochastique  $\Phi^H$ , la différence est positive est très variable avant la référence temporelle. Elle affiche une tendance à la hausse jusqu'à arriver à la référence où la différence diminue fortement avant de présenter de nouveau une forte tendance à la hausse une seconde après la référence. Ici également, aucun changement dans l'ordre des valeurs de  $\Phi^H$  n'est observé et  $\Phi_{Hits}^H > \Phi_{Miss}^H$  avant et après la référence temporelle.
- Enfin, pour l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ , la différence est positive et relativement stable avant la référence temporelle. Elle diminue ensuite fortement à partir de la référence jusqu'à environ une seconde où elle ne varie que très peu. Pour le cluster sagittal, contrairement au cluster temporel, on n'observe aucun changement dans l'ordre des valeurs de  $\Phi^{MI}$  :  $\Phi_{Hits}^{MI} > \Phi_{Miss}^{MI}$  avant

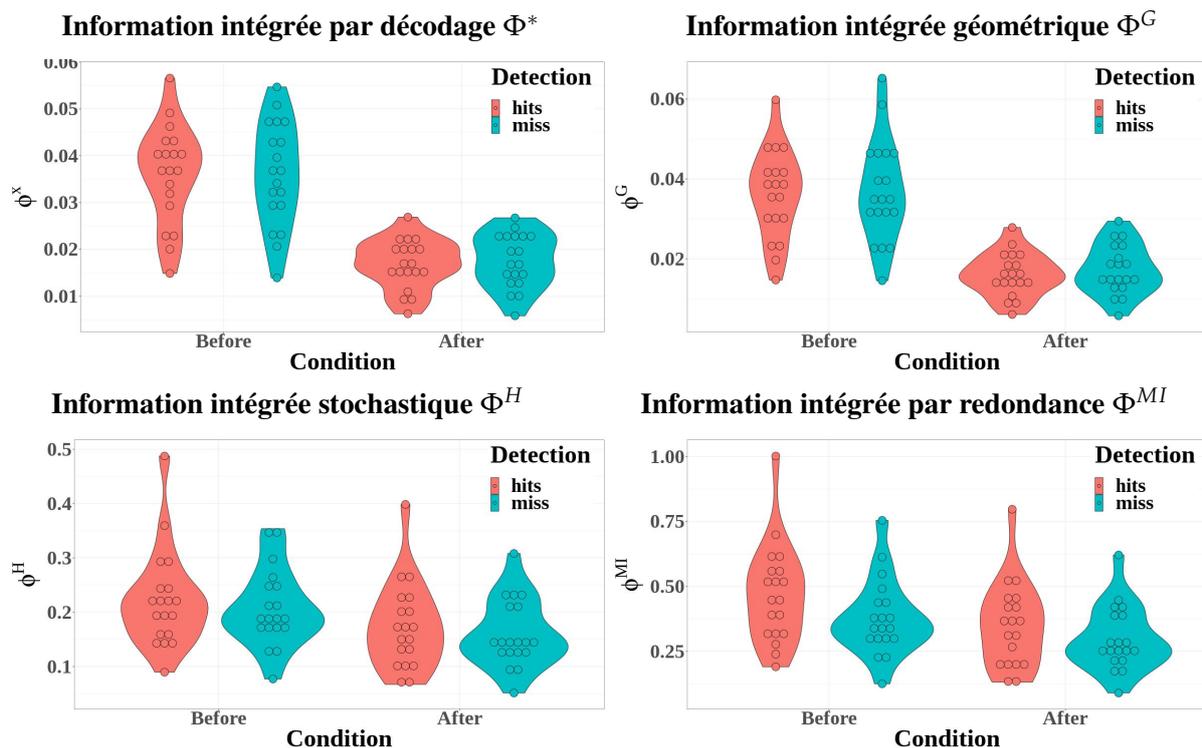


FIGURE 5.22 – Mesures d'information intégrée représentées pour le cluster sagittal sous forme de violonplot en fonction de la détection (cibles détectées, en rouge ; cibles manquées, en bleu) et de la condition (avant la détection ; après la détection) :  $\Phi^*$  (Haut Gauche) ;  $\Phi^G$  (Haut Droite) ;  $\Phi^H$  (Bas Gauche) et  $\Phi^{MI}$  (Bas Droite).

et après la référence temporelle. Cependant, après la référence, les valeurs de  $\Phi_{Hits}^{MI}$  tendent à se rapprocher progressivement de  $\Phi_{Miss}^{MI}$ .

Pour l'information intégrée basée sur le décodage  $\Phi^*$ , le pouvoir explicatif total du modèle est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,92) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,55. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 0.12, p = 0.728, \eta^2 = 2.25 \times 10^{-3}$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 525.25, p < 0.001, \eta^2 = 0.91$ );
- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 0.21, p = 0.648, \eta^2 = 3.90 \times 10^{-3}$ ).

Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,91) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,66. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 3.39, p = 0.066, \eta^2 = 1.46 \times 10^{-3}$ );
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 277.68, p < 0.001, \eta^2 = 0.88$ );
- l'interaction entre la détection et le fenêtré n'est pas significative ( $F(64) = 0.34, p > 0.999, \eta^2 = 9.22 \times 10^{-3}$ ).

Pour l'information intégrée géométrique  $\Phi^G$ , le pouvoir explicatif total du modèle est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,91) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,53. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

TABLE 5.13 – Tables des résultats des analyses statistiques par modélisation linéaire à effets mixtes pour le modèle simple (tables du haut) et pour le modèle fenêtré (tables du bas) réalisées sur les valeurs des mesures d'information intégrées  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$  issues du cluster sagittal avant et après l'appui-bouton pour les cibles détectées et avant et après le temps moyen de la détection pour les cibles non-détectées. Les p-values significatives sont accompagnées d'une étoile (\*) tandis que les tendances significatives d'un point (.) dans la colonne correspondante.

## Modèle Simple

$\Phi^*$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	$\Phi^G$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	54	0.12	0.72	Detection	1	54	1.14	0.29
Condition	1	54	525.25	0.00 *	Condition	1	54	443.73	0.00 *
Detection :Condition	1	54	0.21	0.64	Detection :Condition	1	54	0.05	0.82
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
miss - hits	0.00	0.00	0.11	0.91	miss - hits	0.00	0.00	0.36	0.72
After - Before	-0.02	0.00	-23.47	0.00 *	After - Before	-0.02	0.00	-21.41	0.00 *

$\Phi^H$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)	$\Phi^{MI}$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	54	2.26	0.13	Detection	1	54	13.67	0.00 *
Condition	1	54	25.89	0.00 *	Condition	1	54	28.02	0.00 *
Detection :Condition	1	54	0.00	0.94	Detection :Condition	1	54	1.11	0.2960
	E	SE	z	p		E	SE	z	p
miss - hits	-0.01	0.01	-1.27	0.20	miss - hits	-0.07	0.02	-3.06	0.00 *
After - Before	-0.05	0.01	-5.12	0.00 *	After - Before	-0.10	0.02	-4.82	0.00 *

## Modèle Fenêtré

$\Phi^*$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	2322	3.39	0.06 .
Fenetre	64	2322	277.68	0.00 *
Detection :Fenetre	64	2322	0.34	1.00
	E	SE	z	p
miss - hits	0.00	0.00	0.64	0.52

$\Phi^G$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	2322	23.47	0.00 *
Fenetre	64	2322	223.68	0.00 *
Detection :Fenetre	64	2322.00	0.39	1.00
	E	SE	z	p
miss - hits	0.00	0.00	1.86	0.06 .

$\Phi^H$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	2322	87.86	0.00 *
Fenetre	64	2322	24.43	0.00 *
Detection :Fenetre	64	2322	0.04	1.00
	E	SE	z	p
miss - hits	-0.01	0.00	-7.44	0.00 *

$\Phi^{MI}$	NumDF	DenDF	F value	Pr(>F)
Detection	1	2322	505.32	0.00 *
Fenetre	64	2322	23.61	0.00 *
Detection :Fenetre	64	2322	0.88	0.73
	E	SE	z	p
miss - hits	-0.07	0.00	-17.84	0.00 *

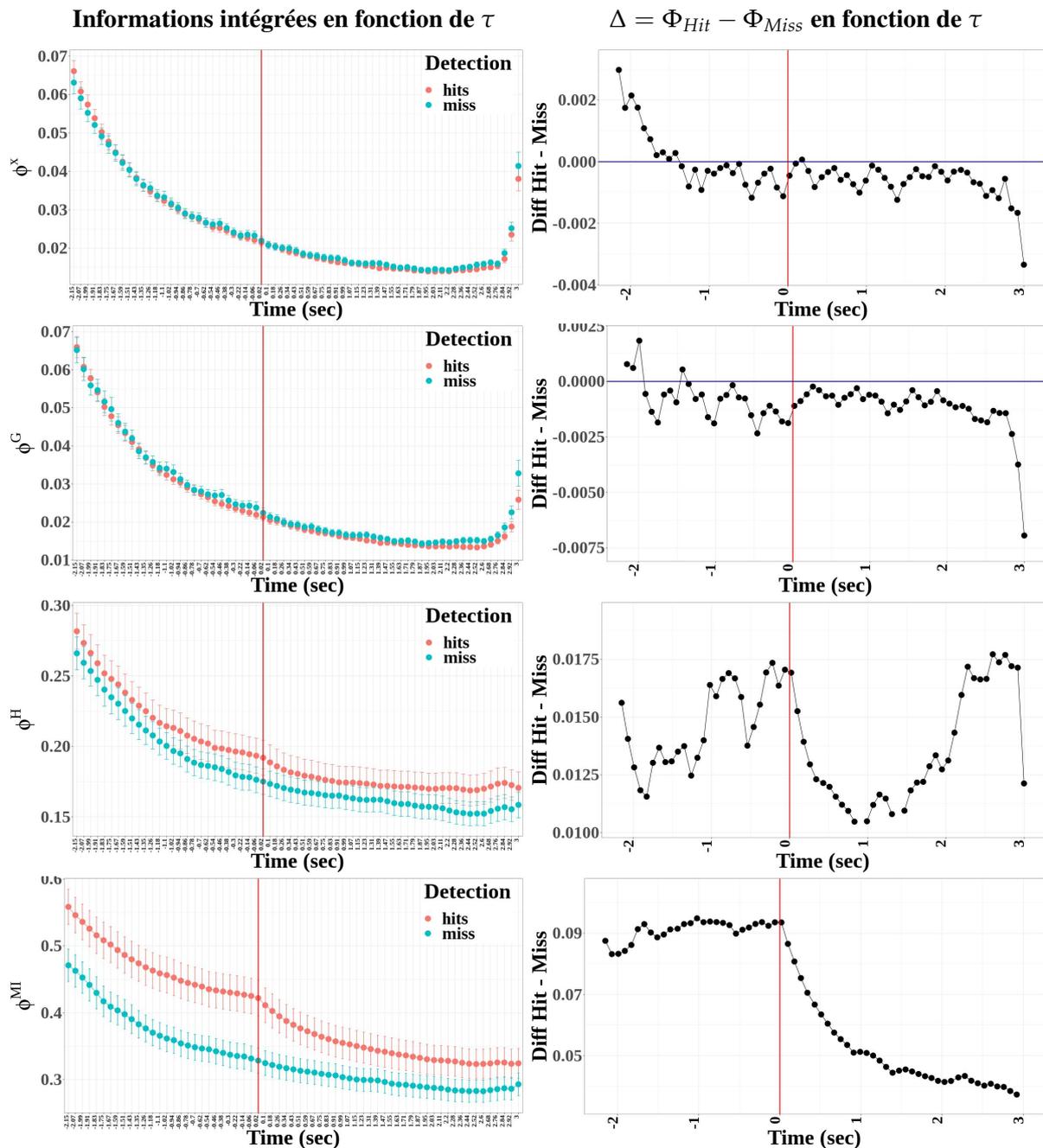


FIGURE 5.23 – Évolution de la dynamique autour de la détection des mesures d'information intégrée pour le cluster sagittal. Dans la colonne de gauche, les mesures apparaissent en fonction de  $\tau$  et de la détection dans l'ordre suivant :  $\Phi^*$ ,  $\Phi^G$ ,  $\Phi^H$  et  $\Phi^{MI}$ . Dans la colonne de droite, sont représentés pour chaque mesure de  $\Phi$ , son différence Hit-Miss calculé sur le temps ( $\Delta = \Phi_{Hit} - \Phi_{Miss}$ ). Les barres verticales rouges représentent la référence temporelle. Les points noirs montrent les fenêtres temporelles exprimant une différence statistiquement significative entre les cibles détectées et les cibles manquées.

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 1.14$ ,  $p = 0.291$ ,  $\eta^2 = 0.02$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 443.73$ ,  $p < 0.001$ ,  $\eta^2 = 0.89$ );

- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 0.05, p = 0.824, \eta^2 = 9.29 \times 10^{-4}$ ).

Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,89) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,63. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 23.47, p < 0.001, \eta^2 = 0.01$ );
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 223.68, p < 0.001, \eta^2 = 0.86$ );
- l'interaction entre la détection et le fenêtré n'est pas significative ( $F(64) = 0.39, p > 0.999, \eta^2 = 0.01$ ).

Pour l'information intégrée stochastique  $\Phi^H$ , le pouvoir explicatif total du modèle est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,74) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,10. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection n'est pas significatif ( $F(1) = 2.26, p = 0.139, \eta^2 = 0.04$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 25.89, p < 0.001, \eta^2 = 0.32$ );
- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 4.83 \times 10^{-3}, p = 0.945, \eta^2 = 8.95 \times 10^{-5}$ ).

Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,80) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,13. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et faible ( $F(1) = 87.86, p < 0.001, \eta^2 = 0.04$ );
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 24.43, p < 0.001, \eta^2 = 0.40$ );
- l'interaction entre la détection et le fenêtré n'est pas significative ( $F(64) = 0.04, p > 0.999, \eta^2 = 1.06 \times 10^{-3}$ ).

Pour l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ , le pouvoir explicatif total du modèle est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,76) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,14. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et important ( $F(1) = 13.67, p < 0.001, \eta^2 = 0.20$ );
- l'effet principal de la condition est significatif et important ( $F(1) = 28.02, p < 0.001, \eta^2 = 0.34$ );
- l'interaction entre la détection et la condition n'est pas significative ( $F(1) = 1.11, p = 0.296, \eta^2 = 0.02$ ).

Le pouvoir explicatif total du modèle fenêtré est substantiel ( $R^2$  conditionnel = 0,81) et la partie liée aux seuls effets fixes ( $R^2$  marginal) est de 0,16. L'analyse de variance montre les effets significatifs suivants :

- l'effet principal de la détection est significatif et important ( $F(1) = 505.32, p < 0.001, \eta^2 = 0.18$ );
- l'effet principal de la fenêtre est significatif et important ( $F(64) = 23.61, p < 0.001, \eta^2 = 0.39$ );
- l'interaction entre la détection et le fenêtré n'est pas significative ( $F(64) = 0.88, p = 0.734, \eta^2 = 0.02$ ).

Globalement, les tests post-hoc pour le modèle simple (Table 5.13) ont indiqué que les valeurs diminuent significativement pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées uniquement pour l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ . Ils ont cependant montré que les quatre mesures présentaient des valeurs significativement inférieures pour la condition après la référence. Au contraire, pour le modèle fenêtré, les comparaisons multiples de Tukey ont indiqué que, à la fois les valeurs de  $\Phi^{MI}$  et de  $\Phi^H$  diminuent significativement pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées.

### 5.6.5 Synthèse et discussion pour les mesures d'information intégrée

Dans cette section, nous avons abordé le problème de la prise de conscience perceptive en étudiant l'effet de la perception auditive sur l'intégration de l'information à l'échelle cérébrale macroscopique dans le MI. Afin de caractériser la dynamique de l'activité cérébrale lors de la perception d'une cible auditive, nous nous sommes basés sur une approche théorique de la conscience en utilisant la théorie de l'information intégrée et plusieurs des mesures qu'elle propose. Nous avons cherché à savoir si ces mesures d'information intégrée étaient susceptibles de caractériser la perception auditive consciente d'un flux de tonalités cible sous MI et avons étudié le décours temporel de l'intégration d'information pour les cibles perçues et non-perçues, avant et après la perception, en considérant un décalage temporel nécessaire pour le calcul des mesures. Puisque la TII prédit que la conscience d'un système croît avec son degré d'intégration de l'information et son niveau de génération d'information intégrée (Oizumi et al., 2014; Tononi, 2012, 2015; Tononi and Koch, 2015), nous avons supposé que la perception d'une cible auditive dans un masqueur générerait un niveau plus élevé d'information intégrée en comparaison à son absence et qu'une hausse progressive de la quantité d'information intégrée dans le temps serait observée jusqu'à atteindre le report explicite par le sujet lors de l'appui-bouton.

Des analyses par modèles linéaires à effets mixtes ont été réalisées sur les données cérébrales EEG provenant d'un cluster temporel et d'un cluster sagittal. Tout d'abord, une différence entre les cibles détectées et les cibles non-détectées a été trouvée sur les valeurs des mesures d'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$  et stochastique  $\Phi^H$  dans le cluster temporel et sur les valeurs de  $\Phi^{MI}$  seulement dans le cluster sagittal. Une différence significative a également été trouvée entre les conditions avant la référence et après la référence temporelle sur les valeurs des mesures  $\Phi^{MI}$  et  $\Phi^H$  dans les clusters temporel et sagittal. L'effet de l'interaction entre la détection et la condition était significatif uniquement pour les valeurs de  $\Phi^{MI}$  dans le cluster temporel et les valeurs de  $\Phi^{MI}$  étaient significativement plus élevées pour les cibles détectées comparativement aux cibles manquées dans le cluster temporel.

La perception auditive consciente a augmenté l'intégration de l'information en augmentant l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$  dans le cluster temporel. Cela signifie que la perception auditive consciente a augmenté la redondance de l'information au niveau des signaux d'activité cérébrale associés à l'aire temporelle des deux hémisphères. Cette augmentation de l'intégration d'information à l'échelle du cortex auditif lors de la conscience perceptive d'une cible auditive pourrait être considérée comme un argument valable pour la théorie de l'information intégrée. En effet, ce résultat va dans le sens des hypothèses prédictives de la TII que la perception consciente d'un contenu spécifique augmenterait les valeurs de la mesure comparativement à l'absence de perception consciente. Néanmoins, il existe des discussions sur la validité de cette mesure en tant que mesure d'information intégrée car elle peut être négative et, de ce fait, ne remplit pas toutes les contraintes théoriques qui définissent une mesure d'information intégrée (Oizumi et al., 2016a).

Cette augmentation de la redondance d'information à l'échelle locale du cortex auditif lors de la conscience perceptive d'une cible auditive pourrait également représenter un argument pour la théorie du traitement récurrent. La théorie du traitement récurrent suppose que l'activité précoce dans les zones sensorielles primaires correspond étroitement à la conscience phénoménale et que le traitement en boucles récurrentes permet à un stimulus d'accéder à la conscience (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006). Si un degré plus élevé de redondance de l'information est observé au sein de la zone sensorielle temporelle lors de la conscience perceptive d'une cible auditive, cela pourrait correspondre à une forme de traitement récurrent dans cette zone. Ce résultat est donc à associer aux résultats de l'étude de Giani et al. (2015), suggérant que la détection de la cible auditive serait sous-tendue par des processus récurrents dans le cortex auditif et liés à la composante ARN. La redondance de l'information augmentée dans les cortex auditifs est un élément supplémentaire pour indiquer que des mécanismes sous-tendant la ségrégation des flux auditifs sont liés à des changements dans les processus récurrents des cortex auditifs.

Ensuite, la détection et la fenêtre ont eu un effet significatif sur les valeurs des mesures d'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$ , stochastique  $\Phi^H$  et basée sur le décodage  $\Phi^*$  dans les deux clusters. Les valeurs de  $\Phi^{MI}$  étaient inférieures pour les cibles manquées comparativement aux cibles détectées à la fois dans le cluster temporel et dans le cluster sagittal. Pour ces deux clusters, la fenêtre avait un effet significatif pour les valeurs des quatre mesures d'information intégrée. Par contre, l'effet de l'interaction entre la détection et la fenêtre était significatif uniquement pour l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$  dans le cluster temporel. Pour la mesure d'information intégrée  $\Phi^{MI}$ , les cibles détectées ont suscité des valeurs supérieures par rapport aux cibles manquées avant la référence dans le cluster temporel.

La représentation des différences entre cibles perçues - cibles manquées a permis d'observer une chute importante de la différence entre les valeurs des cibles perçues et les valeurs des cibles non-perçues à partir de la référence temporelle pour  $\Phi^{MI}$  et  $\Phi^H$  dans le cluster temporel et pour  $\Phi^{MI}$  seulement dans le cluster sagittal. Cette variation nette entre la perception consciente et son absence fournit une caractérisation spécifique de la dynamique de l'accès conscient de la cible auditive. Nous ne nous attendions pas à observer une telle variation dans l'évolution des valeurs, et nous pensons que ce résultat vient appuyer la nécessité d'étudier plus spécifiquement ces différentes mesures. Cependant, les représentations des différences laissent apparaître d'importants effets de bords, présents pour les mesures  $\Phi^*$  et  $\Phi^G$  dans le cluster temporel et  $\Phi^H$ ,  $\Phi^*$  et  $\Phi^G$  dans le cluster sagittal. Ces effets montrent que des efforts supplémentaires doivent être réalisés pour appréhender plus rigoureusement les comportements des différentes mesures.

En soi, ces résultats permettent d'appuyer l'hypothèse de la TII selon laquelle la perception consciente d'un contenu spécifique augmente les valeurs de la mesure d'information intégrée comparativement à l'absence de perception consciente. Sur la base de ces observations, la conscience perceptive de la cible auditive a provoqué une augmentation de l'intégration d'information au sein du cortex temporel par rapport à l'absence de perception. Cependant, au lieu d'observer comme supposé, une hausse progressive de la quantité d'information intégrée dans le temps jusqu'à atteindre le report explicite conscient, nous avons trouvé au contraire, une diminution progressive de la quantité d'information intégrée jusqu'au report. Une fois le report atteint, nous avons mis en évidence une nette diminution de la quantité d'information intégrée sur le temps jusqu'à dépasser les valeurs d'information intégrée des cibles non-perçues.

Le report perceptif du sujet a ainsi donné lieu à une chute de l'information intégrée, que l'on pourrait simplement considérer comme une diminution de l'intégration de l'information à l'échelle du cortex auditif une fois la cible perçue et reportée. En effet, on pourrait considérer cet «arrêt» de l'intégration de l'information au sein du cortex auditif comme un possible ralentissement du décodage des informations sensorielles et de l'intégration des informations primaires, puisque le cortex auditif, à travers les aires cérébrales temporales présentent une activité qui est associée à des traitements de l'information liée au stimulus sonore. Cependant, cela est à mettre en adéquation avec le fait qu'un pattern similaire est observé pour les deux clusters, bien que moins prononcé dans le cluster sagittal. On voit que pour le cluster temporel, cette chute est fortement prononcée et les valeurs des cibles détectées deviennent inférieures à celles des cibles manquées très rapidement après le report. Ce dépassement n'est toutefois pas observé dans le cluster sagittal mais on y voit tout de même une diminution nette des valeurs de  $\Phi^{MI}$  pour les cibles détectées juste au moment du report. Néanmoins, la significativité est atteinte seulement pour le cluster temporel suggérant qu'un tel ralentissement puisse être observée à l'échelle cérébrale mais que son influence locale soit spécifique aux aires temporales du fait de leur rôle dans le traitement des sons.

De plus, il est tout à fait possible que des mécanismes de réduction de l'incertitude à l'échelle cérébrale macroscopique soient mis en évidence ici par la diminution de l'information intégrée dans les zones temporales. En effet, on pourrait s'attendre à ce que la conscience perceptive de la cible suivie de son report par le sujet, provoque une diminution de la réduction de l'incertitude qui est associée aux traitements récurrents dans les zones où l'information sonore est traitée. Une fois que la cible a été perçue et que les informations statistiques sur son contenu aient été analysées et intégrées par le système, l'opération de réduction de l'incertitude associée aux stimulations entrantes se retrouverait réduite, ce qui pourrait

être reflété par une diminution des valeurs de l'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$  dans le cluster temporel. Dans le cadre de l'activité d'un réseau large-échelle de transfert et d'intégration de l'information, on pourrait penser que ces patterns similaires dans la quantité de redondance d'information entre les zones temporelles et sagittales sont un signe de traitements récurrents émergents à une échelle cérébrale globale. L'amplification des mécanismes de récurrence de l'information au sein du cortex temporel associée à l'augmentation des flux de transfert d'information en direction du cortex pariétal peuvent apparaître comme un signe de l'activation du réseau fronto-temporo-pariétal lors de la perception consciente.

Globalement, ces résultats semblent apporter un argument expérimental à la fois pour la théorie de l'information intégrée et pour la théorie du traitement récurrent. Ils permettent de considérer comment les aires cérébrales temporelles sont associées à une intégration de l'information du stimulus auditif sur la base de mesures spécifiques de quantification de l'intégration de l'information. Le cortex auditif peut être considéré comme un centre précurseur des représentations des informations sensorielles et ainsi se retrouver engagé dans une activation plus largement étendue d'un réseau fronto-temporo-pariétal impliquée dans les mécanismes de conscience perceptive. En outre, un lien particulièrement intéressant est soulevé ici dans la mesure où l'intégration des informations en provenance du stimulus auditif au sein du cortex auditif pourrait être associée dans ce réseau à une accumulation de l'évidence d'information au sein des aires pariétales proches, puisque représentant un centre informationnel attracteur des informations largement diffuse à l'échelle inter-hémisphérique. Cette accumulation d'évidence couplée à des mécanismes de traitement par intégration de l'information par redondance pourraient ainsi consister en une caractérisation distincte de la perception auditive consciente à l'échelle cérébrale macroscopique. En fait, des analyses supplémentaires seraient réalisées afin de savoir si l'augmentation de la quantité d'information intégrée par redondance est associée à une latéralisation hémisphérique comme celle observée précédemment avec la représentation de l'aire pariétale postérieure droite comme un centre où converge de l'information.

Finalement, cette analyse nous permet d'apporter un argument supplémentaire sur la nécessité d'étudier de manière plus rigoureuse et spécifique les comportements des différentes mesures issues de la TII dans des paradigmes expérimentaux variés, et vient ainsi s'ajouter au nombre croissant d'études de caractérisation de ces mesures ([Barrett and Seth, 2011](#); [Barrett and Mediano, 2019](#); [Haun et al., 2016, 2017](#); [Isler et al., 2018](#); [Kim et al., 2018](#); [Kim and Lee, 2019](#); [Kitazono et al., 2018](#); [Mediano et al., 2019](#); [Oizumi et al., 2016a](#); [Seth et al., 2011](#); [Tegmark, 2016](#); [Toker and Sommer, 2019](#)).

## 5.7 Conclusion

L'objectif de cette seconde étude expérimentale était de mieux caractériser i) la dynamique de la prise de conscience perceptive dans la modalité auditive et ii) les corrélats neuronaux de l'accès à la conscience, soit par des marqueurs pragmatiques de la dynamique cérébrale associée à la prise de conscience auditive ou soit grâce à des mesures développées dans le cadre d'une théorie neuroscientifique de la conscience. Nous avons scindé notre étude en quatre analyses afin de pouvoir établir un diagnostic assez large de la caractérisation de la dynamique cérébrale associée à la perception auditive consciente.

Dans la première analyse, nous avons étudié deux corrélats neurophysiologiques issus de la littérature : l'un associé à la détection des tonalités de la cible (ARN) et l'autre usuellement associé au traitement haut-niveau des caractéristiques du stimulus et à son intégration consciente (P300). Nous avons reproduit ces deux corrélats dans notre paradigme expérimental de MI en enregistrant l'activité cérébrale EEG. La perception auditive consciente a suscité i) une composante ARN sur trois électrodes adjacentes à la zone temporale (C5, F6 et F7) et ii) une composante P300 sur quatre électrodes sagittales (FCz, Fz, CPz et Pz) approximativement 300 ms après la première tonalité précédant le report perceptif.

Dans la seconde analyse, nous avons étudié les corrélats neuroinformatifs que l'on peut extraire du signal EEG au moyen de mesures d'entropie et de complexité largement employées dans la littérature sur les états de conscience. Nous avons trouvé que les mesures d'entropies et de complexité permettent de discriminer significativement l'effet de la perception auditive consciente dans un cluster fronto-central dans le MI. Dans ce cluster, la perception consciente auditive a suscité une hausse de valeurs significative dans une fenêtre d'environ 400 ms après le report perceptif du sujet uniquement pour les valeurs de l'exposant de Hurst. La perception auditive consciente a donc été corrélée ici à une élévation du degré de complexité associé aux signaux cérébraux issus des aires fronto-centrales après le report perceptif.

Dans la troisième analyse, nous avons étudié le transfert informationnel par dépendance linéaire (corrélation et covariance) et non-linéaire (information mutuelle et entropie de transfert) entre les signaux EEG. Nous avons trouvé un couplage linéaire inter-hémisphérique significativement supérieur lors de la perception auditive consciente au niveau frontal pour la covariance et au niveau fronto-pariéto-occipital pour la corrélation. La perception auditive consciente a également été associée à un important cluster informationnel situé au niveau de l'aire pariétale arrière droite et localisé principalement au niveau des électrodes P6 et P8. L'entropie de transfert a permis de montrer spécifiquement qu'un flux massif d'information en provenance de la zone hémisphérique contra-latérale convergeait vers ce centre pariétal.

Dans la quatrième analyse, nous avons étudié l'intégration de l'information au moyen de mesures issues de la théorie de l'information intégrée de la conscience. La perception auditive consciente a augmenté le degré de redondance de l'information ( $\Phi^{MI}$ ) au sein des aires auditives, augmentant ainsi le niveau d'intégration de l'information associé aux zones cérébrales temporales. Nous avons cependant observé une diminution de ce degré de redondance de l'information jusqu'au report perceptif des cibles détectées. La conscience perceptive d'un contenu auditif spécifique a ainsi augmenté les valeurs d'information intégrée à l'échelle cérébrale temporelle mais c'est une diminution de ces valeurs d'information intégrée qui a été observé au fur et à mesure du décours temporel de la construction du percept.

Cette seconde étude expérimentale nous montre ainsi plusieurs approches méthodologiques pour une caractérisation pratique de la perception auditive consciente. La conscience perceptive d'une cible auditive dans le MI chez l'humain peut donc être corrélée à plusieurs aspects de l'activité cérébrale. Ces aspects consistent à quantifier i) l'amplitude de la forme d'onde négative évoquée au niveau des aires cérébrales temporales ; ii) la complexité des signaux cérébraux associés aux aires fronto-centrales ; iii) le transfert d'information en direction des aires pariétales ; et iv) le niveau de redondance de l'information exprimé dans les aires temporales. Dans l'ensemble, ces différents résultats corroborent l'hypothèse de l'activation d'un réseau fronto-temporo-pariétal associée à la perception consciente chez l'être humain.





## **Troisième partie**

# **Discussion générale, limites et perspectives**



## Chapitre 6

# Discussion générale, limites et perspectives

---

### 6.1 Rappel des objectifs de la thèse

Le but de ce travail de thèse était de caractériser la dynamique cérébrale associée à la perception auditive consciente afin de pouvoir apporter des solutions pratiques au problème de l'absence de détection d'une alarme sonore par un pilote. Pour y parvenir, nous nous sommes intéressés à des aspects théoriques et fondamentaux de la perception auditive consciente et à sa caractérisation pragmatique et pratique. Nous avons considéré la problématique de caractérisation de la dynamique de l'accès conscient d'un stimulus auditif pertinent au milieu d'un environnement acoustique complexe. Nous avons plus spécifiquement étudié les corrélats neuronaux de la conscience (CNC) auditive au moyen de l'électroencéphalographie dans le masquage informationnel chez le sujet adulte humain sain.

Une première partie de ce travail a été consacrée à implémenter un protocole expérimental permettant d'étudier la dynamique de l'accès conscient d'un stimulus auditif. Détecter une alarme sonore dans un cockpit par le pilote est assimilable à un problème de ségrégation des flux auditifs tel qu'il existe dans le cas des situations de cocktail party. Dans de tels contextes, le système auditif humain doit procéder à une ségrégation des différents flux pour aboutir à une organisation cohérente des représentations perceptives. Le phénomène de masquage informationnel, résultat d'une absence de ségrégation du flux issu de la cible d'intérêt par les voies de traitement de l'information auditive, est particulièrement pertinent dans le cadre des études comparatives. En effet, il permet la comparaison entre les états perceptifs des objets masqués, non-perçus, vis-à-vis des objets non-masqués, perçus par le sujet. Nous avons donc modélisé expérimentalement la situation opérationnelle par un protocole de MI afin de pouvoir aborder méthodiquement le problème de caractérisation de la dynamique de l'accès conscient de la cible auditive.

Notre premier objectif expérimental a été une exploration des différents paramètres du MI afin de déterminer une situation adéquate pour l'étude des corrélats neuronaux de la perception auditive consciente. Dans une première étude (étude I), nous avons fait varier les paramètres influençant la dynamique de la perception consciente afin d'obtenir leurs effets sur la qualité et la vitesse de la construction du percept auditif. Cette étude était nécessaire pour obtenir les conditions expérimentales favorables à un déroulement temporel compatible avec les mesures utilisées par la suite pour caractériser les CNC auditive.

Une deuxième partie de ce travail a ensuite été consacrée à caractériser les CNC auditive en étudiant la dynamique neuronale associée au traitement de l'information issue de la construction du percept auditif. Nous avons étudié les mécanismes de traitements informationnels observables à l'échelle cérébrale macroscopique en utilisant l'électroencéphalographie au travers de la situation expérimentale de MI. Pour cela, nous avons utilisé deux approches. La première approche visait à caractériser la dynamique cérébrale au moyen de mesures des caractéristiques statistiques du signal électrophysiologique. La deuxième

approche visait à caractériser la conscience sur la base de l'utilisation de mesures de l'état de conscience issues de la théorie de l'information intégrée de la conscience.

Notre second objectif expérimental a donc été de tester l'efficacité de ces deux approches sur la base de la capacité des mesures à rendre compte de la dynamique associée à l'accès conscient d'un percept auditif. Pour cela, les outils issus des théories de l'information (TI) et de l'information intégrée (TII) nous ont donné plusieurs possibilités. Premièrement, nous avons pu quantifier le contenu informationnel et le degré de complexité associés aux signaux neuronaux issus de l'activité cérébrale lors de la perception auditive consciente. Deuxièmement, nous avons pu quantifier la transmission et l'échange d'information entre les différentes zones cérébrales à l'échelle macroscopique lors de la perception auditive consciente. Troisièmement, nous avons pu quantifier le degré auquel l'information est intégrée à l'échelle cérébrale macroscopique dans la perception auditive consciente. Nous avons étudié ces aspects dans une deuxième étude (étude II) impliquant de l'EEG et fondée sur les ensembles de combinaisons de paramètres recueillis à partir de la première étude (étude I).

## **6.2 Influence des paramètres de la cible et du masqueur sur la dynamique de la perception auditive consciente dans le masquage informationnel (Étude I)**

L'objectif de cette première étude était de déterminer, au travers de trois expériences indépendantes (Exp I, II et III), l'influence de paramètres déterminants du MI. Ces paramètres étaient : la similarité temporelle entre la cible et le masqueur, le taux de répétition de la cible et l'incertitude du masqueur. Leur influence était évaluée sur la performance et la dynamique de la prise de conscience perceptive liée à la détection d'une cible dans un paradigme de MI multi-tonalités. Les caractéristiques acoustiques des stimuli et leurs relations ont été manipulés afin d'obtenir les paramètres de second ordre du stimulus que sont la similarité temporelle cible-masqueur et l'incertitude du masqueur. Les temps de détection ont été analysés en utilisant des modèles de survie avec effets-mixtes (modèle de fragilité). Ce type de modèles nous a permis de prendre en compte à la fois les caractéristiques temporelles des données de temps de réaction ainsi que leur degré de variabilité inter-individuelle d'une manière quantitative.

L'effet de la similarité temporelle cible-masqueur nous a permis de conclure que la conscience perceptive est généralement améliorée lorsque la similarité est faible. En effet, il a été montré précédemment qu'une similarité fréquentielle et temporelle élevée diminue fortement la performance de la détection (Durlach et al., 2003b; Kidd et al., 2002). Notre étude complète ces observations et montre également que l'effet de la similarité temporelle entre la cible et le masqueur est asymétrique. La cible est plus facile à détecter lorsque ses tonalités sont plus longues que celles du masqueur. Au contraire, la durée de tonalités du masqueur a un effet faible, voire nul, si elle est plus longue que celle de la cible. Ce résultat suggère que la durée de la cible et du masqueur est un facteur important dans la ségrégation des flux auditifs.

Dans une étude, Bendixen et al. (2013) ont étudié l'influence de la similarité et de la prévisibilité du stimulus sur les rapports perceptifs lors d'une tâche de streaming. Les participants devaient indiquer continuellement s'ils percevaient une seule séquence cohérente ou deux flux de sons simultanés lors de la présentation de séquences de sons. La similarité était basée sur l'association de sons ayant des caractéristiques fréquentielles similaires dans le temps. La prévisibilité correspondait à l'association de sons qui se suivent de manière prévisible. Les données ont confirmé que la similarité et la prévisibilité sont toutes deux utilisées comme indices dans la ségrégation des flux, mais qu'elles exercent leur influence à différents stades de l'analyse de la scène auditive. Seule la similarité des caractéristiques semblait contribuer à la première étape putative de l'analyse de la scène auditive, au cours de laquelle des organisations sonores alternatives sont découvertes (Bregman, 1994). La similarité des caractéristiques et la prévisibilité semblaient toutes deux contribuer à la deuxième étape de l'analyse de la scène auditive, au

cours de laquelle la compétition entre les organisations sonores alternatives a lieu. Les auteurs ont donc suggéré que la similarité et la prévisibilité impliquent des mécanismes au moins partiellement distincts et agissent sur des étapes différentes de l'analyse de la scène auditive (Bendixen et al., 2013).

La détection de la cible a également été améliorée par des taux de répétition de la cible plus élevés. Il a été montré précédemment que des taux de répétition de la cible rapides sont associés à une meilleure détection (Xiang et al., 2010; Akram et al., 2014). Dans certains cas, le taux de répétition de la cible au-delà d'une valeur critique (environ 40 Hz) peut provoquer la fusion des sons en un flux facilement détectable par les sujets. Ce paramètre représente un facteur essentiel dans le regroupement des indices physiques et perceptifs dans une scène acoustique complexe (Moore and Gockel, 2002). Dans les Expériences II et III, les effets observés du taux de répétition de la cible sur la dynamique de la conscience perceptive sont en accord avec la littérature. La durée de tonalité cible et le taux de répétition de la cible, peuvent agir de concert pendant toute la durée du silence entre les cibles successives. De plus petites durées de silence entre les cibles, associées à un taux de répétition des cibles plus élevé ou à une durée des cibles plus longue (pour un taux de répétition des cibles fixe), favorisent l'accumulation des flux auditifs.

La détection de la cible est affectée de manière différente par l'incertitude spectrale et l'incertitude temporelle et nous avons montré que la conscience perceptive est facilitée lorsque le nombre de fréquences par octave est faible. En effet, l'incertitude du masqueur a été manipulée en utilisant le nombre de fréquences par octave et l'intervalle moyen entre les tonalités. Pour un nombre donné de fréquences par octave, la conscience perceptive est améliorée pour les intervalles inter-tonalité les plus longs. Précédemment, il a été montré que l'incertitude fréquentielle des composantes individuelles du masqueur était prédominante dans la production de l'effet de masquage (Neff and Dethlefs, 1995; Neff and Callaghan, 1988).

Nous avons observé que l'incertitude temporelle du masqueur, quantifiée par l'entropie de la distribution des tonalités, n'est pas linéairement liée à la facilitation de la conscience perceptive. Cette propriété statistique du masqueur n'explique donc pas directement les changements dans la dynamique de la conscience perceptive. Précédemment, des caractéristiques statistiques des stimuli comme l'incertitude ont été utilisées pour expliquer les performances de la détection (Chang et al., 2016; Lutfi et al., 2013). Une fonction qui associerait la performance de la détection à la divergence d'information des séquences de tonalités permettrait d'établir une relation entre le streaming et le masquage auditif (Chang et al., 2016). Cela pourrait signifier qu'une fonction unique de la séparation statistique des séquences de tonalité décrit les effets des deux facteurs sur ces deux phénomènes. Streaming et masquage de tonalités seraient alors les deux limites opposées d'une fonction commune de la divergence d'information.

Dans notre étude, nous avons cependant observé que l'incertitude n'est pas forcément la meilleure caractéristique pour expliquer les changements dans le traitement auditif. Au contraire, une caractéristique acoustique de second ordre du masqueur — la densité spectro-temporelle, définie comme le nombre de tonalités par seconde et par octave — peut expliquer les changements dans la dynamique de la conscience perceptive d'une manière plus directe (voir Figure 4.7). Une fonction commune de la divergence d'information entre la cible et le masqueur pourrait être associée à de telles caractéristiques de densités du stimulus. Il serait alors intéressant d'étudier les attributs sonores qui construisent ces caractéristiques afin de mieux comprendre comment ces propriétés statistiques peuvent être partagées entre la cible et le masqueur. Cela suggère que les attributs physiques des stimuli auditifs contribuent à la création de caractéristiques de second ordre du stimulus qui s'associent dans les représentations perceptives.

Deux phénomènes complémentaires contribuent à la ségrégation des flux et donc à la levée du masquage : d'une part, les propriétés acoustiques du masqueur et de la cible et leurs différences statistiques qui contribuent à la difficulté de la tâche et d'autre part, la façon dont le système auditif intègre le contenu informationnel du stimulus et extrait les informations pertinentes afin de former le percept de la cible et qui conduit à la conscience perceptive. Dans l'audition, la bistabilité perceptive peut être difficile à relier à la perception ordinaire, qui est généralement non ambiguë. La dynamique à long terme de la bistabilité perceptive consiste en des alternances entre des percepts mutuellement exclusifs et le cerveau est capable

d'extraire des représentations invariantes dans le temps des sons présentés. Pour former une représentation cohérente des objets auditifs, le système auditif doit exploiter les différences statistiques de la structure temporelle des signaux pour séparer la figure du fond (Lutfi et al., 2013). Ces représentations sont robustes au caractère aléatoire inhérent aux sources sonores du monde réel, tout en restant flexibles pour s'adapter à un environnement dynamique (Skerritt-Davis and Elhilali, 2018). Utilisant un modèle perceptif de traitement prédictif, Skerritt-Davis and Elhilali (2018) ont proposé que le cerveau collecte des statistiques d'ordre supérieur sur les dépendances temporelles entre les différents sons des séquences sonores. Leur modèle a montré des corrélations entre la performance de la tâche et les différences individuelles dans la perception. De cette manière, on pourrait suggérer que la fonction de divergence d'information entre la cible et le masqueur soit fondée sur des statistiques collectées sur la base de dépendances temporelles entre la cible et le masqueur. Les dépendances temporelles présentant une plus grande divergence d'information seraient à même de défavoriser le masquage et ainsi de favoriser la ségrégation des flux auditifs.

La ségrégation des flux auditifs peut être considérée comme un analogue de la ségrégation figure-fond (Teki et al., 2011), et est généralement très flexible pour les scènes auditives (Kleinschmidt et al., 2002; Knapen et al., 2011; Lumer et al., 1998; Sterzer and Kleinschmidt, 2007). Sous réserve d'un contrôle volontaire, un auditeur peut choisir de se concentrer sur une source sonore particulière et de faire passer le reste au second plan (Steele, 2016). Cette capacité de modifier l'organisation perceptive de la scène par une attention sélective et un contrôle volontaire est un élément fondamental de la bistabilité perceptive dans l'audition. Dans le cas du streaming, la recherche originale de van Noorden et al. (1975) montre une certaine capacité des sujets à contrôler l'une ou l'autre organisation perceptive lorsqu'elle est ambiguë, en leur donnant pour instruction de «maintenir» le percept jusqu'à ce que les paramètres du stimulus deviennent trop extrêmes. Il faut toutefois distinguer cette capacité de celle qui consiste à changer le centre d'attention pour mettre un autre objet auditif au premier plan dans des conditions d'écoute (Akram et al., 2014; Elhilali et al., 2009b). Dans ce cas, les objets auditifs sont déjà formés en ensembles distincts d'éléments sonores, et l'auditeur doit simplement choisir entre les objets. Dans le paradigme de van Noorden et al. (1975), il apparaît que l'auditeur doit choisir comment regrouper les éléments sonores.

Le comportement de la dynamique d'organisation perceptive doit néanmoins être remis dans le contexte de l'environnement auditif dans lequel est intégré le sujet. Un environnement réel composé d'événements sonores naturels est un environnement actif sur une échelle de temps prolongée, et n'est pas juste un environnement de laboratoire confiné à des présentations isolées de stimuli individuels. En effet, dans les situations naturelles, l'existence de multiples indices, spectraux, de localisation, d'intensité, de modulation, etc..., réduit la probabilité d'ambiguïté dans l'organisation des représentations perceptives. Les conditions d'écoute réelles s'apparentent davantage à des perturbations d'un état pseudo-stable qu'à des essais répétés de présentations de stimuli séparés par un silence (Steele, 2016). La plupart des cas de perception auditive ordinaire démontrent ainsi la stabilité des organisations perceptives des signaux auditifs en représentations d'objets. Pour certains stimuli ambigus ou de longue durée, un conflit perceptif peut apparaître entre l'intégration et la ségrégation, la perception alternant ainsi entre intégration et ségrégation. Au départ, toutes les caractéristiques du stimulus semblent intégrées et puis, quelques secondes après, un percept ségrégué peut émerger : la ségrégation des caractéristiques acoustiques en flux peut ainsi prendre plusieurs secondes. Les auditeurs sont capables d'ajuster leur intervalle d'intégration temporelle lors de la détection de signaux de durées incertaines ou inattendues (Dai and Wright, 1995). De cette manière, la dynamique de l'accumulation d'évidence associée à un percept est différente après des changements d'attention par rapport à son accumulation depuis le début de l'essai (Cusack et al., 2004).

Il a été proposé que l'intégration auditive des informations acoustiques soit modélisée comme un processus d'accumulation de preuves (Barniv and Nelken, 2015; Nguyen et al., 2020). Un tel modèle peut rendre compte de l'accumulation au cours du temps des flux auditifs et donc de la dynamique de la construction de la perception consciente. Le streaming peut être utilisé pour montrer l'augmentation au cours du temps du fractionnement perceptif d'événements sonores possédant des caractéristiques

acoustiques différentes en flux distincts (Anstis and Saida, 1985; Cusack et al., 2004; Pressnitzer and Hupé, 2006). Le changement de la probabilité d'organisation perceptive en fonction du temps que les observateurs mettent pour reporter un percept peut alors être quantifiée comme une fonction d'accumulation. Lorsque la moyenne des reports du sujet sur la ségrégation des flux est calculée sur des essais répétés, la fonction d'accumulation est alors obtenue pour représenter la probabilité de ségrégation.

Certains modèles perceptifs ont proposé des systèmes qui accumulent des preuves sur une période de temps jusqu'à ce qu'ils atteignent un seuil de décision (Gold et al., 2007). Cependant, dans le cas d'un stimulus ambigu, il n'est pas évident de savoir ce qui doit exactement «s'accumuler» au fil du temps, car aucune interprétation particulière n'est correcte sans ambiguïté. Steele (2016) a présenté un modèle statistique dans lequel la perception alterne pendant un essai entre différents groupements, comme dans la bistabilité perceptive, avec des durées de dominance aléatoires et indépendantes échantillonnées à partir de différentes distributions de probabilité spécifiques à la perception. Ce modèle permet de décrire la dynamique à court terme de l'accumulation observée sur des essais courts relativement à la statistique des durées de perception pour les deux organisations perceptuelles alternées. De plus, ce modèle décrit bien les fonctions d'accumulation et les alternances dans les simulations de modèles de réseaux neuronaux composés de populations sélectives de percepts en concurrence par inhibition mutuelle. Steele (2016) suggère à partir des résultats de ce modèle de commutation statistique que l'accumulation n'est pas une caractéristique nécessaire pour produire la construction du percept. L'augmentation graduelle de la probabilité d'un percept au fil du temps pourrait refléter la dynamique de la commutation entre des percepts ayant des durées aléatoires indépendantes et un état initial donné.

Nous avons également trouvé différents niveaux de variabilité entre les sujets dans les trois expériences. Le modèle de fragilité de l'expérience II a révélé un effet de la fragilité, montrant un niveau élevé d'hétérogénéité entre les sujets dans la dynamique de la conscience perceptive. Aucun effet de la fragilité n'a été observé dans les expériences I et III, caractérisant une plus grande homogénéité entre les sujets dans ces conditions expérimentales. Précédemment, les études sur le MI ont expliqué cette variabilité inter-individuelle comme un reflet possible de la manière dont les sujets traitent les paramètres du stimulus (Kidd et al., 2008; Oxenham et al., 2003). Des différences de traitement dans les caractéristiques du stimulus pourraient alors favoriser ou défavoriser la ségrégation du flux associé à la cible de ceux du masqueur. Par conséquent, cela pourrait amener les auditeurs à présenter des stratégies individuelles idéales ou non idéales (Kidd et al., 2008). Les différences observées dans les stratégies de traitement seraient attribuées à des combinaisons spécifiques de propriétés du masqueur et de la cible de chaque expérience. L'interaction entre l'incertitude du masqueur, la similarité temporelle cible-masqueur et le taux de répétition de la cible dans les plages utilisées dans l'expérience II conduirait ainsi à des stratégies plus variables que celles des expériences I et III, visible de par l'effet de la fragilité dans le modèle.

Finalement, cette première étude montre que la similarité temporelle cible-masqueur, le taux de répétition de la cible et l'incertitude du masqueur, propriétés du stimulus dans le MI, modulent la dynamique de la perception consciente. L'étude de l'effet des paramètres du stimulus et de leurs interactions permet ainsi de mieux comprendre l'évolution dans le temps du risque de détection de la cible et de mieux déterminer la prédictibilité de la détection du signal. Cette étude montre ainsi que l'utilisation des modèles de survie pour l'analyse de la dynamique associée à la construction d'un percept est largement pertinente pour mieux comprendre le décours temporel associé à la perception consciente en général et permettre une investigation plus approfondie de ses corrélats neuronaux. De plus, l'étude de la perception consciente auditive pourrait bénéficier de la combinaison des modèles de survie, d'accumulation de preuves ou de commutations statistiques avec l'enregistrement de l'activité électrophysiologique à différentes échelles dans des tâches de MI pour déchiffrer la relation entre la perception auditive consciente et sa dynamique neuronale. Il serait ainsi pertinent de réaliser une étude plus systématique sur la base de modèles de survie et d'un ensemble plus grand de paramètres dans des situations expérimentales variées afin d'étudier de manière plus spécifique la pertinence des modèles d'accumulation ou de commutation.

### 6.3 Caractérisation électrophysiologique de la dynamique de la perception auditive consciente dans le masquage informationnel (Étude II)

L'objectif de cette deuxième étude était de caractériser les CNC auditive en étudiant la dynamique neuronale associée au traitement de l'information issu de la construction d'un percept auditif. Étudier la conscience perceptive consiste classiquement à lier les reports subjectifs à l'activité neuronale afin d'identifier l'ensemble minimal d'événements et de mécanismes neuronaux suffisants pour l'émergence d'un percept conscient. Par conséquent, une fois un signal neuronal identifié comme un corrélat potentiel de la conscience, on essaye usuellement de dissocier la conscience et le CNC proposé de deux manières distinctes (Dembski et al., 2021a). Premièrement, le CNC peut-il être clairement observé lorsque les sujets ne perçoivent pas consciemment le stimulus ? Deuxièmement, un sujet peut-il percevoir consciemment un stimulus même si le CNC est absent ? De cette façon, un véritable CNC devrait être présent lorsqu'un stimulus est expérimenté consciemment et devrait être absent lorsque le même stimulus n'est pas expérimenté consciemment. La recherche sur les CNC adopte donc l'une des deux approches suivantes :

- soit elle cible les mécanismes neuronaux qui déterminent le contenu d'une expérience phénoménale spécifique (e.g., l'audition d'une alarme), connus sous le nom de *CNC spécifique* au contenu,
- soit elle cible les substrats neuronaux qui soutiennent la capacité à avoir des expériences conscientes indépendamment du contenu spécifique, connus sous le nom de *CNC complet*.

Pour étudier les CNC spécifiques au contenu, on enregistre généralement l'activité neuronale de sujets conscients tout en présentant des stimuli qui sont parfois perçus consciemment et parfois non perçus. Pour étudier les CNC complets, on cherche usuellement à les isoler en comparant les états de veille, de sommeil et d'anesthésie chez des volontaires sains ou en observant des patients souffrant de divers troubles de la conscience. Nous avons donc étudié les CNC spécifiques au contenu dans la modalité auditive en utilisant plusieurs approches parmi lesquelles on trouve certaines des méthodes de quantification des CNC complets. Dans cette étude, nous avons utilisé un ensemble de mesures distinctes provenant d'approches différentes, afin de refléter leur capacité à indiquer la perception consciente de la cible auditive. Ce type d'étude s'inscrit dans une approche méthodologique générale visant à caractériser le signal cérébral sur la base de mesures disponibles dans la littérature afin d'expliquer les mécanismes et les processus à l'oeuvre lors des phénomènes de perception consciente. C'est en adoptant ce type d'étude comparative dans des situations expérimentales variées que pourront être trouvées les meilleures manières de caractériser et d'indiquer les phénomènes de perception consciente lors de situations pratiques.

#### 6.3.1 Analyses des potentiels reliés à l'évènement

Le premier objectif consistait à étudier les corrélats neuronaux associés à la perception auditive consciente en analysant les composantes ERPs du signal EEG dans le MI. Le but de l'observation des ERPs était de «valider» les données car, comme les analyses de formes d'ondes nécessitent plusieurs essais pour la comparaison cibles perçues vs cibles non-perçues, les ERPs ne peuvent pas être envisagés comme des CNC utilisables en réponse à la problématique de l'absence de détection d'une alarme auditive. Nous avons donc d'abord cherché à reproduire les principaux résultats de la littérature sur les CNC auditive (Dykstra et al., 2016; Gärtner and Gutschalk, 2021; Giani et al., 2015; Gutschalk et al., 2008; Wiegand and Gutschalk, 2012). Ces corrélats apparaissent principalement sous la forme d'une négativité temporelle à environ 200-250 ms et d'une positivité centro-pariétale tardive, après 300 ms.

D'une part, l'ARN a été présentée comme le corrélat neuronal de la perception auditive consciente observé au niveau du cortex auditif lors de la perception de tonalités du signal cible (Gutschalk et al., 2008; Eklund and Wiens, 2019; Königs and Gutschalk, 2012; Gärtner and Gutschalk, 2021; Wiegand and Gutschalk, 2012). Il s'agit d'une onde négative dont l'amplitude est plus grande pour les tonalités cibles détectées que pour les tonalités cibles non-détectées. D'autre part, la P300 a été présentée comme le corrélat

neuronal de la conscience perceptive sur la base d'un traitement intégratif global des caractéristiques du stimulus (Dehaene et al., 2006; Del Cul et al., 2007; Sergent and Dehaene, 2004; Sergent et al., 2005). Il s'agit d'une onde positive dont l'amplitude est plus grande et la latence plus courte pour les tonalités détectées que pour les tonalités cibles non-détectées (Dykstra et al., 2016; Giani et al., 2015; Parasuraman and Beatty, 1980; Paul and Sutton, 1972; Squires et al., 1973). Ces deux composantes que sont la négativité, dite «précoce», qui serait spécifique à la modalité, et la positivité dite «tardive», indépendante de la modalité (P3b ou P300 tardive) ont été présentées comme possibles CNC.

Plus d'une dizaine d'études ont montré que la P300 tardive est absente en dépit de la vision, de l'audition ou de la sensation consciente de stimuli, l'excluant de facto comme un véritable CNC (Dembski et al., 2021b). En revanche, aucune preuve suffisante d'une dissociation entre les ondes négatives précoces et la conscience n'a été rapportée jusqu'à présent. Nous avons donc choisi d'étudier en premier ces deux composantes du fait de leur rôle prétendument associé à la conscience perceptive. Bien que la P300 ait été exclue par certains de l'ensemble des vrais CNC, nous l'avons tout de même étudié puisqu'elle apporte un aperçu des mécanismes de traitement intégratif de l'information au niveau cérébral.

Nous avons trouvé une large déflexion négative sur les électrodes C5, F6 et F7 pour la première tonalité (B1) avant le report lorsque la cible a été détectée. Lors de la présentation d'une cible auditive composée de 10 tonalités avec le masqueur, seule la première tonalité (B1) avant la détection pour les cibles détectées a suscité cette onde négative dans une fenêtre de 250 à 350 ms. De par sa localisation spatiale et temporelle, cette onde négative localisée au niveau du lobe temporal gauche pour les électrodes C5 et F7, et droit pour l'électrode F6, semble largement correspondre à une onde ARN et sa localisation pourrait être attribuée au cortex auditif. De plus, l'amplitude de cette onde négative était maximale dans les sites les plus antérieurs du cuir chevelu, ce qui est cohérent avec la littérature (Eklund and Wiens, 2019), tant que l'on associe l'activité des électrodes F6 et F7 situées à l'avant du lobe temporal comme pouvant provenir des cortex auditifs. Ainsi, détecter la cible auditive a significativement diminué les valeurs d'amplitude de l'ARN pour la première tonalité B1 dans la fenêtre 250 – 350 ms comparativement au fait de ne pas détecter la cible auditive.

Nous n'avons observé aucune forme d'onde ARN pour la deuxième tonalité B2 avant le report lorsque les cibles ont été détectées au niveau des cortex auditifs. Nous avons observé que les valeurs d'amplitude suscitées par la première tonalité B1 se sont montrées significativement inférieures à celles suscitées par la seconde tonalité B2, pour laquelle aucune ARN n'a été reportée. Cela semble être cohérent avec le fait que la consigne donnée aux participants était de n'appuyer sur le bouton qu'une fois qu'ils étaient suffisamment sûrs d'avoir détecté une cible tonale régulière, et donc un pattern d'au moins deux tonalités cibles. Dans l'étude de Giani et al. (2015), une onde négative de type ARN a été corrélée avec la conscience uniquement en réponse à la deuxième tonalité de la paire de cibles, mais pas à la première. Selon les auteurs, cela indiquait que la négativité de la conscience auditive reflète le processus de séparation d'un stimulus auditif d'un fond multi-tonalités plutôt que la perception consciente du stimulus. Cependant, la cible ne pouvait être identifiée consciemment qu'après que les deux tonalités aient été jouées.

Si la perception de la première tonalité est une condition préalable à la détection de la cible, elle n'est pas suffisante et par conséquent, aucune activité neuronale liée à la détection de la cible ne devrait être observée pour la première tonalité. Néanmoins, la deuxième tonalité perçue à l'échelle du système auditif pourrait représenter une cause de la modification des patterns de transmission de l'information. Il est possible que les processus liés à l'ARN codent plutôt pour le contexte sonore, pouvant aller d'un événement isolé à une tonalité parmi de multiples similaires dans un fond multi-tonalités, reflétant un continuum allant du saillant au masqué (Gärtner and Gutschalk, 2021). Les résultats de notre étude montrent que de larges formes d'ondes négatives de type ARN peuvent être observées sur la première tonalité avant le report au niveau des cortex auditifs lorsque que la cible a été perçue par le sujet. Cette étude permet d'apporter un autre argument expérimental sur la potentialité de la composante ARN comme un corrélat neuronal EEG de la perception consciente d'un signal auditif.

Dans notre analyse, la sélection de la latence et des pics d'amplitude négative a été faite en fonction des caractéristiques a priori de la composante ARN selon les études précédentes. Il serait intéressant d'étudier plus précisément la latence temporelle d'apparition de l'ARN à plusieurs niveaux, comme cela n'a pas été systématiquement étudié dans la littérature. Il serait également intéressant d'étudier plus spécifiquement l'augmentation en amplitude de l'ARN en fonction des tonalités avant la détection de sorte à pouvoir observer les éventuels effets transitoires perceptifs. Dans notre cas, on voit que la différence est très importante entre la tonalité B2 et la tonalité B1. Peut-être pourrions-nous nous attendre à observer une augmentation progressive des valeurs d'amplitude de l'ARN en fonction des tonalités de la cible. Sur les quatre tonalités étudiées, seulement la tonalité avant le report perceptif a révélé une différence significative entre les cibles détectées et omises. Une étude plus approfondie augmenterait l'étendue de tonalités étudiées et chercherait à ce que le report perceptif soit encore plus éloigné du début de l'essai afin de pouvoir analyser un nombre plus conséquent de tonalités cibles. Tout comme l'ARN, il est notamment intéressant de constater l'important différentiel de valeur d'amplitudes dans les fenêtres temporelles considérées entre les tonalités B2 et B1, c'est-à-dire les deux tonalités précédant le report.

Enfin, nous avons observé, que pour quatre électrodes centro-sagittales (FCz, Fz, CPz et Pz), la détection de la cible a augmenté les valeurs d'amplitude de la P300 de la première tonalité avant la détection (B1) comparativement aux cibles n'ayant pas été détectées dans une fenêtre temporelle allant de 250 à 350 ms. Aucune autre augmentation n'a été observée pour les autres tonalités (B2, A1 et A2). Classiquement, l'onde P300 présente une latence d'environ 250-600 ms et est composée d'au moins deux sous-composantes distinctes, une P3a fronto-centrale précoce et une P3b pariétale maximale plus tardive (Dembski et al., 2021a). La P3a se produit dans les états d'inconscience et reflète des processus attentionnels automatiques, dirigés par le stimulus, comme lorsqu'un stimulus inattendu attire involontairement l'attention. La P3b, quant-à elle, est le plus souvent sollicitée dans des contextes expérimentaux au cours de tâches impliquant la discrimination de cibles peu fréquentes et est supposée refléter le stockage du contenu dans la mémoire de travail, les transformations stimulus-réponse, la mise à jour du contexte, la catégorisation du stimulus et la perception consciente (Dehaene and Changeux, 2011; Dembski et al., 2021a; Luck, 2014; Sergent et al., 2005). Des études récentes viennent contredire le rôle de la P3b dans la perception consciente et tendent à montrer cette composante plutôt comme un potentiel processus post-perceptuel que comme un processus d'intégration consciente (Cohen et al., 2020; Fishman et al., 2021; Pitts et al., 2014b,a; Tsuchiya et al., 2015). Dans la plupart des études, les stimuli critiques sont usuellement directement liés à la tâche, de sorte que les contrastes entre conscients et inconscients pourraient bien inclure des différences dans le traitement post-perceptif en plus des différences dans la perception consciente en soi (Tsuchiya et al., 2015).

Dans leur étude, [Giani et al. \(2015\)](#) ont trouvé que la P300 était amplifiée de manière significative pour les deux tonalités, lorsqu'elles ont été détectées et que la P300 comme marqueur de la perception consciente semblait reposer sur des interactions entre les cortex pariétal et auditif. Les auteurs ont suggéré que la perception auditive consciente de la paire de tonalités reposait sur un traitement récurrent entre les zones corticales auditives et pariétales d'ordre supérieur. Dans leurs analyses, [Dykstra et al. \(2016\)](#) ont trouvé une large composante P300 pour les cibles détectées, associée à des générateurs dans le cortex temporo-frontal et temporo-latéral. Dans notre étude, les générateurs seraient assez étendus puisque allant de la zone fronto-centrale antérieure jusqu'à une zone pariétale plus postérieure. De cette manière, on observe des valeurs plus élevées de P300 au niveau de l'axe sagittal cérébral du sujet. C'est vrai qu'il est intéressant de considérer la diffusion du potentiel électrique selon un axe sagittal en réponse à la détection d'une cible régulière comme un potentiel marqueur de l'intégration des caractéristiques du flux de la cible auditive, lequel pourrait sous-tendre sa ségrégation vis à vis des caractéristiques du flux du masqueur ([Dykstra et al., 2016](#); [Giani et al., 2015](#)). Cela suggérerait de pouvoir considérer la P300 comme un potentiel marqueur de la ségrégation des flux auditifs à l'échelle de l'activité cérébrale macroscopique.

### 6.3.2 Contenu informationnel et complexité du signal EEG

Le deuxième objectif consistait à étudier le contenu informationnel et la complexité du signal neuronal afin de pouvoir caractériser la perception consciente de la cible auditive dans le MI. Nous avons étudié la performance de 12 mesures d'entropie et de complexité pour évaluer l'effet de la perception auditive consciente sur l'information et la complexité associées à la dynamique de l'activité cérébrale. Nous avons utilisé l'approche usuelle qui consiste à comparer la différence des valeurs de mesure entre les cibles perçues et les cibles non perçues, avant et après la perception ainsi qu'une procédure d'agrégation topographique de ces valeurs sur l'ensemble des électrodes de clusters afin de pouvoir disposer de mesures moyennes associées à des aires cérébrales distinctes. Nous avons supposé qu'une perception réussie de la cible auditive augmenterait le degré d'information et de complexité contenu dans les signaux neuronaux associés à un réseau cérébral fronto-temporo-pariétal fonctionnel. Nous avons également supposé qu'une augmentation progressive du degré d'information et de complexité serait observée dans les signaux neuronaux issus de ces aires cérébrales lors de la perception consciente.

Les résultats montrent que la perception auditive consciente a augmenté les valeurs des mesures d'entropie et de complexité (sauf celles de l'exposant  $\alpha$ ) dans le cluster fronto-central. Lors de la perception de la cible auditive, toutes les mesures d'entropie et de complexité (excepté l'exposant  $\alpha$ ) ont présenté des valeurs supérieures pour les électrodes les plus latérales FC5 et FC6. L'entropie de permutation (PeEn) et la dimension fractale de Petrosian (PFD) étaient les seules mesures à présenter des valeurs plus élevées dans le cluster FC et moins élevées dans la plupart des autres clusters pour les cibles détectées. De cette manière, l'entropie de permutation (PeEn) et la dimension fractale de Petrosian (PFD) ont permis de discriminer les cibles détectées des cibles non-détectées pour la plupart des clusters (sauf clusters central et temporal) pour PeEn et pour tous les clusters pour PFD.

Au sein du cluster fronto-central, les mesures d'entropie ont globalement présenté des valeurs plus élevées avant la référence temporelle pour les cibles détectées. Dans les mesures de complexité, avant la référence, seules les dimensions fractales de Higuchi (HFD) et de Petrosian (PFD) ont montré des fenêtres temporelles avec des valeurs supérieures pour les cibles détectées, tandis qu'après la référence, HFD, PFD et l'exposant de Hurst ont montré des fenêtres significatives. Pour certaines mesures, des pics de valeurs ont pu être observés juste après la référence temporelle, lorsque les cibles ont été détectées. Cette augmentation n'était cependant pas visible pour les cibles non-détectées. Dans les mesures d'entropie, nous avons observé cette hausse de manière qualitative pour l'entropie de décomposition en valeurs singulières (SvEn) environ 400 ms après le report. Globalement, lorsque les cibles étaient détectées, les valeurs des différentes mesures d'entropie étaient plus élevées avant le report. C'est à partir du report qu'une diminution était ensuite visible avec des chevauchements entre les mesures pour les cibles détectées et celles non-détectées. Dans les mesures de complexité, l'exposant de Hurst et le paramètre de complexité de Hjorth ont exprimé un large pic environ 400 ms après avoir reporté la perception de la cible. Cependant, les analyses ont révélé que seul l'exposant de Hurst présentait une variation significative avec des valeurs supérieures juste après la référence pour les cibles détectées comparativement à celles manquées.

Ainsi, lorsqu'une cible auditive est perçue par le sujet, les signaux issus de l'aire cérébrale fronto-centrale présentent une augmentation de leur contenu en information et en complexité. Cela suggère ici que la perception auditive consciente est associée à l'augmentation du contenu en information et du degré de complexité dans le signal neuronal des aires fronto-centrales latérales. Les électrodes les plus latérales du cluster fronto-central (FC5 et FC6), adjacentes à la zone cérébrale temporale laissent supposer que cette augmentation en information et en complexité est associée au cortex auditif. L'augmentation en contenu informationnel avec le rapprochement topographique du lobe temporal et du cortex auditif pourrait nous laisser suggérer ici un argument en faveur des mécanismes de conscience associés aux boucles de traitement récurrent (Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006). Il a été suggéré que le traitement local récurrent dans les zones sensorielles reflète l'expérience de l'information sensorielle, et que le traitement global récurrent reflète l'expérience de la mise en mémoire de travail de l'information et

l'expérience de la décision de ce qu'il faut faire avec l'information (Eklund, 2019; Lamme and Roelfsema, 2000; Lamme, 2003, 2006). Des expériences purement phénoménales générées par des boucles locales récurrentes dans les zones sensorielles pourraient être associées à des modifications du contenu en information au sein de ces zones. Un lien pourrait alors être établi entre la génération d'une composante ARN au niveau des lobes temporaux et l'augmentation en contenu d'information et de complexité au niveau de ces zones lorsque la perception de tonalités d'une cible auditive émerge chez le sujet.

Notre analyse sur le contenu informationnel et la complexité du signal EEG dans le MI permet également d'exposer un lien entre la ségrégation des flux auditifs et la conscience perceptive dans la modalité auditive. Tant que l'on associe les électrodes latérales du cluster fronto-central aux cortex auditifs, on peut supposer que la conscience perceptive dans le MI reflétée par une ségrégation réussie des flux de la cible et du masqueur suscite une hausse du contenu en information et en complexité du signal EEG issu de cette zone cérébrale. Globalement, le système auditif est capable de garder de l'information acoustique en mémoire à court terme et l'information stockée est disponible pour le rappel et le calcul à plus ou moins long-terme (Shen, 2017). Il est donc en mesure d'évaluer la consistance de l'information acoustique sur le temps et de grouper les composantes consistantes en un même courant perceptuel. Il est possible que la hausse de valeurs observée soit une conséquence de la mise en place de traitements récurrents au sein des cortex auditifs ayant pour rôle le maintien consistant de l'information acoustique sur le temps. Cela pourrait peut-être expliquer les valeurs supérieures pour certaines des mesures d'entropie et de complexité lorsque les cibles auditives ont été détectées comparativement à leur non-détection.

En fait, l'analyse de la scène auditive est liée non seulement à l'extraction des caractéristiques du stimulus et à la formation et la sélection des objets perceptifs, mais aussi à l'attention sélective, à la liaison perceptive et à la conscience (Elhilali et al., 2009b; Kaya and Elhilali, 2017; Kondo et al., 2017; Moore and Gockel, 2012; Pressnitzer and Hupé, 2006; Snyder et al., 2012). Comme l'analyse de scène auditive consiste à analyser un mélange de sons afin de parvenir à des perceptions correspondantes aux sources sonores individuelles (Bregman, 1994), il suffit de quelques centaines de millisecondes pour activer une grande cascade de régions cérébrales différentes, chacune effectuant une transformation différente de l'entrée sensorielle (Groen et al., 2017). Dans le MI, le processus de ségrégation des flux auditifs conduisant à la perception de la cible auditive se base sur une cascade de traitements de l'information et d'interactions entre les processus top-down et bottom-up (Elhilali et al., 2009b). La hausse de valeurs du contenu en information et en complexité du signal neuronal observée pourrait également consister en un reflet des traitements progressifs issus de cette cascade dans les cortex auditifs puisque ceux-ci représentent un centre d'intégration de l'information auditive. Ainsi, le pic de valeurs observé pour l'exposant de Hurst, mesure de dépendance à long-terme du signal, suggère que la conscience perceptive reflétée par le report perceptif provoque une augmentation dans la complexité du signal neuronal, qui pourrait être un signe de maintien et de consistance de l'information acoustique sur le temps.

Il est intéressant de lier ces résultats avec ceux sur les composantes ERPs précédemment étudiées. Les ondes négative (ARN) et positive (P300) ont été trouvées notamment au niveau des régions antéro-temporales (ARN) et sagittales (P300) environ 300-500 ms après le stimulus. Dans la région fronto-centrale, nous avons observé que certaines mesures d'entropie et de complexité (SvEn, exposant de Hurst et complexité de Hjorth) présentaient un pic (significatif pour l'exposant de Hurst) à environ 400 ms. Cette augmentation des valeurs de complexité pourrait être associée aux augmentations des amplitudes des ondes négative (ARN) ou positive (P300) diffuses. Comme à l'échelle cérébrale macroscopique, le courant diffuse à la surface du scalp, cette supposition paraît largement plausible. Ainsi, la variation de l'amplitude des formes d'ondes évoquées par le stimulus pourrait s'associer à une variation de la complexité du signal neuronal. Au-delà du corrélât neuronal ERP, nous mettons en évidence ici un corrélât informationnel sur la base des valeurs de complexité estimées au moyen des caractéristiques statistiques du signal neuronal.

La manière classique d'extraire des informations du signal EEG pour l'évaluation des états de conscience est d'étudier les changements dans le comportement oscillatoire de l'EEG grâce à des calculs

effectués dans le domaine fréquentiel. Les mesures de complexité cérébrale permettent de surmonter certaines des limites des mesures usuelles quantifiant la puissance de l'EEG du scalp. Des valeurs de complexité semblables à celles de l'état d'éveil peuvent être détectées même lorsque des ondes lentes de forte amplitude dominent l'EEG spontané chez certains patients peu conscients (Casarotto et al., 2016). Dans le cadre des études sur les états de conscience, l'évaluation de la sensibilité et de la spécificité des mesures de complexité dans différentes conditions permet d'estimer comment une mesure se rapproche des processus neuronaux pertinents pour la présence ou l'absence de conscience.

Globalement, les études ayant évalué les performances des mesures de complexité du signal cérébral ont fourni une quantification précise dans différents contextes cliniques et se sont accordées sur une même conclusion : la complexité est plus élevée dans les conditions où la conscience est présente et plus faible dans celles où elle est perdue (Sarasso et al., 2021). On s'attend donc usuellement à une distribution plus complexe de l'activation neuronale dans un cerveau conscient avec une activité cérébrale dans la conscience présentant une structure et une évolution dans le temps plus complexes que dans les états non-conscients. Ce degré de cohérence dans différentes conditions est supérieur à celui caractérisant d'autres catégories de mesures précédemment citées et étudiées, comme les ERPs. Lorsqu'elles sont directement comparées, les mesures de complexité surpassent largement les ERPs, comme la P3b, dans la détection des patients peu conscients, ces derniers étant caractérisés par une sensibilité moindre (Sarasso et al., 2021; Sitt et al., 2014). De même, la complexité reste élevée chez les sujets conscients pendant le sommeil paradoxal ou les hallucinations à la kétamine (Casarotto et al., 2016; Farnes et al., 2020), alors que les ERPs associés à des stimuli déviants disparaissent généralement (Bravermanová et al., 2018; Strauss et al., 2015). Dans l'ensemble, il semble que les mesures de complexité soient plus fiables que d'autres mesures, offrant sans doute non seulement une meilleure précision diagnostique, mais aussi un guide potentiel pour identifier, parmi les nombreuses facettes de l'activité cérébrale, les propriétés centrales qui sont plus pertinentes pour la conscience (Kreuzer, 2017). En lien avec nos résultats, il semblerait que l'exposant de Hurst, en tant que mesure de complexité à l'échelle cérébrale d'un contenu de conscience, représente un indicateur caractéristique pertinent qui nécessiterait des études plus spécifiques dans le cadre de l'évaluation de états de perception consciente du stimulus.

Des approches plus récentes visant à extraire des informations de l'EEG à différents niveaux d'anesthésie ont utilisé les paramètres non-linéaires qui reflètent le contenu en information, la complexité et/ou la prévisibilité du signal. Ces approches permettent d'extraire des informations non-linéaires du signal, alors que les mesures linéaires comme l'entropie spectrale ou l'exposant de Hurst ne permettent pas de détecter ces non-linéarités (Anier et al., 2010; Jordan et al., 2009; Kreuzer, 2017). Comparées aux approches spectrales, les mesures univariées comme l'entropie approximée (ApEn) et l'entropie de permutation (PeEn) se sont révélées plus performantes pour distinguer l'EEG enregistré pendant la conscience de celui enregistré pendant l'inconscience et pour refléter différents niveaux d'anesthésie générale (Bruhn et al., 2000; Jordan et al., 2008; Liang et al., 2015b). Dans notre analyse, les valeurs de l'entropie de permutation (PeEn) étaient plus élevées dans le cluster fronto-central et moins élevées dans la plupart des autres clusters lors de la perception auditive consciente. Ainsi, cela reflète sa capacité à pouvoir extraire des caractéristiques non-linéaires du signal neuronal associées à la conscience perceptive de la cible auditive dans le MI et suggère par conséquent qu'elle nécessite des études plus approfondies sur son potentiel à représenter un corrélat informationnel de la perception auditive consciente à l'échelle cérébrale. De cette manière, les mesures d'entropie et de complexité, en tant que reflets de différents types de propriétés et caractéristiques des signaux cérébraux étudiés demandent à être davantage utilisées en pratique afin de permettre le développement d'algorithmes pertinents. Pour compléter ce travail, il sera nécessaire de réaliser une comparaison pragmatique des algorithmes sur la base de leur rapidité de calcul, ainsi que leur fiabilité et leur robustesse dans l'estimation des valeurs.

### 6.3.3 Transmission de l'information

Le troisième objectif consistait à étudier la transmission de l'information à l'échelle cérébrale lors de la perception consciente de la cible auditive dans le MI. Nous avons étudié cela au moyen de deux mesures de dépendance linéaire (covariance et corrélation) et deux mesures de dépendance non-linéaire (information mutuelle et entropie de transfert). Nous avons supposé que la perception auditive consciente serait caractérisée par des mécanismes de transfert d'information plus importants entre les cortex frontal, temporal et pariétal, avec notamment un flux antéro-postérieur plus élevé.

Les résultats montrent que les signaux issus des électrodes situées au niveau du lobe temporal des deux hémisphères covarient ensemble linéairement lorsque les sujets ont détecté les cibles auditives. L'activité EEG de l'aire antéro-frontale gauche covariait de manière significative avec des zones centrales et centro-pariétales lors de la perception de la cible auditive. Le transfert d'information dirigé, mis en évidence par l'entropie de transfert, était également supérieur lors de la perception auditive consciente. Les électrodes pariétales postérieures de l'hémisphère droit (P6 et P8) étaient des cibles vers lesquelles étaient dirigés des flux d'information. L'information arrivant au niveau de ce cluster pariétal provenait notamment de plusieurs zones contra-latérales telles que les aires temporale, fronto-centrale, centrale ou encore pariétale. Nos résultats suggèrent que les électrodes pariétales P6 et P8 sont associées à un centre pariétal postérieur fonctionnel dont le rôle serait corrélé à la perception auditive consciente.

Précédemment, l'activité associée à un réseau fronto-temporo-pariétal a été considérée comme un substrat neuronal essentiel dans les mécanismes associés à la perception auditive consciente (Demertzi et al., 2013; Dykstra et al., 2017a; Eklund, 2019; Eriksson et al., 2007; Eriksson, 2017; Giani et al., 2015; Wiegand et al., 2018). Des réponses neuronales au sein de l'activité du réseau fronto-pariétal accompagnent notamment les transitions entre les états perceptifs, mettant en évidence le rôle fonctionnel de ce réseau sur les mécanismes qui sous-tendent les organisations perceptives au cours de la perception bistable (Knapen et al., 2011). Des réponses transitoires ont également été observées dans un réseau latéral droit du cortex fronto-pariétal au moment des transitions perceptives, suggérant un possible reflet des mécanismes d'initiation neuronale des transitions (Kleinschmidt et al., 2002; Lumer et al., 1998; Sterzer and Kleinschmidt, 2007). En outre, le cortex pariétal postérieur, recevant de nombreuses entrées multisensorielles, a été associé à une multitude de fonctions reliant la perception à la planification et à l'action (Andersen and Cui, 2009). Il a aussi été suggéré que l'activité du cortex pariétal est essentielle à l'organisation perceptive et plus particulièrement à la liaison des différentes caractéristiques des objets auditifs (Cusack, 2005). L'activité du cortex pariétal est augmentée lorsque l'organisation perceptive donne lieu à deux flux auditifs plutôt qu'un seul et a également été modulée par des demandes d'intégration liées au stimulus auditif dans le MI, notamment lorsque les sujets ont identifié la cible (Eriksson, 2017). De cette manière, l'activité cérébrale au sein du réseau fronto-pariétal a globalement été associée à des changements de la conscience perceptive se produisant pendant les transitions entre les percepts.

Dans notre analyse, nous avons observé qu'une zone pariétale postérieure et une zone antéro-frontale droites étaient la cible de flux d'information lorsque la cible auditive a été perçue. Le transfert d'information vers la première zone vient appuyer le rôle des aires pariétales droites dans leur capacité à associer les représentations sensorielles et perceptives liées à l'intégration des caractéristiques des stimuli. En outre, les flux d'information dirigés vers la seconde zone viennent appuyer le rôle de l'activation d'un réseau fronto-pariétal en réponse aux fluctuations des transitions perceptives et des représentations des flux auditifs. L'attractivité des flux d'information en direction du cortex pariétal postérieur fait écho à l'étude de Pereira et al. (2021) dans laquelle la détection du stimulus était liée à une augmentation du taux de décharges des neurones et de l'activité ECoG enregistrée dans le cortex pariétal postérieur, ainsi qu'à une augmentation de la réponse EEG de surface. Les auteurs ont conclu que les changements graduels dans la dynamique neuronale pendant l'accumulation de preuves étaient liés à la conscience perceptive et au monitoring perceptif (Pereira et al., 2021). Les preuves pourraient s'accumuler dans le cortex pariétal

postérieur jusqu'à ce qu'elles franchissent un seuil, déclenchant ainsi la coalescence de plusieurs réseaux encapsulés en un seul réseau responsable de la diffusion des signaux neuronaux dans tout le cerveau.

De cette façon, le cortex pariétal postérieur aurait un rôle de déclencheur de l'embrassement neuronal sous-jacent à la conscience perceptive. Ce mécanisme proposé sur la base d'un processus en tout ou rien impliquant un seuil serait compatible avec plusieurs approches théoriques (Windey and Cleeremans, 2015) et notamment la théorie de l'espace de travail neuronal global, pour laquelle il est nécessaire que l'activité neuronale correspondante soit diffusée globalement dans le cortex afin que le stimulus soit perçu consciemment (Mashour et al., 2020). La diffusion globale serait déclenchée lorsqu'un processus (inconscient) d'accumulation de preuves atteint un seuil similaire aux processus physiologiques qui sous-tendent la prise de décision. Les résultats de notre analyse viennent appuyer cette hypothèse selon laquelle les neurones situés au niveau du cortex pariétal postérieur pourraient correspondre à un centre fonctionnel accumulant de l'information en provenance de zones cérébrales diverses, reflété par une augmentation significative du transfert d'information vers les électrodes pariétales pour les cibles perçues.

En outre, Bidet-Caulet (2007) a étudié les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans la perception auditive consciente en considérant la ségrégation des flux et l'extraction d'attributs fréquentiels et spatiaux en utilisant des réponses d'enregistrements EEG de surface ou intracérébraux. Elle a montré que des mécanismes d'attention auditive contrôlés par un réseau fronto-pariétal ont facilité la sélection d'un son dans un mélange acoustique en augmentant les réponses corticales aux informations pertinentes et en diminuant celles aux sons distrayeurs (Bidet-Caulet, 2007). Une étude récente a montré que certaines zones frontales pourraient faire partie intégrante du réseau central pour l'accès conscient spontané, même en l'absence d'une tâche manifeste, comme l'attestent les activations tardives et soutenues dans les sources frontales inférieures pendant de l'écoute passive (Sergent et al., 2021). Couplé à nos résultats, cela vient soutenir l'hypothèse que les zones antéro-frontales et pariétales sont des centres de connexions importants dans le cadre de la sélection des informations accumulées et que la ségrégation des flux peut se faire à partir d'un traitement intégratif de haut niveau des attributs fréquentiels et spatiaux dans ces zones, sur la base de processus attentionnels et conscients. Néanmoins, la dissociation entre l'activité frontale et pariétale et leur lien respectif avec la perception consciente reste insuffisamment décrite par les modèles neuronaux actuels de la conscience. En particulier, il n'est pas clair si ces deux régions jouent un rôle similaire dans la sélection, le maintien et la diffusion de l'information dans et à travers le cortex ou, au contraire, si elles sont spécialisées dans l'une de ces fonctions (King, 2014).

Dans un protocole de MI utilisant des composantes de langage plutôt que des tonalités, Szalárdy et al. (2019) ont montré que la détection de la cible n'est pas améliorée avec des masqueurs présentant une intensité acoustique faible (*i.e.*, plus douce), mais que c'est la suppression des composantes distrayantes (*i.e.*, les masqueurs) qui devient moins efficace. Ces résultats semblent suggérer que des distrayeurs moins intenses nécessitent plus de ressources cognitives (Szalárdy et al., 2019). Contrairement au ME induit dans le système auditif périphérique par le chevauchement des réponses neurales à la cible et au masqueur, les mécanismes neuronaux et localisations propres au MI sont encore mal compris (Shinn-Cunningham, 2008) et cela avait conduit à l'hypothèse de l'existence d'un goulot d'étranglement du traitement de l'information dans le cerveau (Overath et al., 2007; Gutschalk et al., 2008). Dans ce goulot d'étranglement, une certaine «quantité putative» viendrait limiter la ségrégation des flux auditifs et ainsi provoquer le masquage informationnel d'ordre plus «central». Cette hypothèse repose largement sur des aspects de limitation de ressources cognitives et attentionnelles et de transmission de l'information à l'échelle cérébrale, et fournit une contrainte limitante au niveau informationnel qui serait à l'origine de l'incapacité du stimulus d'accéder à la conscience perceptuelle. En utilisant des mesures de transfert d'information dirigé, il serait intéressant d'étudier dans quelle mesure ce goulot d'étranglement de l'information pourrait être caractérisé au sein des patterns d'activation dans le réseau fronto-temporo-pariétal afin de montrer la présence d'un tel goulot qui pourrait être lié au seuil d'accumulation d'évidence de l'information à l'échelle cérébrale (Barniv and Nelken, 2015; Nguyen et al., 2020; Pereira et al., 2021).

### 6.3.4 Intégration de l'information

Le quatrième objectif consistait à utiliser une méthodologie fondée sur une approche théorique de la conscience pour caractériser la dynamique de l'activité cérébrale lors de la perception consciente de la cible auditive. Nous avons étudié le décours temporel de l'intégration de l'information pour les cibles perçues et non-perçues, avant et après la référence temporelle, avec un décalage temporel usuellement nécessaire pour le calcul de ces mesures. Nous avons supposé que la perception de la cible auditive susciterait un niveau plus élevé d'information intégrée par rapport à l'absence de perception. Nous avons également supposé qu'une hausse progressive de la quantité d'information intégrée dans le temps serait observée jusqu'à atteindre le report explicite conscient par le sujet lors de l'appui-bouton, symbolisant ainsi l'augmentation du niveau d'intégration de l'information jusqu'au seuil de l'accès conscient.

Les résultats montrent que la perception auditive consciente a augmenté l'intégration de l'information dans les aires cérébrales temporales sur la base d'une augmentation des valeurs de la redondance d'information estimée par  $\Phi^{MI}$ . En effet, les valeurs d'information intégrée par redondance  $\Phi^{MI}$  étaient plus élevées pour les cibles détectées comparativement aux cibles manquées dans le cluster temporel. Dans ce cluster, des fenêtres temporelles significatives ont également été observées avant la référence temporelle entre les cibles détectées et celles manquées pour cette mesure  $\Phi^{MI}$ . Les valeurs de  $\Phi^{MI}$  étaient supérieures avant la référence temporelle lors de la perception auditive consciente. Néanmoins, c'est une diminution progressive au cours du temps des valeurs de  $\Phi^{MI}$  qui a été observée lors de la perception auditive consciente. Dès le report perceptif, une diminution importante de la quantité d'information intégrée par redondance au cours du temps a également pu être observée jusqu'à ce que les valeurs de  $\Phi^{MI}$  dépassent celles des cibles non-perçues. Nos résultats montrent que le report perceptif du sujet lors de la perception auditive consciente a provoqué une chute de l'information intégrée sur la base des valeurs de redondance de l'information dans le lobe temporal chez l'humain.

Ce travail fournit une caractérisation spécifique de la dynamique de l'accès conscient de la cible auditive à l'échelle cérébrale macroscopique à travers l'intégration de l'information au niveau de la zone sensorielle auditive. L'augmentation du niveau de redondance de l'information lors de la conscience perceptive d'une cible auditive représente un argument corrélationnel pour la théorie du traitement récurrent dans laquelle l'activité précoce dans les zones sensorielles primaires correspond étroitement à la conscience phénoménale. Cependant, les valeurs d'information intégrée par redondance supérieures lors de la conscience perceptive de la cible auditive dans l'aire cérébrale sagittale peut souligner le rôle d'intégration des caractéristiques du stimulus à un degré plus élevé de traitement et peut également venir soutenir les théories de l'information intégrée et de l'espace de travail neuronal global.

Dans la théorie de l'espace de travail neuronal global, les informations sont sélectionnées sur la base de leur pertinence pour les objectifs de la tâche, et franchissent le seuil de l'accès conscient pour entrer dans l'espace de travail global pour un partage flexible (Dehaene et al., 2003; Kemmerer, 2015). Cette mise en commun des informations sensorielles au sein d'un plus vaste réseau incluant des aires supra-modales, serait ce qui permet de maintenir l'information plus longtemps, de la mémoriser explicitement, de la reporter, et plus généralement de l'intégrer à la planification des actions (Dehaene, 2014). Selon cette théorie, la perception consciente correspond à une étape tardive et optionnelle du traitement cérébral d'un stimulus, se produisant après les étapes purement sensorielles (Khamassi, 2021). Nos résultats ont montré que l'aire sagittale est associée à une augmentation des valeurs de l'information intégrée par redondance lors de la perception auditive consciente. À ce moment, le fait que les valeurs d'information intégrée par redondance soient supérieures dans le cluster temporel par rapport au cluster sagittal pourrait aussi signifier que le traitement récurrent de l'information est plus intense dans les aires sensorielles avant d'être relayé au sein de l'espace de travail global pour permettre le partage flexible, ce qui se refléterait par une activité plus tardive dans la zone sagittale.

En outre, dans la théorie de l'espace de travail neuronal, la composante P300, en tant que reflet de la conscience perceptive, a été associée à une intégration globale des caractéristiques du stimulus

lors de la perception consciente. Dans notre étude, les valeurs supérieures d'amplitude de l'onde P300 et d'information intégrée par redondance au niveau de l'aire sagittale pour la perception consciente pourraient vraisemblablement indiquer que ces deux marqueurs sont liés et représentent des formes de traitements récurrents associés à l'intégration des caractéristiques du stimulus à l'échelle cérébrale macroscopique. Ces mécanismes d'intégration partagés sur plusieurs aires cérébrales lors de l'accès conscient de la cible auditive font principalement écho à l'activation sous-jacente à la perception auditive consciente d'un réseau centro-temporal, qui pourrait représenter des processus spécifiques du réseau plus général fronto-temporo-pariétal impliqué dans les phénomènes conscients. On pourrait penser à des activations spécifiques du réseau centro-temporal amenant à favoriser les représentations des informations sensorielles associées à la ségrégation des flux auditifs et à initier leur partage au sein de l'espace de travail global.

Nous avons trouvé une diminution significative des valeurs d'information intégrée par redondance dès le report de la cible dans l'aire temporale, et qualitative au niveau de l'aire sagittale. Le cortex auditif possède une activité associée aux traitements intégratifs de l'information liée au stimulus sonore et il serait possible que cette diminution soit due à un ralentissement des mécanismes de décodage des informations sensorielles et de l'intégration des informations liées aux différents flux appartenant au stimulus. Ces résultats pourraient être mis en relation avec les résultats de modélisation de l'étude de [Sergent \(2005\)](#), dans laquelle un accès à la conscience semblait correspondre au franchissement d'un seuil au-delà duquel il devient possible de reporter explicitement la perception du stimulus cible. Le franchissement de ce seuil correspondrait à une transition tardive et rapide dans l'activité neuronale évoquée par le stimulus, et engageant une série de processus neuronaux spécifiques du traitement conscient. Les auteurs ont proposé que la dynamique discontinue observée empiriquement pourrait reposer sur la mise en œuvre de mécanismes d'amplification et de maintien de l'activité au sein d'un réseau d'aires cérébrales distantes. Cet état relativement stable de communication globale permettrait alors de rendre les informations perceptives accessibles pour un ensemble de traitements, notamment pour le report explicite. La diminution des mécanismes de redondance de l'information dans l'aire temporale peut nous amener à une identification possible des étapes successives du traitement perceptif du stimulus et de la transition vers l'accès conscient dans le réseau fronto-temporo-pariétal ([Eriksson et al., 2007](#); [Eriksson, 2017](#); [Giani et al., 2015](#)). Il serait alors intéressant de cibler les successions de transmission de l'information au sein de ce réseau en adoptant par exemple une approche de modélisation causale dynamique couplée à des mesures de transmission de l'information, pour essayer de dissocier ces différentes étapes de transition vers l'accès conscient.

Dans la TII, le passage du traitement inconscient au traitement conscient est marqué par une augmentation massive de l'intégration de l'information. Dans le cadre de la perception consciente, on peut largement supposer que le degré de complexité issu de cette intégration est généré dans certaines parties du cerveau mais pas dans d'autres ([Sarasso et al., 2021](#)). Cela consiste en un problème supplémentaire à définir les frontières du «sous-ensemble» d'éléments pertinents et la mesure à laquelle ces frontières sont variables dans le cadre de la perception consciente de stimuli. Dans la formulation originale de l'hypothèse du noyau dynamique, une stratégie était définie pour identifier, sur la base de dépendances statistiques le groupe fonctionnel générant la complexité pertinente ([Tononi and Edelman, 1998](#)). Cette stratégie a été précisée par une perspective causale dans la dernière formulation de la TII ([Oizumi et al., 2014](#)). Le problème se résume à trouver les frontières qui incluent le sous-ensemble d'éléments qui génèrent plus de complexité que tout autre sous-ensemble, plus petit ou plus grand.

Malgré ce difficile problème propre à la TII, notre travail essaie d'apporter des réponses à la détermination des différents sous-ensembles générateurs de complexité et de leurs frontières. L'activité des aires sensorielles auditives exprime un traitement redondant d'information qui permet de rendre compte d'un certain niveau d'intégration de l'information à l'échelle du cortex auditif. La zone cérébrale sagittale est associée à une hausse de cette redondance de l'information lors de la conscience perceptive. Les aires fronto-centrales montrent une complexité accrue lors de cette conscience de la cible auditive. Enfin,

l'aire pariétale postérieure droite condense un centre informationnel attracteur des flux d'informations en provenance des aires contra-latérales. Ces résultats suggèrent simplement de voir la conscience perceptive comme un phénomène multi-facettes, donnant lieu à des représentations physiques distinctes mais liées qui s'inscrivent dans de multiples substrats neuronaux à l'échelle cérébrale.

Pour élucider les substrats neuronaux de la conscience, il est d'abord nécessaire de déterminer quelles représentations mentales, dans le flux du traitement de l'information, atteignent ou non la conscience. À notre connaissance, les études originales ayant menées au développement de la TII (et encore avant, de l'hypothèse du noyau dynamique) ont été réalisées dans le cadre des études sur les états de conscience des sujets humains. Aujourd'hui, il est largement accepté que les états de conscience sont médiés par des mécanismes panmodaux ou intermodaux (Bachmann, 2020). L'intégrité des circuits thalamo-corticaux semble absolument nécessaire pour qu'un état de conscience puisse émerger. On comprend de cela que la mesure à laquelle l'information est intégrée dans de tels circuits est apparu pour les précurseurs/théoriciens de la TII un gage de qualité, voire une «potentialité» à exprimer la conscience humaine. En fait, la TII cherche à expliquer la conscience humaine sur la base de postulats théoriques et de recherches empiriques, mais elle va bien au-delà de cela. La TII pose un postulat généralisable à un ensemble de systèmes du monde réel dans lequel les organismes biologiques sont largement représentés.

Les fondements de la TII sont les éléments de la théorie de l'information classique. La TII cherche à établir une façon de quantifier la communication dans un système sur la base de ses propriétés (ségrégation, différenciation, intégration). Cette communication est plus précisément comprise comme une mise à disposition dans un espace commun de l'information et la manière dont l'information va circuler dans cet espace et être contrainte par les propriétés du système dans son état actuel va représenter la quantité potentielle à estimer. Comme des processus supramodaux communs pourraient sous-tendre la perception consciente dans différentes modalités sensorielles, il pourrait apparaître pertinent que l'augmentation de l'intégration d'information dans les clusters temporal et sagittal découverts ici soit en lien avec la généralisation de l'information disponible concernant le stimulus. La TII pourrait nous permettre de savoir si les mécanismes associés aux traitements et à l'émergence des contenus de conscience sont universels (panmodaux/intermodaux) ou spécifiques à chaque modalité sensorielle.

Finalement, dans un système aussi complexe que le cerveau humain, on s'attend lors de phénomènes conscients à pouvoir disposer d'un vaste répertoire de structures de complexité informationnelle générées par les différents sous-ensembles. Ces phénomènes sont susceptibles de générer des états distincts de ce répertoire qui dépendent de la capacité des nombreux modules fonctionnellement spécialisés du système thalamo-cortical à interagir rapidement et efficacement. En considérant les transitions perceptuelles dans le MI, avec le fait que pour un même stimulus le sujet perçoit certaines tonalités cibles et n'en perçoit pas d'autres, l'aspect transitoire et changeant de telles structures représentationnelles est une perspective hautement considérable dans l'étude des mécanismes associés à la perception consciente du stimulus. Déterminer quelle activité à l'échelle microscopique est liée aux représentations purement sensorielles, et laquelle est plus étroitement liée à la perception, et quels autres composants sont nécessaires dans le réseau produisant la conscience perceptive auditive est un objectif pour de futures études.

Mesurer l'intégration de l'information à plusieurs échelles et chercher à en spécifier les structures d'information conceptuelle intégrée lors de paradigmes de stimulation multistables tels que le streaming auditif ou le MI, pourrait nous aider à mieux comprendre les transitions d'organisation perceptive et les commutations entre les états perceptuels alternatifs et ainsi à caractériser la dynamique de la construction de la perception consciente. Cette approche n'en est qu'à ses débuts, et des preuves expérimentales de la discrimination des états perceptifs conscients ainsi qu'une description adéquate des structures informationnelles à partir de données de séries temporelles réelles est nécessaire (de Miras et al., 2019). Globalement, nous pensons que nos résultats vont dans ce sens et apportent un argument expérimental pour que la théorie de l'information intégrée et les mesures qu'elle propose soient mises à l'épreuve de manière plus rigoureuse et élargie dans le cadre des phénomènes de perception consciente.

## 6.4 Limites et perspectives associées à ce travail de thèse

### 6.4.1 Sur le protocole psychoacoustique et le masquage informationnel

L'absence de screening audiométrique lors de nos expériences est une première limite de ces études. Nous n'avons considéré que des sujets qui ont reporté avoir une audition normale dans la population générale, sans nous en être assurés objectivement, ce qui peut être problématique dans le cadre d'une étude spécifiquement psychoacoustique. Il est raisonnable de supposer que les personnes souffrant d'une déficience auditive périphérique peuvent présenter une susceptibilité différente au MI ou une utilisation différente des indices pour sortir du masquage, par rapport aux personnes ayant une audition normale (Amiri and Jarollahi, 2020). La question serait de savoir dans quelle mesure ces différences sont attribuées à des processus impliqués dans les mécanismes périphériques tels qu'une sensibilité réduite, une compression auditive ou des filtres auditifs plus larges. Néanmoins, il a été montré que la déficience auditive neurosensorielle n'augmente pas la susceptibilité des individus au MI et que les personnes malentendantes peuvent même avoir moins de MI que les personnes ayant une audition normale (Alexander and Lutfi, 2004; Micheyl et al., 2000). De cette manière, le fait que les sujets de nos expériences soient âgés entre 18 et 38 ans laisse penser que des troubles auditifs sont peu probables.

Le faible nombre de sujets impliqués dans les groupes indépendants étudiés dans les trois expériences ( $n = 13-14$ ) est une autre limite. Bien que nous montrons que les analyses de modélisation de survie soient utiles et pertinentes pour caractériser l'influence spécifique des paramètres de la stimulation sur la conscience perceptive, les groupes recrutés sont de faibles tailles comparativement à d'autres études purement psychoacoustiques. Néanmoins, la puissance des analyses de survie réside principalement dans le nombre d'événements observés, lequel était suffisamment élevé dans nos expériences.

Le fait que nous n'avons utilisé qu'une seule ERB de part et d'autre du signal cible (et non deux comme dans Gutschalk et al. (2008)) pourrait être une limite dans le sens où cela pourrait contribuer à laisser une part de masquage énergétique dans l'étude. Bien que nous ayons vu que les phénomènes de masquage énergétique et de masquage informationnel sont d'ordre différent, la présence de masquage énergétique dans le cadre d'une étude spécifique au MI peut rendre plus difficile l'interprétation des résultats. Néanmoins, puisque le MI est un phénomène auditif encore mal compris et que des chevauchements puissent être à même de se produire entre ME et MI (Durlach, 2006), on peut supposer que la taille de l'ERB utilisée dans nos études ne soit pas un aspect contraignant sur l'interprétation de nos résultats, mais consisterait cependant en un paramètre supplémentaire à étudier.

D'un autre côté, les tonalités cibles étaient présentées au même niveau que les tonalités individuelles du masqueur, c'est-à-dire un rapport de niveau cible/masqueur de 0 dB (Dykstra et al., 2016). De ce fait, les cibles peuvent s'avérer moins saillantes lorsque présentées simultanément avec des masqueurs de fortes densités spectro-temporelles. Ainsi, les futures études prendront le soin de considérer plus spécifiquement le rapport signal/bruit lors de la création des stimuli. Également, nous voyons l'absence de manipulation du paramètre de niveau d'intensité acoustique des signaux cible et masqueur comme une limite supplémentaire. Bien qu'ayant été relativement bien étudié précédemment dans la littérature, l'influence de l'intensité acoustique pourra être étudiée dans le cadre d'un paradigme comme le notre au moyen d'analyses par modèles de survie et par modèles d'accumulation.

De plus, bien que s'étant appuyés sur certaines des valeurs de paramètres échantillonnées dans la littérature, nous avons utilisé un protocole modifié du paradigme de MI classiquement employé par Dykstra et al. (2016); Gutschalk et al. (2008); Neff and Green (1987); Wiegand and Gutschalk (2012); Wiegand et al. (2018). En effet, nous nous sommes basés sur une approche couplant distribution fréquentielle et distribution temporelle des tonalités du masqueur pour construire nos stimuli. Les tonalités du masqueur ont ainsi été créées sur la base de séquences spectrales (*i.e.*, le nombre de fréquences par octave) plutôt que sur la base du nombre de tonalités par fenêtre temporelle comme dans les situations usuelles. Néanmoins, cette différence nous a permis d'étudier ces aspects et ne constitue pas une vraie limite de notre travail.

### 6.4.2 Sur le report de la perception consciente

L'utilisation de mesures de reports subjectifs supplémentaires permettant d'évaluer la métacognition (*i.e.*, la performance métacognitive) est une perspective très intéressante à ce travail. La métacognition représente la capacité introspective sur ses propres états mentaux et a été principalement caractérisée à travers des reports de confiance dans divers types de tâches. La supra-modalité de la métacognition semble reposer sur des estimations de confiance supra-modales et sur des signaux de décision partagés entre les modalités sensorielles. Dans un protocole comme le notre, on pourrait demander au sujet de renseigner son degré de certitude/confiance quant-à sa réponse donnée au cours de l'essai (Khamassi, 2021; Pereira et al., 2021). Ce faisant, le report explicite serait dans ce contexte obligatoire. Récemment, l'utilisation des approches comparatives classiques pour délimiter les corrélats neuronaux de la conscience a été vivement critiquée (Aru et al., 2012; Tsuchiya et al., 2016). Elle serait à même de confondre les mécanismes cognitifs et neuronaux associés à l'expérience phénoménale en soi de ceux associés à la déclaration de l'expérience phénoménale (*i.e.*, son report explicite) (Aru et al., 2012). Une grande partie de l'activité neuronale, accompagnant la perception consciente d'un stimulus, ne refléterait pas la conscience phénoménale en soi, mais plutôt un ou plusieurs processus antérieurs ou postérieurs, tels que l'attention, la mémoire, la prise de décision et le report explicite (Dembski et al., 2021a). Chercher à établir des liens entre le report explicite, la performance métacognitive et les mesures électrophysiologiques serait très intéressant dans l'étude des mécanismes cérébraux associés à la perception consciente chez l'être humain. En effet, dans le cadre de l'étude de la conscience de la situation en aéronautique notamment (Endsley, 1999, 2017), ces mesures de performance métacognitive sont pertinentes puisqu'elles permettent de prendre en compte la variabilité des degrés de confiance que le pilote peut avoir.

Le report explicite synchronisé du sujet à chaque tonalité du signal cible pourrait également apparaître comme une perspective très intéressante à ce travail. Demander au sujet de réaliser une tâche de synchronisation sensorimotrice (*i.e.*, ici de tapping) chaque fois qu'il perçoit une tonalité de la cible renseigne sur la ségrégation des flux auditifs. Dans ce cas, le sujet doit simplement appuyer sur le presse-bouton à chaque tonalité de la cible qu'il détecte. Dans cette approche, la bistabilité perceptive disponible lors du MI pourrait être étudiée de manière plus approfondie, comme dans les études des reports alternés lors du streaming auditif. Les probabilités de ségrégation dans le streaming et le MI auditif étant modélisées à partir de fonctions d'accumulation, les modèles d'accumulation d'évidence couplés aux modèles de survie peuvent ainsi permettre de mieux renseigner sur les processus de l'organisation perceptive dans le système auditif. En couplant de tels modèles à un paradigme de synchronisation sensori-motrice et en étudiant l'activité EEG, cela pourrait fournir des indications pertinentes sur les corrélats neuronaux macroscopiques de la perception auditive consciente au-delà de ce que nous avons pu fournir dans ce travail. En associant les fonctions d'accumulation d'évidence aux fonctions de risque de la détection avec du tapping sensorimoteur, on pourrait mieux comprendre en quoi la perception du flux cible global se différencie d'une perception d'évidence accumulée sur les tonalités successives de la cible auditive.

### 6.4.3 Sur le protocole EEG et les mesures utilisées

Dans cette seconde étude, nous n'avons pas réalisé une étude approfondie des paramètres rentrant en jeu dans le calcul des estimateurs des différentes mesures (pour celles dépendant de paramètres). Au contraire, nous nous sommes basés sur les valeurs recommandées dans les études précédentes, ce qui est le cas usuel dans la littérature. Cependant, une étude rigoureuse chercherait nécessairement à évaluer l'influence de l'ensemble des paramètres dans le comportement en sortie des valeurs observables des mesures. De plus, nous n'avons pas réalisé de comparaison des temps de calcul des différentes mesures d'entropie et de complexité. Bien que certaines mesures ont montré des procédures d'estimations rapides (exposant de Hurst et paramètres de Hjorth), ce n'est pas le cas de toutes (comme l'exposant fractal  $\alpha$ ).

Tous les calculs nécessaires à l'obtention des différentes mesures (entropie, complexité et information intégrée) ont été réalisés sur un serveur de calcul au sein des locaux de l'ONERA, disposant de 40 cœurs physiques. Pour les mesures d'information intégrée, les temps de calcul obtenus étaient très longs pour un nombre d'électrodes restreint et pour une taille d'échantillons temporels faible (voir Table 5.11). Malheureusement, le temps de calcul nécessaire à l'obtention de chacune des mesures n'a pas été déterminé avec précision. C'est une limitation qui peut se résoudre simplement dans de futures expérimentations. L'importance de la durée de temps de calcul est donc à moduler ici en fonction de la mesure calculée.

Les temps de calcul ont été obtenus sur deux ensembles de données séparés (Hits et Miss) pour les quatre métriques et correspondent pour chaque ensemble au temps obtenu pour le calcul de tous les essais dans l'ensemble. Pour les cibles détectées, nous avons reporté une moyenne de 1.72 heure par essai (soit 103 min), tandis que pour les cibles non-détectées la moyenne était de 1.03 heure par essai (soit 61.92 min). Si on «suppose» ici un temps de calcul approximativement équivalent pour chacune des quatre mesures, on obtient une moyenne de 0.43 heure par essai (soit 25.8 min) pour les cibles détectées et une moyenne de 0.25 heure par essai (soit 15.45 min) pour les cibles non-détectées. Pour un essai de 6 secondes, le temps pour obtenir le décours temporel de l'intégration d'information sur ces 6 secondes approcherait les 1500 secondes pour un essai cible détectée et 900 secondes pour un essai cible non-détectée. Ces résultats montrent une nouvelle fois que l'utilisation en temps réel de mesures d'information intégrée souffrent de problèmes d'application non-négligeables.

Comme les signaux physiologiques sont très sensibles au bruit, la plupart des pipelines de traitement comprennent une étape de prétraitement avant l'extraction des caractéristiques afin d'améliorer le rapport signal/bruit. Pour cette raison, les différentes étapes des pipelines d'une interface homme-machine (IHM) se doivent d'être fonctionnelles en termes de temps de calcul (Roy et al., 2020). Cependant, la plupart des recherches menées aujourd'hui sur les IHM impliquent rarement une estimation en ligne et elle est généralement réalisée hors ligne. Ce problème d'utilisation pratique est à nuancer avec les performances de calcul actuellement développées à partir d'outils technologiques de plus en plus petits associé aux systèmes de pointe. En fait, ce que l'on peut finalement envisager à partir de nos résultats des mesures d'information intégrée, c'est que sur la base de systèmes de neuroimagerie portatifs de petite dimension (Somon et al., 2020), nous pourrions nous pencher sur la meilleure façon de calculer de telles mesures à partir de l'échantillonnage temporel du signal d'activité cérébrale. Un dispositif de ce genre, basé sur de nouvelles architectures matérielles de calcul (Nuno, 2021), estimerait en temps réel, les différentes «sous-mesures» (les informations mutuelles conditionnelles notamment) nécessaires à l'obtention des mesures globales d'information intégrées de manière à pouvoir rendre compte du processus d'intégration de l'information à une échelle localisée.

Dans ce travail, l'objectif n'était pas d'implémenter des procédures de traitement en temps-réel mais plutôt de trouver des indicateurs à l'échelle cérébrale EEG de la conscience perceptive d'une cible auditive. Dans le cadre des implémentations actuelles des IHM en aéronautique, l'objectif est de pouvoir mettre en œuvre un système neuro-adaptatif permettant d'estimer les états cognitifs et mentaux en temps réel (Verdiere, 2019). Un cockpit neuro-adaptatif tiendrait compte de ces états associés au contenu de conscience de l'opérateur afin d'adapter de façon dynamique le comportement du système IHM et des boucles d'automatisation qui en ressortent. L'un des principaux obstacles au développement des technologies neuro-adaptatives est que leur précision pour détecter de tels états spécifiques est encore trop faible. Cela est largement dû au fait que la connaissance sur les mécanismes et processus neuronaux associés à ces états «prédéfinis» est loin d'être élucidée. C'est pourquoi, en plus de s'attacher à développer des technologies neuro-adaptatives pratiques, il est nécessaire en parallèle de continuer à caractériser à un niveau fondamental les mécanismes cognitifs des états et contenus de conscience d'intérêt.

Nos choix ont été portés vers, d'une part, des mesures issues de la théorie de l'information et des mesures dérivées de complexité du signal et, d'autre part, des mesures issues de la théorie de l'information intégrée de la conscience. Cependant, de nombreuses mesures sont disponibles et ont été développées dans

le cadre de théories spécifiques ou de contextes expérimentaux particuliers. En fait, la littérature actuelle regorge de mesures, potentiellement ou non applicables au domaine de l'électrophysiologie humaine. Les différentes mesures étudiées au cours de ce travail peuvent être regroupées, classées et catégorisées en fonction de ces caractéristiques et propriétés qu'elles mesurent. Bien sûr, il est largement possible dans le cadre de l'étude des processus conscients que les différentes mesures reflètent toutes différentes facettes d'un même mécanisme neuronal cohérent (King and Dehaene, 2014).

Les résultats que nous avons trouvés permettent de soutenir l'idée que différents types de mesures peuvent légitimement être étudiés dans le cadre de la résolution de problématiques associées à des situations opérationnelles. Selon toute vraisemblance, ce n'est qu'en étudiant précisément ces différentes mesures dans le cadre de protocoles expérimentaux, que nous pourrions déterminer lesquelles sont les plus appropriées à répondre à des problématiques spécifiques. Dans notre cas, nous avons pu travailler, non pas sur la résolution directe d'une problématique opérationnelle, mais sur le substrat neuronal associé à cette problématique, lequel permet en retour une considération plus approfondie des futures implémentations technologiques conduisant à une solution directe. Ainsi, le point fort de ce travail est qu'il a essayé de mettre en lien une situation opérationnelle pratique ayant soulevé une problématique dont le substrat neuronal peut être étudié de manière analytique (*i.e.*, la perception auditive consciente) avec la mise en place d'une approche méthodologique d'analyse du substrat au moyen d'outils théoriques de mesures des propriétés dynamiques et informationnelles du système.

L'ensemble de ces travaux apporte des arguments supplémentaires pour soutenir que la perception auditive consciente est associée à une hausse des traitements informationnels cérébraux. La dynamique de ces traitements d'information représente un indice fort pour la caractérisation de la conscience perceptive et de la construction de l'accès conscient d'un stimulus. Ces indicateurs seront à tester de manière écologique et directe pour l'implémentation de technologies de monitoring neuro-adaptatives permettant la présentation de neurofeedbacks (Nuno, 2021). L'utilisation de mesures de complexité comme par exemple l'exposant de Hurst dans le cadre de stratégies en boucle fermée, visant à indiquer par un neurofeedback que le pilote, n'a pas détecté l'alarme auditive, est une solution envisageable aux problématiques avancées. De la même manière, un enregistrement en temps réel de l'activité cérébrale au niveau des zones temporales à partir d'un appareillage technologique adéquat, et le calcul simultané de l'information intégrée serait un outil précieux, étendant ses perspectives d'utilisation au-delà du seul champ de l'aéronautique. L'utilisation d'une mesure d'information intégrée telle que  $\Phi^{MI}$  dans un neurocockpit s'avérerait utile dans la mesure où l'enregistrement des données cérébrales issues du cortex temporal serait suivi directement par un prétraitement des données pour enfin aboutir à son estimation en «temps-réel».

À partir de nos travaux, nous ne pouvons que soutenir les recommandations de Verdiere (2019) consistant à considérer la simplicité des métriques comme un précieux avantage dans la conception des systèmes neuro-adaptatifs. Nous en avons une preuve évidente avec les mesures théoriques de l'information intégrée, prenant un temps considérable pour leur estimation. Au contraire, des mesures simples basées sur les caractéristiques du signal telles que l'exposant de Hurst ou les paramètres de Hjorth sont rapides à estimer. En ce sens, il est préconisable d'éviter autant que possible la complexité, tant pour des raisons conceptuelles que pratiques. Néanmoins, nous avons vu que la capacité des métriques ne se valent pas toutes pour décrire les propriétés du système étudié.

Finalement, la perspective la plus importante de ce travail de thèse et, dans la continuité des aspects pratiques qui en découlent, serait d'étudier la discrimination des états perceptifs associés à la perception auditive consciente au sein du MI sur la base de l'apprentissage statistique. Tout marqueur physiologique, ou plus généralement un vecteur de marqueurs, est fiable pour un état (ou contenu de conscience) donné si les valeurs de ce marqueur caractérisent bien l'état (ou le contenu) d'intérêt. En d'autres termes, la distribution probabiliste sous-jacente d'un tel vecteur est connue (ou supposée) pour être significativement différente selon l'état ou le contenu de conscience défini du sujet. À partir de méthodes de classification statistique, il est possible de calculer une fonction de prédiction basée sur un ensemble de données qui

contient des vecteurs de valeurs de caractéristiques. Cette fonction permet d'associer l'état ou le contenu de conscience le plus plausible à tout nouveau vecteur, et pas seulement à ceux présents dans l'ensemble de données. Dans le cas de la classification de données physiologiques, les caractéristiques sont les mesures physiologiques obtenues au préalable et la sortie souhaitée une condition portant sur un état ou un contenu de conscience. De futures analyses pourront appliquer ces techniques de classification afin de permettre la discrimination statistique des états perceptifs et ainsi de renforcer les résultats issus des analyses sur les différentes mesures recueillies, pour caractériser et discriminer la perception auditive consciente.



## Chapitre 7

# Conclusion

---

Ce travail de thèse est une contribution de recherche pour le développement et l'implémentation technologique de solutions pratiques afin de répondre à la problématique de l'absence de perception d'une alarme sonore par le pilote dans un cockpit. Nous avons cherché à caractériser la perception auditive consciente à travers ses aspects électrophysiologiques macroscopiques et corrélats informationnels neuro-naux. Nous avons étudié les modifications spécifiques du contenu en information et en complexité, de la transmission et de l'intégration d'information à l'échelle cérébrale EEG lors de la perception auditive consciente. Nous proposons quelques éléments de réponses issus de ce travail aux problématiques posées en introduction.

- *Comment alerter un humain de son absence de réaction vis-à-vis d'une alerte présentée ?*

Alerter un humain de son absence de réaction vis-à-vis d'une alarme sonore consiste à rendre compte d'une absence de la détection à un niveau comportemental. Il est donc nécessaire de déterminer en premier lieu l'échelle temporelle de réactivité auquel on souhaite que le sujet réponde. Dans le cadre de situations opérationnelles issues du milieu aéronautique, il est convenable de supposer pertinente une échelle temporelle inférieure à la seconde. Ainsi, l'étude de la dynamique de la détection et donc de la prise de conscience du stimulus cible doit cibler les contraintes qui jouent sur la construction du percept conscient à cette échelle cible. Notre première étude montre que les paramètres du stimulus sont des facteurs modulables sur lesquels on peut s'appuyer pour disposer d'une augmentation de la probabilité de ségrégation des flux auditifs. En effet, les caractéristiques du stimulus auditif sont primordiales pour favoriser ou non la ségrégation des flux auditifs. De ce fait, il est nécessaire d'opter pour des signaux dont les caractéristiques sonores sont suffisamment saillantes afin de favoriser une perception cohérente des flux auditifs sans pour autant qu'elles soient «trop» saillante au point d'engendrer du stress chez le sujet.

Nous avons étudié une situation expérimentale qui nous a permis de modéliser dans une certaine mesure la situation opérationnelle au moyen de l'analyse des caractéristiques du signal sur la dynamique de l'accès conscient. De cette manière, une réponse pratique que l'on peut apporter à cette problématique repose intrinsèquement sur l'objectif de la tâche à accomplir. Dans le cadre de l'absence de réaction vis-à-vis d'une alarme sonore, la question principale est de savoir quelle est la sortie comportementale de l'humain que l'on souhaite observer. Si cette absence de réaction implique un risque pour la sécurité, alors forcément l'alerte explicite sur cette absence de réaction doit être donnée à l'individu, de sorte que la prise de conscience de ce dernier lui permette un comportement adéquat pour la résolution du problème en cours. Ainsi, la capacité à pouvoir alerter un humain de son absence de réaction est liée à un accès conscient d'une information pertinente à la tâche dans une fenêtre temporelle spécifique. Un premier niveau de réponse consiste à expliciter à l'humain son absence de perception en utilisant un langage qui lui est connu. Par exemple, si une minute après le début de présentation de l'alarme auditive dans le cockpit, aucune réponse n'est apportée par le pilote, alors le système automatisé prononcera clairement l'action à effectuer

au pilote dans l'immédiat. Un deuxième niveau consiste en l'utilisation de systèmes technologiques d'interface cerveau-machine en boucle fermée pour pouvoir aborder le problème spécifiquement à l'échelle de la dynamique du signal cérébral afin d'utiliser des méthodes de neurofeedbacks.

- ***Comment la dynamique du signal EEG macroscopique peut-elle caractériser l'accès conscient d'un signal auditif d'intérêt chez l'humain ?***

Caractériser l'accès conscient d'une alarme sonore au moyen de la dynamique d'un signal EEG macroscopique consiste à s'intéresser aux moyens de sa caractérisation. Ainsi, caractériser le signal EEG lors de phénomènes de perception consciente commence d'abord par déterminer les différentes approches permettant une telle caractérisation. Notre travail offre un ensemble d'approches qui permettent de fournir des moyens de caractériser le signal EEG lors de la perception consciente d'un signal auditif cible. Nous avons abordé la situation en considérant une première approche consistant à étudier directement le signal EEG au moyen de ses caractéristiques statistiques, définissant ainsi des mesures d'information et de complexité. Une deuxième approche nous a permis d'étudier le signal EEG en se basant sur un modèle théorique de la conscience, visant spécifiquement à la quantifier au moyen de mesures «adéquates».

Notre seconde étude montre que ces deux approches sont utiles dans leur manière à caractériser le signal EEG macroscopique lors de la perception d'une cible auditive et qu'elles rendent chacune à leur manière une information pertinente à apporter dans la discrimination de l'accès conscient ou de l'absence de cet accès vis-à-vis d'un signal auditif présenté. Ainsi, la dynamique du signal EEG macroscopique peut caractériser la conscience perceptive d'un signal auditif chez l'humain de par l'information qu'il est possible d'en extraire. Le signal EEG, comme signal neuronal fluctuant dans le temps, reflète la variation du potentiel électrique diffus à la surface du crâne et est sensible aux variations de stimulations de l'environnement externe. Cette variation de l'activité cérébrale macroscopique génère du contenu en information et en complexité sur le cerveau humain, qu'il est possible d'utiliser pour renseigner et caractériser la conscience perceptive associée à ces variations de stimulations de l'environnement. De cette façon, la dynamique temporelle associée à ces variations de contenus et précisément les variations propres en réaction au signal d'intérêt est à même d'être utilisée dans un cadre de système en boucle fermée dans lequel l'absence de telles variations viendrait alimenter la génération de neurofeedbacks. Par conséquent, une solution à l'aide au diagnostic de l'absence de réaction vis-à-vis d'une alarme auditive dans le cockpit peut être basée, dans le cadre de ces systèmes à neurofeedbacks, sur une détermination des potentiels biomarqueurs utilisables pour indiquer l'absence d'accès conscient.

- ***Quel(s) biomarqueur(s) associé(s) au signal EEG serai(en)t utilisable(s) dans le cadre d'une exploitation pratique du diagnostic de la perception auditive consciente chez l'humain ?***

Sélectionner un ou des biomarqueurs EEG pour une exploitation pratique du diagnostic de la perception auditive consciente consiste à en trouver un ou plusieurs qui indique(nt) de manière fiable, pertinente et robuste le phénomène. De tels biomarqueurs doivent donc être en mesure de rendre une information discriminante sur le fait que le sujet a ou non détecté la cible auditive. La conscience perceptive d'une alarme sonore représente une organisation perceptive cohérente à l'échelle des systèmes auditifs périphérique et central chez le sujet, qui est fondée sur une ségrégation aboutie des flux en provenance de la cible et de l'environnement sonore. Ainsi, un biomarqueur pertinent serait en mesure de pouvoir indiquer ce phénomène de ségrégation sur la dynamique du signal EEG dans le sens où il permettrait de discriminer la ségrégation de l'absence de ségrégation des différents flux auditifs.

Notre seconde étude nous a permis de déterminer que l'exposant de Hurst, en tant que mesure de complexité du signal neuronal rapide à calculer, est à même de renseigner sur la ségrégation des flux de la

cible et de l'environnement sonore puisqu'il a permis de discriminer, sur la base de l'étude de la dynamique du signal neuronal, les cibles détectées des cibles non-détectées. De plus, la mesure d'information intégrée par redondance a également montré son potentiel d'utilisation à discriminer la perception auditive consciente de l'absence de perception. La perception auditive consciente a provoqué une chute rapide des valeurs de la mesure d'information intégrée par redondance dans les cortex auditifs immédiatement après le report perceptif du sujet, suggérant l'utilisation potentielle d'une telle mesure pour indiquer et caractériser la conscience perceptive d'une cible auditive. Par conséquent, notre travail a permis de rendre compte d'au moins deux marqueurs du signal neuronal — l'exposant de Hurst, comme mesure de complexité, et l'information intégrée par redondance, comme mesure d'intégration de l'information — qui sont pertinents dans le cadre d'une utilisation pratique du diagnostic de la présence ou de l'absence de l'accès conscient d'un signal auditif. Une telle exploitation pratique basée sur des systèmes à boucle fermée par retour de neurofeedbacks pourrait intégrer ce genre de biomarqueurs et ainsi améliorer le diagnostic de l'absence de perception des alarmes sonores par le pilote dans un cockpit.

- ***Comment la perception consciente d'un signal auditif peut-elle être liée à des variations de la dynamique des traitements informationnels à l'échelle cérébrale macroscopique ?***

Finalement, le lien entre la conscience perceptive et la richesse dans les variations de traitements de l'information à l'échelle cérébrale macroscopique a pu être étudié dans ce manuscrit spécifiquement au moyen des théories de l'information et de l'information intégrée. Nous apportons de nouvelles preuves supplémentaires que la conscience perceptive peut être associée à une mise en activation du réseau fronto-temporo-pariétal dans le cadre du masquage informationnel chez l'être humain. Plus précisément, nous avons montré que la perception consciente d'une cible auditive est soutenue par d'importants transferts d'information inter-hémisphériques, notamment en direction d'une zone cérébrale pariétale postérieure. Les zones temporales et fronto-centrales ont également montré des activations significatives lors de la perception consciente auditive, notamment au niveau de l'amplitude des formes d'ondes dans le lobe temporal et au niveau de l'information et de la complexité associées aux signaux neuronaux issus des aires fronto-centrales latérales. De plus, une intégration d'information supérieure est également observable dans les cortex auditifs lorsque l'individu prend conscience d'un signal auditif comparativement à lorsqu'il n'en prend pas conscience. Ainsi, la conscience perceptive d'une cible auditive chez le sujet humain sain génère une multitude de traitements de l'information qui peuvent être abordés sous des prismes théoriques différents pour rendre compte de mécanismes de récurrences ou d'intégration de l'information associés à l'organisation perceptive cohérente des flux en provenance de signaux auditifs distincts.



# Bibliographie

- Abásolo, D., Escudero, J., Hornero, R., Gómez, C., and Espino, P. (2008). Approximate entropy and auto mutual information analysis of the electroencephalogram in alzheimer's disease patients. *Medical & biological engineering & computing*, 46(10) :1019–1028.
- Accardo, A., Affinito, M., Carrozzi, M., and Bouquet, F. (1997). Use of the fractal dimension for the analysis of electroencephalographic time series. *Biological cybernetics*, 77(5) :339–350.
- Adda, A. and Benoudnine, H. (2016). Detrended fluctuation analysis of eeg recordings for epileptic seizure detection. In *2016 International Conference on Bio-engineering for Smart Technologies (BioSMART)*, pages 1–4. IEEE.
- Afshani, F., Shalhaf, A., Shalhaf, R., and Sleight, J. (2019). Frontal–temporal functional connectivity of eeg signal by standardized permutation mutual information during anesthesia. *Cognitive neurodynamics*, 13(6) :531–540.
- Ahveninen, J., Jääskeläinen, I. P., Raij, T., Bonmassar, G., Devore, S., Hämäläinen, M., Levänen, S., Lin, F.-H., Sams, M., Shinn-Cunningham, B. G., et al. (2006). Task-modulated “what” and “where” pathways in human auditory cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(39) :14608–14613.
- Akram, S. (2015). *Neural and computational approaches to auditory scene analysis*. PhD thesis.
- Akram, S., Englitz, B., Elhilali, M., Simon, J. Z., and Shamma, S. A. (2014). Investigating the neural correlates of a streaming percept in an informational-masking paradigm. *PLoS one*, 9(12) :e114427.
- Alain, C., Arnott, S. R., et al. (2000). Selectively attending to auditory objects. *Front. Biosci*, 5 :D202–D212.
- Alain, C., Arnott, S. R., Hevenor, S., Graham, S., and Grady, C. L. (2001). “what” and “where” in the human auditory system. *Proceedings of the national academy of sciences*, 98(21) :12301–12306.
- Albouy, P. (2013). *Behavioral and neurophysiological correlates of auditory perception and memory : evidence from congenital amusia*. PhD thesis.
- Alexander, J. M. and Lutfi, R. A. (2004). Informational masking in hearing-impaired and normal-hearing listeners : Sensation level and decision weights. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 116(4) :2234–2247.
- Altmann, C. F., Bledowski, C., Wibrall, M., and Kaiser, J. (2007). Processing of location and pattern changes of natural sounds in the human auditory cortex. *Neuroimage*, 35(3) :1192–1200.
- Alvarez-Ramirez, J. and Rodriguez, E. (2021). A singular value decomposition entropy approach for testing stock market efficiency. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 583 :126337.
- Amalberti, R. (1998). Dysfonctionnements des systèmes et dysfonctionnements de la cognition.-contribution à la compréhension de la sécurité des systèmes ultra-sûrs. *Revue générale nucléaire*, (1) :55–62.
- Amarantidis, L. C. and Abásolo, D. (2019). Interpretation of entropy algorithms in the context of biomedical signal analysis and their application to eeg analysis in epilepsy. *Entropy*, 21(9) :840.
- Amari, S.-I. (2001). Information geometry on hierarchy of probability distributions. *IEEE transactions on information theory*, 47(5) :1701–1711.
- Amiri, M. and Jarollahi, F. (2020). An overview on informational masking. *Auditory and Vestibular Research*, 29(3) :128–139.
- Andersen, P., Borgan, O., Gill, R., and Keiding, N. (1993). Statistical models based on counting processes springer-verlag : New york. *MR1198884*.
- Andersen, R. A. and Cui, H. (2009). Intention, action planning, and decision making in parietal-frontal circuits. *Neuron*, 63(5) :568–583.

- Ang, K. K., Chin, Z. Y., Zhang, H., and Guan, C. (2012). Mutual information-based selection of optimal spatial-temporal patterns for single-trial eeg-based bcis. *Pattern Recognition*, 45(6) :2137–2144.
- Anier, A., Lipping, T., Jääntti, V., Puumala, P., and Huotari, A.-M. (2010). Entropy of the eeg in transition to burst suppression in deep anesthesia : Surrogate analysis. In *2010 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology*, pages 2790–2793. IEEE.
- Anier, A., Lipping, T., Melto, S., and Hovilehto, S. (2004). Higuchi fractal dimension and spectral entropy as measures of depth of sedation in intensive care unit. In *The 26th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society*, volume 1, pages 526–529. IEEE.
- Anourova, I., Nikouline, V. V., Ilmoniemi, R. J., Hotta, J., Aronen, H. J., and Carlson, S. (2001). Evidence for dissociation of spatial and nonspatial auditory information processing. *Neuroimage*, 14(6) :1268–1277.
- Anstis, S. M. and Saida, S. (1985). Adaptation to auditory streaming of frequency-modulated tones. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, 11(3) :257.
- Aru, J., Bachmann, T., Singer, W., and Melloni, L. (2012). Distilling the neural correlates of consciousness. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(2) :737–746.
- Aru, J., Suzuki, M., Rutiku, R., Larkum, M. E., and Bachmann, T. (2019). Coupling the state and contents of consciousness. *Frontiers in Systems Neuroscience*, 13 :43.
- Atick, J. J. (1992). Could information theory provide an ecological theory of sensory processing? *Network : Computation in neural systems*, 3(2) :213–251.
- Attneave, F. (1954). Some informational aspects of visual perception. *Psychological review*, 61(3) :183.
- Averbeck, B. B., Latham, P. E., and Pouget, A. (2006). Neural correlations, population coding and computation. *Nature reviews neuroscience*, 7(5) :358.
- Ay, N. (2015). Information geometry on complexity and stochastic interaction. *Entropy*, 17(4) :2432–2458.
- Baars, B. J. (1993). *A cognitive theory of consciousness*. Cambridge University Press.
- Bachmann, M., Suhhova, A., Lass, J., Aadamsoo, K., Vöhma, Ü., and Hinrikus, H. (2014). Detrended fluctuation analysis of eeg in depression. In *XIII Mediterranean Conference on Medical and Biological Engineering and Computing 2013*, pages 694–697. Springer.
- Bachmann, T. (2020). Commentary : Decoding across sensory modalities reveals common supramodal signatures of conscious perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, 14 :195.
- Baig, M. Z. and Kavakli, M. (2019). Connectivity analysis using functional brain networks to evaluate cognitive activity during 3d modelling. *Brain sciences*, 9(2) :24.
- Bainbridge, L. (1983). Ironies of automation. In *Analysis, design and evaluation of man-machine systems*, pages 129–135. Elsevier.
- Balduzzi, D. and Tononi, G. (2008). Integrated information in discrete dynamical systems : motivation and theoretical framework. *PLoS computational biology*, 4(6) :e1000091.
- Bandt, C. (2017). A new kind of permutation entropy used to classify sleep stages from invisible eeg microstructure. *Entropy*, 19(5) :197.
- Bandt, C. and Pompe, B. (2002). Permutation entropy : a natural complexity measure for time series. *Physical review letters*, 88(17) :174102.
- Banerjee, M. and Pal, N. R. (2014). Feature selection with svd entropy : Some modification and extension. *Information Sciences*, 264 :118–134.
- Bankman, I. and Gath, I. (1987). Feature extraction and clustering of eeg during anaesthesia. *Medical and Biological Engineering and Computing*, 25(4) :474–477.
- Bao, F. S., Liu, X., and Zhang, C. (2011). Pyeeg : an open source python module for eeg/meg feature extraction. *Computational intelligence and neuroscience*, 2011.

- Barabási, A.-L. and Bonabeau, E. (2003). Scale-free networks. *Scientific american*, 288(5) :60–69.
- Barlow, H. B. et al. (1961). Possible principles underlying the transformation of sensory messages. *Sensory communication*, 1(01).
- Barniv, D. and Nelken, I. (2015). Auditory streaming as an online classification process with evidence accumulation. *PloS one*, 10(12) :e0144788.
- Barrett, A. B. and Mediano, P. A. (2019). The phi measure of integrated information is not well-defined for general physical systems. *Journal of Consciousness Studies*, 26(1-2) :11–20.
- Barrett, A. B. and Seth, A. K. (2011). Practical measures of integrated information for time-series data. *PLoS computational biology*, 7(1) :e1001052.
- Barttfeld, P., Uhrig, L., Sitt, J. D., Sigman, M., Jarraya, B., and Dehaene, S. (2015). Signature of consciousness in the dynamics of resting-state brain activity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3) :887–892.
- Bates, D., Sarkar, D., Bates, M. D., and Matrix, L. (2007). The lme4 package. *R package version*, 2(1) :74.
- Bathellier, B., Ushakova, L., and Rumpel, S. (2012). Discrete neocortical dynamics predict behavioral categorization of sounds. *Neuron*, 76(2) :435–449.
- Bea (1993). Accident investigation report gf072. Technical report, BEA.
- Beauchamp, M. S., Lee, K. E., Argall, B. D., and Martin, A. (2004). Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron*, 41(5) :809–823.
- Bee, M. A. and Klump, G. M. (2004). Primitive auditory stream segregation : a neurophysiological study in the songbird forebrain. *Journal of neurophysiology*, 92(2) :1088–1104.
- Bee, M. A. and Micheyl, C. (2008). The cocktail party problem : what is it ? how can it be solved ? and why should animal behaviorists study it ? *Journal of comparative psychology*, 122(3) :235.
- Bee, M. A., Micheyl, C., Oxenham, A. J., and Klump, G. M. (2010). Neural adaptation to tone sequences in the songbird forebrain : patterns, determinants, and relation to the build-up of auditory streaming. *Journal of Comparative Physiology A*, 196(8) :543–557.
- Belin, P., Zatorre, R. J., Lafaille, P., Ahad, P., and Pike, B. (2000). Voice-selective areas in human auditory cortex. *Nature*, 403(6767) :309–312.
- Bell, A. J. (2003). The co-information lattice. In *Proceedings of the Fifth International Workshop on Independent Component Analysis and Blind Signal Separation : ICA*, volume 2003. Citeseer.
- Bendixen, A., Bóhm, T. M., Szalárdy, O., Mill, R., Denham, S. L., and Winkler, I. (2013). Different roles of similarity and predictability in auditory stream segregation. *Learning & Perception*, 5(Supplement-2) :37–54.
- Benzy, V., Jasmin, E., and Koshy, R. C. (2015). Approximate entropy and wavelet entropy based depth of anesthesia monitoring. In *2015 International Conference on Control Communication & Computing India (ICCC)*, pages 371–374. IEEE.
- Bidet-Caulet, A. (2007). *Mécanismes neurophysiologiques de la perception de flux sonores chez l'Homme : effets des contextes acoustiques et attentionnels*. PhD thesis.
- Bidet-Caulet, A. and Bertrand, O. (2005). Dynamics of a temporo-fronto-parietal network during sustained spatial or spectral auditory processing. *Journal of cognitive neuroscience*, 17(11) :1691–1703.
- Bidet-Caulet, A. and Bertrand, O. (2009). Neurophysiological mechanisms involved in auditory perceptual organization. *Frontiers in neuroscience*, 3 :25.
- Billings, C. E. (1991). *Human-centered aircraft automation : A concept and guidelines*, volume 103885. National Aeronautics and Space Administration, Ames Research Center.
- Bizley, J. K. and Cohen, Y. E. (2013). The what, where and how of auditory-object perception. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(10) :693–707.

- Blanc, J.-I. (2012). *Transmission de l'information et complexité des activités de populations neuronales*. PhD thesis, Aix-Marseille.
- Bliss, J. P. (2003). Investigation of alarm-related accidents and incidents in aviation. *The International Journal of Aviation Psychology*, 13(3) :249–268.
- Bliss, J. P. and Dunn, M. C. (2000). Behavioural implications of alarm mistrust as a function of task workload. *Ergonomics*, 43(9) :1283–1300.
- Block, N. (2007). Consciousness, accessibility, and the mesh between psychology and neuroscience. *Behavioral and brain sciences*, 30(5-6) :481.
- Bookheimer, S. (2002). Functional mri of language : New. *Annu. Rev. Neurosci*, 25 :151–88.
- Borst, A. and Theunissen, F. E. (1999). Information theory and neural coding. *Nature neuroscience*, 2(11) :947–957.
- Bourdillon, P., Hermann, B., Guénot, M., Bastuji, H., Isnard, J., King, J.-R., Sitt, J., and Naccache, L. (2020). Brain-scale cortico-cortical functional connectivity in the delta-theta band is a robust signature of conscious states : an intracranial and scalp eeg study. *Scientific Reports*, 10(1) :1–13.
- Box-Steffensmeier, J. M. and De Boef, S. (2006). Repeated events survival models : the conditional frailty model. *Statistics in medicine*, 25(20) :3518–3533.
- Bravermanová, A., Viktorinová, M., Tylš, F., Novák, T., Androvičová, R., Korčák, J., Horáček, J., Balíková, M., Griškova-Bulanova, I., Danielová, D., et al. (2018). Psilocybin disrupts sensory and higher order cognitive processing but not pre-attentive cognitive processing—study on p300 and mismatch negativity in healthy volunteers. *Psychopharmacology*, 235(2) :491–503.
- Bregman, A. S. (1994). *Auditory scene analysis : The perceptual organization of sound*. MIT press.
- Bregman, A. S. and Campbell, J. (1971). Primary auditory stream segregation and perception of order in rapid sequences of tones. *Journal of experimental psychology*, 89(2) :244.
- Bregman, A. S., Liao, C., and Levitan, R. (1990). Auditory grouping based on fundamental frequency and formant peak frequency. *Canadian Journal of Psychology/Revue canadienne de psychologie*, 44(3) :400.
- Breznitz, S. and Wolf, C. (1984). The psychology of false alarms, englewood hills.
- Brodu, N. (2008). Multifractal feature vectors for brain-computer interfaces. In *2008 IEEE International Joint Conference on Neural Networks (IEEE World Congress on Computational Intelligence)*, pages 2883–2890. IEEE.
- Brodu, N., Lotte, F., and Lécuyer, A. (2012). Exploring two novel features for eeg-based brain-computer interfaces : Multifractal cumulants and predictive complexity. *Neurocomputing*, 79 :87–94.
- Brugge, J. F., Nourski, K. V., Oya, H., Reale, R. A., Kawasaki, H., Steinschneider, M., and Howard III, M. A. (2009). Coding of repetitive transients by auditory cortex on heschl's gyrus. *Journal of neurophysiology*, 102(4) :2358–2374.
- Bruhn, J., Bouillon, T. W., Radulescu, L., Hoeft, A., Bertaccini, E., and Shafer, S. L. (2003). Correlation of approximate entropy, bispectral index, and spectral edge frequency 95 (sef95) with clinical signs of “anesthetic depth” during coadministration of propofol and remifentanyl. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 98(3) :621–627.
- Bruhn, J., Röpcke, H., and Hoeft, A. (2000). Approximate entropy as an electroencephalographic measure of anesthetic drug effect during desflurane anesthesia. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 92(3) :715–726.
- Budden, D. M. and Crampin, E. J. (2016). Information theoretic approaches for inference of biological networks from continuous-valued data. *BMC systems biology*, 10(1) :89.
- Burioka, N., Miyata, M., Cornélissen, G., Halberg, F., Takeshima, T., Kaplan, D. T., Suyama, H., Endo, M., Maegaki, Y., Nomura, T., et al. (2005). Approximate entropy in the electroencephalogram during wake and sleep. *Clinical EEG and neuroscience*, 36(1) :21–24.
- Buschman, T. J. and Kastner, S. (2015). From behavior to neural dynamics : an integrated theory of attention. *Neuron*, 88(1) :127–144.

- Bushara, K. O., Weeks, R. A., Ishii, K., Catalan, M.-J., Tian, B., Rauschecker, J. P., and Hallett, M. (1999). Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans. *Nature neuroscience*, 2(8) :759–766.
- Cabeza, R., Ciaramelli, E., and Moscovitch, M. (2012). Cognitive contributions of the ventral parietal cortex : an integrative theoretical account. *Trends in cognitive sciences*, 16(6) :338–352.
- Carlyon, R. P. (2004). How the brain separates sounds. *Trends in cognitive sciences*, 8(10) :465–471.
- Carlyon, R. P., Plack, C. J., Fantini, D. A., and Cusack, R. (2003). Cross-modal and non-sensory influences on auditory streaming. *Perception*, 32(11) :1393–1402.
- Casarotto, S., Comanducci, A., Rosanova, M., Sarasso, S., Fecchio, M., Napolitani, M., Pigorini, A., G. Casali, A., Trimarchi, P. D., Boly, M., et al. (2016). Stratification of unresponsive patients by an independently validated index of brain complexity. *Annals of neurology*, 80(5) :718–729.
- Catani, M. and De Schotten, M. T. (2008). A diffusion tensor imaging tractography atlas for virtual in vivo dissections. *cortex*, 44(8) :1105–1132.
- Chang, A.-C., Lutfi, R., Lee, J., and Heo, I. (2016). A detection-theoretic analysis of auditory streaming and its relation to auditory masking. *Trends in hearing*, 20 :2331216516664343.
- Cherry, E. C. (1953). Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *The Journal of the acoustical society of America*, 25(5) :975–979.
- Chhabra, A., Subramaniam, R., Srivastava, A., Prabhakar, H., Kalaiivani, M., and Paranjape, S. (2016). Spectral entropy monitoring for adults and children undergoing general anaesthesia. *Cochrane Database of Systematic Reviews*, (3).
- Chih-Sheng, H., Nikhil, P., Chun-Hsiang, C., and Chin-Teng, L. (2015). Identifying changes in eeg information transfer during drowsy driving by transfer entropy. *Frontiers in human neuroscience*, 9 :570.
- Clarke, S., Adriani, M., and Tardif, E. (2005). What” and “where” in human audition : Evidence from anatomical, activation and lesion studies. *Auditory cortex—towards a synthesis of human and animal research*, pages 77–94.
- Cohen, M. A., Ortego, K., Kyroudis, A., and Pitts, M. (2020). Distinguishing the neural correlates of perceptual awareness and postperceptual processing. *Journal of Neuroscience*, 40(25) :4925–4935.
- Cohen, R. A. and Sweet, L. H. (2010). *Brain imaging in behavioral medicine and clinical neuroscience*. Springer science & business media.
- Colominas, M. A., Jomaa, M. E. S. H., Jrad, N., Humeau-Heurtier, A., and Van Bogaert, P. (2017). Time-varying time–frequency complexity measures for epileptic eeg data analysis. *IEEE transactions on biomedical engineering*, 65(8) :1681–1688.
- Cover, T. M. and Thomas, J. A. (2006). *Elements of information theory*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Cox, D. R. (1972). Regression models and life-tables. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Methodological)*, 34(2) :187–202.
- Cox, D. R. (1975). Partial likelihood. *Biometrika*, 62(2) :269–276.
- Cox, D. R. and Snell, E. J. (1968). A general definition of residuals. *Journal of the Royal Statistical Society : Series B (Methodological)*, 30(2) :248–265.
- Crick, F. and Koch, C. (1990). Towards a neurobiological theory of consciousness. In *Seminars in the Neurosciences*, volume 2, page 203.
- Crick, F. and Koch, C. (1998). Consciousness and neuroscience. *Cerebral cortex*, 8(2) :97–107.
- Croxson, P. L., Johansen-Berg, H., Behrens, T. E., Robson, M. D., Pinski, M. A., Gross, C. G., Richter, W., Richter, M. C., Kastner, S., and Rushworth, M. F. (2005). Quantitative investigation of connections of the prefrontal cortex in the human and macaque using probabilistic diffusion tractography. *Journal of Neuroscience*, 25(39) :8854–8866.
- Cuesta-Frau, D., Murillo-Escobar, J. P., Orrego, D. A., and Delgado-Trejos, E. (2019). Embedded dimension and time series length. practical influence on permutation entropy and its applications. *Entropy*, 21(4) :385.

- Curley, W. H., Forgacs, P. B., Voss, H. U., Conte, M. M., and Schiff, N. D. (2018). Characterization of eeg signals revealing covert cognition in the injured brain. *Brain*, 141(5) :1404–1421.
- Curtu, R., Wang, X., Brunton, B. W., and Nourski, K. V. (2019). Neural signatures of auditory perceptual bistability revealed by large-scale human intracranial recordings. *Journal of Neuroscience*, 39(33) :6482–6497.
- Cusack, R. (2005). The intraparietal sulcus and perceptual organization. *Journal of cognitive neuroscience*, 17(4) :641–651.
- Cusack, R., Decks, J., Aikman, G., and Carlyon, R. P. (2004). Effects of location, frequency region, and time course of selective attention on auditory scene analysis. *Journal of experimental psychology : human perception and performance*, 30(4) :643.
- Dai, H. and Wright, B. A. (1995). Detecting signals of unexpected or uncertain durations. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 98(2) :798–806.
- Darwin, C. J. (1997). Auditory grouping. *Trends in cognitive sciences*, 1(9) :327–333.
- Dayan, P., Abbott, L. F., et al. (2001). *Theoretical neuroscience*, volume 806. Cambridge, MA : MIT Press.
- de Miras, J. R., Soler, F., Iglesias-Parro, S., Ibáñez-Molina, A., Casali, A., Laureys, S., Massimini, M., Esteban, F., Navas, J., and Langa, J. (2019). Fractal dimension analysis of states of consciousness and unconsciousness using transcranial magnetic stimulation. *Computer methods and programs in biomedicine*, 175 :129–137.
- Dehaene, S. (2014). *Consciousness and the brain : Deciphering how the brain codes our thoughts*. Penguin.
- Dehaene, S. and Changeux, J.-P. (2011). Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron*, 70(2) :200–227.
- Dehaene, S., Changeux, J.-P., Naccache, L., Sackur, J., and Sergent, C. (2006). Conscious, preconscious, and subliminal processing : a testable taxonomy. *Trends in cognitive sciences*, 10(5) :204–211.
- Dehaene, S., Charles, L., King, J.-R., and Marti, S. (2014). Toward a computational theory of conscious processing. *Current opinion in neurobiology*, 25 :76–84.
- Dehaene, S., Kerszberg, M., and Changeux, J.-P. (1998). A neuronal model of a global workspace in effortful cognitive tasks. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 95(24) :14529–14534.
- Dehaene, S. and Naccache, L. (2001). Towards a cognitive neuroscience of consciousness : basic evidence and a workspace framework. *Cognition*, 79(1-2) :1–37.
- Dehaene, S., Sergent, C., and Changeux, J.-P. (2003). A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(14) :8520–8525.
- Dehais, F., Causse, M., Régis, N., Menant, E., Labedan, P., Vachon, F., and Tremblay, S. (2012). Missing critical auditory alarms in aeronautics : evidence for inattentive deafness ? In *Proceedings of the Human Factors and Ergonomics Society Annual Meeting*, volume 56, pages 1639–1643. Sage Publications Sage CA : Los Angeles, CA.
- Dehais, F., Causse, M., Vachon, F., Régis, N., Menant, E., and Tremblay, S. (2014). Failure to detect critical auditory alerts in the cockpit : Evidence for inattentive deafness. *Human factors*, 56(4) :631–644.
- Dehais, F., Roy, R. N., Durantin, G., Gateau, T., and Callan, D. (2017). Eeg-engagement index and auditory alarm misperception : an inattentive deafness study in actual flight condition. In *International Conference on Applied Human Factors and Ergonomics*, pages 227–234. Springer.
- Dehais, F., Roy, R. N., and Scannella, S. (2019). Inattentive deafness to auditory alarms : Inter-individual differences, electrophysiological signature and single trial classification. *Behavioural brain research*, 360 :51–59.
- Dehais, F., Tessier, C., Christophe, L., and Reuzeau, F. (2010). The perseveration syndrome in the pilot's activity : guidelines and cognitive countermeasures. In *Human error, safety and systems development*, pages 68–80. Springer.
- Deike, S., Gaschler-Markefski, B., Brechmann, A., and Scheich, H. (2004). Auditory stream segregation relying on timbre involves left auditory cortex. *Neuroreport*, 15(9) :1511–1514.
- Deike, S., Scheich, H., and Brechmann, A. (2010). Active stream segregation specifically involves the left human auditory cortex. *Hearing research*, 265(1-2) :30–37.

- Del Cul, A., Baillet, S., and Dehaene, S. (2007). Brain dynamics underlying the nonlinear threshold for access to consciousness. *PLoS Biol*, 5(10) :e260.
- Del Cul, A., Dehaene, S., Reyes, P., Bravo, E., and Slachevsky, A. (2009). Causal role of prefrontal cortex in the threshold for access to consciousness. *Brain*, 132(9) :2531–2540.
- Delgutte, B. (1990). Physiological mechanisms of psychophysical masking : observations from auditory-nerve fibers. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 87(2) :791–809.
- Dembski, C., Koch, C., and Pitts, M. (2021a). Perceptual awareness negativity : a physiological correlate of sensory consciousness. *Trends in cognitive sciences*, 25(8) :660–670.
- Dembski, C., Koch, C., and Pitts, M. (2021b). Physiological correlates of sensory consciousness : Evidence for a perceptual awareness negativity.
- Demertzi, A., Soddu, A., and Laureys, S. (2013). Consciousness supporting networks. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(2) :239–244.
- Demertzi, A., Tagliazucchi, E., Dehaene, S., Deco, G., Barttfeld, P., Raimondo, F., Martial, C., Fernández-Espejo, D., Rohaut, B., Voss, H., et al. (2019). Human consciousness is supported by dynamic complex patterns of brain signal coordination. *Science advances*, 5(2) :eaat7603.
- Denham, S. and Winkler, I. (2006). The role of predictive models in the formation of auditory streams. *Journal of Physiology-Paris*, 100(1-3) :154–170.
- Desimone, R. and Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual review of neuroscience*, 18(1) :193–222.
- Dhanka, B., Vijayvargiya, A., Kumar, R., and Singh, G. (2020). A comparative assessment of machine learning techniques for epilepsy detection using eeg signal. In *2020 IEEE 7th Uttar Pradesh Section International Conference on Electrical, Electronics and Computer Engineering (UPCON)*, pages 1–6. IEEE.
- Dickerson, K. and Gaston, J. R. (2014). Did you hear that ? the role of stimulus similarity and uncertainty in auditory change deafness. *Frontiers in Psychology*, 5 :1125.
- Dickerson, K., Gaston, J. R., Perelman, B. S., Mermagen, T., and Fooks, A. N. (2015). Sound source similarity influences change perception in complex scenes. In *Proceedings of Meetings on Acoustics 169ASA*, volume 23, page 050006. Acoustical Society of America.
- Doll, T. J., Folds, D., and Leiker, L. A. (1984). Auditory information systems in military aircraft : Current configurations versus the state of the art. Technical report, Georgia Institute of Technology Atlanta Systems Engineering Laboratory.
- Durlach, N. (2006). Auditory masking : Need for improved conceptual structure. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 120(4) :1787–1790.
- Durlach, N. I., Mason, C. R., Gallun, F. J., Shinn-Cunningham, B., Colburn, H. S., and Kidd, G. (2005). Informational masking for simultaneous nonspeech stimuli : Psychometric functions for fixed and randomly mixed maskers. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 118(4) :2482–2497.
- Durlach, N. I., Mason, C. R., Kidd, G., Arbogast, T. L., Colburn, H. S., and Shinn-Cunningham, B. G. (2003a). Note on informational masking (1). *The Journal of the Acoustical Society of America*, 113(6) :2984–2987.
- Durlach, N. I., Mason, C. R., Shinn-Cunningham, B. G., Arbogast, T. L., Colburn, H. S., and Kidd, G. (2003b). Informational masking : Counteracting the effects of stimulus uncertainty by decreasing target-masker similarity. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 114(1) :368–379.
- Dykstra, A. R. (2011). *Neural correlates of auditory perceptual organization measured with direct cortical recordings in humans*. PhD thesis, Massachusetts Institute of Technology.
- Dykstra, A. R., Cariani, P. A., and Gutschalk, A. (2017a). A roadmap for the study of conscious audition and its neural basis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 372(1714) :20160103.
- Dykstra, A. R. and Gutschalk, A. (2013). Psychophysics : Time is of the essence for auditory scene analysis. *Elife*, 2 :e01136.

- Dykstra, A. R., Halgren, E., Gutschalk, A., Eskandar, E. N., and Cash, S. S. (2016). Neural correlates of auditory perceptual awareness and release from informational masking recorded directly from human cortex : a case study. *Frontiers in neuroscience*, 10 :472.
- Dykstra, A. R., Halgren, E., Thesen, T., Carlson, C. E., Doyle, W., Madsen, J. R., Eskandar, E. N., and Cash, S. S. (2011). Widespread brain areas engaged during a classical auditory streaming task revealed by intracranial eeg. *Frontiers in human neuroscience*, 5 :74.
- Dykstra, A. R., Shaw, M. E., and Gutschalk, A. (2017b). Electrophysiological markers of auditory perceptual awareness and release from informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 141(5) :3692–3692.
- Dyson, B. J. (2010). Auditory organization. *Oxford Handbook of Auditory Science*, 3 :177–206.
- Edelman, G. M. (1987). *Neural Darwinism : The theory of neuronal group selection*. Basic articles.
- Edelman, G. M. (2003). Naturalizing consciousness : a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(9) :5520–5524.
- Edelman, G. M. and Tononi, G. (2000). Reentry and the dynamic core : neural correlates of conscious experience. *Neural correlates of consciousness : Empirical and conceptual questions*, pages 139–151.
- Edworthy, J., Loxley, S., and Dennis, I. (1991). Improving auditory warning design : Relationship between warning sound parameters and perceived urgency. *Human factors*, 33(2) :205–231.
- Eklund, R. (2019). *Electrophysiological correlates of consciousness*. PhD thesis, Department of Psychology, Stockholm University.
- Eklund, R. and Wiens, S. (2019). Auditory awareness negativity is an electrophysiological correlate of awareness in an auditory threshold task. *Consciousness and Cognition*, 71 :70–78.
- Elgueda, D., Duque, D., Radtke-Schuller, S., Yin, P., David, S. V., Shamma, S. A., and Fritz, J. B. (2019). State-dependent encoding of sound and behavioral meaning in a tertiary region of the ferret auditory cortex. *Nature neuroscience*, 22(3) :447–459.
- Elhilali, M., Ma, L., Micheyl, C., Oxenham, A. J., and Shamma, S. A. (2009a). Temporal coherence in the perceptual organization and cortical representation of auditory scenes. *Neuron*, 61(2) :317–329.
- Elhilali, M., Xiang, J., Shamma, S. A., and Simon, J. Z. (2009b). Interaction between attention and bottom-up saliency mediates the representation of foreground and background in an auditory scene. *PLoS biology*, 7(6) :e1000129.
- Ellerkmann, R. K., Liermann, V.-M., Alves, T. M., Wenningmann, I., Kreuer, S., Wilhelm, W., Roepcke, H., Hoefl, A., and Bruhn, J. (2004). Spectral entropy and bispectral index as measures of the electroencephalographic effects of sevoflurane. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 101(6) :1275–1282.
- Endsley, M. R. (1999). Level of automation effects on performance, situation awareness and workload in a dynamic control task. *Ergonomics*, 42(3) :462–492.
- Endsley, M. R. (2017). From here to autonomy : lessons learned from human–automation research. *Human factors*, 59(1) :5–27.
- Engemann, D. A., Kozynets, O., Sabbagh, D., Lemaître, G., Varoquaux, G., Liem, F., and Gramfort, A. (2020). Combining magnetoencephalography with magnetic resonance imaging enhances learning of surrogate-biomarkers. *Elife*, 9 :e54055.
- Engemann, D. A., Raimondo, F., King, J.-R., Rohaut, B., Louppe, G., Faugeras, F., Annen, J., Cassol, H., Gosseries, O., Fernandez-Slezak, D., et al. (2018). Robust eeg-based cross-site and cross-protocol classification of states of consciousness. *Brain*, 141(11) :3179–3192.
- Eriksson, J. (2017). Activity in part of the neural correlates of consciousness reflects integration. *Consciousness and cognition*, 55 :26–34.
- Eriksson, J., Larsson, A., Åhlström, K. R., and Nyberg, L. (2007). Similar frontal and distinct posterior cortical regions mediate visual and auditory perceptual awareness. *Cerebral Cortex*, 17(4) :760–765.
- Escudero, J., Abásolo, D., Hornero, R., Espino, P., and López, M. (2006). Analysis of electroencephalograms in alzheimer’s disease patients with multiscale entropy. *Physiological measurement*, 27(11) :1091.

- Esteller, R., Vachtsevanos, G., Echauz, J., Henry, T., Pennell, P., Epstein, C., Bakay, R., Bowen, C., and Litt, B. (1999). Fractal dimension characterizes seizure onset in epileptic patients. In *1999 IEEE International Conference on Acoustics, Speech, and Signal Processing. Proceedings. ICASSP99 (Cat. No. 99CH36258)*, volume 4, pages 2343–2346. IEEE.
- Faber, J., Antoneli, P. C., Araújo, N. S., Pinheiro, D. J., and Cavalheiro, E. (2020). Critical elements for connectivity analysis of brain networks. In *Functional Brain Mapping : Methods and Aims*, pages 67–107. Springer.
- Farnes, N., Juel, B. E., Nilsen, A. S., Romundstad, L. G., and Storm, J. F. (2020). Increased signal diversity/complexity of spontaneous eeg, but not evoked eeg responses, in ketamine-induced psychedelic state in humans. *Plos one*, 15(11) :e0242056.
- Farthing, G. W. (1992). *The psychology of consciousness*. Prentice-Hall, Inc.
- Fay, R. R. (1998). Auditory stream segregation in goldfish (*carassius auratus*). *Hearing research*, 120(1-2) :69–76.
- Fay, R. R. (2000). Spectral contrasts underlying auditory stream segregation in goldfish (*carassius auratus*). *Journal of the Association for Research in Otolaryngology*, 1(2) :120–128.
- Ferenets, R., Lipping, T., Anier, A., Jantti, V., Melto, S., and Hovilehto, S. (2006). Comparison of entropy and complexity measures for the assessment of depth of sedation. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 53(6) :1067–1077.
- Ferenets, R., Vanluchene, A., Lipping, T., Heyse, B., and Struys, M. M. (2007). Behavior of entropy/complexity measures of the electroencephalogram during propofol-induced sedation : dose-dependent effects of remifentanyl. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 106(4) :696–706.
- Finn, C. and Lizer, J. T. (2020). Generalised measures of multivariate information content. *Entropy*, 22(2) :216.
- Fishman, Y. I., Arezzo, J. C., and Steinschneider, M. (2004). Auditory stream segregation in monkey auditory cortex : effects of frequency separation, presentation rate, and tone duration. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 116(3) :1656–1670.
- Fishman, Y. I., Lee, W.-W., and Sussman, E. (2021). Learning to predict : Neuronal signatures of auditory expectancy in human event-related potentials. *NeuroImage*, 225 :117472.
- Fishman, Y. I., Reser, D. H., Arezzo, J. C., and Steinschneider, M. (2001). Neural correlates of auditory stream segregation in primary auditory cortex of the awake monkey. *Hearing research*, 151(1-2) :167–187.
- Fletcher, H. (1940). Auditory patterns. *Reviews of modern physics*, 12(1) :47.
- Fletcher, H. and Munson, W. A. (1933). Loudness, its definition, measurement and calculation. *Bell System Technical Journal*, 12(4) :377–430.
- Frey, S., Campbell, J. S., Pike, G. B., and Petrides, M. (2008). Dissociating the human language pathways with high angular resolution diffusion fiber tractography. *Journal of Neuroscience*, 28(45) :11435–11444.
- Friederici, A. D. (2011). The brain basis of language processing : from structure to function. *Physiological reviews*, 91(4) :1357–1392.
- Gaillard, R., Dehaene, S., Adam, C., Clémenceau, S., Hasboun, D., Baulac, M., Cohen, L., and Naccache, L. (2009). Converging intracranial markers of conscious access. *PLoS Biol*, 7(3) :e1000061.
- Gao, J., Hu, J., and Tung, W.-w. (2011). Complexity measures of brain wave dynamics. *Cognitive neurodynamics*, 5(2) :171–182.
- Gao, Z., Shan, L., Qing, C., Weidong, D., Yuxuan, Y., Chaoxu, M., and Pan, H. (2018). Relative wavelet entropy complex network for improving eeg-based fatigue driving classification. *IEEE Transactions on Instrumentation and Measurement*, 68(7) :2491–2497.
- Garell, P., Bakken, H., Greenlee, J., Volkov, I., Reale, R., Oya, H., Kawasaki, H., Howard, M., and Brugge, J. (2013). Functional connection between posterior superior temporal gyrus and ventrolateral prefrontal cortex in human. *Cerebral Cortex*, 23(10) :2309–2321.
- Gärtner, K. and Gutschalk, A. (2021). Auditory cortex activity related to perceptual awareness versus masking of tone sequences. *NeuroImage*, 228 :117681.
- Gazzaniga, M. S. (2009). *The cognitive neurosciences*. MIT press.

- Gelfand, S. A. (2017). *Hearing : An introduction to psychological and physiological acoustics*. CRC Press.
- George, B., Seals, S., and Aban, I. (2014). Survival analysis and regression models. *Journal of Nuclear Cardiology*, 21(4) :686–694.
- Giani, A. S., Belardinelli, P., Ortiz, E., Kleiner, M., and Noppeney, U. (2015). Detecting tones in complex auditory scenes. *Neuroimage*, 122 :203–213.
- Giannakakis, G., Sakkalis, V., Pediaditis, M., Farmaki, C., Vorgia, P., and Tsiknakis, M. (2013). An approach to absence epileptic seizures detection using approximate entropy. In *2013 35th Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society (EMBC)*, pages 413–416. IEEE.
- Gifani, P., Rabiee, H. R., Hashemi, M., Taslimi, P., and Ghanbari, M. (2007). Optimal fractal-scaling analysis of human eeg dynamic for depth of anesthesia quantification. *Journal of the Franklin Institute*, 344(3-4) :212–229.
- Glasberg, B. R. and Moore, B. C. (1990). Derivation of auditory filter shapes from notched-noise data. *Hearing research*, 47(1-2) :103–138.
- Gnansia, D. (2005). Modèle auditif en temps réel. *Mémoire de stage, Rapport de stage du Master ATIAM, Université Pierre et Marie Curie*.
- Goh, C., Hamadicharef, B., Henderson, G., and Ifeachor, E. (2005). Comparison of fractal dimension algorithms for the computation of eeg biomarkers for dementia.
- Gold, J. I., Shadlen, M. N., et al. (2007). The neural basis of decision making. *Annual review of neuroscience*, 30(1) :535–574.
- Goldberger, A. L., Amaral, L. A., Hausdorff, J. M., Ivanov, P. C., Peng, C.-K., and Stanley, H. E. (2002a). Fractal dynamics in physiology : alterations with disease and aging. *Proceedings of the national academy of sciences*, 99(suppl 1) :2466–2472.
- Goldberger, A. L., Peng, C.-K., and Lipsitz, L. A. (2002b). What is physiologic complexity and how does it change with aging and disease? *Neurobiology of aging*, 23(1) :23–26.
- Grabner, R. H. and De Smedt, B. (2012). Oscillatory eeg correlates of arithmetic strategies : a training study. *Frontiers in psychology*, 3 :428.
- Gramfort, A., Luessi, M., Larson, E., Engemann, D. A., Strohmeier, D., Brodbeck, C., Goj, R., Jas, M., Brooks, T., Parkkonen, L., et al. (2013). Meg and eeg data analysis with mne-python. *Frontiers in neuroscience*, 7 :267.
- Green, D. M. and Swets, J. A. (1966). *Signal detection theory and psychophysics*, volume 1. Wiley New York.
- Greene, B., Faul, S., Marnane, W., Lightbody, G., Korotchkova, I., and Boylan, G. (2008). A comparison of quantitative eeg features for neonatal seizure detection. *Clinical Neurophysiology*, 119(6) :1248–1261.
- Griffiths, T. D., Micheyl, C., and Overath, T. (2012). Auditory object analysis. In *The human auditory cortex*, pages 199–223. Springer.
- Griffiths, T. D. and Warren, J. D. (2004). What is an auditory object? *Nature Reviews Neuroscience*, 5(11) :887–892.
- Groen, I. I., Silson, E. H., and Baker, C. I. (2017). Contributions of low-and high-level properties to neural processing of visual scenes in the human brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 372(1714) :20160102.
- Gutschalk, A. and Dykstra, A. R. (2014). Functional imaging of auditory scene analysis. *Hearing research*, 307 :98–110.
- Gutschalk, A., Micheyl, C., Melcher, J. R., Rupp, A., Scherg, M., and Oxenham, A. J. (2005). Neuromagnetic correlates of streaming in human auditory cortex. *Journal of Neuroscience*, 25(22) :5382–5388.
- Gutschalk, A., Micheyl, C., and Oxenham, A. J. (2008). Neural correlates of auditory perceptual awareness under informational masking. *PLoS biology*, 6(6) :e138.
- Gutschalk, A., Oxenham, A. J., Micheyl, C., Wilson, E. C., and Melcher, J. R. (2007). Human cortical activity during streaming without spectral cues suggests a general neural substrate for auditory stream segregation. *Journal of Neuroscience*, 27(48) :13074–13081.
- Hardstone, R., Poil, S.-S., Schiavone, G., Jansen, R., Nikulin, V. V., Mansvelder, H. D., and Linkenkaer-Hansen, K. (2012). Detrended fluctuation analysis : a scale-free view on neuronal oscillations. *Frontiers in physiology*, 3 :450.

- Hasselmann, F. (2017). *Codage de l'enveloppe temporelle dans le nerf auditif*. PhD thesis.
- Haun, A. M., Oizumi, M., Kovach, C. K., Kawasaki, H., Oya, H., Howard, M. A., Adolphs, R., and Tsuchiya, N. (2016). Contents of consciousness investigated as integrated information in direct human brain recordings. *bioRxiv*, page 039032.
- Haun, A. M., Oizumi, M., Kovach, C. K., Kawasaki, H., Oya, H., Howard, M. A., Adolphs, R., and Tsuchiya, N. (2017). Conscious perception as integrated information patterns in human electrocorticography. *eneuro*, 4(5).
- Hausdorff, F. (1918). Dimension und äußeres maß. *Mathematische Annalen*, 79(1-2) :157–179.
- Hawkins, F. H. (2017). *Human factors in flight*. Routledge.
- Helakari, H., Kananen, J., Huotari, N., Raitamaa, L., Tuovinen, T., Borchardt, V., Rasila, A., Raatikainen, V., Starck, T., Hautaniemi, T., et al. (2019). Spectral entropy indicates electrophysiological and hemodynamic changes in drug-resistant epilepsy—a multimodal mreg study. *NeuroImage : Clinical*, 22 :101763.
- Higgins, N. C., Little, D. F., Yerkes, B. D., Nave, K. M., Kuruvilla-Mathew, A., Elhilali, M., and Snyder, J. S. (2020). Neural correlates of perceptual switching while listening to bistable auditory streaming stimuli. *Neuroimage*, 204 :116220.
- Higuchi, T. (1988). Approach to an irregular time series on the basis of the fractal theory. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 31(2) :277–283.
- Hillyard, S. A., Squires, K. C., Bauer, J. W., and Lindsay, P. H. (1971). Evoked potential correlates of auditory signal detection. *Science*, 172(3990) :1357–1360.
- Hjorth, B. (1970). Eeg analysis based on time domain properties. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 29(3) :306–310.
- Hlaváčková-Schindler, K., Paluš, M., Vejmelka, M., and Bhattacharya, J. (2007). Causality detection based on information-theoretic approaches in time series analysis. *Physics Reports*, 441(1) :1–46.
- Ho, K. K., Moody, G. B., Peng, C.-K., Mietus, J. E., Larson, M. G., Levy, D., and Goldberger, A. L. (1997). Predicting survival in heart failure case and control subjects by use of fully automated methods for deriving nonlinear and conventional indices of heart rate dynamics. *Circulation*, 96(3) :842–848.
- Hoel, E. P., Albantakis, L., Marshall, W., and Tononi, G. (2016). Can the macro beat the micro? integrated information across spatiotemporal scales. *Neuroscience of Consciousness*, 2016(1).
- Hornero, R., Abasolo, D. E., and Espino, P. (2003). Use of wavelet entropy to compare the eeg background activity of epileptic patients and control subjects. In *Seventh International Symposium on Signal Processing and Its Applications, 2003. Proceedings.*, volume 2, pages 5–8. IEEE.
- Hornero, R., Espino, P., Alonso, A., and Lopez, M. (1999). Estimating complexity from eeg background activity of epileptic patients. *IEEE Engineering in medicine and biology magazine*, 18(6) :73–79.
- Hosseini, P. T., Shalhaf, R., and Nasrabadi, A. M. (2010). Extracting a seizure intensity index from one-channel eeg signal using bispectral and detrended fluctuation analysis. *journal of biomedical science and engineering*, (3).
- Hosseini, S. A. (2017). A labeling method of eeg signals for classification of different anesthesia states.
- Hosseini, S. A. (2018). A computational framework to discriminate different anesthesia states from eeg signal. *Biomedical Engineering : Applications, Basis and Communications*, 30(03) :1850020.
- Hougaard, P. (1995). Frailty models for survival data. *Lifetime data analysis*, 1(3) :255–273.
- Huang, L., Yu, P., Ju, F., and Cheng, J. (2003). Prediction of response to incision using the mutual information of electroencephalograms during anaesthesia. *Medical engineering & physics*, 25(4) :321–327.
- Huang, Y., Heil, P., and Brosch, M. (2019). Associations between sounds and actions in early auditory cortex of nonhuman primates. *Elife*, 8 :e43281.
- Hudetz, A. G., Wood, J. D., and Kampine, J. P. (2003). Cholinergic reversal of isoflurane anesthesia in rats as measured by cross-approximate entropy of the electroencephalogram. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 99(5) :1125–1131.

- Hurst, H. E. (1951). Long-term storage capacity of reservoirs. *Trans. Amer. Soc. Civil Eng.*, 116 :770–799.
- Ikegwu, K. M., Trauger, J., McMullin, J., and Brunner, R. J. (2020). Pyif : A fast and light weight implementation to estimate bivariate transfer entropy for big data. In *2020 SoutheastCon*, pages 1–6. IEEE.
- Ince, R. A., Giordano, B. L., Kayser, C., Rousselet, G. A., Gross, J., and Schyns, P. G. (2017). A statistical framework for neuroimaging data analysis based on mutual information estimated via a gaussian copula. *Human brain mapping*, 38(3) :1541–1573.
- Inouye, T., Shinosaki, K., Sakamoto, H., Toi, S., Ukai, S., Iyama, A., Katsuda, Y., and Hirano, M. (1991). Quantification of eeg irregularity by use of the entropy of the power spectrum. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, 79(3) :204–210.
- Isler, J. R., Stark, R. I., Grieve, P. G., Welch, M. G., and Myers, M. M. (2018). Integrated information in the eeg of preterm infants increases with family nurture intervention, age, and conscious state. *PLoS One*, 13(10) :e0206237.
- Isnard, V. (2016). *L'efficacité du système auditif humain pour la reconnaissance de sons naturels*. PhD thesis, Paris 6.
- Itatani, N. and Klump, G. M. (2009). Auditory streaming of amplitude-modulated sounds in the songbird forebrain. *Journal of neurophysiology*, 101(6) :3212–3225.
- Jääntti, V., Alahuhta, S., Barnard, J., and Sleight, J. (2004). Spectral entropy—what has it to do with anaesthesia, and the eeg? *British journal of anaesthesia*, 93(1) :150–152.
- Jas, M., Engemann, D., Raimondo, F., Bekhti, Y., and Gramfort, A. (2016). Automated rejection and repair of bad trials in meg/eeg. In *2016 International Workshop on Pattern Recognition in Neuroimaging (PRNI)*, pages 1–4. IEEE.
- Jas, M., Engemann, D. A., Bekhti, Y., Raimondo, F., and Gramfort, A. (2017). Autoreject : Automated artifact rejection for meg and eeg data. *NeuroImage*, 159 :417–429.
- Jeong, J., Gore, J. C., and Peterson, B. S. (2001). Mutual information analysis of the eeg in patients with alzheimer's disease. *Clinical neurophysiology*, 112(5) :827–835.
- Jordan, D., Stockmanns, G., Kochs, E., and Schneider, G. (2009). Is detection of different anesthetic levels related to nonlinearity of the electroencephalogram? In *4th European Conference of the International Federation for Medical and Biological Engineering*, pages 335–339. Springer.
- Jordan, D., Stockmanns, G., Kochs, E. F., Pilge, S., and Schneider, G. (2008). Electroencephalographic order pattern analysis for the separation of consciousness and unconsciousness: an analysis of approximate entropy, permutation entropy, recurrence rate, and phase coupling of order recurrence plots. *Anesthesiology : The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 109(6) :1014–1022.
- Jospin, M., Caminal, P., Jensen, E. W., Litvan, H., Vallverdú, M., Struys, M. M., Vereecke, H. E., and Kaplan, D. T. (2007). Detrended fluctuation analysis of eeg as a measure of depth of anesthesia. *IEEE transactions on biomedical engineering*, 54(5) :840–846.
- Julitta, B., Vallverdu, M., Melia, U. S., Tupaika, N., Jospin, M., Jensen, E. W., Struys, M. M., Vereecke, H. E., and Caminal, P. (2011). Auto-mutual information function of the eeg as a measure of depth of anesthesia. In *2011 Annual International Conference of the IEEE Engineering in Medicine and Biology Society*, pages 2574–2577. IEEE.
- Kaas, J. H. and Hackett, T. A. (1999). 'what' and 'where' processing in auditory cortex. *Nature neuroscience*, 2(12) :1045–1047.
- Kaiser, A. and Schreiber, T. (2002). Information transfer in continuous processes. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 166(1-2) :43–62.
- Kannathal, N., Acharya, U. R., Lim, C. M., and Sadasivan, P. (2005a). Characterization of eeg—a comparative study. *Computer methods and Programs in Biomedicine*, 80(1) :17–23.
- Kannathal, N., Choo, M. L., Acharya, U. R., and Sadasivan, P. (2005b). Entropies for detection of epilepsy in eeg. *Computer methods and programs in biomedicine*, 80(3) :187–194.
- Kantz, H. and Schreiber, T. (2004). *Nonlinear time series analysis*, volume 7. Cambridge university press.
- Kanwal, J. S., Medvedev, A. V., and Micheyl, C. (2003). Neurodynamics for auditory stream segregation : tracking sounds in the mustached bat's natural environment. *Network : Computation in Neural Systems*, 14(3) :413–435.

- Kashino, M. and Kondo, H. M. (2012). Functional brain networks underlying perceptual switching : auditory streaming and verbal transformations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 367(1591) :977–987.
- Kashino, M., Okada, M., Mizutani, S., Davis, P., and Kondo, H. M. (2007). The dynamics of auditory streaming : psychophysics, neuroimaging, and modeling. In *Hearing—From Sensory Processing to Perception*, pages 275–283. Springer.
- Katz, M. J. (1988). Fractals and the analysis of waveforms. *Computers in biology and medicine*, 18(3) :145–156.
- Kaya, E. M. and Elhilali, M. (2017). Modelling auditory attention. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 372(1714) :20160101.
- Kemmerer, D. (2015). Are we ever aware of concepts? a critical question for the global neuronal workspace, integrated information, and attended intermediate-level representation theories of consciousness. *Neuroscience of Consciousness*, 2015(1).
- Khamassi, M. (2021). *Neurosciences cognitives : Grandes fonctions psychologie expérimentale neuro-imagerie modélisation computationnelle*. De Boeck Supérieur.
- Kidd, G., Mason, C. R., and Arbogast, T. L. (2002). Similarity, uncertainty, and masking in the identification of nonspeech auditory patterns. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 111(3) :1367–1376.
- Kidd, G., Mason, C. R., and Richards, V. M. (2003). Multiple bursts, multiple looks, and stream coherence in the release from informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 114(5) :2835–2845.
- Kidd, G., Mason, C. R., Richards, V. M., Gallun, F. J., and Durlach, N. I. (2008). Informational masking. In *Auditory perception of sound sources*, pages 143–189. Springer.
- Kim, H., Hudetz, A. G., Lee, J., Mashour, G. A., Lee, U., Avidan, M. S., Bel-Bahar, T., Blain-Moraes, S., Golmirzaie, G., Janke, E., et al. (2018). Estimating the integrated information measure phi from high-density electroencephalography during states of consciousness in humans. *Frontiers in human neuroscience*, 12 :42.
- Kim, H. and Lee, U. (2019). Criticality as a determinant of integrated information  $\phi$  in human brain networks. *Entropy*, 21(10) :981.
- King, A. and Nelken, I. (2009). Unraveling the principles of auditory cortical processing : can we learn from the visual system? *Nature neuroscience*, 12(6) :698–701.
- King, J.-R. (2014). *Characterizing electro-magnetic signatures of conscious processing in healthy and impaired human brains*. PhD thesis, Paris 6.
- King, J.-R. and Dehaene, S. (2014). Characterizing the dynamics of mental representations : the temporal generalization method. *Trends in cognitive sciences*, 18(4) :203–210.
- Kitazono, J., Kanai, R., and Oizumi, M. (2018). Efficient algorithms for searching the minimum information partition in integrated information theory. *Entropy*, 20(3) :173.
- Kleiner, J. (2020). Mathematical models of consciousness. *Entropy*, 22(6) :609.
- Kleinschmidt, A., Buchel, C., Zeki, S., and Frackowiak, R. (2002). Human brain activity during spontaneously reversing perception of ambiguous figures. In *5th IEEE EMBS International Summer School on Biomedical Imaging, 2002.*, pages 7–pp. IEEE.
- Klockars, J. G., Hiller, A., Münte, S., Van Gils, M. J., and Taivainen, T. (2012). Spectral entropy as a measure of hypnosis and hypnotic drug effect of total intravenous anesthesia in children during slow induction and maintenance. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 116(2) :340–351.
- Klonowski, W. (2000). Signal and image analysis using chaos theory and fractal geometry. *Machine Graphics and Vision*, 9(1/2) :403–432.
- Klonowski, W., Olejarczyk, E., and Stepien, R. (2002). Complexity of eeg-signal in time domain-possible biomedical application. In *AIP Conference Proceedings*, volume 622, pages 155–162. American Institute of Physics.
- Knapen, T., Brascamp, J., Pearson, J., van Ee, R., and Blake, R. (2011). The role of frontal and parietal brain areas in bistable perception. *Journal of Neuroscience*, 31(28) :10293–10301.

- Knyazeva, S., Selezneva, E., Gorkin, A., Ohl, F. W., and Brosch, M. (2020). Representation of auditory task components and of their relationships in primate auditory cortex. *Frontiers in neuroscience*, 14.
- Koch, C. (2006). *A la recherche de la conscience : une enquête neurobiologique*. Odile Jacob.
- Koivisto, M. and Revonsuo, A. (2007). How meaning shapes seeing. *Psychological Science*, 18(10) :845–849.
- Koivisto, M., Revonsuo, A., and Lehtonen, M. (2006). Independence of visual awareness from the scope of attention : an electrophysiological study. *Cerebral Cortex*, 16(3) :415–424.
- Kondo, H. M. and Kashino, M. (2009). Involvement of the thalamocortical loop in the spontaneous switching of percepts in auditory streaming. *Journal of Neuroscience*, 29(40) :12695–12701.
- Kondo, H. M., van Loon, A. M., Kawahara, J.-I., and Moore, B. C. (2017). Auditory and visual scene analysis : an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 372(1714) :20160099.
- Königs, L. and Gutschalk, A. (2012). Functional lateralization in auditory cortex under informational masking and in silence. *European Journal of Neuroscience*, 36(9) :3283–3290.
- Koreimann, S., Gula, B., and Vitouch, O. (2014). Inattentive deafness in music. *Psychological research*, 78(3) :304–312.
- Kowalski, N., Depireux, D. A., and Shamma, S. A. (1996). Analysis of dynamic spectra in ferret primary auditory cortex. i. characteristics of single-unit responses to moving ripple spectra. *Journal of neurophysiology*, 76(5) :3503–3523.
- Kraskov, A., Stögbauer, H., and Grassberger, P. (2004). Estimating mutual information. *Physical Review E - Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 69 :066138.
- Kreuzer, M. (2017). Eeg based monitoring of general anesthesia : taking the next steps. *Frontiers in computational neuroscience*, 11 :56.
- Krishnan, P. T., Raj, A. N. J., Balasubramanian, P., and Chen, Y. (2020). Schizophrenia detection using multivariate empirical mode decomposition and entropy measures from multichannel eeg signal. *Biocybernetics and Biomedical Engineering*, 40(3) :1124–1139.
- Kubovy, M. and Van Valkenburg, D. (2001). Auditory and visual objects. *Cognition*, 80(1-2) :97–126.
- Kumar, S., Kumar, A., Trikha, A., and Anand, S. (2015). Electroencephalogram based quantitative estimation of pain for balanced anaesthesia. *Measurement*, 59 :296–301.
- Lalitha, V. and Eswaran, C. (2007). Automated detection of anesthetic depth levels using chaotic features with artificial neural networks. *Journal of medical systems*, 31(6) :445–452.
- Lamme, V. A. (2003). Why visual attention and awareness are different. *Trends in cognitive sciences*, 7(1) :12–18.
- Lamme, V. A. (2006). Towards a true neural stance on consciousness. *Trends in cognitive sciences*, 10(11) :494–501.
- Lamme, V. A. and Roelfsema, P. R. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in neurosciences*, 23(11) :571–579.
- Latham, P. E. and Roudi, Y. (2009). Mutual information. *Scholarpedia*, 4(1) :1658.
- Le Tavernier, E., Simard, P., Buló, M., and Boichu, D. (1998). La méthode de Higuchi pour la dimension fractale. *Signal processing*, 65(1) :115–128.
- Lee, J.-S., Yang, B.-H., Lee, J.-H., Choi, J.-H., Choi, I.-G., and Kim, S.-B. (2007). Detrended fluctuation analysis of resting eeg in depressed outpatients and healthy controls. *Clinical Neurophysiology*, 118(11) :2489–2496.
- Lee, T. Y. and Richards, V. M. (2011). Evaluation of similarity effects in informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 129(6) :EL280–EL285.
- Leek, M. R., Brown, M. E., and Dorman, M. F. (1991). Informational masking and auditory attention. *Perception & psychophysics*, 50(3) :205–214.
- Leek, M. R. and Watson, C. S. (1984). Learning to detect auditory pattern components. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 76(4) :1037–1044.

- Lenne, B., Blanc, J.-L., Nandrino, J.-L., Gallois, P., Hauteceaur, P., and Pezard, L. (2013). Decrease of mutual information in brain electrical activity of patients with relapsing-remitting multiple sclerosis. *Behavioural neurology*, 27(2) :201–212.
- Leopold, D. A. and Logothetis, N. K. (1996). Activity changes in early visual cortex reflect monkeys' percepts during binocular rivalry. *Nature*, 379(6565) :549–553.
- Letué, F., Martinez, M.-J., Samson, A., Vilain, A., and Vilain, C. (2018). Statistical methodology for the analysis of repeated duration data in behavioral studies. *Journal of Speech, Language, and Hearing Research*, 61(3) :561–582.
- Lewicki, M. S. (2002). Efficient coding of natural sounds. *Nature neuroscience*, 5(4) :356–363.
- Li, D., Li, X., Liang, Z., Voss, L. J., and Sleigh, J. W. (2010). Multiscale permutation entropy analysis of eeg recordings during sevoflurane anesthesia. *Journal of neural engineering*, 7(4) :046010.
- Li, D., Liang, Z., Wang, Y., Hagihira, S., Sleigh, J. W., and Li, X. (2013). Parameter selection in permutation entropy for an electroencephalographic measure of isoflurane anesthetic drug effect. *Journal of clinical monitoring and computing*, 27(2) :113–123.
- Li, J., Yan, J., Liu, X., and Ouyang, G. (2014). Using permutation entropy to measure the changes in eeg signals during absence seizures. *Entropy*, 16(6) :3049–3061.
- Li, X., Cui, S., and Voss, L. J. (2008). Using permutation entropy to measure the electroencephalographic effects of sevoflurane. *Anesthesiology : The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 109(3) :448–456.
- Li, X., Ouyang, G., and Richards, D. A. (2007). Predictability analysis of absence seizures with permutation entropy. *Epilepsy research*, 77(1) :70–74.
- Li, X., Wang, F., and Wu, G. (2017). Monitoring depth of anesthesia using detrended fluctuation analysis based on eeg signals. *Journal of Medical and Biological Engineering*, 37(2) :171–180.
- Liang, Z., Li, D., Ouyang, G., Wang, Y., Voss, L. J., Sleigh, J. W., and Li, X. (2012). Multiscale rescaled range analysis of eeg recordings in sevoflurane anesthesia. *Clinical Neurophysiology*, 123(4) :681–688.
- Liang, Z., Liang, S., Wang, Y., Ouyang, G., and Li, X. (2015a). Tracking the coupling of two electroencephalogram series in the isoflurane and remifentanyl anesthesia. *Clinical Neurophysiology*, 126(2) :412–422.
- Liang, Z., Ren, Y., Yan, J., Li, D., Voss, L. J., Sleigh, J. W., and Li, X. (2016). A comparison of different synchronization measures in electroencephalogram during propofol anesthesia. *Journal of clinical monitoring and computing*, 30(4) :451–466.
- Liang, Z., Wang, Y., Ouyang, G., Voss, L. J., Sleigh, J. W., and Li, X. (2013). Permutation auto-mutual information of electroencephalogram in anesthesia. *Journal of neural engineering*, 10(2) :026004.
- Liang, Z., Wang, Y., Sun, X., Li, D., Voss, L. J., Sleigh, J. W., Hagihira, S., and Li, X. (2015b). Eeg entropy measures in anesthesia. *Frontiers in computational neuroscience*, 9 :16.
- Libedinsky, C. and Livingstone, M. (2011). Role of prefrontal cortex in conscious visual perception. *Journal of Neuroscience*, 31(1) :64–69.
- Lorenzi, A. (2016). *Audition et démasquage binaural chez l'homme*. PhD thesis.
- Luck, S. J. (2014). *An introduction to the event-related potential technique*. MIT press.
- Luck, S. J., Woodman, G. F., and Vogel, E. K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in cognitive sciences*, 4(11) :432–440.
- Lumer, E. D., Friston, K. J., and Rees, G. (1998). Neural correlates of perceptual rivalry in the human brain. *Science*, 280(5371) :1930–1934.
- Lumer, E. D. and Rees, G. (1999). Covariation of activity in visual and prefrontal cortex associated with subjective visual perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4) :1669–1673.
- Lutfi, R. A. (1988). Interpreting measures of frequency selectivity : Is forward masking special? *The Journal of the Acoustical Society of America*, 83(1) :163–177.

- Lutfi, R. A. (1989). Informational processing of complex sound. i : Intensity discrimination. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 86(3) :934–944.
- Lutfi, R. A. (1990a). How much masking is informational masking? *The Journal of the Acoustical Society of America*, 88(6) :2607–2610.
- Lutfi, R. A. (1990b). Informational processing of complex sound. ii. cross-dimensional analysis. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 87(5) :2141–2148.
- Lutfi, R. A. (1992). Informational processing of complex sound. iii : Interference. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 91(6) :3391–3401.
- Lutfi, R. A. (1993). A model of auditory pattern analysis based on component-relative-entropy. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94(2) :748–758.
- Lutfi, R. A., Chang, A.-C., Stamas, J., and Gilbertson, L. (2012). A detection-theoretic framework for modeling informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 132(2) :EL109–EL113.
- Lutfi, R. A., Gilbertson, L., Heo, I., Chang, A.-C., and Stamas, J. (2013). The information-divergence hypothesis of informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 134(3) :2160–2170.
- Lyon, R. and Shamma, S. (1996). Auditory representations of timbre and pitch. In *Auditory computation*, pages 221–270. Springer.
- Macdonald, J. S. and Lavie, N. (2011). Visual perceptual load induces inattentional deafness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 73(6) :1780–1789.
- Macmillan, N. A. and Creelman, C. D. (2004). *Detection theory : A user's guide*. Psychology press.
- Maksimow, A., Särkelä, M., Långsjö, J., Salmi, E., Kaisti, K., Yli-Hankala, A., Hinkka-Yli-Salomäki, S., Scheinin, H., and Jääskeläinen, S. (2006). Increase in high frequency eeg activity explains the poor performance of eeg spectral entropy monitor during s-ketamine anesthesia. *Clinical neurophysiology*, 117(8) :1660–1668.
- Mandelbrot, B. B. and Wallis, J. R. (1968). Noah, joseph, and operational hydrology. *Water resources research*, 4(5) :909–918.
- Mandelbrot, B. B. and Wallis, J. R. (1969). Robustness of the rescaled range  $r/s$  in the measurement of noncyclic long run statistical dependence. *Water Resources Research*, 5(5) :967–988.
- Maris, E. and Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of eeg-and meg-data. *Journal of neuroscience methods*, 164(1) :177–190.
- Maris, E., Schoffelen, J.-M., and Fries, P. (2007). Nonparametric statistical testing of coherence differences. *Journal of neuroscience methods*, 163(1) :161–175.
- Marreiros, A. C., Stephan, K. E., and Friston, K. J. (2010). Dynamic causal modeling. *Scholarpedia*, 5(7) :9568.
- Mashour, G. A., Roelfsema, P., Changeux, J.-P., and Dehaene, S. (2020). Conscious processing and the global neuronal workspace hypothesis. *Neuron*, 105(5) :776–798.
- McDermott, J. H. (2009). The cocktail party problem. *Current Biology*, 19(22) :R1024–R1027.
- McGill, W. (1954). Multivariate information transmission. *Transactions of the IRE Professional Group on Information Theory*, 4(4) :93–111.
- Mediano, P., Seth, A., and Barrett, A. (2019). Measuring integrated information : Comparison of candidate measures in theory and simulation. *Entropy*, 21(1) :17.
- Melcher, J. R., Levine, R. A., Bergevin, C., and Norris, B. (2009). The auditory midbrain of people with tinnitus : abnormal sound-evoked activity revisited. *Hearing research*, 257(1-2) :63–74.
- Melia, U., Guaita, M., Vallverdú, M., Embid, C., Vilaseca, I., Salamero, M., and Santamaria, J. (2015). Mutual information measures applied to eeg signals for sleepiness characterization. *Medical engineering & physics*, 37(3) :297–308.

- Melia, U., Vallverdú, M., Jospin, M., Jensen, E., Valencia, J., Clariá, F., Gambus, P., and Caminal, P. (2014). Auto-mutual information function for predicting pain responses in eeg signals during sedation. In *XIII Mediterranean Conference on Medical and Biological Engineering and Computing 2013*, pages 623–626. Springer.
- Melloni, L., Molina, C., Pena, M., Torres, D., Singer, W., and Rodriguez, E. (2007). Synchronization of neural activity across cortical areas correlates with conscious perception. *Journal of neuroscience*, 27(11) :2858–2865.
- Mesquita, V. B., Oliveira Filho, F. M., and Rodrigues, P. C. (2021). Detection of crossover points in detrended fluctuation analysis : an application to eeg signals of patients with epilepsy. *Bioinformatics*, 37(9) :1278–1284.
- Micheyl, C., Arthaud, P., Reinhart, C., and Collet, L. (2000). Informational masking in normal-hearing and hearing-impaired listeners. *Acta oto-laryngologica*, 120(2) :242–246.
- Micheyl, C., Carlyon, R. P., Gutschalk, A., Melcher, J. R., Oxenham, A. J., Rauschecker, J. P., Tian, B., and Wilson, E. C. (2007a). The role of auditory cortex in the formation of auditory streams. *Hearing research*, 229(1-2) :116–131.
- Micheyl, C., Shamma, S. A., and Oxenham, A. J. (2007b). Hearing out repeating elements in randomly varying multitone sequences : a case of streaming? In *Hearing—From Sensory Processing to Perception*, pages 267–274. Springer.
- Micheyl, C., Tian, B., Carlyon, R. P., and Rauschecker, J. P. (2005). Perceptual organization of tone sequences in the auditory cortex of awake macaques. *Neuron*, 48(1) :139–148.
- Middlebrooks, J. C. and Bremen, P. (2013). Spatial stream segregation by auditory cortical neurons. *Journal of Neuroscience*, 33(27) :10986–11001.
- Miller, L. M., Escabi, M. A., Read, H. L., and Schreiner, C. E. (2002). Spectrotemporal receptive fields in the lemniscal auditory thalamus and cortex. *Journal of neurophysiology*, 87(1) :516–527.
- Mirzaei, A., Ayatollahi, A., Gifani, P., and Salehi, L. (2010). Eeg analysis based on wavelet-spectral entropy for epileptic seizures detection. In *2010 3rd International Conference on Biomedical Engineering and Informatics*, volume 2, pages 878–882. IEEE.
- Molloy, K., Griffiths, T. D., Chait, M., and Lavie, N. (2015). Inattentional deafness : visual load leads to time-specific suppression of auditory evoked responses. *Journal of Neuroscience*, 35(49) :16046–16054.
- Molloy, K., Lavie, N., and Chait, M. (2019). Auditory figure-ground segregation is impaired by high visual load. *Journal of Neuroscience*, 39(9) :1699–1708.
- Moore, B. (1995a). Frequency analysis and masking. *Hearing*, 161 :205.
- Moore, B. (1995b). *Hearing*. Academic Press.
- Moore, B. (2012a). *Auditory frequency selectivity*, volume 119. Springer Science & Business Media.
- Moore, B. (2012b). *An introduction to the psychology of hearing*. Brill.
- Moore, B. and Gockel, H. (2002). Factors influencing sequential stream segregation. *Acta Acustica United with Acustica*, 88(3) :320–333.
- Moore, B. and Gockel, H. (2012). Properties of auditory stream formation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 367(1591) :919–931.
- Morabito, F. C., Labate, D., La Foresta, F., Bramanti, A., Morabito, G., and Palamara, I. (2012). Multivariate multi-scale permutation entropy for complexity analysis of alzheimer’s disease eeg. *Entropy*, 14(7) :1186–1202.
- Moray, N. (1986). Monitoring behavior and supervisory control.
- Na, S. H., Jin, S.-H., Kim, S. Y., and Ham, B.-J. (2002). Eeg in schizophrenic patients : mutual information analysis. *Clinical Neurophysiology*, 113(12) :1954–1960.
- Naghavi, H. R. and Nyberg, L. (2005). Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness : shared demands on integration? *Consciousness and cognition*, 14(2) :390–425.
- Nakada, T., Fujii, Y., Yoneoka, Y., and Kwee, I. L. (2001). Planum temporale : where spoken and written language meet. *European neurology*, 46(3) :121–125.

- Natarajan, K., Rajendra, A., Fadilah, A., Thelma, T., and Puthusserypady, S. (2004). Nonlinear analysis of eeg signal at different mental states. *Biomedical Engineering Online*, 3(7) :1–11.
- Neff, D. L. and Callaghan, B. P. (1988). Effective properties of multicomponent simultaneous maskers under conditions of uncertainty. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 83(5) :1833–1838.
- Neff, D. L. and Dethlefs, T. M. (1995). Individual differences in simultaneous masking with random-frequency, multicomponent maskers. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 98(1) :125–134.
- Neff, D. L., Dethlefs, T. M., and Jesteadt, W. (1993). Informational masking for multicomponent maskers with spectral gaps. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 94(6) :3112–3126.
- Neff, D. L. and Green, D. M. (1987). Masking produced by spectral uncertainty with multicomponent maskers. *Perception & Psychophysics*, 41(5) :409–415.
- Newman, M. E. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proceedings of the national academy of sciences*, 103(23) :8577–8582.
- Nguyen, Q.-A., Rinzal, J., and Curtu, R. (2020). Buildup and bistability in auditory streaming as an evidence accumulation process with saturation. *PLoS computational biology*, 16(8) :e1008152.
- Nguyen-Ky, T., Wen, P., and Li, Y. (2010). Improving the accuracy of depth of anaesthesia using modified detrended fluctuation analysis method. *Biomedical signal processing and control*, 5(1) :59–65.
- Nguyen-Ky, T., Wen, P., and Li, Y. (2014). Monitoring the depth of anaesthesia using hurst exponent and bayesian methods. *IET Signal Processing*, 8(9) :907–917.
- Nichols, T. E. and Holmes, A. P. (2002). Nonparametric permutation tests for functional neuroimaging : a primer with examples. *Human brain mapping*, 15(1) :1–25.
- Nunez, P. L. and Srinivasan, R. (2007). Electroencephalogram. *Scholarpedia*, 2(2) :1348.
- Nuno, Gutierrez Rafael, A. (2021). *Real-time hardware architecture for characterising functional brain connectivity from mobile electroencephalogram*. PhD thesis, University of Southampton.
- Oh, E. L. and Lutfi, R. A. (1998). Nonmonotonicity of informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 104(6) :3489–3499.
- Oh, E. L., Wightman, F., and Lutfi, R. A. (2001). Children’s detection of pure-tone signals with random multitone maskers. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 109(6) :2888–2895.
- Oh, S., Lee, Y.-R., and Kim, H.-N. (2014). A novel eeg feature extraction method using hjorth parameter. *International Journal of Electronics and Electrical Engineering*, 2(2) :106–110.
- O’Hare, D., Wiggins, M., Batt, R., and Morrison, D. (1994). Cognitive failure analysis for aircraft accident investigation. *Ergonomics*, 37(11) :1855–1869.
- Oizumi, M., Albantakis, L., and Tononi, G. (2014). From the phenomenology to the mechanisms of consciousness : integrated information theory 3.0. *PLoS computational biology*, 10(5) :e1003588.
- Oizumi, M., Amari, S.-i., Yanagawa, T., Fujii, N., and Tsuchiya, N. (2016a). Measuring integrated information from the decoding perspective. *PLoS computational biology*, 12(1) :e1004654.
- Oizumi, M., Tsuchiya, N., and Amari, S.-i. (2016b). Unified framework for information integration based on information geometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(51) :14817–14822.
- Olofsen, E., Sleight, J., and Dahan, A. (2008). Permutation entropy of the electroencephalogram : a measure of anaesthetic drug effect. *British journal of anaesthesia*, 101(6) :810–821.
- Overath, T., Cusack, R., Kumar, S., Von Kriegstein, K., Warren, J. D., Grube, M., Carlyon, R. P., and Griffiths, T. D. (2007). An information theoretic characterisation of auditory encoding. *PLoS Biol*, 5(11) :e288.
- Oxenham, A. J., Fligor, B. J., Mason, C. R., and Kidd Jr, G. (2003). Informational masking and musical training. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 114(3) :1543–1549.

- Paluš, M., Komárek, V., Hrnčíř, Z., and Štěrbová, K. (2001). Synchronization as adjustment of information rates : detection from bivariate time series. *Physical Review E*, 63(4) :046211.
- Paninski, L. (2003). Estimation of entropy and mutual information. *Neural computation*, 15(6) :1191–1253.
- Parasuraman, R. and Beatty, J. (1980). Brain events underlying detection and recognition of weak sensory signals. *Science*, 210(4465) :80–83.
- Parasuraman, R. and Rizzo, M. (2008). *Neuroergonomics : The brain at work*. Oxford University Press.
- Patterson, R. D. (1976). Auditory filter shapes derived with noise stimuli. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 59(3) :640–654.
- Patterson, R. D. (1982). *Guidelines for auditory warning systems on civil aircraft*. Civil Aviation Authority.
- Paul, D. D. and Sutton, S. (1972). Evoked potential correlates of response criterion in auditory signal detection. *Science*, 177(4046) :362–364.
- Peng, C.-K., Mietus, J., Hausdorff, J., Havlin, S., Stanley, H. E., and Goldberger, A. L. (1993). Long-range anticorrelations and non-gaussian behavior of the heartbeat. *Physical review letters*, 70(9) :1343.
- Peng, C.-K., Mietus, J. E., Liu, Y., Lee, C., Hausdorff, J. M., Stanley, H. E., Goldberger, A. L., and Lipsitz, L. A. (2002). Quantifying fractal dynamics of human respiration : age and gender effects. *Annals of biomedical engineering*, 30(5) :683–692.
- Penner, M. and Cudahy, E. (1973). Critical masking interval : a temporal analog of the critical band. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 54(6) :1530–1534.
- Pereira, M., Megevand, P., Tan, M. X., Chang, W., Wang, S., Rezai, A., Seeck, M., Corniola, M., Momjian, S., Bernasconi, F., et al. (2021). Evidence accumulation relates to perceptual consciousness and monitoring. *Nature communications*, 12(1) :1–11.
- Peryer, G., Noyes, J., Pleydell-Pearce, K., and Lieven, N. (2005). Auditory alert characteristics : a survey of pilot views. *The International Journal of Aviation Psychology*, 15(3) :233–250.
- Peter, U. T., Martinez-Conde, S., Schlegel, A. A., and Macknik, S. L. (2005). Visibility, visual awareness, and visual masking of simple unattended targets are confined to areas in the occipital cortex beyond human  $v1/v2$ . *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(47) :17178–17183.
- Petersen, S. E. and Posner, M. I. (2012). The attention system of the human brain : 20 years after. *Annual review of neuroscience*, 35 :73–89.
- Petrosian, A. (1995). Kolmogorov complexity of finite sequences and recognition of different preictal eeg patterns. In *Proceedings Eighth IEEE Symposium on Computer-Based Medical Systems*, pages 212–217. IEEE.
- Pezard, L., Jech, R., and Ruzicka, E. (2001). Investigation of non-linear properties of multichannel eeg in the early stages of parkinson's disease. *Clinical Neurophysiology*, 112(1) :38–45.
- Pezard, L., Martinerie, J., Varela, F. J., Bouchet, F., Guez, D., Derouesné, C., and Renault, B. (1998). Entropy maps characterize drug effects on brain dynamics in alzheimer's disease. *Neuroscience letters*, 253(1) :5–8.
- Pezard, L., Nandrino, J.-L., Renault, B., El Massioui, F., Allilaire, J.-F., Müller, J., Varela, F. J., and Martinerie, J. (1996). Depression as a dynamical disease. *Biological Psychiatry*, 39(12) :991–999.
- Picton, T. W., Woods, D. L., Baribeau-Braun, J., and Healey, T. M. (1977). Evoked potential audiometry. *J Otolaryngol*, 6(2) :90–119.
- Piepho, H.-P. (2004). An algorithm for a letter-based representation of all-pairwise comparisons. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 13(2) :456–466.
- Pincus, S. M. (1991). Approximate entropy as a measure of system complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 88(6) :2297–2301.
- Pincus, S. M., Gladstone, I. M., and Ehrenkranz, R. A. (1991). A regularity statistic for medical data analysis. *Journal of clinical monitoring*, 7(4) :335–345.

- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Team, R. C., et al. (2012). nlme : Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version*, 3(0).
- Pins, D. and Ffytche, D. (2003). The neural correlates of conscious vision. *Cerebral cortex*, 13(5) :461–474.
- Pitts, M. A., Metzler, S., and Hillyard, S. A. (2014a). Isolating neural correlates of conscious perception from neural correlates of reporting one’s perception. *Frontiers in psychology*, 5 :1078.
- Pitts, M. A., Padwal, J., Fennelly, D., Martínez, A., and Hillyard, S. A. (2014b). Gamma band activity and the p3 reflect post-perceptual processes, not visual awareness. *Neuroimage*, 101 :337–350.
- Pollack, I. (1975). Auditory informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 57(S1) :S5–S5.
- Pollen, D. A. (2003). Explicit neural representations, recursive neural networks and conscious visual perception. *Cerebral Cortex*, 13(8) :807–814.
- Prabhakar, S. K. and Rajaguru, H. (2015). Performance comparison of fuzzy mutual information as dimensionality reduction techniques and src, svd and approximate entropy as post classifiers for the classification of epilepsy risk levels from eeg signals. In *2015 IEEE Student Symposium in Biomedical Engineering & Sciences (ISSBES)*, pages 98–102. IEEE.
- Pressnitzer, D. and Hupé, J.-M. (2006). Temporal dynamics of auditory and visual bistability reveal common principles of perceptual organization. *Current biology*, 16(13) :1351–1357.
- Pressnitzer, D., Sayles, M., Micheyl, C., and Winter, I. M. (2008). Perceptual organization of sound begins in the auditory periphery. *Current Biology*, 18(15) :1124–1128.
- Prilop, L. and Gutschalk, A. (2017). Auditory-cortex lesions impair contralateral tone-pattern detection under informational masking. *Cortex*, 95 :1–14.
- Pritchard, W. S. (1992). The brain in fractal time : 1/f-like power spectrum scaling of the human electroencephalogram. *International Journal of Neuroscience*, 66(1-2) :119–129.
- Pritchard, W. S., Duke, D. W., Coburn, K. L., Moore, N. C., Tucker, K. A., Jann, M. W., and Hostetler, R. M. (1994). Eeg-based, neural-net predictive classification of alzheimer’s disease versus control subjects is augmented by non-linear eeg measures. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 91(2) :118–130.
- Pritchett, A. (2017). Reviewing the role of cockpit alerting systems. In *Human Factors and Aerospace Safety : An International Journal : No. 1*, pages 5–38. Taylor and Francis.
- Quiroga, R. Q. and Panzeri, S. (2009). Extracting information from neuronal populations : information theory and decoding approaches. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(3) :173.
- R Core Team (2017). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team (2021). *R : A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rampil, I. J. (1998). A primer for eeg signal processing in anesthesia. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 89(4) :980–1002.
- Ranft, A., Golkowski, D., Kiel, T., Riedl, V., Kohl, P., Rohrer, G., Pientka, J., Berger, S., Thul, A., Maurer, M., et al. (2016). Neural correlates of sevoflurane-induced unconsciousness identified by simultaneous functional magnetic resonance imaging and electroencephalography. *Anesthesiology*, 125(5) :861–872.
- Rauschecker, J. P. (1998). Cortical processing of complex sounds. *Current opinion in neurobiology*, 8(4) :516–521.
- Rauschecker, J. P. and Scott, S. K. (2009). Maps and streams in the auditory cortex : nonhuman primates illuminate human speech processing. *Nature neuroscience*, 12(6) :718–724.
- Rauschecker, J. P., Tian, B., and Hauser, M. (1995). Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex. *Science*, 268(5207) :111–114.
- Rauschecker, J. P., Tian, B., Pons, T., and Mishkin, M. (1997). Serial and parallel processing in rhesus monkey auditory cortex. *Journal of Comparative Neurology*, 382(1) :89–103.

- Raveh, D. and Lavie, N. (2015). Load-induced inattentional deafness. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 77(2) :483–492.
- Recanzone, G. H. (2011). Perception of auditory signals. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1224(1) :96–108.
- Recanzone, G. H., Schreiner, C. E., and Merzenich, M. M. (1993). Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys. *Journal of Neuroscience*, 13(1) :87–103.
- Revonsuo, A. and Newman, J. (1999). Binding and consciousness. *Consciousness and cognition*, 8(2).
- Richards, V. M. and Neff, D. L. (2004). Cuing effects for informational masking. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 115(1) :289–300.
- Richman, J. S. and Moorman, J. R. (2000). Physiological time-series analysis using approximate entropy and sample entropy. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, 278(6) :H2039–H2049.
- Riecke, L., Esposito, F., Bonte, M., and Formisano, E. (2009). Hearing illusory sounds in noise : the timing of sensory-perceptual transformations in auditory cortex. *Neuron*, 64(4) :550–561.
- Riecke, L., van Opstal, A. J., Goebel, R., and Formisano, E. (2007). Hearing illusory sounds in noise : sensory-perceptual transformations in primary auditory cortex. *Journal of Neuroscience*, 27(46) :12684–12689.
- Rieke, F., Warland, D., Van Steveninck, R. d. R., Bialek, W. S., et al. (1999). *Spikes : exploring the neural code*, volume 7. MIT press Cambridge.
- Rizal, A., Hidayat, R., and Nugroho, H. A. (2016). Multiscale hjorth descriptor for lung sound classification. In *AIP Conference Proceedings*, volume 1755, page 160008. AIP Publishing LLC.
- Romanski, L. M., Bates, J. F., and Goldman-Rakic, P. S. (1999). Auditory belt and parabelt projections to the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, 403(2) :141–157.
- Rondeau, V., Commenges, D., and Joly, P. (2003). Maximum penalized likelihood estimation in a gamma-frailty model. *Lifetime data analysis*, 9(2) :139–153.
- Ross, B. C. (2014). Mutual information between discrete and continuous data sets. *PloS one*, 9(2) :e87357.
- Rotger, T. (1997). Le confort acoustique dans les cabines d’avions. *Salon du Bourget*.
- Roulston, M. S. (1999). Estimating the errors on measured entropy and mutual information. *Physica D : Nonlinear Phenomena*, 125(3-4) :285–294.
- Roy, R. N., Charbonnier, S., Campagne, A., and Bonnet, S. (2016). Efficient mental workload estimation using task-independent eeg features. *Journal of neural engineering*, 13(2) :026019.
- Roy, R. N., Drougard, N., Gateau, T., Dehais, F., and Chanel, C. P. (2020). How can physiological computing benefit human-robot interaction? *Robotics*, 9(4) :100.
- Sabeti, M., Katebi, S., and Boostani, R. (2009). Entropy and complexity measures for eeg signal classification of schizophrenic and control participants. *Artificial intelligence in medicine*, 47(3) :263–274.
- Sarasso, S., Casali, A. G., Casarotto, S., Rosanova, M., Sinigaglia, C., and Massimini, M. (2021). Consciousness and complexity : A consilience of evidence.
- Satapathy, S. K., Dehuri, S., and Jagadev, A. K. (2017). Eeg signal classification using pso trained rbf neural network for epilepsy identification. *Informatics in Medicine Unlocked*, 6 :1–11.
- Sattin, D., Magnani, F. G., Bartesaghi, L., Caputo, M., Fittipaldo, A. V., Cacciato, M., Picozzi, M., and Leonardi, M. (2021). Theoretical models of consciousness : A scoping review. *Brain sciences*, 11(5) :535.
- Scannella, S., Causse, M., Chauveau, N., Pastor, J., and Dehais, F. (2013). Effects of the audiovisual conflict on auditory early processes. *International Journal of Psychophysiology*, 89(1) :115–122.
- Scannella, S., Roy, R. N., Laouar, A., and Dehais, F. (2018). Auditory neglect in the cockpit : using erps to disentangle early from late processes in the inattentional deafness phenomenon. In *Neuroergonomics*, pages 207–208. Elsevier.

- Schadwinkel, S. and Gutschalk, A. (2010). Activity associated with stream segregation in human auditory cortex is similar for spatial and pitch cues. *Cerebral Cortex*, 20(12) :2863–2873.
- Schadwinkel, S. and Gutschalk, A. (2011). Transient bold activity locked to perceptual reversals of auditory streaming in human auditory cortex and inferior colliculus. *Journal of neurophysiology*, 105(5) :1977–1983.
- Schneider, G., Jordan, D., Schwarz, G., Bischoff, P., Kalkman, C. J., Kuppe, H., Rundshagen, I., Omerovic, A., Kreuzer, M., Stockmanns, G., et al. (2014). Monitoring depth of anesthesia utilizing a combination of electroencephalographic and standard measures. *Anesthesiology*, 120(4) :819–828.
- Schnupp, J. W., Honey, C., and Willmore, B. D. (2013). Neural correlates of auditory object perception. In *Neural Correlates of Auditory Cognition*, pages 115–149. Springer.
- Schreiber, T. (2000). Measuring information transfer. *Physical Review Letters*, 85(2) :461–464.
- Schul, J. and Sheridan, R. (2006). Auditory stream segregation in an insect. *Neuroscience*, 138(1) :1–4.
- Schurger, A., Cowey, A., Cohen, J. D., Treisman, A., and Tallon-Baudry, C. (2008). Distinct and independent correlates of attention and awareness in a hemianopic patient. *Neuropsychologia*, 46(8) :2189–2197.
- Schurger, A., Sarigiannidis, I., Naccache, L., Sitt, J. D., and Dehaene, S. (2015). Cortical activity is more stable when sensory stimuli are consciously perceived. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(16) :E2083–E2092.
- Schürmann, T. and Grassberger, P. (1996). Entropy estimation of symbol sequences. *Chaos : An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 6(3) :414–427.
- Schwartz, J.-L., Grimault, N., Hupé, J.-M., Moore, B. C., and Pressnitzer, D. (2012). Multistability in perception : binding sensory modalities, an overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 367(1591) :896–905.
- Seitsonen, E., Korhonen, I., Van Gils, M., Huiku, M., Lötjönen, J., Korttila, K., and Yli-Hankala, A. (2005). Eeg spectral entropy, heart rate, photoplethysmography and motor responses to skin incision during sevoflurane anaesthesia. *Acta Anaesthesiologica Scandinavica*, 49(3) :284–292.
- Seok, J. and Kang, Y. S. (2015). Mutual information between discrete variables with many categories using recursive adaptive partitioning. *Scientific reports*, 5 :10981.
- Sergent, C. (2005). *Dynamique de l'accès à la conscience*. PhD thesis, Université Paris VI.
- Sergent, C., Baillet, S., and Dehaene, S. (2005). Timing of the brain events underlying access to consciousness during the attentional blink. *Nature neuroscience*, 8(10) :1391–1400.
- Sergent, C., Corazzol, M., Labouret, G., Stockart, F., Wexler, M., King, J.-R., Meyniel, F., and Pressnitzer, D. (2021). Bifurcation in brain dynamics reveals a signature of conscious processing independent of report. *Nature communications*, 12(1) :1–19.
- Sergent, C. and Dehaene, S. (2004). Neural processes underlying conscious perception : experimental findings and a global neuronal workspace framework. *Journal of Physiology-Paris*, 98(4-6) :374–384.
- Seth, A. (2007). Models of consciousness. *Scholarpedia*, 2(1) :1328.
- Seth, A. (2009). Explanatory correlates of consciousness : theoretical and computational challenges. *Cognitive Computation*, 1(1) :50–63.
- Seth, A. K. (2005). Causal connectivity of evolved neural networks during behavior. *Network : Computation in Neural Systems*, 16(1) :35–54.
- Seth, A. K., Barrett, A. B., and Barnett, L. (2011). Causal density and integrated information as measures of conscious level. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 369(1952) :3748–3767.
- Seth, A. K., Izhikevich, E., Reeke, G. N., and Edelman, G. M. (2006). Theories and measures of consciousness : an extended framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(28) :10799–10804.
- Shalbfaf, R., Hosseini, P. T., and Analoui, M. (2009). Epilepsy detection using detrended fluctuation analysis. In *2009 International Conference on Wavelet Analysis and Pattern Recognition*, pages 235–240. IEEE.

- Shamma, S. A., Elhilali, M., and Micheyl, C. (2011). Temporal coherence and attention in auditory scene analysis. *Trends in neurosciences*, 34(3) :114–123.
- Shamma, S. A. and Micheyl, C. (2010). Behind the scenes of auditory perception. *Current opinion in neurobiology*, 20(3) :361–366.
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27 :379–423.
- Shapiro, N. (1994). Nbc dateline. *New York : National Broadcasting Corporation*.
- Shappell, S. A. and Wiegmann, D. A. (2003). Reshaping the way we look at general aviation accidents using the human factors analysis and classification system.
- Sheft, S. and Yost, W. A. (2008). Method-of-adjustment measures of informational masking between auditory streams. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 124(1) :EL1–EL7.
- Shen, Y. (2017). Auditory sequential accumulation of spectral information. *Hearing research*, 356 :118–126.
- Sheridan, T. B. and Verplank, W. L. (1978). Human and computer control of undersea teleoperators. Technical report, Massachusetts Inst of Tech Cambridge Man-Machine Systems Lab.
- Shinn-Cunningham, B. G. (2008). Object-based auditory and visual attention. *Trends in cognitive sciences*, 12(5) :182–186.
- Shumbayawonda, E., López-Sanz, D., Bruña, R., Serrano, N., Fernández, A., Maestú, F., and Abasolo, D. (2020). Complexity changes in preclinical alzheimer’s disease : An meg study of subjective cognitive decline and mild cognitive impairment. *Clinical Neurophysiology*, 131(2) :437–445.
- Sitt, J. D., King, J.-R., El Karoui, I., Rohaut, B., Faugeras, F., Gramfort, A., Cohen, L., Sigman, M., Dehaene, S., and Naccache, L. (2014). Large scale screening of neural signatures of consciousness in patients in a vegetative or minimally conscious state. *Brain*, 137(8) :2258–2270.
- Skerritt-Davis, B. and Elhilali, M. (2018). Detecting change in stochastic sound sequences. *PLoS computational biology*, 14(5) :e1006162.
- Snyder, J. S. and Alain, C. (2007a). Sequential auditory scene analysis is preserved in normal aging adults. *Cerebral Cortex*, 17(3) :501–512.
- Snyder, J. S. and Alain, C. (2007b). Toward a neurophysiological theory of auditory stream segregation. *Psychological bulletin*, 133(5) :780.
- Snyder, J. S., Alain, C., and Picton, T. W. (2006). Effects of attention on neuroelectric correlates of auditory stream segregation. *Journal of cognitive neuroscience*, 18(1) :1–13.
- Snyder, J. S., Gregg, M. K., Weintraub, D. M., and Alain, C. (2012). Attention, awareness, and the perception of auditory scenes. *Frontiers in psychology*, 3 :15.
- Snyder, J. S., Yerkes, B. D., and Pitts, M. A. (2015). Testing domain-general theories of perceptual awareness with auditory brain responses. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(6) :295–297.
- Sokunbi, M. O., Gradin, V. B., Waiter, G. D., Cameron, G. G., Ahearn, T. S., Murray, A. D., Steele, D. J., and Staff, R. T. (2014). Nonlinear complexity analysis of brain fmri signals in schizophrenia. *Plos one*, 9(5) :e95146.
- Somon, B. (2018). *Corrélat neuro-fonctionnels du phénomène de sortie de boucle : impacts sur le monitoring des performances*. PhD thesis.
- Somon, B., Giebeler, Y., Roy, R. N., Ponzoni Carvalho Chanel, C., Manzey, D., and Dehais, F. (2020). Unobtrusive eeg measures of an oddball paradigm in flight simulator and real flight conditions : A case study.
- Song, L. and Kuchar, J. K. (2001). Describing, predicting, and mitigating dissonance between alerting systems. *Human Error, Safety, and System Development, Linköping, Sweden*.
- Sorkin, R. D. (1988). Why are people turning off our alarms? *The Journal of the Acoustical Society of America*, 84(3) :1107–1108.
- Sorkin, R. D. and Kantowitz, B. H. (1983). Human factors, understanding people-system relationships.

- Spasic, S., Kesic, S., Kalauzi, A., and Saponjic, J. (2011). Different anesthesia in rat induces distinct inter-structure brain dynamic detected by Higuchi fractal dimension. *Fractals*, 19(01) :113–123.
- Spence, C. and Read, L. (2003). Speech shadowing while driving : On the difficulty of splitting attention between eye and ear. *Psychological science*, 14(3) :251–256.
- Sporns, O., Tononi, G., and Edelman, G. M. (2000a). Connectivity and complexity : the relationship between neuroanatomy and brain dynamics. *Neural networks*, 13(8-9) :909–922.
- Sporns, O., Tononi, G., and Edelman, G. M. (2000b). Theoretical neuroanatomy : relating anatomical and functional connectivity in graphs and cortical connection matrices. *Cerebral cortex*, 10(2) :127–141.
- Squires, K. C., Hillyard, S. A., and Lindsay, P. H. (1973). Vertex potentials evoked during auditory signal detection : Relation to decision criteria. *Perception & Psychophysics*, 14(2) :265–272.
- Steele, S. (2016). *The Buildup of Stream Segregation is Driven by Noisy Competition Between Auditory Sequence-Selective Neuronal Populations*. PhD thesis, New York University.
- Steinschneider, M., Fishman, Y. I., and Arezzo, J. C. (2008). Spectrotemporal analysis of evoked and induced electroencephalographic responses in primary auditory cortex (a1) of the awake monkey. *Cerebral Cortex*, 18(3) :610–625.
- Stephan, K. L., Smith, S. E., Parker, S. P., Martin, R. L., and McAnally, K. I. (2000). Auditory warnings in the cockpit : an evaluation of potential sound types. In *Innovation and consolidation in aviation : selected contributions to the Australian Aviation Psychology Symp*, volume 2003.
- Sterzer, P. and Kleinschmidt, A. (2007). A neural basis for inference in perceptual ambiguity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(1) :323–328.
- Strauss, M., Sitt, J. D., King, J.-R., Elbaz, M., Azizi, L., Buiatti, M., Naccache, L., Van Wassenhove, V., and Dehaene, S. (2015). Disruption of hierarchical predictive coding during sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(11) :E1353–E1362.
- Studholme, C., Hawkes, D. J., and Hill, D. L. (1998). Normalized entropy measure for multimodality image alignment. In *Medical Imaging 1998 : Image Processing*, volume 3338, pages 132–143. International Society for Optics and Photonics.
- Subha, D. P., Joseph, P. K., Acharya, R., and Lim, C. M. (2010). Eeg signal analysis : a survey. *Journal of medical systems*, 34(2) :195–212.
- Sun, C., Yang, F., Wang, C., Wang, Z., Zhang, Y., Ming, D., and Du, J. (2018). Mutual information-based brain network analysis in post-stroke patients with different levels of depression. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12 :285.
- Sussman, E., Ceponiene, R., Shestakova, A., Näätänen, R., and Winkler, I. (2001). Auditory stream segregation processes operate similarly in school-aged children and adults. *Hearing Research*, 153(1-2) :108–114.
- Sussman, E., Ritter, W., and Vaughan Jr, H. G. (1999). An investigation of the auditory streaming effect using event-related brain potentials. *Psychophysiology*, 36(1) :22–34.
- Sussman, E. S., Horváth, J., Winkler, I., and Orr, M. (2007). The role of attention in the formation of auditory streams. *Perception & psychophysics*, 69(1) :136–152.
- Szalárdy, O., Tóth, B., Farkas, D., György, E., and Winkler, I. (2019). Neuronal correlates of informational and energetic masking in the human brain in a multi-talker situation. *Frontiers in psychology*, 10 :786.
- Tagliazucchi, E., Behrens, M., and Laufs, H. (2013). Sleep neuroimaging and models of consciousness. *Frontiers in psychology*, 4 :256.
- Tardif, E., Spierer, L., Clarke, S., and Murray, M. M. (2008). Interactions between auditory ‘what’ and ‘where’ pathways revealed by enhanced near-threshold discrimination of frequency and position. *Neuropsychologia*, 46(4) :958–966.
- Taylor, J. G. (2011). A review of models of consciousness. *Perception-Action Cycle*, pages 335–357.
- Tegmark, M. (2016). Improved measures of integrated information. *PLoS computational biology*, 12(11) :e1005123.
- Teke, S., Chait, M., Kumar, S., von Kriegstein, K., and Griffiths, T. D. (2011). Brain bases for auditory stimulus-driven figure-ground segregation. *Journal of Neuroscience*, 31(1) :164–171.

- Therneau, T. and Lumley, T. (2013). R survival package. *R Core Team*.
- Therneau, T. M., Grambsch, P. M., and Pankratz, V. S. (2003). Penalized survival models and frailty. *Journal of computational and graphical statistics*, 12(1) :156–175.
- Toker, D. and Sommer, F. (2016). Moving past the minimum information partition : how to quickly and accurately calculate integrated information. *arXiv preprint arXiv :1605.01096*.
- Toker, D. and Sommer, F. T. (2019). Information integration in large brain networks. *PLoS computational biology*, 15(2) :e1006807.
- Tononi, G. (2004). An information integration theory of consciousness. *BMC neuroscience*, 5(1) :42.
- Tononi, G. (2008). Consciousness as integrated information : a provisional manifesto. *The Biological Bulletin*, 215(3) :216–242.
- Tononi, G. (2011). The integrated information theory of consciousness : an updated account. *Archives italiennes de biologie*, 150(2/3) :56–90.
- Tononi, G. (2012). The integrated information theory of consciousness : an updated account. *Archives italiennes de biologie*, 150(2/3) :56–90.
- Tononi, G. (2015). Integrated information theory. *Scholarpedia*, 10(1) :4164.
- Tononi, G., Boly, M., Massimini, M., and Koch, C. (2016). Integrated information theory : from consciousness to its physical substrate. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(7) :450.
- Tononi, G. and Edelman, G. M. (1998). Consciousness and complexity. *science*, 282(5395) :1846–1851.
- Tononi, G. and Koch, C. (2015). Consciousness : here, there and everywhere? *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 370(1668) :20140167.
- Tononi, G. and Sporns, O. (2003). Measuring information integration. *BMC neuroscience*, 4(1) :31.
- Tononi, G., Sporns, O., and Edelman, G. M. (1994). A measure for brain complexity : relating functional segregation and integration in the nervous system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(11) :5033–5037.
- Torres, M. and Gamero, L. (2000). Relative complexity changes in time series using information measures. *Physica A : Statistical Mechanics and its Applications*, 286(3-4) :457–473.
- Tsubomi, H., Ikeda, T., Hanakawa, T., Hirose, N., Fukuyama, H., and Osaka, N. (2009). Connectivity and signal intensity in the parieto-occipital cortex predicts top-down attentional effect in visual masking : an fmri study based on individual differences. *Neuroimage*, 45(2) :587–597.
- Tsuchiya, N., Frässle, S., Wilke, M., and Lamme, V. (2016). No-report and report-based paradigms jointly unravel the ncc : response to overgaard and fazekas. *Trends in cognitive sciences*, 20(4).
- Tsuchiya, N., Wilke, M., Frässle, S., and Lamme, V. A. (2015). No-report paradigms : extracting the true neural correlates of consciousness. *Trends in cognitive sciences*, 19(12) :757–770.
- Urigüen, J. A., García-Zapirain, B., Artieda, J., Iriarte, J., and Valencia, M. (2017). Comparison of background eeg activity of different groups of patients with idiopathic epilepsy using shannon spectral entropy and cluster-based permutation statistical testing. *PLoS One*, 12(9) :e0184044.
- Vachon, F., Tremblay, S., Nicholls, A. P., and Jones, D. M. (2011). Exploiting the auditory modality in decision support : Beneficial “warning” effects and unavoidable costs. In *Proceedings of the Human Factors and Ergonomics Society Annual Meeting*, volume 55, pages 1402–1406. SAGE Publications Sage CA : Los Angeles, CA.
- Vakkuri, A., Yli-Hankala, A., Talja, P., Mustola, S., Tolvanen-Laakso, H., Sampson, T., and Viertiö-Oja, H. (2004). Time-frequency balanced spectral entropy as a measure of anesthetic drug effect in central nervous system during sevoflurane, propofol, and thiopental anesthesia. *Acta Anaesthesiologica Scandinavica*, 48(2) :145–153.
- van Noorden, L. P. (1977). Minimum differences of level and frequency for perceptual fission of tone sequences abab. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 61(4) :1041–1045.

- van Noorden, L. P. A. S. et al. (1975). *Temporal coherence in the perception of tone sequences*. PhD thesis.
- Van Rossum, G. et al. (2007). Python programming language. In *USENIX annual technical conference*, volume 41, page 36.
- Vanluchene, A. L., Vereecke, H., Thas, O., Mortier, E. P., Shafer, S. L., and Struys, M. M. (2004). Spectral entropy as an electroencephalographic measure of anesthetic drug effect : a comparison with bispectral index and processed midlatency auditory evoked response. *The Journal of the American Society of Anesthesiologists*, 101(1) :34–42.
- Varshavsky, R., Gottlieb, A., Linial, M., and Horn, D. (2006). Novel unsupervised feature filtering of biological data. *Bioinformatics*, 22(14) :e507–e513.
- Verdiere, K. (2019). *Approche en connectivité du monitoring d'état mental en contexte aéronautique : de l'opérateur unique aux coéquipiers*. PhD thesis.
- Verweij, P. J. and Van Houwelingen, H. C. (1994). Penalized likelihood in cox regression. *Statistics in medicine*, 13(23-24) :2427–2436.
- Vicente, R., Wibral, M., Lindner, M., and Pipa, G. (2011). Transfer entropy—a model-free measure of effective connectivity for the neurosciences. *Journal of computational neuroscience*, 30(1) :45–67.
- Wang, F., Wang, H., and Fu, R. (2018). Real-time ecg-based detection of fatigue driving using sample entropy. *Entropy*, 20(3) :196.
- Ward, A. (2004). *Attention : A neuropsychological approach*. Psychology Press.
- Watson, C. S. (2005). Some comments on informational masking. *Acta Acustica united with Acustica*, 91(3) :502–512.
- Watson, C. S. and Kelly, W. J. (1981). The role of stimulus uncertainty in the discrimination of auditory patterns. *Auditory and visual pattern recognition*, pages 37–59.
- Watson, C. S., Kelly, W. J., and Wroton, H. W. (1976). Factors in the discrimination of tonal patterns. ii. selective attention and learning under various levels of stimulus uncertainty. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 60(5) :1176–1186.
- Watson, C. S., Wroton, H. W., Kelly, W. J., and Benbassat, C. A. (1975). Factors in the discrimination of tonal patterns. i. component frequency, temporal position, and silent intervals. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 57(5) :1175–1185.
- Webb, T. W., Igelström, K. M., Schurger, A., and Graziano, M. S. (2016). Cortical networks involved in visual awareness independent of visual attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(48) :13923–13928.
- Wegel, R. and Lane, C. (1924). The auditory masking of one pure tone by another and its probable relation to the dynamics of the inner ear. *Physical review*, 23(2) :266.
- Wheale, J. L. (1981). The speed of response to synthesized voice messages. *British Journal of Audiology*, 15(3) :205–212.
- Wibral, M., Pampu, N., Priesemann, V., Siebenhühner, F., Seiwert, H., Lindner, M., Lizier, J. T., and Vicente, R. (2013). Measuring information-transfer delays. *PLoS ONE*, 8(2) :e55809.
- Wickens, C. D. and Hollands, J. G. (2000). Signal detection, information theory, and absolute judgment. *Engineering psychology and human performance*, 2 :24–73.
- Wickens, C. D., Rice, S., Keller, D., Hutchins, S., Hughes, J., and Clayton, K. (2009). False alerts in air traffic control conflict alerting system : Is there a “cry wolf” effect? *Human factors*, 51(4) :446–462.
- Wiegand, K. and Gutschalk, A. (2012). Correlates of perceptual awareness in human primary auditory cortex revealed by an informational masking experiment. *Neuroimage*, 61(1) :62–69.
- Wiegand, K., Heiland, S., Uhlig, C. H., Dykstra, A. R., and Gutschalk, A. (2018). Cortical networks for auditory detection with and without informational masking : task effects and implications for conscious perception. *Neuroimage*, 167 :178–190.
- Wienke, A. et al. (2003). Frailty models. *Max Planck Institute for Demographic Research, MPIDR Working Papers : No. WP-2003-32*.
- Williams, P. L. and Beer, R. D. (2011). Generalized measures of information transfer. *arXiv preprint arXiv :1102.1507*.

- Wilson, E. C., Melcher, J. R., Michey, C., Gutschalk, A., and Oxenham, A. J. (2007). Cortical fmri activation to sequences of tones alternating in frequency : relationship to perceived rate and streaming. *Journal of neurophysiology*, 97(3) :2230–2238.
- Windey, B. and Cleeremans, A. (2015). Consciousness as a graded and an all-or-none phenomenon : A conceptual analysis. *Consciousness and cognition*, 35 :185–191.
- Winkler, I., Kushnerenko, E., Horváth, J., Čeponienė, R., Fellman, V., Huotilainen, M., Näätänen, R., and Sussman, E. (2003). Newborn infants can organize the auditory world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(20) :11812–11815.
- Wood, N. L. and Cowan, N. (1995). The cocktail party phenomenon revisited : attention and memory in the classic selective listening procedure of cherry (1953). *Journal of Experimental Psychology : General*, 124(3) :243.
- Wu, J., Zhou, T., and Li, T. (2020). Detecting epileptic seizures in eeg signals with complementary ensemble empirical mode decomposition and extreme gradient boosting. *Entropy*, 22(2) :140.
- Wyart, V. and Tallon-Baudry, C. (2008). Neural dissociation between visual awareness and spatial attention. *Journal of Neuroscience*, 28(10) :2667–2679.
- Xiang, J., Simon, J., and Elhilali, M. (2010). Competing streams at the cocktail party : exploring the mechanisms of attention and temporal integration. *Journal of Neuroscience*, 30(36) :12084–12093.
- Yaron, I., Melloni, L., Pitts, M., and Mudrik, L. (2021). The consciousness theories studies (contrast) database : analyzing and comparing empirical studies of consciousness theories. *bioRxiv*.
- Yuan, Q., Zhou, W., Li, S., and Cai, D. (2011). Epileptic eeg classification based on extreme learning machine and nonlinear features. *Epilepsy research*, 96(1-2) :29–38.
- Yun, K., Park, H.-K., Kwon, D.-H., Kim, Y.-T., Cho, S.-N., Cho, H.-J., Peterson, B. S., and Jeong, J. (2012). Decreased cortical complexity in methamphetamine abusers. *Psychiatry Research : Neuroimaging*, 201(3) :226–232.
- Zatorre, R. J., Bouffard, M., and Belin, P. (2004). Sensitivity to auditory object features in human temporal neocortex. *Journal of Neuroscience*, 24(14) :3637–3642.
- Zhang, Y., Liang, J., Lin, Q., and Hu, Z. (2016). Exploiting complexity information for brain activation detection. *Plos one*, 11(4) :e0152418.
- Zhang, Y., Suga, N., and Yan, J. (1997). Corticofugal modulation of frequency processing in bat auditory system. *Nature*, 387(6636) :900–903.
- Zhang, Y., Wei, S., Long, Y., and Liu, C. (2015). Performance analysis of multiscale entropy for the assessment of eeg signal quality. *Journal of Electrical and Computer Engineering*, 2015.
- Zhu, G., Li, Y., Wen, P. P., Wang, S., and Xi, M. (2013). Epileptogenic focus detection in intracranial eeg based on delay permutation entropy. In *AIP conference proceedings*, volume 1559, pages 31–36. American Institute of Physics.
- Zurek, S., Grabowski, W., Kosmider, M., Jurga, S., Guzik, P., and Piskorski, J. (2018). Bootstrapping the empirical bounds on the variability of sample entropy in 24-hour eeg recordings for 1 hour segments. *Journal of Applied Mathematics and Computational Mechanics*, 17(2).



# Table des figures

1.1	Système Auditif Périphérique . . . . .	14
1.2	Organe cochléaire . . . . .	15
1.3	Cellules ciliées de l'organe cochléaire . . . . .	16
1.4	Formes et patterns d'excitations des filtres auditifs . . . . .	17
1.5	Voies auditives et cheminement de l'information auditive . . . . .	19
1.6	Intégration comportementale de l'information auditive . . . . .	20
1.7	Gyrus de Heschl . . . . .	21
1.8	Situation de Cocktail Party . . . . .	22
1.9	Paradigme de streaming auditif ABA . . . . .	23
1.10	Seuil masqué et masqueurs multi-tonalités à fréquence aléatoire . . . . .	25
1.11	Résultats typiques d'une expérimentation de masquage avec masqueur multi-tonalités . . . . .	26
1.12	Masqueurs à «salves» multiples similaires (MBS) et différentes (MDB) . . . . .	28
1.13	Différents thèmes de recherche sur la conscience et proposition sur la manière dont ils s'articulent . . . . .	31
1.14	Spectrogrammes de deux types de stimuli utilisés pour étudier l'analyse de la scène auditive . . . . .	38
1.15	Extraction de la forme d'onde ERP de l'EEG . . . . .	40
1.16	Corrélaturs neuraux ERPs de la conscience perceptive auditive dans le MI . . . . .	42
1.17	Formes d'ondes MEG évoquées en réponse à des tonalités détectées sous MI . . . . .	43
1.18	Interactions «bottom-up» et «top-down» sous MI . . . . .	45
1.19	Une partie de l'activité des corrélats neuraux de la conscience reflète l'intégration. . . . .	47
1.20	Tâche d'attention en fonction de la variation des paramètres du stimulus sous MI . . . . .	48
2.1	Diagrammes de Venn pour les mesures théoriques d'information . . . . .	57
2.2	Corrélation et information mutuelle pour échantillons d'une distribution bivariée . . . . .	57
2.3	Diagramme de causalité temporelle et entropie de transfert . . . . .	59
2.4	Expérience consciente et structure d'information intégrée . . . . .	67
2.5	Options de partitionnement d'un réseau . . . . .	70
2.6	Relation entre $\Phi$ et le décalage temporel $\tau$ . . . . .	72
2.7	Procédure d'estimation de patterns d'information intégrée issus de données ECoG . . . . .	73
3.1	Illustration graphique d'un stimulus de masquage informationnel . . . . .	81
3.2	Illustration graphique d'une table de vie . . . . .	83
3.3	Exemples de fonctions associées aux modèles de données de survie . . . . .	85
4.1	Représentations graphiques d'échantillon de stimuli auditifs . . . . .	93
4.2	Performances de détection $d'$ pour chaque bloc expérimental des trois expériences . . . . .	97
4.3	Indice de performance de détection $d'$ en fonction de l'incertitude du masqueur . . . . .	97
4.4	Fonctions de taux de risque $h(t)$ pour l'Expérience I . . . . .	98
4.5	Fonctions de taux de risque $h(t)$ pour l'Expérience II . . . . .	100
4.6	Fonctions de taux de risque $h(t)$ pour l'Expérience III . . . . .	102
4.7	Comparaison entre constantes de temps et entropie et densité spectro-temporelle . . . . .	105
4.8	Fonctions de taux de risque obtenues à partir du modèle d'accumulation de preuves . . . . .	106
5.1	Système EEG, positionnement 10-20 et agrégation des électrodes . . . . .	112
5.2	Illustration graphique d'un essai de stimulus et du design de segmentation des epochs . . . . .	113
5.3	Résultats comportementaux de l'étude EEG. . . . .	116
5.4	Indices de performance et fonctions de répartition de l'étude EEG. . . . .	117
5.5	Grandes moyennes comparées des ERPs (-200 :+500) ms pour B2 . . . . .	120
5.6	Grandes moyennes comparées des ERPs (-200 :+500) ms pour B1 . . . . .	121
5.7	Grandes moyennes comparées des ERP (-200 :+500) ms pour A1 . . . . .	122
5.8	Grandes moyennes comparées des ERP (-200 :+500) ms pour A2 . . . . .	123

5.9	Image plot des ERP hits/miss entre $-200 : +500$ ms pour B2, B1, A1 et A2 . . . . .	124
5.10	Formes d'ondes évoquées de l'ARN sur C5, F6 et F7 entre 50 et 350 ms . . . . .	128
5.11	Formes d'ondes évoquées de la P300 sur FCz, Cz, CPz et Pz entre 250 et 500 ms . . . . .	129
5.12	Valeurs des mesures d'entropie calculées pour chacun des clusters avant et après la détection/non-détection . . .	146
5.13	Valeurs des mesures d'entropie calculées pour les électrodes du cluster FC . . . . .	148
5.14	Valeurs des mesures d'entropie calculées pour les fenêtres temporelles dans le cluster FC . . . . .	151
5.15	Valeurs des mesures de complexité sur chaque cluster avant et après le report/non-report . . . . .	153
5.16	Valeurs des mesures de complexité calculées pour les électrodes du cluster FC . . . . .	156
5.17	Valeurs des mesures de complexité calculées sur le fenêtrage temporel pour le cluster FC . . . . .	160
5.18	Topographie des clusters et des liens significatifs pour Cov et Cor . . . . .	170
5.19	Topographie des clusters et des liens significatifs pour IM et TE . . . . .	171
5.20	Mesures d'information intégrée du cluster temporel pour la détection et la condition. . . . .	180
5.21	Évolution de la dynamique autour de la détection des mesures d'information intégrée pour le cluster temporel. .	181
5.22	Mesures d'information intégrée du cluster sagittal pour la détection et la condition. . . . .	185
5.23	Évolution de la dynamique autour de la détection des mesures d'information intégrée pour le cluster sagittal. . .	187

# Liste des tableaux

3.1	Table de l'ensemble des paramètres construisant les stimuli du protocole de masquage informationnel . . . . .	81
3.2	Table des valeurs d'incertitude du masqueur et correspondances avec les paramètres du masqueur . . . . .	82
4.1	Table des paramètres expérimentaux pour les trois Expériences de l'Étude 1 . . . . .	92
4.2	Table des valeurs d'incertitude du masqueur spécifiques aux trois expériences de l'Étude 1 . . . . .	94
4.3	Table des résultats comportementaux pour les temps et les performances de la détection de l'Étude 1 . . . . .	96
4.4	Table des moyennes marginales estimées pour les fonctions de taux de risque pour l'Expérience I . . . . .	99
4.5	Table des moyennes marginales estimées pour les fonctions de taux de risque pour l'Expérience II . . . . .	101
4.6	Table des moyennes marginales estimées pour les fonctions de taux de risque pour l'Expérience III . . . . .	103
4.7	Table des valeurs de densité spectro-temporelle du masqueur . . . . .	106
5.1	Table des résultats comportementaux pour les temps et les performances de la détection de l'Étude 2 EEG . . . . .	115
5.2	Table des résultats des analyses statistiques de l'ARN pour les électrodes C5, F6 et F7 . . . . .	127
5.3	Table des résultats des analyses statistiques de la P300 pour les électrodes FCz, Cz, CPz et Pz . . . . .	130
5.4	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures d'entropie . . . . .	147
5.5	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures d'entropie des électrodes du cluster FC . . . . .	149
5.6	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures d'entropie fenêtrées du cluster FC . . . . .	152
5.7	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures de complexité . . . . .	154
5.8	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures de complexité des électrodes du cluster FC . . . . .	157
5.9	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures de complexité fenêtrées du cluster FC . . . . .	159
5.10	Table des résultats des analyses statistiques des tests non-paramétriques par permutation de cluster . . . . .	172
5.11	Table des temps de calcul pour les différentes mesures d'informations intégrées. . . . .	179
5.12	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures de la TII du cluster temporal . . . . .	182
5.13	Table des résultats des analyses statistiques pour les mesures de la TII du cluster sagittal . . . . .	186