



**HAL**  
open science

# Effet de la stimulation rythmique audio-tactile sur les mouvements de coordination

Charlotte Roy

► **To cite this version:**

Charlotte Roy. Effet de la stimulation rythmique audio-tactile sur les mouvements de coordination. Médecine humaine et pathologie. Université Montpellier, 2017. Français. NNT : 2017MONT4001 . tel-01537963

**HAL Id: tel-01537963**

**<https://theses.hal.science/tel-01537963>**

Submitted on 13 Jun 2017

**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

Pour obtenir le grade de  
Docteur

Délivré par **l'université de Montpellier**

Préparée au sein de l'école doctorale Sciences du  
Mouvement Humain (ED 463)  
Et de l'unité de recherche EuroMov (EA 2991)

**Présentée par Charlotte ROY**

**Effet de la stimulation rythmique audio-  
tactile sur les mouvements de coordination**

**Soutenue le 24 Mars 2017 devant le jury composé de :**

Mm. Isabelle Siegler, Professeur, Université Paris-Sud 11	Rapporteur
M. Michel Guerraz, Professeur, Université Savoie Mont Blanc	Rapporteur
M. Bruno Mantel, MCF, Université Caen Normandie	Examineur
M. Daniele Schön, DR, INSERM, Aix-Marseille Université	Examineur
M. Julien Lagarde, MCF-HDR, Université de Montpellier	Directeur
M. Simone Dalla Bella, Professeur, Université de Montpellier	Co-Directeur



## Remerciements

En premier lieu je tiens à remercier Isabelle Siegler et Michel Guerraz pour avoir accepté de rapporter ce travail, ainsi que Daniele Schon et Bruno Mantel, pour avoir accepté de faire partie du jury.

Un immense merci à mes deux directeurs, chacun à votre manière vous m'avez faite grandir. Vos différences se sont révélées complémentaires, vous les avez mises au service de ma thèse et je vous en suis reconnaissante. Le chemin fut parfois sinueux, empli de doutes, mais j'y suis arrivée et vous y avez grandement contribué. Par ordre chronologique : Simone, vous avez été la porte d'entrée par laquelle j'ai découvert les Sciences du Mouvement Humain. Venant de psychologie un nouveau champ s'ouvrait à moi. Le challenge était immense sans toutefois être insurmontable. Merci d'avoir eu confiance en moi toutes ces années, merci pour votre soutien dans les moments difficiles et votre présence dans les moments heureux. Puis Julien, c'est aussi bien votre champ de recherche que votre passion et détermination qui m'ont conduite à vous proposer d'encadrer ma thèse. Cela faisait longtemps que je souhaitais travailler sur l'intégration multisensorielle et vous avez rendu ce souhait possible. Merci d'avoir su me pousser quand il a fallu et me rassurer quand j'en ai eu besoin. Merci de n'avoir rien lâché.

Je tenais à TE remercier aussi Benoit. Tu as su trouver le temps pour discuter avec moi. Merci d'avoir cru et de croire en moi, une jolie complicité s'est construite au fil de ces années.

Il me faut naturellement remercier tous les participants qui ont accepté, à renfort de bonbons et de gâteaux, de marcher des heures durant avec des vibrations sur les doigts et des métronomes dans les oreilles... Je peux vous le dire maintenant je me suis bien marrée, en vrai je travaille sur des souris ! Plus sérieusement, un immense merci, sans vous je n'aurais rien pu faire ! Un grand merci aussi aux étudiants que j'ai eu en cours qui m'ont permis de confirmer que j'étais à la bonne place. Ce sentiment si important d'être là où l'on doit être, aussi bien en tant que chercheuse qu'enseignante.

Déborah sans toi cette thèse aurait été tellement plus difficile à mener. T'as toutes les qualités d'une véritable amie. A la fois compréhensive et juste, c'est avec perspicacité et douceur que tu m'as soutenue. Tu m'as rattrapée les fois où je suis tombée et tu m'as poussée quand il a fallu que je m'envole ! Un immense merci !

Merci à Loïc, nos origines populaires nous auront liés à tout jamais. Ton humilité, ton humanité et ta sensibilité sont parfois brutalisées par ce monde mais j'ai confiance en toi papi grognon.

Merci à vous les gars Mathieu et Alex. Mathieu car je t'ai suivi de près, nous avons été compagnons de galères, bien que différents nous avons toujours su être présents l'un pour l'autre. On a tout misé sur 2017 je crois qu'on a bien fait !! Alex, t'es arrivé plus tard, mais un homme avec un bec ça ne passe pas inaperçu...

Merci à toi mon très cher et incroyable parrain, Yannick. Tu n'as jamais été là, t'es d'aucun soutien et tu me dois un nombre incalculable de bières... En vrai, et bien que je te connaisse, t'es un modèle!

Merci à toi mon camarguais, Vincent, merci d'avoir été présent même à distance. Je te promets...

Merci à tous les titulaires, doctorants, masters et post-doctorants que j'ai croisés durant ces années, la route a été longue et j'ai été heureuse d'avoir pu m'arrêter un moment avec chacun de vous, notamment Dobri pour ta différence et ton intelligence, Petra pour ta douceur, Thibaud pour ta joie de vivre, Sofiane pour ta mise à distance, Ludo pour Ton humour, Robin pour ton aide, Grégoire pour ton absence, Pierrick pour ta gentillesse, Alain pour ton professionnalisme, Stéphane pour ta présence, Reinoud pour ta confiance, et ceux que j'oublie...

Claire et Marie... Je serai éternellement reconnaissante au Trueman Staps d'avoir permis la plus belle rencontre de cette année difficile. Marie, que dire... tu es une amie, une épaule ! Ta douceur, ta gentillesse, ton incroyable compréhension m'ont permis d'apprendre à parfois faire autrement... Claire ta raison, ta rationalité et ton intelligence m'ont poussée dans mes retranchements. Tu m'as toujours faite beaucoup rire car très différente de moi. Votre présence et votre générosité auront été un point d'ancrage tout au long de ces

années. Merci à toutes les deux et à toi Chris (non je ne mettrai pas de smileys) pour tous ces bons repas et surtout pour ces fous rires !

Emilie et Maeva, mes colloqs que j'aime, vous êtes dans ma vie depuis longtemps maintenant, merci d'y être encore !!! Maeva, la dernière punk qui sous ses airs de froide princesse est d'une douceur et d'une humanité sans égale. Emilie tu es tellement incroyable, une gentillesse et une présence qui me surprendront toujours. Mémé Flamby, merci de m'avoir nourrie durant mes derniers mois de rédaction ! Vous serez pour toujours dans mon cœur (...que je t'aimerai toujours à l'infini.. youpi !)

Merci à toi aussi Marine, comment te dire... tu as été le soleil de mes nuits ! Ta joie de vivre, ton humour et ta gentillesse auront été le point culminant de mes week-ends, et pas que... Dans cette période de thèse tu as été tellement importante !

Merci à toi Roman, tu es l'une des plus belles personnes que j'ai rencontrée. Je t'admire.

Merci à toi aussi Jérôme, tu es l'unique raison de tous ces moments où j'ai dû répondre « J'peux pas, j'ai danse ». Ton exigence et ta passion m'ont aidée, tous ces cours ont été d'un soutien inimaginable. Il est souvent plus facile d'exprimer en dansant ce que l'on est, merci pour ça. Merci aussi aux copines/copains de la danse !

Merci Laure pour toutes nos discussions concernant parfois la/ma recherche, et plus souvent sur le reste... Ton amitié, ton soutien et ta confiance en moi m'ont aidée. Merci d'être aussi talentueuse qu'exigeante.

Maud ma très chère Maud, c'est toi qui tient les comptes mais il me semble qu'on fête nos 24 ans ! Tu es probablement plus comme une sœur que tout autre chose. Merci pour ces dernières années, les changements de vie en ont été le point d'orgue, on a su rester et l'on restera les mêmes l'une pour l'autre. Il y a des choses immuables qui sont une force, tu es l'une d'elles.

Merci à toute ma famille qui a su accepter et comprendre mes absences de ces dernières années. Merci pour votre soutien et vos attentions. Mamie, un immense merci.

Anthony, tu es sûrement la personne qui compte le plus pour moi, ce n'est pas souvent que j'ai l'occasion de te le dire alors j'en profite, merci d'être mon grand frère. Merci à toi chère belle sœur Anaïs ta présence a été importante! Merci à toi petit frère, Simon, quand dans tes

yeux je vois des étoiles simplement car ta grande sœur fait une thèse, tous mes efforts prennent un sens différents.

Papa comment te remercier, les mots sont parfois vides dans ces moments là. Tu as été là durant toutes ces années tu m'as vu douter, tu m'as vu me battre et tu as toujours été confiant. Avec calme et sérénité tu as su me conduire dehors, merci. Merci à vous aussi Sophie, Diego et Martha vous avez contribué à tous ces bons moments passés loin de ma thèse.

Et enfin à toi maman, je ne veux pas simplement te remercier je te dédie ma thèse. Merci d'avoir cru en moi quand je n'y croyais plus, merci de n'avoir jamais douté, merci pour ton indéfectible soutien, merci d'être ce que tu es. Il est rare que je sois fière de moi, je le suis aujourd'hui et c'est en partie à toi que je le dois...

Charlotte

*« There is only one corner of the universe  
you can be certain of improving  
and that's your own self »*

Aldous Huxley

# Table des matières

<b>INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>1</b>
<b>CHAPITRE 1 : L'INTEGRATION MULTISENSORIELLE</b>	<b>5</b>
<b>1.1. FUSION MULTISENSORIELLE : COMBINAISON ET INTEGRATION</b>	<b>6</b>
<b>1.2. LE CERVEAU MULTISENSORIEL</b>	<b>8</b>
<b>1.3. LES TROIS PRINCIPES DE L'INTEGRATION MULTISENSORIELLE</b>	<b>9</b>
<b>1.4. INTEGRATION MULTISENSORIELLE : DEFINITIONS ET CONSEQUENCES</b>	<b>11</b>
<b>CHAPITRE 2: LE PRINCIPE TEMPOREL</b>	<b>16</b>
<b>2.1. MESURE DES DIFFERENCES TEMPORELLES : LES DIFFERENTES TACHES</b>	<b>17</b>
<b>2.1.1. LES TACHES DE DISCRIMINATION TEMPORELLE</b>	<b>18</b>
<b>2.1.2. LES TACHES DE DETECTION</b>	<b>20</b>
<b>2.2. CARACTERISTIQUES TEMPORELLES DES MODALITES AUDITIVES ET TACTILES</b>	<b>21</b>
<b>2.2.1. DELAIS PHYSIQUES ET PHYSIOLOGIQUES ENTRE LES MODALITES AUDITIVES ET TACTILES</b>	<b>22</b>
<b>2.2.2. CONSEQUENCES COMPORTEMENTALES DES DELAIS</b>	<b>22</b>
<b>2.3. SYNCHRONIE PHYSIOLOGIQUE ET FENETRE D'INTEGRATION TEMPORELLE</b>	<b>24</b>
<b>2.3.1. HYPOTHESE DE SYNCHRONIE PHYSIOLOGIQUE</b>	<b>24</b>
<b>2.3.2. LA FENETRE D'INTEGRATION TEMPORELLE</b>	<b>28</b>
<b>2.3.2.1. LE PRINCIPE DE LA FENETRE D'INTEGRATION TEMPORELLE</b>	<b>28</b>
<b>2.3.2.2. LES FACTEURS QUI INFLUENCENT LA FENETRE D'INTEGRATION TEMPORELLE</b>	<b>30</b>
<b>2.3.2.2.1. LA TACHE</b>	<b>30</b>
<b>2.3.2.2.2. LA LOCALISATION</b>	<b>32</b>
<b>2.3.2.2.3. ADAPTATION ET RECALIBRATION TEMPORELLE</b>	<b>33</b>
<b>2.3.2.3. LES MECANISMES EXPLICATIFS DE LA FENETRE D'INTEGRATION</b>	<b>34</b>



**CHAPITRE 3: INTEGRATION MULTISENSORIELLE & SYNCHRONISATION SENSORIMOTRICE** **41**

---

<b>3.1. SYNCHRONISATION ET COORDINATION SENSORIMOTRICE</b>	<b>42</b>
<b>3.1.1. LES DIFFERENTES TACHES</b>	<b>42</b>
<b>3.1.2. LES DIFFERENTES VARIABLES</b>	<b>45</b>
<b>3.1.3. COMPORTEMENTS RYTHMIQUES ET CONCEPT DE STABILITE</b>	<b>50</b>
<b>3.1.4. L'ASYNCHRONIE MOYENNE</b>	<b>52</b>
<b>3.1.5. DOMINANCE AUDITIVE ET SYNCHRONISATION SENSORIMOTRICE</b>	<b>53</b>
<b>3.2. SPECIFICITE SENSORIELLE ET PAIRE AUDIO-TACTILE</b>	<b>56</b>
<b>3.2.1. SPECIFICITE(S) SENSORIELLE(S)</b>	<b>56</b>
<b>3.2.2. UNE PARTICULARITE AUDIO-TACTILE</b>	<b>59</b>
<b>3.3. INTEGRATION MULTISENSORIELLE ET SYSTEME SENSORIMOTEUR</b>	<b>61</b>
<b>3.3.1. LES PARAMETRES DU MOUVEMENT</b>	<b>61</b>
<b>3.3.1.1. INFLUENCE DU MOUVEMENT SUR L'INTEGRATION MULTISENSORIELLE</b>	<b>61</b>
<b>3.3.1.2. LES RYTHMES ENDOGENES</b>	<b>62</b>
<b>3.3.2. UN BENEFICE MULTISENSORIEL QUI N'EST PAS SYSTEMATIQUE</b>	<b>64</b>
<b>3.3.3. INTEGRATION MULTISENSORIELLE ET TYPE DE MOUVEMENT</b>	<b>68</b>
<b>3.3.4. GENERALISATION DES EFFETS D'INTEGRATION MULTISENSORIELLE</b>	<b>69</b>

**PROBLEMATIQUE : DETERMINANTS DE L'INTEGRATION MULTISENSORIELLE SUR LE MOUVEMENT EN COURS** **73**

---

**CHAPITRE 4 : EFFET DU PRINCIPE DE COHERENCE TEMPORELLE SUR LA COORDINATION BIMANUELLE** **77**

---

<b>4.1. SYNCHRONIE TEMPORELLE ET MECANISMES ASSOCIES</b>	<b>78</b>
<b>4.2. GENERALISATION ET EFFET DE DOMINANCE AUDITIVE</b>	<b>116</b>

<b>CHAPITRE 5 : MARCHER AU PAS D'UN METRONOME AUDIO-TACTILE</b>	<b>118</b>
5.1. MECANISMES TEMPORELS ET BENEFICE MULTISENSORIEL	119
5.2. GENERALISATION A LA MARCHE ET BENEFICE	152
<b>CHAPITRE 6 : LES AVANTAGES D'UNE PERFORMANCE VARIABLE : RYTHME DE MARCHE ET INTEGRATION MULTISENSORIELLE</b>	<b>153</b>
6.1. RYTHME ENDOGENE DE MARCHE ET INTEGRATION AUDIO-TACTILE	154
6.2. AVANTAGE D'UNE PERFORMANCE VARIABLE	165
<b>CHAPITRE 7 : DISCUSSION GENERALE</b>	<b>167</b>
7.1. GENERALISATION DES EFFETS D'INTEGRATION MULTISENSORIELLE AUX COMPORTEMENTS RYTHMIQUES	170
7.1.1. EXTENSION DU PRINCIPE DE COHERENCE TEMPORELLE ET MECANISMES ASSOCIES	170
7.1.1.1. FENETRE D'INTEGRATION TEMPORELLE	170
7.1.1.2. HYPOTHESE DE SYNCHRONIE PHYSIOLOGIQUE	174
7.1.2. BENEFICE MULTISENSORIEL	177
7.1.3. DOMINANCE AUDITIVE ET PAIRE AUDIO-TACTILE	180
7.1.4. MODELES ET INTEGRATION MULTISENSORIELLE	180
7.2. QUAND NECESSITE FAIT LOI	184
7.2.1. HYPOTHESE DE COMPENSATION SENSORIMOTRICE	185
7.2.2. PERSPECTIVES : VIEILLISSEMENT ET REEDUCATION CLINIQUE	189
<b>CONCLUSION</b>	<b>191</b>
<b>REFERENCES</b>	<b>193</b>

# **Introduction Générale**

“Viens danser!”, cette injonction vous est probablement familière. S’il est relativement aisé de battre un rythme sur un coin de table, danser avec grâce et esthétisme sur la piste est définitivement plus complexe. Quelque soit le niveau d’expertise, la danse nécessite des capacités d’adaptation rapides et continues aux informations venant de l’environnement lorsque les corps sont en mouvement. Ces informations accessibles par nos différents sens sont utilisées pour produire et réguler les mouvements de nos corps. Dans la danse le contact de la main et du corps de notre partenaire prescrit nos propres déplacements et notre vision de l’espace prévient les collisions avec les autres danseurs. Par ailleurs, la perception de la position de notre corps nous évite les chutes, stabilisant à chaque instant les nombreux déséquilibres inhérents aux mouvements dansés. Enfin, la musique précise ralentissements et accélérations, pauses et reprises et ce référentiel commun permet d’unifier deux corps en un seul mouvement.

Notre capacité à intégrer différentes entrées sensorielles, i.e. intégration multisensorielle, est essentielle, notamment car les réponses, neuronales et comportementales, à une stimulation venant de plusieurs modalités, sont supérieures aux réponses à une stimulation venant d’une seule modalité, i.e. bénéfice multisensoriel. La majorité des études disponibles s’est intéressée aux capacités de discrimination temporelle et de détection aux stimuli multimodaux. Ces comportements impliquent respectivement, un jugement subjectif des propriétés temporelles des stimuli et un mouvement unique en réponse à ces stimuli. A contrario, les capacités d’intégration multisensorielle lors du mouvement en cours ont été très peu étudiées. Parmi la multitude de nos comportements, les mouvements rythmiques sont impliqués dans la plupart de nos activités quotidiennes, à commencer par la marche. L’intégration multisensorielle lors de mouvements en cours est le résultat d’un couplage entre la perception et l’action. Dans ce contexte, la perception est alors définie comme la fonction qui permet à un comportement répété dans le temps de s’adapter à l’environnement. Ce couplage perception-action est assuré au niveau cérébral par le système sensorimoteur.

L’objectif principal de cette thèse est de mieux comprendre les effets de l’intégration multisensorielle sur le mouvement en cours et plus particulièrement sur les comportements rythmiques. Pour ce faire, nous étudierons les effets des paramètres qui déterminent

l'intégration multisensorielle sur les comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous testerons principalement le principe de cohérence temporelle entre les modalités auditives et tactiles. Nous examinerons les effets de la cohérence temporelle et ses mécanismes associés sur la coordination entre les mains et sur la marche. Par ailleurs, nous étudierons l'effet des caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur, i.e. stabilité intrinsèque de la marche, sur l'intégration multisensorielle.

Parce qu'Albert Camus nous a enseigné que mal nommer les choses, c'est ajouter au malheur du monde, le premier chapitre sera consacré à l'introduction des concepts clés de l'intégration multisensorielle. Nous soulignerons l'importance du bénéfice multisensoriel. Nous définirons également les trois principes fondamentaux de l'intégration : les principes de cohérence temporelle et spatiale et le principe d'efficacité inverse. Dans un deuxième chapitre, nous nous intéresserons à l'un des principes essentiels de ce travail, à savoir le principe cohérence temporelle. Ce dernier spécifie la nécessaire synchronie temporelle des stimuli multimodaux afin qu'ils soient identifiés comme venant d'une source unique. Nous détaillerons la difficulté liée à la synchronie temporelle entre les modalités auditives et tactiles et présenterons les moyens d'y remédier : hypothèse de synchronie physiologique et fenêtre d'intégration temporelle. Nous remarquerons qu'aucune étude n'a jusqu'ici testé ces effets sur des comportements rythmiques. Enfin, dans le troisième chapitre, nous présenterons les tâches de synchronisation sensorimotrice et discuterons des particularités des modalités auditives et tactiles. Nous soulignerons l'absence de consensus des résultats expérimentaux concernant l'effet d'intégration multisensorielle pour ces tâches et remarquerons que l'effet de bénéfice multisensoriel sur les comportements rythmiques n'est pas systématique.

Les chapitres 4 et 5 auront pour objectif de généraliser aux comportements de synchronisation sensorimotrice les effets du principe de cohérence temporelle et des mécanismes associés. Nous étudierons ainsi les effets de la synchronie physiologique, de la fenêtre d'intégration temporelle et de la recalibration temporelle. Nous testerons dans le chapitre 4 la faisabilité de l'approche dans une tâche relativement simple de coordination bimanuelle. Puis dans le chapitre 5 la méthodologie établie sera appliquée à une activité écologique fondamentale, la marche. L'objectif du chapitre 6 sera d'évaluer l'effet de la

stabilité intrinsèque de la marche sur l'intégration multisensorielle. Nous testerons les effets d'intégration audio-tactile en cadence de marche préférée, i.e. endogène, et ralentie, i.e. non-endogène. Nous ajouterons aussi différentes conditions d'intervalles temporels entre les modalités.

Les états de l'art des expériences des chapitres 4, 5 et 6 correspondent à trois articles scientifiques, cela impliquera certaines redondances avec les 3 premiers chapitres introductifs de cette thèse. Nous indiquerons ces redondances tout au long des chapitres introductifs ainsi que lors de la présentation des articles.

Enfin dans le chapitre 7 nous ferons la synthèse des résultats obtenus à partir des trois études expérimentales et nous discuterons des contributions de cette thèse. Nos résultats permettront pour la première fois de généraliser les effets du principe de cohérence temporelle et mécanismes associés aux comportements sensorimoteurs rythmiques. Ils révéleront également l'importance de la stabilité intrinsèque de la marche qui détermine l'apparition du bénéfice multisensoriel sur la variable de marche. Nous soulignerons ainsi l'utilisation adaptée des informations multisensorielles par le système sensorimoteur qui compense la diminution de stabilité intrinsèque de la marche par une plus grande et/ou meilleure utilisation des informations externes.

## **Chapitre 1 : L'intégration multisensorielle**

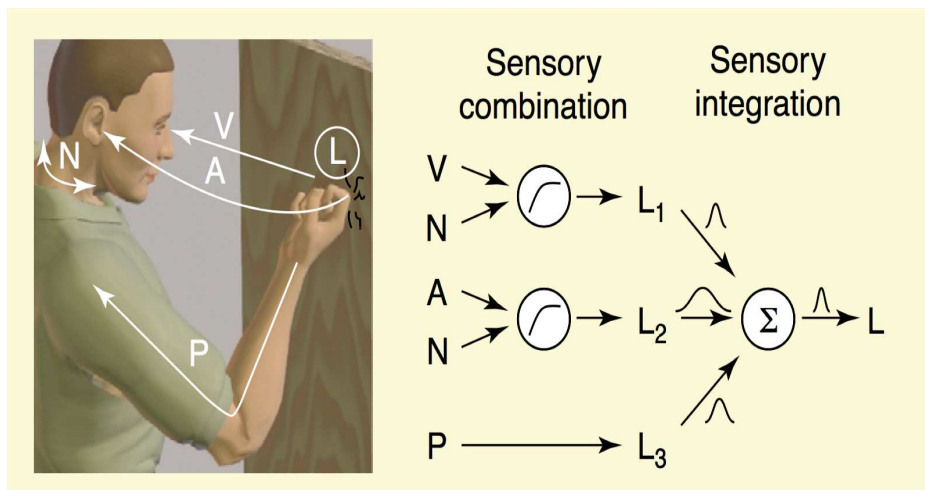
## 1.1. Fusion multisensorielle : Combinaison et Intégration

Nous définirons l'information, comme une estimation des propriétés de l'environnement recueillie par nos sens, l'estimation incluant les invariants et les perturbations de ces propriétés (définition inspirée de celle de Gibson, 1986). D'autre part, nous utiliserons tout au long de cette thèse le terme d'intégration multisensorielle. Nous définirons, brièvement pour l'instant, l'intégration multisensorielle comme les processus qui permettent d'intégrer différents signaux sensoriels redondants. Nous mettrons l'accent sur les conséquences comportementales de ces processus multisensoriels sans approfondir la question des mécanismes explicatifs. Nous allons ainsi les présenter de manière succincte et nous concentrerons uniquement sur les définitions de Ernst et Bühlhoff (2004).

L'intégration multisensorielle correspond à ce que nomment Ernst et Bühlhoff (2004) la fusion multisensorielle. Dans leurs définitions, la fusion des différents sens inclut deux étapes : la combinaison et l'intégration sensorielle. Lorsqu'un individu tape à une porte avec sa main, plusieurs informations sensorielles lui permettent d'estimer la localisation de son action sur la porte (voir Figure 1). De manière illustrative et non exhaustive, les auteurs identifient trois informations, perçues soit de manière auditive (A), soit visuelle (V), soit proprioceptive (P). Afin d'intégrer ces trois informations de localisation (L), une étape préliminaire de combinaison sensorielle permet de transformer ces trois signaux dans un même système de coordonnées et d'unités. Pour ce faire, les signaux visuels et auditifs doivent être combinés avec les signaux des afférences proprioceptives des muscles du cou (N). Afin de faciliter la compréhension, les auteurs n'utilisent que les afférences des muscles du cou et laissent de côté celles des muscles des yeux notamment. Cette étape permet de transformer ces signaux dans un même système de coordonnées centré sur le corps. Une fois combinés, les trois signaux ( $L_1$ ,  $L_2$ ,  $L_3$ ) sont intégrés pour former une perception cohérente et stable de la localisation du contact. Ainsi la combinaison sensorielle décrit les interactions entre les signaux sensoriels qui ne sont pas redondants. Les modalités peuvent ne pas partager les mêmes unités, ni les mêmes systèmes de coordonnées ou encore renseigner des aspects complémentaires d'une même propriété de l'environnement, qu'il s'agisse d'un objet ou d'un événement. L'intégration sensorielle, quant à elle, décrit les



interactions entre des signaux sensoriels redondants. Pour être intégrées les estimations sensorielles doivent partager les mêmes unités, les mêmes systèmes de coordonnées et renseigner un même aspect d'une propriété de l'environnement. La notion d'estimation sensorielle n'est pour l'instant pas utile à la compréhension, néanmoins nous l'expliquerons quand nous présenterons le modèle utilisé par Ernst et Bühlhoff (chapitre 3, sous-section 3.2.1.). A titre d'information, nous remarquerons que l'interaction entre les signaux sensoriels concernant aussi bien la combinaison que l'intégration, n'est pas explicitement représentée dans la Figure 1.



**Figure 1** (reproduit de Ernst et Bühlhoff, 2004). Distinction entre combinaison et intégration sensorielle. Illustration de l'estimation de la localisation (L). Voir détail dans le texte.

Nous allons maintenant décrire et étudier les effets de l'intégration multisensorielle au niveau cérébral et comportemental.

## 1.2. Le cerveau multisensoriel

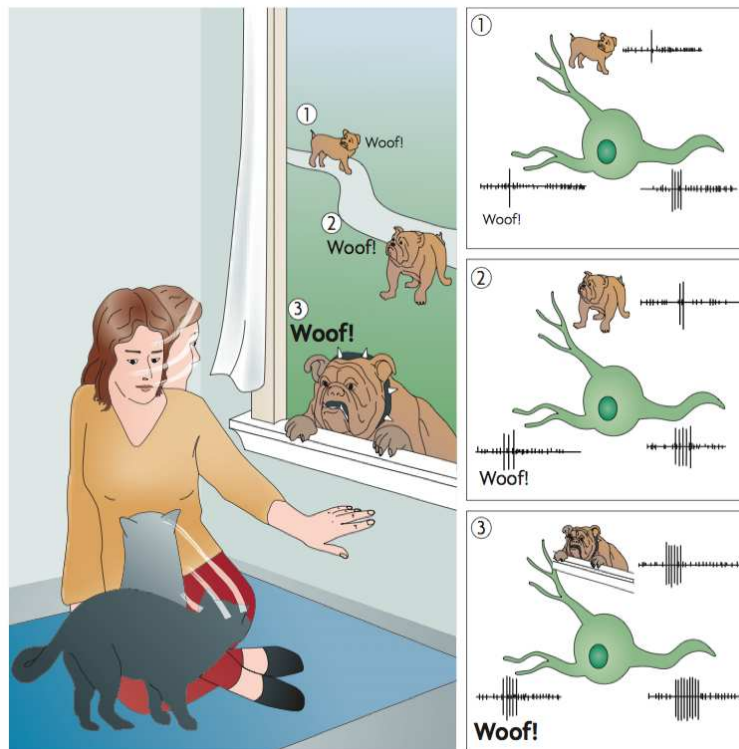
Historiquement, les aires multisensorielles sont définies par comparaison avec les aires unisensorielles, comme le cortex visuel et le cortex auditif qui sont des zones typiquement unisensorielles. Néanmoins, depuis un peu plus d'une dizaine d'années, la pertinence de ces régions unisensorielles est largement contestée. En effet, de plus en plus d'études observent de l'activité multisensorielle dans des zones jusque là définies comme unisensorielles, notamment au niveau du cortex auditif (Bizley, Nodal, Bajo, Nelken, & King, 2007; Lakatos, Chen, O'Connell, Mills, & Schroeder, 2007). Certaines études en neurophysiologie animale rapportent par exemple, l'implication du cortex auditif en réponse à des stimuli audio-tactiles (Kayser, Petkov, Augath, & Logothetis, 2005; Lakatos et al., 2007). Chez l'homme, à titre d'exemple, Ghazanfar et Schroeder (2006) montrent un traitement des signaux tactiles au niveau des cortex auditifs et visuels, et vice versa. Ces données expérimentales sont majeures car elles remettent en question la conception classique du processus multisensoriel. Celui-ci était conçu ainsi : les stimuli arrivent aux organes sensoriels (i.e., yeux, oreilles, peaux) qui les transforment en signaux physiologiques. Ces signaux sont acheminés jusqu'à leurs aires de traitement privilégiées, typiquement un signal visuel va au cortex visuel. Puis, dans un second temps, les aires multisensorielles fusionnent les signaux unisensoriels. Si les signaux multisensoriels sont traités par des zones unisensorielles, il faut alors reconsidérer le traitement neuronal en termes unisensoriels. Finalement, le processus multisensoriel ne se fait pas de manière indépendante mais tous les signaux sensoriels sont fusionnés directement sans être traités séparément. Peut-être l'étape unisensorielle n'est elle plus nécessaire dans le processus de traitement des signaux sensoriels. Stein et Stanford (2008) posent ainsi la question de l'utilité du concept de cortex unisensoriel. Ces questions font encore débat aujourd'hui.

Au niveau du neurone individuel, les premières études neurophysiologiques (Stein & Meredith, 1993) s'intéressant aux processus multisensoriels ont permis de mettre à jour certaines propriétés de l'intégration multisensorielle. Nous allons maintenant nous intéresser à la description neuro-anatomique de ces propriétés.

### 1.3. Les trois principes de l'intégration multisensorielle

Les trois principes fondamentaux de l'intégration multisensorielle ont été décrits au niveau du neurone individuel du chat dans le collicule supérieur, zone du cerveau particulièrement fournie en neurones multisensoriels (Alais, Newell, & Mamassian, 2010; Meredith, Nemitz, & Stein, 1987; Meredith & Stein, 1986; Stein & Meredith, 1993).

- 1) Le principe temporel peut se résumer en une phrase simple : les stimuli multimodaux doivent être présentés en même temps pour être considérés comme venant d'une seule et unique source, objet ou évènement. Nous le décrivons en détail dans le chapitre 2.
- 2) Le principe spatial prédit une réponse maximale d'un neurone multisensoriel à un stimulus multimodal s'il y a une similitude spatiale entre ses composantes unimodales (Meredith & Stein, 1986, 1996). Un neurone multisensoriel possède différents champs récepteurs associés chacun à l'une des modalités sensorielles à laquelle il répond. La réponse neuronale est sensible à l'alignement de ces champs récepteurs unimodaux et est maximale dans le cas où ceux-ci se superposent complètement. A l'inverse, un décalage exprimant une disparité spatiale peut conduire à une diminution de la réponse neuronale. Une région d'inhibition en bordure des ces champs récepteurs serait responsable des diminutions des réponses multisensorielles par un processus de suppression de la possible excitation fournie par l'un des signaux sensoriels.
- 3) Le principe d'efficacité inverse spécifie une relation entre l'amélioration globale de la réponse multimodale et les intensités des stimuli unimodaux (Stein & Meredith, 1993). L'amélioration multisensorielle est inversement proportionnelle aux intensités des stimuli unimodaux : plus l'efficacité, c'est-à-dire l'intensité des signaux, est importante, plus le gain est faible. De manière intuitive, ce principe est aisé à comprendre : si toute l'information est donnée de manière non ambiguë et complète par une seule modalité sensorielle, l'ajout d'information par une autre modalité sera alors limité (voir Figure 2).



**Figure 2** (reproduit de Stein & Stanford, 2008). L'intégration multisensorielle aide la détection et accélère les réponses. Une femme et un chat détectent l'arrivée d'un chien à partir de leurs sens visuels et auditifs. Quand ces stimuli sont faibles, i.e. quand le chien est loin, le calcul neuronal impliqué dans cette interaction est super-additif, à savoir la réponse multisensorielle dépasse la réponse unisensorielle la plus forte mais dépasse aussi la somme des réponses unisensorielles (partie supérieure). A mesure que le chien se rapproche, les modalités unisensorielles deviennent plus fortes, et la réponse multisensorielle devient proportionnellement plus petite. Le calcul devient alors additif (partie centrale) puis sous-additif (partie inférieure). Pour autant, les calculs additifs et sous-additifs produisent des réponses qui dépassent la réponse unisensorielle la plus forte mais les améliorations sont proportionnellement moindres comparées à la situation super-additive. Chaque amélioration augmente la probabilité d'orientation de la tête, mais les bénéfices de l'intégration multisensorielle sont proportionnellement meilleurs quand les stimuli sont faibles.

Ces trois principes décrits comme des propriétés du neurone multisensoriel sont nécessaires à l'intégration multisensorielle. Nous allons maintenant nous intéresser plus en détail aux effets de cette intégration multisensorielle sur les comportements.

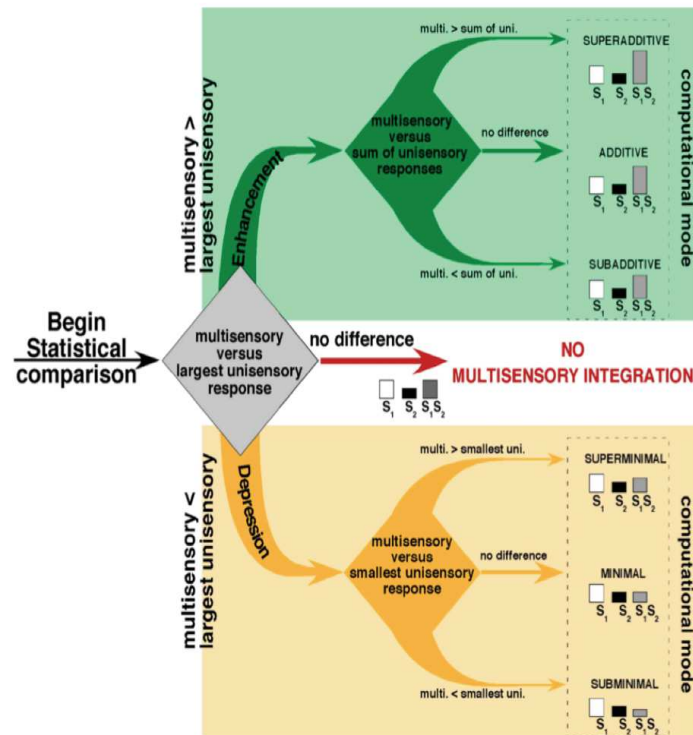
## 1.4. Intégration multisensorielle : définitions et conséquences

Avant de décrire les effets de cette intégration sur les comportements, nous allons définir les termes utilisés. Tout d'abord, nous distinguerons le stimulus du signal : par exemple les bips auditifs présentés aux participants sont des stimuli qui doivent être transformés en signaux physiologiques pour être traités au niveau cérébral (i.e. transduction). Ainsi le stimulus est un événement environnemental externe stimulant les organes des sens, ces organes transforment le stimulus en signal physiologique pour qu'il soit traité au niveau cérébral. D'autre part, nous distinguerons multimodal de multisensoriel. Ce terme multimodal fait référence aux stimuli, alors que multisensoriel fait référence au processus, c'est-à-dire à l'intégration multisensorielle (Stein & Stanford, 2008). Ainsi les stimuli multimodaux correspondent à des stimuli qui viennent de deux ou plusieurs modalités sensorielles différentes, et les processus multisensoriels correspondent à l'intégration de ces stimuli.

Ces points sémantiques précisés, nous allons maintenant définir l'intégration multisensorielle avec les mots de Stein et Stanford (2008): "Le processus neuronal qui est impliqué dans la synthèse d'information venant de stimuli multimodaux [...] Au niveau du neurone individuel, l'intégration multisensorielle est définie opérationnellement comme une différence statistiquement significative entre le nombre de décharges évoquées par une combinaison multimodale de stimuli et le nombre évoqué par le plus efficace de ces stimuli individuels" (p. 255). Dans cette définition, l'intégration multisensorielle correspond alors soit à une amélioration soit à une diminution. Opérationnellement, Stein et Stanford (2008), mesurent l'intégration multisensorielle grâce aux différences statistiques entre les réponses multimodales et unimodales, et c'est seulement l'absence de différence statistique qui correspond à une absence d'intégration, comme indiqué dans le Figure 3 (d'après Stein, Stanford, Ramachandran, Perrault Jr, & Rowland, 2009). Nous nous intéresserons principalement à l'effet bénéfique de l'intégration multisensorielle. Néanmoins, la diminution sensorielle est elle aussi fonctionnelle. En effet, ne pas intégrer tous les signaux sensoriels permet de distinguer les événements les uns des autres.

Revenons au bénéfice multisensoriel : l'intérêt suscité par l'étude de l'intégration multisensorielle tient en partie au bénéfice qu'elle entraîne sur les comportements (Ernst & Bühlhoff, 2004; Stein & Meredith, 1993; Stein & Stanford, 2008). En effet, une réponse à une stimulation venant de plusieurs modalités est supérieure à la réponse à une stimulation venant d'une seule modalité.

Cet effet bénéfique a été montré : 1) *au niveau neurophysiologique*, de la mesure de l'activité de régions cérébrales chez l'homme (Beauchamp, 2005) à celle du neurone individuel chez l'animal (Stein & Meredith, 1993; Rowland, Quessy, Stanford, & Stein, 2007), 2) *au niveau comportemental*, du nombre de détection (Wilson, Reed, & Braida, 2010; Wilson, Reed, & Braida, 2009) à la vitesse de réaction motrice (Diederich & Colonius, 2004; Hughes, Reuter-Lorenz, Nozawa, & Fendrich, 1994; Murray et al., 2005) ; ainsi 3) qu'au niveau de *fonctions cognitives* plus élaborées, telles que la compréhension de la parole (Schroeder, Lakatos, Kajikawa, Partan, & Puce, 2008) ou encore les processus d'apprentissage (Shams & Seitz, 2008).



**Figure 3** (reproduit de de Stein et al. 2009). Schéma de la méthode de calcul utilisée pour identifier et évaluer l'intégration multisensorielle. De gauche à droite : en premier, la moyenne de l'amplitude de réponse multisensorielle est comparée à la plus grande moyenne des réponses unisensorielles (losange gris). Si la réponse multisensorielle est significativement plus grande cela indique une amélioration multisensorielle (partie supérieure verte du schéma). Si la réponse multisensorielle est significativement plus petite cela indique une diminution multisensorielle (partie inférieure jaune du schéma). Dans le cas d'une amélioration, une réponse subadditive, additive ou superadditive sera considérée selon que l'amplitude de la réponse au stimulus multimodal est respectivement inférieure, égale ou supérieure à la somme des amplitudes des réponses aux stimuli unimodaux correspondants. Les diagrammes en bâtons (sur la droite de la Figure, blanc, noir, gris) fournissent des exemples d'amplitudes de réponses évoquées par des stimuli multimodaux présentés individuellement ( $S_1$ ,  $S_2$ ) et ensemble ( $S_1S_2$ ). Dans le cas d'une diminution, une réponse subminimale, minimale et superminimale sera identifiée selon que l'amplitude de la réponse au stimulus multimodal est respectivement inférieure, égale ou supérieure à la plus faible des amplitudes des réponses aux stimuli unimodaux correspondants. Les diagrammes en bâton de cette partie inférieure suivent les mêmes conventions que ceux au dessus.

Cette première partie nous aura permis d'introduire les concepts clés des processus multisensoriels. Nous avons dans un premier temps, présenté les différentes étapes de la fusion multisensorielle en distinguant l'étape de combinaison de celle d'intégration. Puis nous avons décrit les aires cérébrales impliquées lors de l'intégration multisensorielle et présenté les trois principes fondamentaux au niveau du neurone individuel : principes de cohérence temporelle et spatiale et principe d'efficacité inverse. Le respect de ces principes permet aux stimuli multimodaux d'être intégrés. Cette intégration a des conséquences aussi bien au niveau cérébral que comportemental. Parmi les effets observés, nous avons souligné l'importance du bénéfice multisensoriel.

Nous allons maintenant approfondir l'étude du principe de cohérence temporelle de l'intégration multisensorielle. L'objectif général de cette thèse est d'étudier les effets des déterminants de l'intégration multisensorielle sur les comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous avons choisi de nous intéresser au principe de cohérence temporelle et aux mécanismes qui y sont associés. Dans ce prochain chapitre, nous décrirons ce principe et ses mécanismes et noterons que ceux-ci ont été largement, si ce n'est exclusivement, étudiés lors de comportements de discrimination ou de détection.



### **Résumé du chapitre 1**

Ce premier chapitre nous aura permis d'introduire les concepts clés des processus multisensoriels. Nous avons décrit les aires cérébrales impliquées lors de l'intégration multisensorielle et présenté les trois principes fondamentaux au niveau du neurone individuel : principes de cohérence temporelle et spatiale et principe d'efficacité inverse.

Une fois ces principes respectés, les effets d'intégration multisensorielle influencent nos comportements. Parmi les effets observés, nous avons souligné l'importance du bénéfice multisensoriel.

## **Chapitre 2: Le principe temporel**

Dans ce deuxième chapitre, nous allons définir le principe de cohérence temporelle et décrire ses conséquences comportementales. Le principe temporel requiert la synchronie temporelle des stimuli multimodaux pour qu'ils soient considérés comme venant d'une seule et unique source. Dans un premier temps, nous décrivons les tâches permettant de mesurer les effets de ce principe. Puis nous nous concentrerons sur les différences temporelles dans les temps de traitement des modalités auditives et tactiles séparément. La difficulté de synchronie entre ces modalités nous amèneront à présenter les moyens d'y remédier : hypothèse de synchronie physiologique et fenêtre d'intégration temporelle.

## 2.1. Mesure des différences temporelles : les différentes tâches

Le principe de cohérence temporelle est important car nécessaire à l'intégration multisensorielle. La quasi-totalité de la littérature étudiant son effet sur les comportements s'est intéressée aux capacités de discrimination temporelle et de détection. Nous allons définir les tâches et variables pour mieux en comprendre les implications (Miller & Schwarz, 2006).

Tout d'abord, nous proposerons de distinguer les tâches qui mesurent l'effet du principe de cohérence temporelle lors de la **discrimination temporelle**, des tâches qui évaluent son effet sur le bénéfice multisensoriel lors de la **détection**. Les tâches de jugement temporel mesurent la capacité de discrimination de la synchronie de stimuli provenant de différentes modalités sensorielles. Dans ces tâches, il n'y a pas de bonnes ou de mauvaises performances en termes multisensoriels (Driver & Noesselt, 2008; Ocelli, Spence, & Zampini, 2011; Vroomen & Keetels, 2010). Ces dernières diffèrent des tâches de détection qui, elles, peuvent évaluer le bénéfice multisensoriel, en termes de scores de détections correctes (Wilson et al., 2009) ou de temps de détection, i.e. équivalent des temps de réaction (Diederich & Colonius, 2004).

### 2.1.1. Les tâches de discrimination temporelle

Nous décrivons dans un premier temps, les deux tâches psychophysiques les plus utilisées pour mesurer les capacités de discrimination de la synchronie temporelle de stimuli provenant de différentes modalités. La tâche de jugement d'ordre temporel, i.e. *Temporal Order Judgement task* : TOJ ; et la tâche de jugement de simultanéité, i.e. *Simultaneity Judgement task* : SJ (pour une revue de la question voir Vroomen & Keetels, 2010). A noter que dans ce contexte, les tâches de jugements impliquent uniquement des conditions multimodales. Ce qui explique qu'elles ne peuvent évaluer le bénéfice multisensoriel, puisqu'en l'absence de condition unimodale, il n'est pas possible de les comparer aux conditions multimodales.

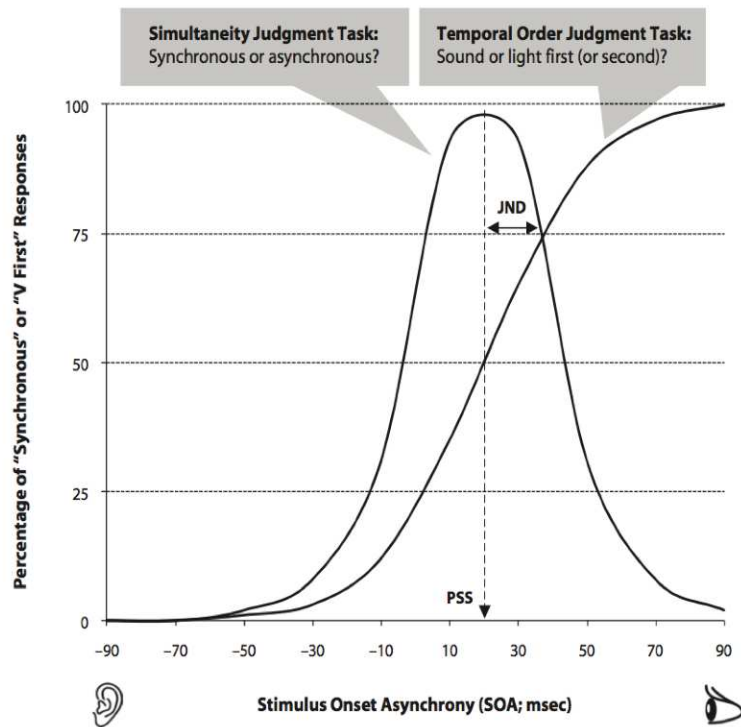
Dans la tâche de TOJ, les participants doivent juger et donc choisir quelles modalités sensorielles arrivent en premier, alors que dans la tâche de SJ les participants doivent juger si les stimuli venant de modalités sensorielles différentes sont présentés en même temps ou non (de manière synchrone ou non). A la tâche de TOJ, les participants répondent soit "modalité auditive en premier", soit "modalité tactile en premier". A la tâche de SJ, ils doivent répondre soit "en même temps" soit "pas en même temps". Pour une revue de la question sur les différences entre ces deux tâches nous proposerons de nous référer à Hirsh et Sherrick (1961), Vroomen et Keetels (2010) ou encore Zampini, Shore et Spence (2003). Nous noterons seulement qu'il est possible de percevoir deux stimuli comme étant non-synchrones sans savoir lequel arrive en premier. En dépit de leurs différences les mesures qui en résultent sont exactement les mêmes. La Figure 4 représente les deux tâches de jugement temporel ainsi que les deux mesures. Pour les deux tâches, les protocoles impliquent des différences temporelles dans la présentation des stimuli, que l'on nommera SOA pour *Stimulus Onset Asynchrony*.

Chacune des tâches implique deux mesures : 1) le point de simultanéité subjective : PSS, i.e. *Point of Subjective Simultaneity* et 2) la différence notable entre les stimuli : JND, i.e. *Just Noticeable Difference*. Les SOA ont un ordre de présentation, par exemple pour la paire audio-visuelle : soit les stimuli auditifs sont présentés en premier, soit ce sont les stimuli

visuels. Ainsi, pour un seul intervalle de SOA, deux conditions lui correspondent selon l'ordre de présentation. Pour un intervalle de 20 ms,  $SOA = 20$ , soit la modalité auditive est présentée en premier soit la modalité visuelle est présentée en premier. Dans la Figure 4, le signe négatif signifie que la modalité auditive était présentée en premier, ce signe n'a donc pas de valeur mathématique.

Le PSS correspond à l'intervalle de SOA pour lequel les stimuli venant de deux modalités différentes sont jugés comme synchrones. Dans la tâche de SJ, cela correspond au SOA pour lequel la réponse « en même temps » a été la plus fréquemment donnée. Dans la tâche de TOJ, c'est le point pour lequel les participants répondent de manière équivalente "modalité auditive en premier" ou "modalité visuelle en premier", c'est-à-dire dans 50% des cas.

Le JND, quant à lui, représente le plus petit intervalle à partir duquel les participants commencent à noter la différence temporelle entre les deux modalités sensorielles. Dans la tâche SJ, cela correspond à l'intervalle moyen pour lequel les participants répondent dans 75% des cas "en même temps". Dans la tâche de TOJ, c'est la différence entre le SOA à 25% et celui à 75% divisé par deux (Vroomen & Keetels, 2010).



**Figure 4** (reproduit de Vroomen & Keetels, 2010). Données hypothétiques pour la paire audio-visuelle d'une tâche de jugement d'ordre temporel, TOJ (courbe en forme de S) et d'une tâche de jugement de simultanéité, SJ (courbe en cloche). Les stimuli auditifs et visuels sont présentés à différents intervalles temporels, SOA, allant de la modalité auditive distinctement présentée en première (Auditif en premier, partie extrême gauche sur l'axe des abscisses) à la modalité visuelle distinctement présentée en premier (Visuel en premier, partie extrême droite). Voir détails dans le texte.

### 2.1.2. Les tâches de détection

Nous allons à présent décrire les tâches qui évaluent l'effet du principe de cohérence temporelle sur le bénéfice multisensoriel. Les tâches de détection s'inscrivent dans le cadre plus général de la théorie de détection de signal (Bogacz, Brown, Moehlis, Holmes, & Cohen, 2006; Tanner, Wilson, & Swets, 1954). Dans ces tâches, les participants doivent répondre le plus vite possible dès l'apparition d'un stimulus sensoriel. Deux variables peuvent être

mesurées : 1) le nombre de détections nommé score de détection correcte exprimé en pourcentage, i.e. nombre de fois où le participant a détecté les stimuli ; et 2) le temps de détection, plus communément nommé le temps de réaction (TR) exprimé en ms, i.e. temps mis par le participant pour répondre au stimulus. Dans le cas du pourcentage de détections, l'hypothèse principale de bénéfice multisensoriel est que les participants détecteront quantitativement plus de stimuli multimodaux qu'unimodaux (pour une tâche de 2AFC, 2 Alternative Forced Choices, voir Wilson, Reed, & Braida, 2009; Wilson, Reed, & Braida, 2010). Dans le cas du temps de détection, l'hypothèse de bénéfice multisensoriel est que le temps de réaction sera plus court pour des stimuli multimodaux qu'unimodaux (Diederich & Colonius, 2004; Murray et al., 2005). Ainsi, pour ces deux variables les hypothèses de bénéfice multisensoriel peuvent être formulées et mesurées. A noter que la grande majorité des études que nous allons présenter se sont principalement intéressées au temps de réaction. Ainsi, lorsque nous évoquerons les tâches de détection, nous ferons dans la plupart des cas référence aux temps de réaction. Dans le cas où nous nous référerons au score de détection nous le noterons explicitement.

## **2.2. Caractéristiques temporelles des modalités auditives et tactiles**

A présent que nous avons décrit les principales tâches permettant d'estimer l'effet du principe de cohérence temporelle, nous allons nous intéresser aux différences temporelles dans le traitement des modalités auditives et tactiles et leurs conséquences comportementales. Le choix d'étudier la paire audio-tactile dans cette thèse sera expliqué plus en détail dans le chapitre 3 (sous-section 3.2.). Il est tout de même important de savoir que ces deux modalités sensorielles partagent une même sensibilité à certaines propriétés de l'environnement, notamment la propriété temporelle.

Nous présenterons à nouveau mais de manière moins détaillée, cette sous-section du chapitre 2 dans les introductions des articles correspondant aux chapitres 4 et 5 de cette thèse.

### 2.2.1. Délais physiques et physiologiques entre les modalités auditives et tactiles

Le problème anatomique et physiologique est le suivant : si l'on envoie les stimuli auditifs et tactiles physiquement au même moment, les signaux de chacune de ces modalités sensorielles arrivent-ils en même temps au cerveau ?

Tout d'abord, il existe des délais physiques. Le son traverse l'air à 330 m/sec alors qu'il n'y a pas de délai de transmission physique pour la modalité tactile. Néanmoins, le temps de transmission est plus long quand la stimulation tactile vient du pied que lorsqu'elle est provient du nez. La vitesse de conduction étant de 55 ms/sec, pour une distance de 1m60 une différence de 30 ms est attendue entre le pied et le nez (Macefield, Gandevia, & Burke, 1989). Par ailleurs, le temps de traitement neuronal diffère selon les modalités, typiquement plus lent pour la modalité tactile que pour la modalité auditive (Vroomen & Keetels, 2010). En effet, la latence de réponse des neurones du collicule supérieur est de 19 ms pour un stimuli auditif contre 26.6 ms pour un stimuli tactile (Meredith et al., 1987). Une étude examinant l'effet des modalités sensorielles sur l'attention montre qu'il existe des différences temporelles dans la réponse cérébrale entre les modalités tactiles et auditives (Lange & Röder, 2006). En calculant les potentiels évoqués, i.e. la modification de l'activité électrique cérébrale évoquée par le biais d'électrodes de surfaces (event-related potentials ERPs), cette étude montre que la réponse à la modalité auditive arrive entre 30 et 40 ms avant la réponse à la modalité tactile selon les conditions expérimentales (100 versus 130 ms et 140 versus 180 ms pour auditif et tactile respectivement). De manière prévisible, ces différences au niveau physique et/ou neuronal ont des conséquences comportementales.

### 2.2.2. Conséquences comportementales des délais

Concernant les tâches de temps de réaction, les différences de temps de traitement cérébral entre les modalités auditives et tactiles devraient influencer les temps de réaction à ces stimulations de manière assez directe. Les études rapportent en général des temps de réaction plus longs pour la modalité tactile que pour la modalité auditive. Cette différence n'est pour autant pas fixe et dépend des conditions expérimentales, notamment de



l'intensité des stimuli et de leurs emplacements. Murray et al. (2005) rapportent que la différence entre les temps de réaction en condition unimodale pour les stimuli tactiles et auditifs varie en fonction de la localisation des stimuli, i.e. main et oreille droite versus main et oreille gauche. Les différences, i.e. TR unimodal tactile soustrait aux TR unimodal auditif, sont aux alentours de 40 ms pour le côté droit et 60 ms pour le côté gauche. Diederich et Colonius (2004) rapportent des différences de TR entre les conditions unimodales allant de 27 à 81 ms selon les intensités testées. Trois intensités étaient testées pour chacune des modalités. Pour des intensités moyennes, la différence entre TR unimodal tactile et auditif, est de 58 ms. Une différence de 59 ms était déjà observée pour des intensités moyennes de stimuli par Diederich dans une précédente étude (1995).

Prises ensembles, ces études rapportent donc que la différence de temps de réaction entre les modalités tactile et auditive varie selon les intensités testées et la latéralité. Néanmoins, ces trois études sont unanimes : les temps de réaction à la modalité tactile sont plus lents que ceux pour la modalité auditive. Une seule étude nuance ce résultat, Zampini et al. (2007) ont manipulé la localisation des stimuli : soit le son et la vibration étaient présentés en face du participant, soit dans son dos. Pour les stimuli auditifs, les haut-parleurs étaient positionnés soit devant, soit derrière le participant. Pour les stimuli tactiles, le participant positionnait la main sur laquelle était appliquée la vibration : soit devant lui, soit dans son dos. Lorsque les stimuli sont présentés en face du participant la différence entre les modalités tactiles et auditives se fait bien dans le sens d'un temps de réaction plus lent pour la modalité tactile que pour la modalité auditive, même si la différence est plus petite que pour les précédentes études (environ 15 ms). De manière plus surprenante, lorsque les stimuli sont présentés dans le dos des participants, cette différence disparaît. Les différences en fonction de la localisation pour une même modalité ne sont pas statistiquement significatives, néanmoins les auteurs remarquent que la réponse à la modalité auditive change alors que la réponse à la modalité tactile est approximativement la même quelles que soient les conditions de stimulation (devant ou derrière).

Pour résumer, les résultats sont plutôt unanimes : les temps de réaction sont plus lents pour un stimulus tactile que pour un stimulus auditif. Pour rappel, le principe de cohérence temporelle stipule que les stimuli multimodaux doivent être présentés en même temps pour être considérés comme venant d'une seule et unique source. Comment peut-il y avoir

synchronie temporelle à partir de modalités qui présentent des différences temporelles intrinsèques ? Nous allons présenter deux types de réponses à cette question. L'une manipule la présentation des stimuli sensoriels, hypothèse de synchronie physiologique. L'autre considère un mécanisme tolérant une relative absence de synchronie entre les modalités pour un intervalle de temps donné : la fenêtre d'intégration temporelle.

### **2.3. Synchronie Physiologique et Fenêtre d'Intégration Temporelle**

Nous présenterons à nouveau mais de manière moins détaillée cette sous-section du chapitre 2 dans les introductions des articles correspondant aux chapitres 4 et 5 de cette thèse.

#### **2.3.1. Hypothèse de synchronie physiologique**

David Raab en 1962 fut le premier à formuler l'hypothèse de synchronie physiologique (Raab, 1962). L'idée originale étant que l'existence de délais neurophysiologiques distingue la synchronie physique de la synchronie physiologique. Raab indique alors que la synchronie physiologique est plus importante que la synchronie physique des stimuli. L'idée est simple : si le traitement d'une des deux modalités sensorielles est plus lent que l'autre, alors il faut présenter la plus lente des modalités en premier. Au regard des résultats expérimentaux présentés précédemment, il faudrait donc présenter la stimulation tactile avant la stimulation auditive. Cette configuration permettrait ainsi de potentialiser l'effet d'intégration audio-tactile et donc de maximiser le bénéfice multisensoriel. Cette hypothèse avait déjà été testée pour la paire audio-visuelle la même année par Hershenson (1962) qui observait une réduction des temps de réaction lorsque les stimuli visuels précédaient les stimuli auditifs. Dans cette expérience, l'intervalle temporel entre les deux modalités était

imposé par la différence des temps de réaction unimodaux : les temps de réaction à la modalité visuelle étant plus lents qu'à la modalité auditive. Chez l'animal, au niveau du collicule supérieur les auteurs ont montré qu'ajouter un délai compensant la différence des latences de réponse entre les modalités auditives et visuelles, permettait aux signaux sensoriels d'arriver en même temps aux neurones multisensoriels, entraînant ainsi un bénéfice multisensoriel (King & Palmer, 1985; Meredith et al., 1987).

Pour ce qui est de la discrimination de la synchronie temporelle pour la paire audio-tactile, les études sont quasiment unanimes : afin de juger les stimuli audio-tactiles comme synchrones, le stimulus tactile doit précéder le stimulus auditif (voir Tableau 1). Pour les deux tâches de jugements temporels, TOJ et SJ, nous nous intéresserons donc au point de simultanéité subjective, PSS. Pour rappel, cette variable mesure l'intervalle, SOA, pour lequel deux modalités sensorielles sont jugées comme synchrones. Nous discuterons de la seconde variable, JND, dans la partie suivante consacrée à la fenêtre d'intégration temporelle. Le point de simultanéité subjective varie selon les conditions expérimentales testées et selon la tâche utilisée pour le mesurer. Dans une tâche de TOJ, pour que les participants jugent les stimuli synchrones, le stimulus tactile doit précéder le stimulus auditif de 1 ms (Zampini et al., 2005) jusqu'à 45 ms (Frissen, Ziat, Champion, Hayward, & Guastavino, 2012) voire même 50 ms sous certaines conditions (Hanson, Heron, & Whitaker, 2008; Harrar & Harris, 2008). Nous retiendrons qu'en moyenne le stimulus tactile doit être présenté 20 ms avant le stimulus auditif pour que ces deux modalités soient jugées synchrones (Fujisaki & Nishida, 2009; Hanson et al., 2008; Zampini et al., 2005).

**Tableau 1.** Etudes testant les paires audio-tactiles pour les tâches de jugement temporel : TOJ et SJ.  
Deux types de variables : PSS et JND.

Abréviations : A = Auditif, T = Tactile, AT = Audio-Tactile ; ND = Non Disponible, Adaptation = protocoles de recalibration temporelle. Signes négatifs = stimulation tactile en premier, absence de signe = auditif en premier.

Auteur(s)	Tâches	PSS	JND
Frissen et al., 2012	TOJ Mouvements: actif, passif, statique	AT statique = 4 ms AT passif= -45 AT actif = 12	AT statique = 102 ms AT passif= 94 AT actif = 114
Fujisaki & Nishida, 2009	TOJ	AT = -20 ms TT = -2	AT=25 ms TT=17
Hanson et al., 2008	TOJ Adaptation	Non-adaptée= -20 ms Adaptée A premier = 2 Adaptée T premier = -50	Non-adaptée = 34 ms Adaptée A premier = 36 Adaptée T premier = 31
Harrar & Harris, 2008	TOJ Adaptation T premier (100 ms)	Non-adaptée = - 35 ms Adaptée = - 50	Pas de changement
Kitagawa et al., 2005 Expérience 1	TOJ Stimuli homolatérale vs controlatérale	Homo = 4 ms Contro = - 8	Homo = 64 ms Contro = 55
Navarra et al., 2007	TOJ Adaptation stimuli synchrones vs non synchrones (A premier)	Synchrone = - 5 ms Non-synchrone = - 11	Synchrone = 36 ms Non-synchrones = 48
Ocelli et al., 2008	TOJ Stimuli homolatérale vs controlatérale Aveugles et voyants	Homo = 27 ms Contro = 29	Homo = 69 / aveugle = 73 Contro = 70 / aveugle = 61
Van der Burg 2014	SJ	AT = autour - 10 ms	ND
Zampini et al., 2005	TOJ Stimuli homolatérale vs controlatérale Participants avec et sans expertise Vibration silencieuse	Exp 1 Sans expertise Homo = - 1 Contro = - 6 Exp 2 Avec expertise Homo = -19 Contro = -12 Exp 3 Vib. silencieuse Homo =- 13 Contro = -16	Exp 1 Homo = 75 Contro = 82 Exp 2 Homo = 45 Contro = 42 Exp3 Homo = 44 Contro = 44

Pour ce qui est des temps de réaction, afin de tester l'hypothèse de synchronie physiologique, les chercheurs ont utilisé une méthodologie simple. Ils ont comparé les TR en manipulant l'intervalle temporel entre les stimuli auditifs et les stimuli tactiles, i.e. SOA. La présentation du stimulus tactile avant le stimulus auditif devant ainsi entraîner la meilleure performance. Nous allons nous intéresser à l'étude de Diederich et Colonius (2004). Comme précédemment mentionné, dans cette étude ils ont manipulé l'intensité des stimuli mais aussi l'intervalle temporel de présentation des stimuli. Plusieurs délais de SOA étaient testés, de 0 à 100 ms (pas de 10 ms). Les résultats montrent que le montant maximum d'amélioration multisensorielle correspond aux paires audio-tactiles pour lesquelles la différence temporelle entre les deux modalités se rapprochait le plus de la différence de temps de réaction en unimodal. Par exemple, pour des intensités moyennes, les résultats rapportent une différence entre les conditions unimodales de 58 ms. Pour tous les SOA testés, celui qui montre le montant maximum de facilitation correspond à un SOA de 60 ms. Ce résultat est robuste pour toutes les conditions d'intensité et de SOA. Cette étude confirme donc que le respect des différences temporelles entre les modalités entraîne une potentialisation de l'effet d'amélioration multisensorielle. Quant aux tâches de détection mesurant les scores de détections correctes (Wilson et al., 2009), l'histoire est un peu différente : les auteurs rapportent un plus grand nombre de détections en condition synchrone de présentation des stimuli auditifs et tactiles comparée aux conditions unimodales. Néanmoins, pour les conditions non synchrones, les scores de détection sont meilleurs lorsque le stimulus tactile précède le stimulus auditif.

Au delà de l'hypothèse de synchronie physiologique, de nombreuses études rapportent un effet d'ordre de présentation des stimuli où la modalité auditive semble avoir une place à part. Cet effet d'ordre ou effet d'asymétrie a été rapporté pour différents types de comportement, de la discrimination de la synchronie temporelle pour les trois modalités (Fujisaki & Nishida, 2009) à la détection de stimuli audio-tactiles (Wilson et al., 2009) ou audio-visuels (Powers, Hillock, & Wallace, 2009), en passant par les temps de réaction audio-visuels (Diederich & Colonius, 2015; Mégevand, Molholm, Nayak, & Foxe, 2013). Par exemple, les résultats de l'expérience de Wilson et al. (2009) montrent que les participants détectent plus de stimuli audio-tactiles quand les stimuli tactiles précèdent les stimuli auditifs que l'inverse. Toutes ces études rapportent pour des comportements différents et

pour des paires sensorielles différentes, que lorsque les stimuli auditifs sont présentés en premier, la performance est moins bonne. Bien que souvent observé, cet effet d'ordre n'a pas été l'objet d'investigations plus poussées dans la plupart des études. Nous en discuterons plus longuement dans la discussion de l'expérience du chapitre 5.

Prises ensemble, ces études tendent à confirmer les conséquences comportementales des délais neurophysiologiques entre les modalités. Nous allons voir qu'au côté de cette hypothèse neurophysiologique, l'effet de ces différences temporelles est nuancé par la fenêtre d'intégration temporelle.

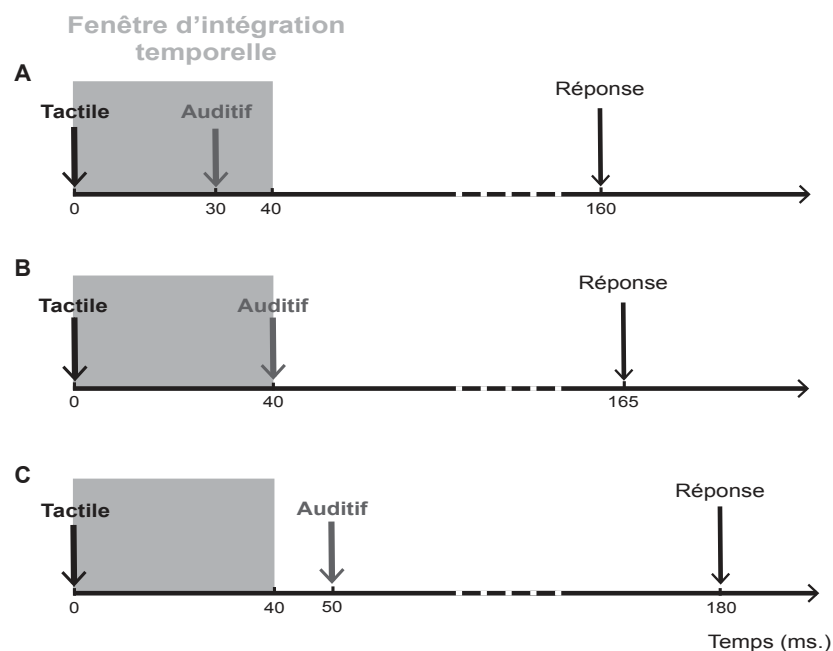
### 2.3.2. La fenêtre d'intégration temporelle

#### 2.3.2.1. Le principe de la fenêtre d'intégration temporelle

Considérons à présent un mécanisme qui permet l'intégration de stimuli multimodaux n'arrivant pas au même moment. Il est important de noter que celui-ci module mais n'invalide pas les précédents résultats. Les performances sont meilleures lorsque l'on respecte la synchronie physiologique des stimuli. Néanmoins, il est possible d'intégrer des stimuli qui ne sont pas exactement synchrones et ce pour un intervalle de temps donné, i.e. une fenêtre. La fenêtre d'intégration temporelle correspond ainsi à un intervalle temporel pour lequel tous les stimuli venant de modalités sensorielles différentes, sont intégrés et donc par extension considérés comme venant d'une seule et unique source (Colonius & Diederich, 2010; Spence & Squire, 2003).

Une chose fondamentale à comprendre est que plus la taille de la fenêtre est grande, plus c'est avantageux en terme comportemental. La conséquence de cette fenêtre est que le bénéfice multisensoriel subsiste malgré les différences temporelles dans l'arrivée des stimuli, transgressant ainsi dans une certaine mesure le principe de cohérence temporelle. Diederich et Colonius (2004) ont testé l'effet de cette fenêtre en mesurant les temps de réaction suite à la présentation de stimuli auditifs et tactiles. Nous avons illustré leurs

résultats dans la Figure 5. Les auteurs ont observé qu'à partir d'une certaine valeur de SOA entre les modalités auditives et tactiles, les réponses comportementales sont modifiées. Par exemple, pour un SOA de 30 ms (panel A) et un SOA de 40 ms (panel B), les temps de réaction sont équivalents : aux alentours de 160 et 165 ms respectivement. Néanmoins, pour un SOA de 50 ms (panel C), le temps de réaction égale 180 ms. La différence temporelle entre le SOA 40 ms et les deux autres est équivalente, i.e. 10 ms, pour autant les temps de réaction diffèrent. Pour les SOA 40 et SOA 30, la différence de TR est de 5 ms (165-160) alors que pour les SOA 40 et 50, la différence est triplée et atteint 15 ms (180-165). Les auteurs proposent alors pour interpréter ces résultats la notion de « fenêtre d'intégration temporelle ». Le SOA 40 ms représente la borne temporelle de la fenêtre d'intégration impliquant ainsi qu'en deçà de ce seuil, les stimuli audio-tactiles sont intégrés, passé ce seuil, ils ne le sont plus.



**Figure 5.** Illustration de la fenêtre d'intégration temporelle mesurée par les temps de réaction pour les modalités audio-tactiles (Diederich & Colonius, 2004). Voir détails dans le texte.

Cet exemple illustre la conséquence comportementale de la fenêtre en termes de temps de réaction. Elle peut aussi être observée dans des tâches de discrimination temporelle. Dans les tâches de TOJ et SJ, la variable d'intérêt est le JND, i.e. le plus petit intervalle à partir duquel les participants commencent à noter la différence temporelle entre les modalités sensorielles. Le JND peut être utilisé comme une mesure de la taille de la fenêtre d'intégration de jugement temporel. Dans le Tableau 1 sont répertoriés les JND pour les modalités auditives et tactiles. Comme il est possible de le constater, l'intervalle pour lequel les participants perçoivent la différence temporelle entre les modalités auditives et tactiles va de 25 ms (Fujisaki & Nishida, 2009) à 114 ms (Frissen et al., 2012). Au regard de ces différences, nous pouvons conclure que la taille de la fenêtre n'est pas fixe. Nous allons nous intéresser aux différents facteurs susceptibles de modifier la taille de la fenêtre d'intégration audio-tactile. Nous verrons que cela concerne autant les tâches de discrimination temporelle que les tâches de détection.

### 2.3.2.2. Les facteurs qui influencent la fenêtre d'intégration temporelle

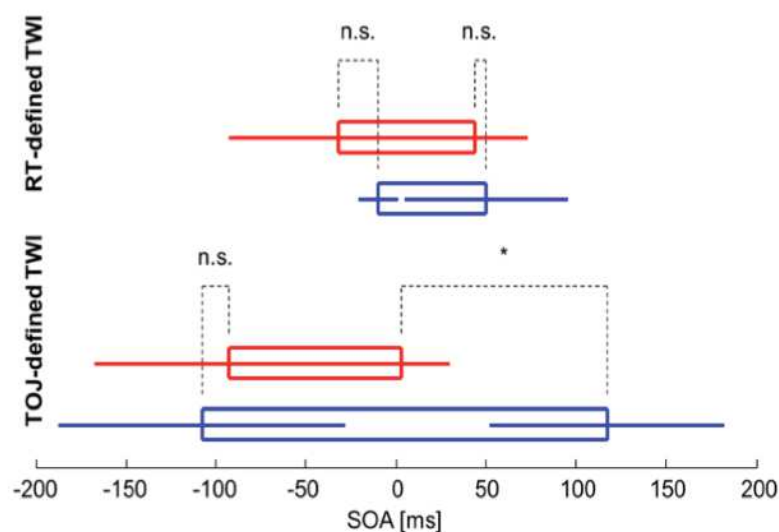
#### 2.3.2.2.1. La tâche

La fenêtre d'intégration temporelle est manifeste pour des tâches de discrimination temporelle mais aussi pour des tâches de détection. Nous allons voir que la tâche elle-même est un facteur d'influence de la taille de la fenêtre.

L'hypothèse de départ de Mégevand et al. (2013) était que la taille de la fenêtre serait plus petite pour les tâches de discrimination temporelle que pour les tâches de détection. Selon eux, la capacité à discriminer les différences temporelles entre les modalités n'entraîne pas obligatoirement une réaction comportementale équivalente. L'hypothèse est que les participants vont discriminer l'absence de synchronie entre les modalités mais y réagir comme si les stimuli étaient synchrones. Cette hypothèse s'appuie sur l'existence d'un mécanisme potentialisant les effets d'intégration multisensorielle sur les capacités de réaction. Mégevand et al., ont donc manipulé la tâche à réaliser pour les modalités audiovisuelles, soit une tâche de TOJ, soit une tâche de temps de réaction. Les résultats sont bien



plus complexes que l'hypothèse formulée : deux sous groupes de participants se distinguent. Un groupe pour lequel les résultats sont l'inverse de l'hypothèse : la taille de la fenêtre de discrimination est de plus de 200 ms quand celle des temps de réaction est de 50 ms. Et un deuxième groupe pour lequel les tailles de fenêtre présentent une certaine flexibilité selon la tâche (voir Figure 6). Pour ce dernier groupe, les résultats montrent que pour des écarts temporels que les participants sont capables de juger temporellement distincts, les temps de réaction sont plus rapides que pour les conditions uni-modales. La tâche a donc un effet sur la taille de la fenêtre d'intégration. Néanmoins, au vu des résultats contradictoires selon les deux groupes de participants, les auteurs ne parviennent pas à conclure sur les mécanismes sous-jacents qui permettraient d'expliquer cette différence entre la fenêtre d'intégration mesurée lors d'un jugement temporel ou lors d'un temps de réaction. Les auteurs notent que cette étude met en lumière un résultat unanime dans les expérimentations comportementales, à savoir l'importance des différences interindividuelles (Diederich & Colonius, 2004; Stevenson, Zemtsov, & Wallace, 2012; Stone et al., 2001).

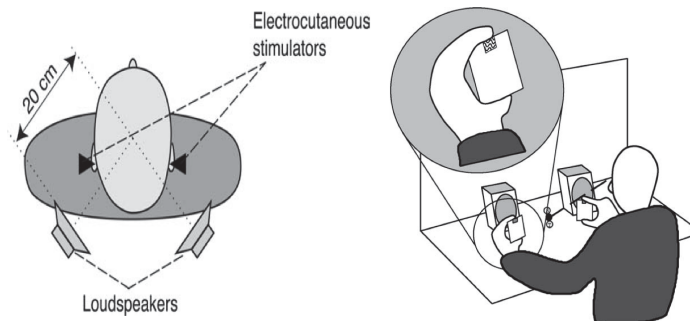


**Figure 6** (reproduit de Mégevand, Molholm, Nayak & Foxe, 2013). Illustration de la fenêtre d'intégration temporelle pour deux tâches. Tâche de temps de réaction, boîtes à moustache de la partie supérieure, et tâche de discrimination temporelle, boîtes à moustache de la partie inférieure. Deux sous-groupes de participants se distinguent : ceux présentant une taille de fenêtre de discrimination plus grande que de réaction (bleu, n=6) et ceux présentant une fenêtre flexible (rouge, n=5).

#### 2.3.2.2.2. La localisation

D'autres facteurs influencent la taille de la fenêtre d'intégration, notamment la localisation spatiale des stimuli. Il faut être prudent avec ce concept de localisation car il peut faire référence aussi bien à la localisation en terme d'emplacement corporel, par exemple orteil versus oreille, que localisation spatiale en terme de latéralité, stimulation côté droit versus côté gauche. Pour les études suivantes, nous parlerons de localisation spatiale en termes de latéralité. Dans le cas d'une tâche de jugement temporel audio-tactile, Kitagawa et al. (2005) ont manipulé la localisation des stimulations. Soit les stimuli auditifs et tactiles sont présentés du même côté, homolatéral droite ou gauche, soit ils sont présentés différemment, controlatéral tactile à droite et auditif à gauche ou vice versa. La taille de la fenêtre est plus grande quand les stimuli sont présentés de manière homolatérale que lorsqu'ils sont présentés de manière controlatérale (JND = 64 vs 55 ms respectivement). La discrimination temporelle est donc meilleure quand les stimuli ne sont pas présentés du même côté. Contrairement à eux, Zampini et al. (2005) ne montrent pas de différence de taille de fenêtre pour la même manipulation (JND = 45 ms vs 42 ms pour l'Expérience 2, et JND = 44 vs 44 pour l'Expérience 3). Cependant l'emplacement des stimulations différait : soit les stimuli étaient présentés derrière les participants dans l'étude de Kitagawa et al. (2005), soit face à eux dans l'étude de Zampini et al. (2005), voir Figure 7. Cette différence serait expliquée par le fait que l'intégration audio-tactile est plus importante quand les stimulations viennent de derrière soi car nous n'y avons pas accès visuellement, ce qui pourrait augmenter leur saillance (Kitagawa & Spence, 2006). Ainsi les différences homolatérales et controlatérales seraient augmentées lorsque nous n'avons pas accès visuellement aux stimuli. Cette explication est d'ailleurs illustrée par l'expérience de Occeili et al. (2008) dans laquelle ils ont testé des participants voyants et des participants aveugles. Les résultats montrent, comme dans l'étude de Zampini et al. (2005), que pour les participants voyants il n'y a pas de différence de taille de fenêtre en fonction de la localisation spatiale, homolatéral versus controlatéral. Par contre, les résultats montrent que la taille de la fenêtre diffère chez les personnes aveugles en fonction de la localisation des stimuli (JND = 73 vs 61 ms). Les participants de l'expérience de Kitagawa et al. (2005) qui n'avaient pas accès à la vision présentent ainsi les mêmes résultats que les personnes aveugles de l'expérience de Zampini et al. (2005). La localisation des stimuli n'a qu'un effet

indirect sur la taille de la fenêtre d'intégration, l'accès à la vision étant le principal responsable.



**Figure 7** (reproduit de Kitagawa, Zampini & Spence, 2005 et Zampini et al, 2005). Partie gauche : illustration du protocole expérimental de Kitagawa et al. (2005), stimuli électrocutanés présentés à gauche et à droite sur les lobes d'oreilles ; stimuli auditifs présentés derrière la tête à 20 cm du centre de celle-ci, à droite et à gauche. Partie droite : illustration du protocole expérimental de Zampini et al. (2005) vibrations tactiles présentées sur les index gauche et droit, stimulations auditives présentées face au participant à gauche et à droite.

#### 2.3.2.2.3. Adaptation et recalibration temporelle

Un dernier facteur modifiant la taille de la fenêtre d'intégration temporelle est l'influence des informations préalables. L'idée est que les informations disponibles préalablement vont potentiellement modifier la taille de la fenêtre d'intégration, suggérant ainsi une capacité d'adaptation. Dans ces protocoles, les participants accomplissent une tâche de TOJ après avoir été exposés à des conditions synchrones ou non-synchrones de stimuli audio-tactiles. L'hypothèse d'adaptation de la fenêtre d'intégration suppose alors que l'exposition à la non-synchronie entre les stimuli audio-tactiles entraînerait un agrandissement de la taille de la fenêtre temporelle contrairement à une exposition synchrone. Navarra et al. (2007) rapportent que l'exposition à des stimuli auditifs et tactiles non-synchrones agrandit la taille de la fenêtre en comparaison avec l'exposition à des stimuli audio-tactiles synchrones (JND

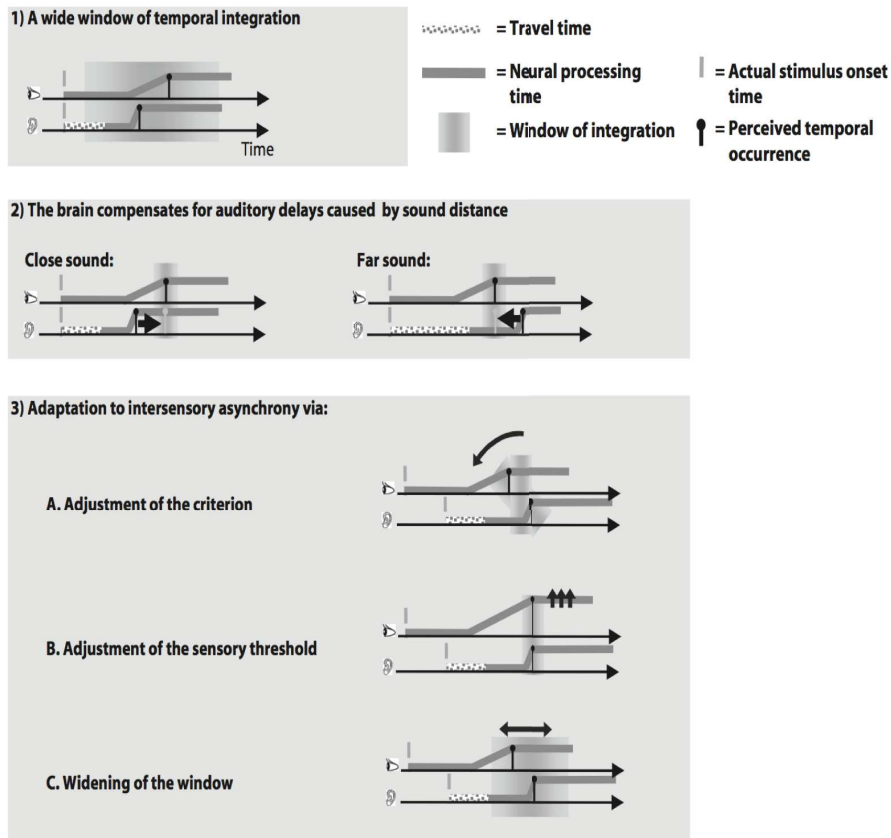
non-synchrones = 48 ms vs synchrones = 36 ms). Cet effet n'est pas tout à fait unanime en effet certaines études n'observent pas d'effet d'adaptation sur la taille de la fenêtre (Hanson et al., 2008; Harrar & Harris, 2008).

Maintenant que nous avons une idée plus précise de ce qu'est la fenêtre d'intégration temporelle et des facteurs qui l'influencent, nous allons nous poser la question des mécanismes.

### 2.3.2.3. Les mécanismes explicatifs de la fenêtre d'intégration

Jusqu'à présent, les résultats montrent que deux stimuli venant de modalités différentes qui sont présentés de manière non-synchrone peuvent être néanmoins jugés comme synchrones. Vroomen et Keetels (2010) expliquent ce phénomène par trois mécanismes illustrés dans la Figure 8:

1. Mécanisme d'insensibilité aux différences temporelles entre les modalités, ces différences étant naturelles notre système aurait développé cette capacité d'insensibilité.
2. Mécanisme de compensation à une différence temporelle prévisible, i.e. variabilité prédite -par exemple pour la distance du son : ajustement de l'occurrence perçue du son avec la vitesse du son-
3. Mécanisme d'adaptation à l'absence de synchronie entre les modalités, i.e. recalibration temporelle.



**Figure 8** (reproduit de Vroomen & Keetels, 2010). Illustration des trois mécanismes permettant un jugement synchrone des modalités malgré leurs présentations non-synchrones pour la paire audio-visuelle. 1) Mécanisme d’insensibilité aux différences temporelles. 2) Mécanisme de compensation à une variabilité prédite. 3) Mécanisme de recalibration temporelle: 3a changement de critère de synchronie; 3b changement de seuil de détection; 3c élargissement de la fenêtre d’intégration. Voir détails dans le texte.

Nous allons uniquement nous concentrer sur les deux dernières hypothèses. Dans un premier temps nous détaillons la deuxième hypothèse : mécanisme de compensation des délais auditifs causés par la distance du son (Figure 8 panel 2). L’expérience de Sugita et Suzuki (2003) suggère l’existence d’un mécanisme qui prendrait en compte la vitesse du son pour juger de la simultanéité de la paire audio-visuelle. Dans leur étude, ils mesurent la discrimination temporelle de la synchronie audio-visuelle en fonction de la distance des stimuli visuels. Ils montrent que le point de synchronie (PSS) varie en fonction de la distance à laquelle les stimuli visuels sont présentés. Plus le stimulus visuel est éloigné du participant,

plus le point de synchronie est retardé. Pour un flash visuel à 1 m de distance, le point de synchronie se situe autour de 0 ms. Alors que pour un flash à 50 m de distance, le stimulus visuel doit précéder de +/- 60 ms le stimulus auditif pour être jugé comme synchrone. Les auteurs concluent de cette expérience que le maintien de la synchronie audio-visuelle est rendu possible par une capacité de calibration de la simultanéité des stimuli à partir des informations de l'environnement, i.e. ici informations de distance. A noter que cette hypothèse correspond aussi à la fenêtre d'intégration mobile de Spence & Squire (2003).

Dans un second temps, nous détaillons la troisième hypothèse : mécanisme d'adaptation à l'absence de synchronie entre les modalités (Figure 8, panel 3). Nous présenterons à nouveau, mais de manière moins détaillée, cette sous-section du chapitre 2 dans l'introduction de l'article du chapitre 5 de cette thèse. Dans la littérature nous pouvons retrouver les termes d'adaptation ou de recalibration temporelle de manière équivalente désignant le même mécanisme (Fujisaki, Shimojo, Kashino, & Nishida, 2004). Ce phénomène se traduit par une tendance à minimiser la différence temporelle entre les modalités en fonction des informations préalables (Vroomen & Keetels, 2010). Cette capacité est mesurée en testant le jugement de la synchronie avant et après l'exposition à des stimuli multimodaux non-synchrones. Cette capacité d'adaptation s'appuierait sur différents mécanismes, Vroomen et Keetels (2010) en ont identifié trois (voir Figure 8, a-b-c) :

1. *Ajustement de critère* : déplacement du critère de simultanéité. Si l'adaptation se fait dans le sens où le signal auditif est présenté avant le signal visuel, alors le point de simultanéité est atteint quand le stimulus auditif précède le visuel. Ce mécanisme d'ajustement de critère implique ainsi qu'une configuration de stimuli jugés synchrones avant l'adaptation, peuvent être jugés non-synchrones après l'adaptation, comme cela a été montré par Stetson et al. (2006) dans une tâche d'adaptation visuo-motrice. A chaque fois que les participants appuyaient sur un bouton, un flash apparaissait après l'appui. Après cette phase d'exposition, dans les conditions où le flash était présenté en même temps ou après l'appui, les participants jugeaient alors que le flash arrivait avant qu'ils aient appuyé.

2. *Déplacement du seuil sensoriel d'une modalité vers une autre.* Dans le cas où le stimulus auditif précède le visuel durant l'exposition : un mécanisme permet de diminuer le temps de traitement de la modalité visuelle en adoptant un seuil plus rigoureux pour la détection du signal visuel. Cette modification devrait se transférer à n'importe quelle paire sensorielle incluant la modalité visuelle. Un dispositif expérimental original a été utilisé à plusieurs reprises pour tester cette hypothèse. Nous nous intéresserons à présent à la paire audio-tactile. La phase d'exposition, i.e. adaptation, correspond à des stimuli audio-tactiles avec signal auditif en premier. Selon le mécanisme de déplacement du seuil, le participant va donc augmenter le seuil de détection tactile, de manière à rétablir le PSS. Dans ce cas, le PSS devrait également être modifié dans d'autres tâches impliquant la modalité tactile, par exemple dans une tâche visuo-tactile. Les résultats ne sont pas consistants entre eux : l'étude de Hanson et al. (2008) rapporte un transfert aux autres modalités, contrairement aux résultats de Harrar et Harris (2005) ou encore de Di Luca et al. (2009) qui eux rapportent un transfert de l'adaptation audio-visuelle vers la paire audio-tactile mais pas pour la paire visuo-tactile.

3. *Elargissement de la fenêtre d'intégration temporelle.* Contrairement aux précédents mécanismes, celui-ci propose que le déplacement du point de synchronie, observé dans les précédentes études, soit en fait apparent, reposant essentiellement sur un élargissement de la fenêtre d'intégration temporelle. Navarra et al. (2007) rapportent effectivement un agrandissement de la fenêtre temporelle après exposition à des stimuli audio-tactiles non-synchrones, sans changement sur le point de simultanéité. Néanmoins, les résultats de Harrar et Harris (2008) rapportent l'exact opposé. Cette inconsistance s'expliquerait en majeure partie par une différence méthodologique. Dans l'étude de Navarra et al. (2007) l'adaptation audio-tactile présentait le stimulus auditif en premier alors que pour Harrar et Harris (2008) il s'agissait du stimulus tactile.

Jusqu'à présent nous nous sommes intéressés à la recalibration temporelle pour les tâches de discrimination temporelle mais qu'en est-il des temps de réaction? A notre connaissance, seules deux études se sont intéressées directement et indirectement à la généralisation de la recalibration temporelle sur les temps de réaction. Harrar et Harris (2008) rapportent un

effet de recalibration sur la discrimination de la synchronie temporelle mais pas sur les temps de réaction. Les temps de réaction, quelles que soient les modalités stimulées, ne montrent aucun effet d'adaptation consécutif à l'exposition de stimuli non-synchrones. Cette absence d'effet pourrait s'expliquer par le fait que l'exposition est passive alors que le comportement requis après exposition est actif. Cette proposition d'explication est soutenue par l'étude de Stetson et al. (2006), que nous avons précédemment évoquée, rapportant un effet de recalibration temporelle suite à une adaptation visuo-motrice.

L'hypothèse de recalibration temporelle semble aussi être mise en jeu dans un protocole particulier important pour cette thèse. Fujisaki et Nishida (2009) montrent que la taille de la fenêtre d'intégration peut être modifiée en fonction de la présentation rythmique ou non des stimuli. Les auteurs ont manipulé la présentation des stimuli : soit un seul stimulus était présenté, soit une succession de stimuli présentée à intervalles réguliers. Les résultats montrent que la taille de la fenêtre est plus petite pour la présentation seule. Ainsi les participants discriminent mieux l'absence de synchronie temporelle quand ils sont en présence d'un seul stimulus que lors d'une succession de stimuli. Cet effet serait expliqué par la modification des seuils de discrimination en présence de stimuli successifs, la répétition des stimuli augmentant la tolérance à l'absence de synchronie. Il s'agit de cette même idée de recalibration temporelle mais à plus court terme. Cette étude est importante car à notre connaissance, il s'agit de la seule qui ait comparé l'effet de la rythmicité des stimuli sur l'intégration multisensorielle. Dans nos expériences, nous utiliserons des stimuli rythmiques : ainsi nous pourrions anticiper un effet d'agrandissement de la fenêtre d'intégration comparées aux tâches de discrimination temporelle ou de détection, qui impliquent la présentation de stimuli seuls. Nous verrons qu'en plus de cette différence concernant la rythmicité des stimuli, nos expériences impliquent des mouvements de coordination qui comme nous allons le montrer, peuvent potentiellement moduler les effets d'intégration multisensorielle.



Ce deuxième chapitre nous aura permis de caractériser le principe de cohérence temporelle et ses conséquences comportementales. Ce principe requiert la synchronie temporelle des stimuli multimodaux pour qu'ils soient considérés comme venant d'une seule et unique source. Nous avons, dans un premier temps, décrit les tâches permettant de mesurer les effets de ce principe et distingué les tâches de discrimination temporelle des tâches de détection. Puis, nous avons considéré les différences temporelles entre les modalités auditives et tactiles séparément. Nous avons décrit les délais physiques et physiologiques pour ces modalités ainsi que leurs conséquences comportementales, observant ainsi de manière générale que les temps de traitements de la modalité tactile sont plus lents que ceux de la modalité auditive. A partir de ce constat, nous avons présenté l'hypothèse de synchronie physiologique qui indique que la synchronie physiologique est plus importante que la synchronie physique des stimuli. Nous avons clos ce chapitre par la description d'un mécanisme qui module l'effet des différences temporelles entre les modalités. La fenêtre d'intégration temporelle est définie par un intervalle temporel pour lequel tous les stimuli venant de modalités différentes sont intégrés et par extension considérés comme venant d'une seule et unique source. Nous avons listé les facteurs et mécanismes sous-jacents à ce mécanisme.

Nous avons dans ce chapitre décrit les effets du principe de cohérence temporelle au niveau comportemental. Ce principe a été très largement étudié pour des tâches de discrimination temporelle, un peu moins pour des tâches de détection. Néanmoins, à notre connaissance, il n'a jamais été questionné lorsque des mouvements rythmiques sont impliqués. Ce constat s'étend d'ailleurs plus largement à la littérature multisensorielle. Les mécanismes sous-jacents de l'intégration multisensorielle ont été principalement décrits au niveau cérébral et les effets comportementaux se sont quasi exclusivement limités à nos capacités de jugement et de réaction à notre environnement. L'un des objectifs de cette thèse est de généraliser les effets connus de l'intégration multisensorielle aux comportements sensorimoteurs rythmiques, et particulièrement à la coordination bimanuelle et à la marche.

## Résumé du chapitre 2

Nous avons caractérisé dans ce deuxième chapitre le principe de cohérence temporelle et ses conséquences comportementales.

Nous retiendrons que le principe de cohérence temporelle requiert la synchronie temporelle des stimuli multimodaux pour qu'ils soient considérés comme venant d'une seule et unique source. Nous avons montré l'existence de différences temporelles entre les modalités auditives et tactiles. Nous retiendrons que ces différences peuvent être compensées par la fenêtre d'intégration temporelle. Cette fenêtre se caractérisant par une tolérance à une relative absence de synchronie temporelle entre les modalités sensorielles, nous avons examiné les études portant sur les facteurs déterminants et mécanismes sous-jacents.

Nous noterons que les études investiguant les effets comportementaux du principe de cohérence temporelle et des mécanismes associés sont très largement limitées à nos capacités de jugement et de réaction à notre environnement. Aussi, l'effet des stimuli multimodaux au cours de l'exécution des mouvements demeure peu exploré.

# **Chapitre 3: Intégration Multisensorielle & Synchronisation Sensorimotrice**

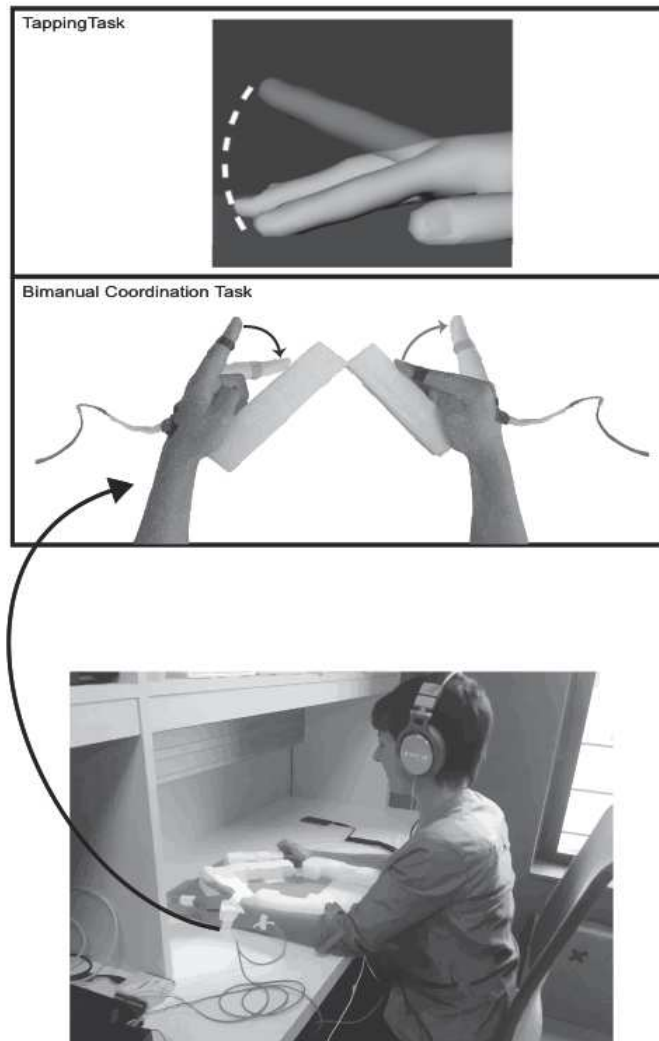
Jusqu'à présent, nous avons présenté les mécanismes de l'intégration multisensorielle puis nous avons décrit les effets du principe de cohérence temporelle au niveau comportemental lors de tâches de discrimination temporelle ou de détection. Nous allons maintenant nous intéresser aux effets de l'intégration multisensorielle sur le mouvement en cours lors de tâches de synchronisation sensorimotrice. Nous présenterons les principales caractéristiques de ces tâches et définirons les mesures classiquement utilisées. Nous verrons ensuite les spécificités des modalités auditives et tactiles. Nous concluons ce chapitre par les études investiguant l'effet de l'intégration multisensorielle sur la synchronisation sensorimotrice et discuterons de sa généralisation.

### **3.1. Synchronisation et coordination sensorimotrice**

#### 3.1.1. Les différentes tâches

Nous allons nous intéresser aux tâches de synchronisation sensorimotrice avec ou sans coordination entre les membres (voir Figure 9). Les tâches de synchronisation sont des tâches rythmiques, impliquant la synchronisation entre au moins un effecteur corporel et des stimuli rythmiques externes. L'étude de cette tâche a produit une vaste littérature depuis les travaux désormais classiques de Fraise (1980). L'instruction donnée au participant est de synchroniser le mouvement de l'un de ses effecteurs avec les stimuli sensoriels, ici auditifs, tactiles ou audio-tactiles. Il est possible de spécifier aux participants que synchroniser correspond à poser son pied, fléchir son doigt ou taper sur un support en même temps que la stimulation. La plupart du temps, mais pas exclusivement, les stimulations sont discrètes (Hove, Fairhurst, Kotz, & Keller, 2013; Repp, 2005; Varlet, Marin, Issartel, Schmidt, & Bardy, 2012). Nous distinguerons les tâches de synchronisation des tâches de synchronisation-coordination. Les tâches de synchronisation impliquent un membre effecteur et une stimulation, alors que les tâches de synchronisation-coordination

impliquent plus d'un membre effecteur. Par exemple, quand nous sommes debout, nous pouvons simplement synchroniser un de nos pieds avec les stimulations auditives : c'est ce que nous faisons quand nous tapons du pied au rythme de la musique par exemple. Ce mouvement correspond à une tâche de synchronisation. En revanche, si l'on se met à marcher en synchronisant nos pas avec des stimuli externes, alors c'est une tâche de synchronisation-coordination. Dans le cas de la marche, nos deux jambes sont impliquées et sont coordonnées pour nous éviter de tomber. Dans le cas de la synchronisation, la tâche la plus utilisée est une tâche de tapping, impliquant la synchronisation de l'index avec des stimuli rythmiques externes (Repp, 2005; Repp & Su, 2013). Les participants effectuent des flexions avec leur index dans le plan vertical, ils doivent à chaque flexion toucher la surface située en dessous de leur doigt (voir Figure 9). Dans la plupart des cas, ce point de contact est enregistré pour mesurer le mouvement. Dans le cas de la synchronisation-coordination, il n'y a généralement pas de point de contact : les doigts ne touchent aucune surface, les points de rebroussement sont libres et les participants doivent effectuer des mouvements de flexion-extension avec leurs doigts. Nous noterons que dans notre expérience du chapitre 4 qui étudie l'effet de l'intégration multisensorielle sur la coordination bimanuelle, nous avons ajouté un point de contact (voir Figure 9). L'objectif de cette thèse n'était pas de comparer les effets d'intégration multisensorielle sur le type de mouvement, i.e. coordination bimanuelle versus marche. Néanmoins, nous avons souhaité tester des comportements de synchronisation, sinon équivalents, à minima ressemblants. La pose des pieds dans la marche implique nécessairement un point de contact, nous avons donc ajouté un point de contact dans notre tâche de synchronisation-coordination bimanuelle. Ces tâches de coordination requièrent la coordination du doigt gauche avec le doigt droit mais aussi la synchronisation des flexions ou extensions avec les stimulations externes (Kelso, 1984; Lagarde, Zelic, & Mottet, 2012; Zelic, Mottet, & Lagarde, 2016). Les variables peuvent être différentes en fonction de la tâche, synchronisation ou synchronisation-coordination, mais aussi en fonction des protocoles.

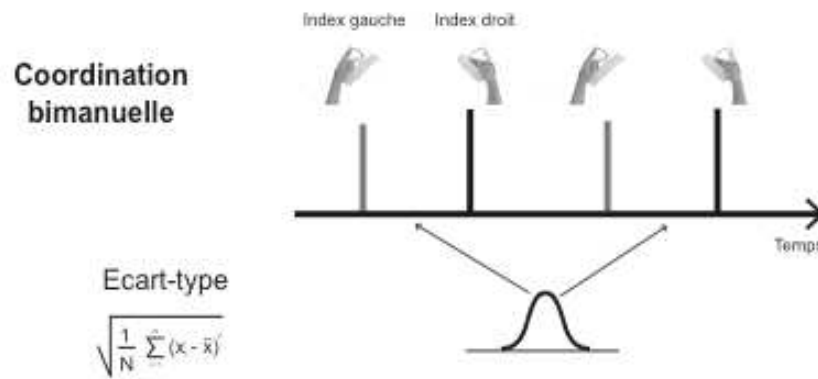


**Figure 9.** Illustration d'une tâche de tapping et d'une tâche de coordination bimanuelle. Les tâches de synchronisation, i.e. tapping (partie haute de la Figure), impliquent un seul membre effecteur ou articulation. Les tâches de synchronisation-coordination, i.e. tâche bimanuelle (partie basse), impliquent deux membres effecteurs ou articulations. Cette dernière illustre la tâche utilisée dans l'expérience du chapitre 4 de cette thèse. Les participants effectuaient des mouvements de flexion-extension en anti-phase (i.e. extension doigt gauche quand flexion doigt droit), à chaque flexion ils devaient toucher la surface située face à leur doigt.

### 3.1.2. Les différentes variables

Nous allons maintenant nous intéresser aux mesures associées à ces tâches. Deux types de variables peuvent être mesurées que nous nommerons : les variables motrices et les variables de synchronisation. Nous avons choisi cette terminologie en fonction de l'inclusion des stimuli sensoriels dans le calcul des variables. Les variables motrices peuvent être calculées dans des tâches où il n'y a pas de stimuli, contrairement aux variables de synchronisation. Nous allons décrire les variables pour les deux tâches utilisées dans cette thèse, à savoir des tâches de synchronisation-coordination : soit pour des mouvements bimanuels en anti-phase, soit pour la marche. Pour chacune des tâches, il est possible de mesurer les deux types de variables, i.e. motrice et de synchronisation.

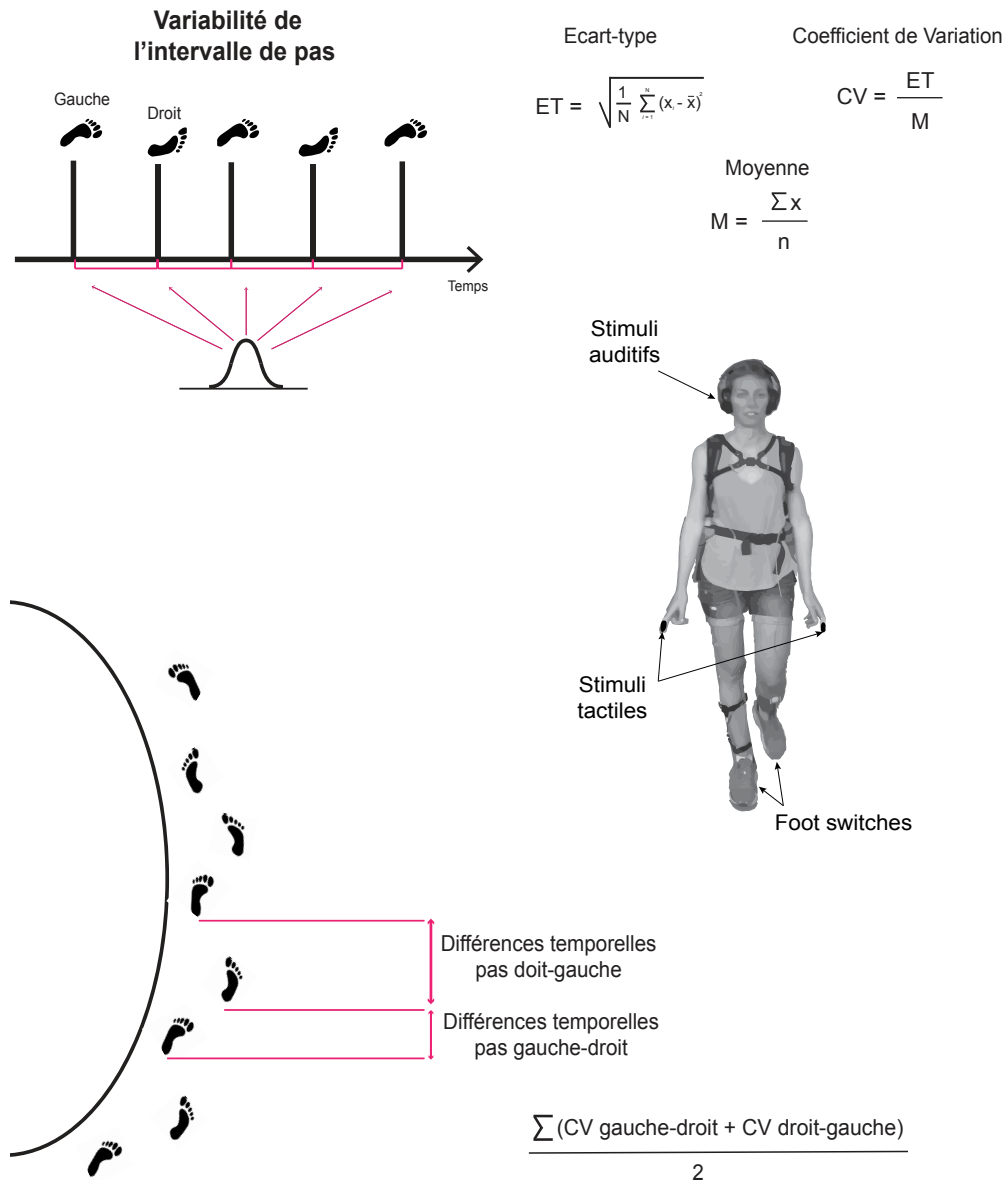
Concernant les variables motrices, la variable initiale est la différence temporelle entre deux mouvements consécutifs de deux effecteurs. C'est une mesure de coordination (Kelso, 1995). Les variables d'intérêts correspondent aux paramètres des distributions de ces différences temporelles : moyenne, écart-type, coefficient de variation. Dans la tâche bimanuelle, la distribution est celle des différences temporelles entre chaque flexion de chacun des doigts, [date de flexion gauche – date de flexion droit] voir Figure 10. Nous calculerons l'écart-type de la distribution représentant la variabilité de la coordination bimanuelle (Roy, Dalla Bella, & Lagarde, 2017).



**Figure 10.** Illustration de la variable motrice pour une tâche de coordination bimanuelle en anti-phase. La variable d'intérêt est calculée à partir de la différence temporelle entre deux flexions de doigts, [flexion gauche – flexion droite]. A partir de cette distribution il est possible de calculer l'écart-type.

Pour les tâches de marche, la variable initiale est la distribution des différences temporelles entre les appuis des pieds, i.e. intervalle de pas [date de l'appui du pied droit – date de l'appui du pied gauche]. Ce choix est licite dans la mesure où il y a symétrie droite-gauche, ce qui n'a pas été le cas dans nos expériences. En effet, dans toutes nos expériences de marche, les participants marchaient autour d'une ellipse (3.5 m x 6.7 m). Ces contraintes environnementales ont eu pour conséquence de modifier la symétrie temporelle entre les pas gauche-droit et les pas droit-gauche. La partie basse gauche de la Figure 11 illustre cet effet. Nous calculerons le coefficient de variation, CV de l'intervalle de pas, de la distribution représentant la variabilité de la marche (Bruijn, Meijer, Beek, & Dieën, 2013). Si nous avons choisi de considérer la distribution de tous les pas, quel que soit leur côté, puisque le CV de l'intervalle de pas ne prend pas en compte la différence de côté, celui-ci aurait été biaisé. Nous avons donc choisi de calculer les paramètres de distributions des intervalles de temps pour les pas gauche-droit et les pas droit-gauche séparément, puis de moyenniser les paramètres (voir Figure 11).



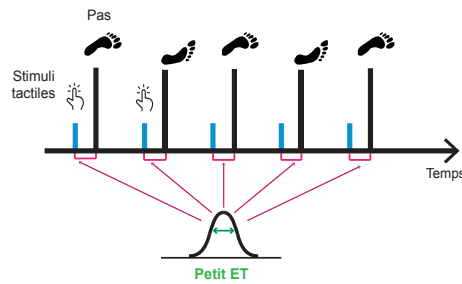


**Figure 11.** Illustration d'une tâche de synchronisation-coordination en marche. Les variables d'intérêt sont calculées à partir de la différence temporelle entre deux pauses d'appui, intervalle de pas [pose d'appui du pied droit – pose d'appui du pied gauche]. A partir de cette distribution il est possible de calculer le coefficient de variation. Une marche autour d'une ellipse, comme représentée dans la partie basse de la Figure, modifie la symétrie temporelle entre les pas. Le CV de l'intervalle de pas a donc été moyenné à partir des CV gauche-droit et droit-gauche. Voir détail dans le texte.

Concernant les variables de synchronisation, la variable initiale est la différence temporelle entre la date d'apparition de la stimulation et la date du mouvement qui lui est associé, i.e. asynchronie (Dalla Bella et al., 2016; Kelso, Delcolle, & Schöner, 1990; Lagarde & Kelso, 2006; Repp, 2005). Les variables d'intérêts correspondent aux paramètres des distributions de ces différences temporelles : moyenne, écart-type, coefficient de variation. Pour identifier un événement discret spécifique du mouvement, il est possible de choisir le pic de flexion ou d'extension, le pic de vitesse, le début du contact de l'index avec un support ou la pression maximale appliquée lors de l'appui du pied. Dans le cas où les participants ont pour consigne de synchroniser leurs mouvements avec les stimulations externes, en règle générale, à chaque stimulus correspond un mouvement. La moyenne représente à quel moment les participants effectuent le plus fréquemment leurs mouvements par rapport aux stimuli. L'écart-type représente la variabilité de la synchronisation. La Figure 12 illustre les variables de synchronisation dans le cas d'une tâche de marche avec stimulation tactile délivrée sur le doigt. La partie haute de la Figure 12 représente deux situations de variabilité de synchronisation calculées à partir des écart-types des distributions d'asynchronies. Dans un cas, panel supérieur, la synchronisation est peu variable représentée par une distribution d'asynchronies concentrée à proximité de la moyenne, correspondant à un petit écart-type. En comparaison, dans le panel inférieur, la synchronisation est plus variable comme l'indique une distribution moins concentrée autour de la moyenne, correspondant à un écart-type plus grand. La partie basse de la Figure 12 représente deux situations de synchronisation calculées à partir des moyennes des distributions d'asynchronies. Le panel supérieur représente une synchronisation pour laquelle les participants posent leur pied après les stimuli. Cette synchronisation entraîne une asynchronie moyenne positive, c'est-à-dire que la moyenne de la distribution est décalée positivement par rapport au 0, représentant les stimuli. Le panel inférieur représente une synchronisation pour laquelle les participants posent leur pied avant les stimuli. Cette synchronisation entraîne une asynchronie moyenne négative, c'est-à-dire que la moyenne de la distribution est décalée négativement par rapport au 0, représentant toujours les stimuli.

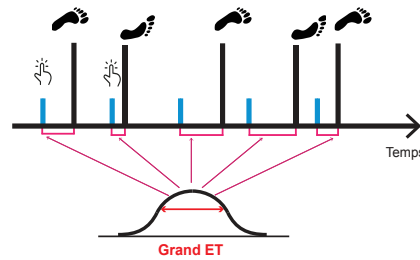
Nous allons maintenant nous intéresser à l'interprétation des variables que nous venons de décrire.

### Variabilité de la synchronisation

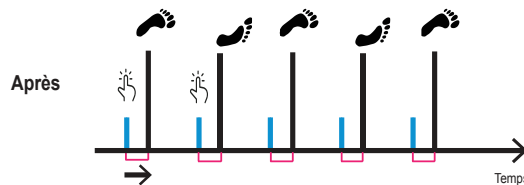


Ecart-type

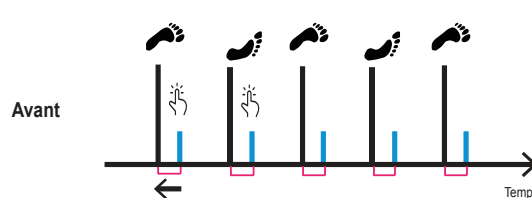
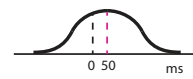
$$\sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$



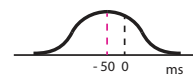
### Asynchronie moyenne



Asynchronie positive



Asynchronie négative



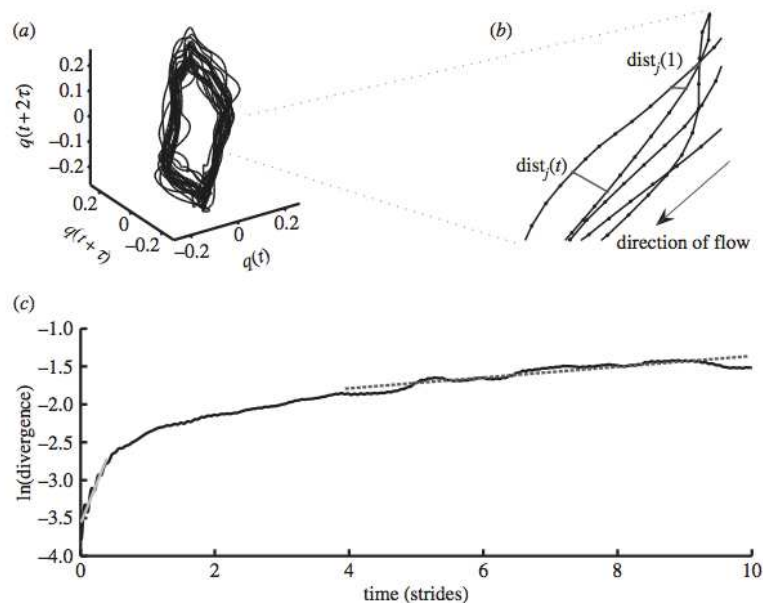
**Figure 12.** Illustration d'une tâche de synchronisation-coordination en marche avec des stimuli tactiles placés sur les doigts. Les variables d'intérêt de la synchronisation sont obtenues à partir de la distribution des asynchronies, qui sont les différences temporelles entre la date de la stimulation et la date du mouvement qui lui est associé. La moyenne ainsi que l'écart-type sont utilisés. La moyenne représente à quel moment les participants effectuent le plus fréquemment leurs mouvements par rapport aux stimuli. L'écart-type représente la variabilité de la synchronisation. Voir détail dans le texte pour les différentes situations illustrées.

### 3.1.3. Comportements rythmiques et concept de stabilité

Les comportements rythmiques présentent un ensemble de caractéristiques. La première que nous allons décrire est la stabilité. La dispersion correspond à la variabilité du comportement et donc, dans le cas d'un point d'équilibre, à une mesure de la stabilité. Dans nos études, les séries des différences temporelles correspondent à un cas de point d'équilibre. La stabilité est ici utilisée dans le sens de l'approche des systèmes dynamiques (Haken, Kelso, & Bunz, 1985; Schönner, Haken, & Kelso, 1986). Cette approche issue de la physique a été appliquée à l'étude du comportement, tout d'abord sur la coordination bimanuelle puis étendue aussi bien à la marche (Diedrich & Warren, 1995) qu'à la synchronisation (Kelso et al., 1990). De manière générale dans cette approche, la stabilité d'un équilibre est définie par un retour à cet équilibre après perturbation. Cette stabilité peut varier quantitativement, elle peut être plus ou moins forte ce qui se traduit par un retour plus ou moins rapide vers l'équilibre. Prenons par exemple la relation temporelle entre les pas, i.e. intervalle de pas : si le système sensorimoteur contrôlant la marche était parfaitement stable, la dispersion des différences temporelles entre les pas devrait être nulle dans le cas d'une marche en ligne droite. Ainsi, plus la variabilité de l'intervalle de pas augmente, plus la marche est instable entraînant potentiellement des chutes ou des problèmes d'équilibre postural (Bruijn, Meijer, Beek, & Dieën, 2013). Une variabilité plus grande correspond à une stabilité plus petite. La même logique étant appliquée pour la synchronisation, la synchronisation la plus stable est la moins variable caractérisant ainsi la meilleure performance (Dalla Bella et al., 2016; Sowiński & Dalla Bella, 2013).

Dans cette thèse, afin de mesurer la stabilité de la marche nous avons utilisé une deuxième mesure : l'exposant maximum de Lyapunov (Dingwell, Cusumano, Sternad, & Cavanagh, 2000; Osedelets, 1968). Selon notre définition, cette mesure est une variable motrice. Une revue de littérature a été consacrée aux différentes mesures permettant d'évaluer la stabilité de la marche. Son objectif était d'identifier les mesures les plus adéquates liées aux risques de chutes chez les personnes âgées ou malades (Bruijn et al., 2013). Les auteurs distinguent deux mesures : les mesures de variabilité, par exemple la dispersion de l'intervalle de pas, et l'exposant de Lyapunov. Nous avons donc, dans l'une de nos

expériences (chapitre 5) utilisé les deux variables. Nous l'avons utilisé pour une seule de nos expériences car cette variable ne s'est pas révélée plus informative que le CV de l'intervalle de pas au regard des questions que nous posons. Le CV de l'intervalle de pas étant souvent employé, son utilisation et son interprétation sont plus simples. Nous allons ici décrire de manière succincte l'estimation de l'exposant de Lyapunov de façon à avoir une idée générale de la mesure. Pour estimer l'exposant de Lyapunov, on représente l'état d'un système au cours du temps comme une trajectoire dans l'espace des phases, reconstruit par la méthode des délais. Chaque cycle de pas représente une nouvelle trajectoire qui repasse à proximité de la précédente. L'exposant de Lyapunov va quantifier la divergence, c'est à dire la vitesse à laquelle les différentes trajectoires s'écartent les unes des autres (voir Figure 13). Pour plus de détails voir la partie Méthode du chapitre 5. Plus l'exposant de Lyapunov est petit, plus le système est stable.



**Figure 13** (reproduit de Bruijn et al., 2013). Estimation de l'exposant de Lyapunov. a) Reconstruction de l'espace d'état du système. b) Vue élargie de a), pour chaque point les points voisins les plus proches sont calculés. La divergence de ces points est calculée pour une distance  $t$ , i.e.  $dist_j(t)$ . c) Moyenne du logarithme du taux de divergence en fonction du temps. L'exposant de Lyapunov correspond à la pente de la courbe entre les valeurs du temps entre 0-0,5.

De manière générale, les variables de dispersion mesurent la stabilité du comportement. Nous allons voir à présent que la moyenne de la synchronisation est elle aussi informative.

#### 3.1.4. L'asynchronie moyenne

L'asynchronie moyenne représente à quel moment les participants posent leur pied ou fléchissent leur index le plus fréquemment par rapport aux stimuli : soit avant, soit après, soit en même temps que les stimuli.

L'asynchronie moyenne fait l'objet d'intenses investigations depuis plus de 50 ans (Aschersleben, 2002; Fraise, 1980; Paillard, 1949), en partie dues à l'observation d'une asynchronie négative. Lorsque l'on demande aux participants de synchroniser leur index avec une séquence de sons régulière, en moyenne les mouvements des participants se situent avant les stimuli auditifs, entre 20 et 80 ms selon les études (Repp, 2005). Fait intéressant, cette asynchronie négative n'est ni constante ni généralisable à toutes les modalités. En effet, dans une tâche de tapping, Müller et al. (2008) montrent que les participants tapent 40 ms avant la stimulation auditive mais 8 et 4 ms avant la stimulation tactile, 8 ms quand la stimulation tactile était sur l'index de la main et 4 ms quand elle était sur le gros orteil du pied. Lagarde et Kelso (2006), quant à eux, rapportent en condition unimodale auditive que les participants atteignent en moyenne une flexion maximale de l'index du doigt autour de 20 ms avant les stimuli auditifs et de 0 ms pour une extension maximale. Alors que pour la condition unimodale tactile, les participants fléchissent en moyenne autour de 20 ms, cette fois après les stimuli et étendent leur index un peu plus de 30 ms après. De plus, pour une tâche de synchronisation audio-tactile lors de coordinations bimanuelles, Lagarde et al. (2012), rapportent des différences de moyenne d'asynchronie en fonction de la fréquence des stimuli et des mouvements des doigts.

Après avoir caractérisé ces tâches de synchronisation sensorimotrice et défini les mesures, nous nous intéresserons à l'effet de capture auditive lors de tâches de synchronisation sensorimotrice avec des stimuli multimodaux.

### 3.1.5. Dominance auditive et synchronisation sensorimotrice

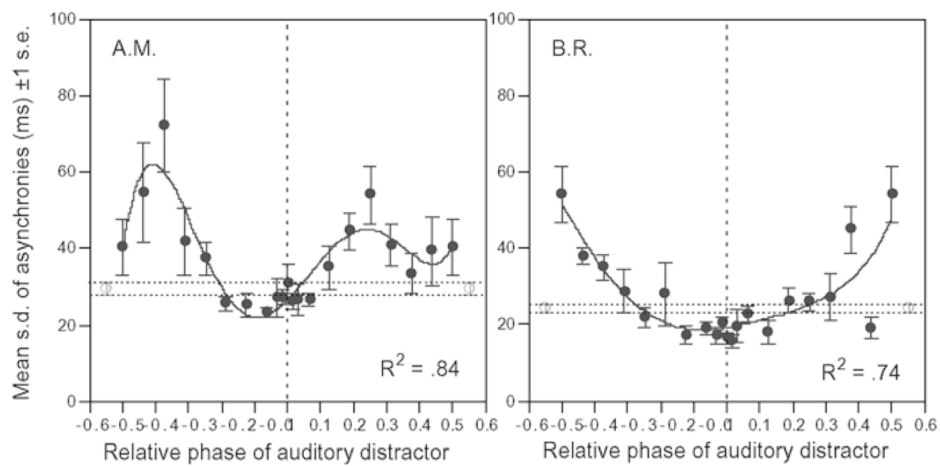
Nous présenterons à nouveau mais de manière moins détaillée, cette sous-section du chapitre 3 dans l'introduction de l'article du chapitre 4 et dans la discussion de l'article du chapitre 5 de cette thèse.

De nombreuses études se sont intéressées au lien existant entre le mouvement et la modalité auditive. Supporté par des structures et réseaux corticaux (Chen, Penhune, & Zatorre, 2008; Chen, Zatorre, & Penhune, 2006) il apparaît de manière précoce dans le développement. Grahn et Brett (2007) ont montré que la discrimination des rythmes auditifs était soutenue par des aires classiquement dédiées à la production de mouvement, comme les ganglions de la base et l'aire motrice supplémentaire. Tierney et Kraus (2013) montrent que lors d'une tâche de synchronisation audio-motrice, la variabilité de la synchronisation est liée à la variabilité de la réponse neuronale du son lui-même, mesurée par électroencéphalographie (EEG). Plus les signaux neuronaux en réponse à des stimuli auditifs sont variables, plus la performance des participants est elle aussi variable. Des études mettent également en lumière le lien privilégié entre la modalité auditive et le mouvement et ce dès la petite enfance. Phillips-Silver et Trainor (2005) ont montré que le rythme auquel sont bercés des nourrissons de 7 mois influence l'encodage auditif de ces différentes conditions rythmiques. Après avoir bercé les nourrissons à des rythmes différents (doubles ou triples), on leur présentait de la musique sans les bercer. Les résultats indiquent que les nourrissons préfèrent les conditions dans lesquelles ils ont été bercés précédemment. Ces mêmes auteurs répliquent les résultats sur des adultes deux ans plus tard, à la différence près que les participants n'étaient pas bercés mais devaient se tenir droit et fléchir leurs genoux au rythme de la musique (Phillips-Silver & Trainor, 2007).

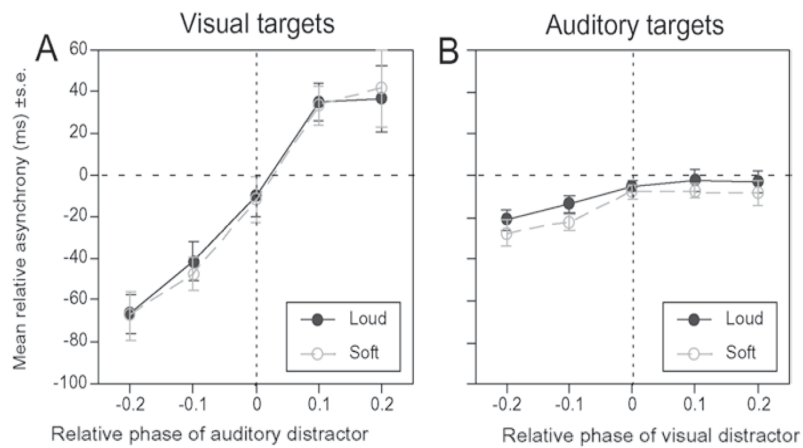
Au niveau comportemental, un moyen ingénieux de tester ce lien entre le mouvement et les stimuli auditifs est de comparer les performances de synchronisation avec des stimuli visuels ou encore tactiles. Nous allons dans un premier temps nous intéresser à la différence audiovisuelle puisque c'est la plus documentée.

La discrimination des rythmes auditifs est généralement plus précise que la discrimination de rythmes visuels (Grahn, 2012; Lukas, Philipp, & Koch, 2014; Patel, Iversen, Chen, & Repp, 2005). Concernant la synchronisation sensorimotrice, plusieurs études ont mis en place un protocole de perturbation afin de tester l'influence de cette modalité auditive sur la modalité visuelle (Aschersleben & Bertelson, 2003; Kato & Konishi, 2006; Repp & Penel, 2002, 2004). Dans ces études, les auteurs manipulent les délais temporels entre les stimuli visuels et auditifs (SOA, *Stimulus Onset Asynchrony*). Dans celle de Repp et Penel (2004), les participants devaient synchroniser leurs index avec des stimuli visuels (visual target) ou des stimuli auditifs (auditory target). D'autres stimuli respectivement auditifs (auditory distractor) et visuels (visual distractor) étaient présentés de façon à perturber la synchronisation. Les stimuli perturbateurs étaient présentés simultanément ou avec un SOA de valeur variable. Les résultats sont unanimes. Lors de la synchronisation avec un rythme auditif, la présentation d'un rythme visuel influence peu les performances de synchronisation. A l'inverse, lors de la synchronisation avec un rythme visuel, la présentation d'un rythme auditif perturbe les performances de synchronisation. De plus, cette perturbation dépend de la valeur de l'intervalle temporel entre les modalités, i.e. SOA : plus les stimuli auditifs s'éloignent temporellement des stimuli visuels, plus l'effet de perturbation est important. Cette perturbation a deux effets. Le premier est observé sur la variabilité de la synchronisation (voir Figure 14) : plus les SOA sont grands, plus la variabilité de la synchronisation augmente. Le deuxième est observé sur l'asynchronie moyenne : les participants ont tendance à suivre, c'est-à-dire à se synchroniser avec, les stimuli auditifs alors qu'ils ont pour tâche de se synchroniser avec les stimuli visuels (voir Figure 15). Les auteurs ont nommé ces effets la dominance auditive.





**Figure 14** (reproduit de Repp et al. 2004). Moyenne des écarts-types des asynchronies en fonction de la phase relative entre les modalités auditives et visuelles, i.e. SOA, en condition synchronisation avec les stimuli visuels (stimuli auditifs considérés comme des perturbateurs). Illustration pour deux participants.



**Figure 15** (reproduit de Repp et al. 2004). Moyenne de l'asynchronie moyenne en fonction de la phase relative entre les modalités auditives et visuelles, i.e. SOA. Pour les conditions de synchronisation avec les stimuli visuels, i.e. visual target, et auditifs, i.e. auditory target.

Les résultats montrent aussi que ces effets sont plus marqués lorsque les stimuli auditifs précèdent les stimuli visuels. Nous avons déjà évoqué cet effet d'ordre pour des tâches de discrimination temporelle et de détection dans le chapitre 2 en soulignant l'effet d'une plus grande perturbation lorsque la modalité auditive était présentée en premier (Diederich & Colonius, 2015; Fujisaki & Nishida, 2009; Mégevand et al., 2013; Powers et al., 2009; Wilson et al., 2009).

Ce phénomène robuste de dominance auditive n'a jamais été testé pour d'autres modalités, comme par exemple pour un rythme tactile. Cette question du transfert de la capture auditive à la paire audio-tactile soulève la question de la spécificité sensorielle. Nous allons montrer que transférer un phénomène d'une paire à une autre n'est pas si simple car cela nécessiterait une équivalence sensorielle. En psychologie de la perception, certaines hypothèses et modèles se sont penchés sur la question (Ernst & Bühlhoff, 2004; Welch & Warren, 1986), nous allons les discuter et nous verrons que ces différentes visions se généralisent de manière assez directe à des tâches de synchronisation sensorimotrice.

## **3.2. Spécificité sensorielle et paire audio-tactile**

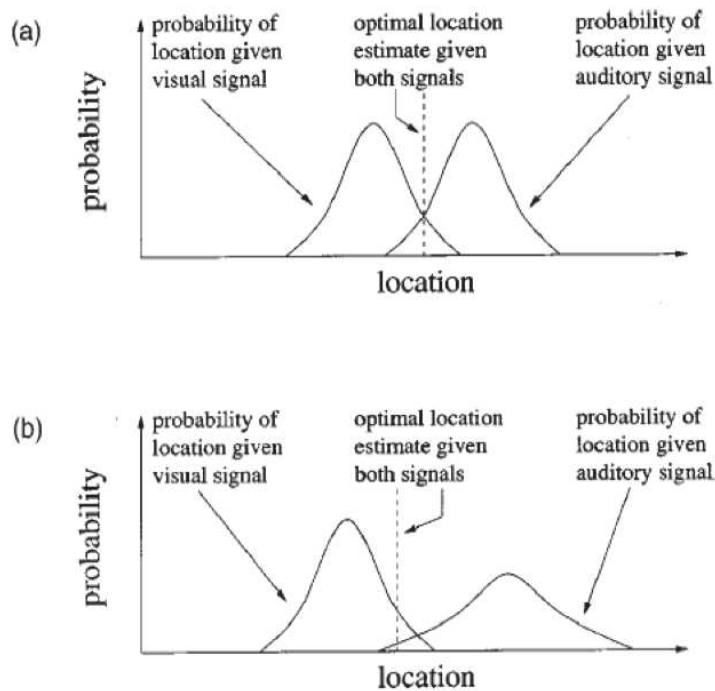
### **3.2.1. Spécificité(s) sensorielle(s)**

Classiquement, chaque sens possède une spécificité, c'est-à-dire chaque modalité s'exprime mieux dans un domaine spécifique, l'audition serait ainsi sensible aux propriétés temporelles, la vision aux propriétés spatiales et la modalité tactile pour la discrimination des surfaces (Shams, Kamitani, & Shimojo, 2000; Spence & Squire, 2003; Welch & Warren, 1980). Néanmoins, cette spécificité sensorielle n'est pas si rigide, et peut être modifiée en fonction de certains paramètres.

Tout d'abord, l'hypothèse de modalité appropriée de Welch et Warren (1986) explique que la perception donne la priorité au sens le plus approprié en fonction de la tâche à réaliser. Cette hypothèse permettrait d'expliquer l'effet de dominance auditive des tâches de synchronisation sensorimotrice. Dans les tâches de synchronisation l'instruction donnée aux participants est de synchroniser un de leurs effecteurs au même moment que les stimulations. Le but de ces tâches est donc explicitement temporel. Si les propriétés temporelles sont spécifiques à la modalité auditive, alors il semble logique que pour une tâche temporelle la modalité auditive domine la modalité visuelle. D'ingénieux protocoles ont permis de valider cette hypothèse en modulant les conditions de présentation des stimuli. Au lieu de présenter des stimuli visuels sous forme de flash, les stimuli étaient continus, la synchronisation visuo-motrice était ainsi indiquée tout au long du mouvement (Armstrong & Issartel, 2014; Gan, Huang, Zhou, Qian, & Wu, 2015; Hove et al., 2013; Iversen, Patel, Nicodemus, & Emmorey, 2015; Varlet et al., 2012). Les résultats montrent que la stabilité de la synchronisation visuo-motrice est égale voire parfois meilleure que la synchronisation audio-motrice.

Néanmoins, depuis une dizaine d'années un nouveau modèle a modifié la manière de penser l'intégration multisensorielle. Le modèle d'estimation de maximum de vraisemblance (*Maximum Likelihood Estimation model*, MLE) formulé par Ernst et Bühlhoff (2004). Ce modèle s'oppose à l'hypothèse de modalité appropriée car dans ce modèle, ni le stimulus ni la modalité ne peuvent dominer. Au regard de ce modèle, l'effet de dominance est déterminé par l'estimation de la fiabilité d'une modalité à partir de la façon dont elle rend compte d'un stimulus. La qualité du signal sensoriel produit par une modalité en présence d'un stimulus, est estimée par sa variance associée, introduite en particulier par le bruit inhérent aux transmissions neuronales. Chaque signal sensoriel va ensuite être pondéré en fonction de son degré de certitude, c'est-à-dire sa qualité ou encore sa variance, produisant ainsi l'estimation multisensorielle la plus fiable possible, i.e. celle qui a la plus petite variance possible (voir Figure 16). Sans avoir été explicitement formulée, au regard de ce modèle, la dominance auditive dans une tâche de synchronisation sensorimotrice ne serait donc pas due à la spécificité de la modalité auditive aux propriétés temporelles mais à son haut degré de fiabilité. De manière générale, le jugement perceptif est construit sur la base de toutes les modalités sensorielles disponibles et pas seulement sur celle ayant la meilleure

spécificité. L'étude de Elliot et al. (2010) généralise et confirme en partie ce modèle pour la synchronisation sensorimotrice en utilisant une tâche de tapping. Dans leur étude, les auteurs ont baissé la fiabilité des stimuli auditifs en appliquant un décalage temporel aléatoire. Les résultats montrent que cette manipulation permet de restreindre l'effet de dominance auditive lors de tâches de synchronisation audio-tactile et audio-visuelle. En manipulant la fiabilité du métronome auditif, les auteurs ont diminué son poids. Par conséquent, le poids des autres modalités a augmenté permettant ainsi l'intégration multisensorielle. A noter que le modèle n'a pas permis de prédire toutes les conditions de stimulation notamment pour les décalages temporels les plus élevés.



**Figure 16** (reproduit de Battaglia, Jacobs, & Aslin, 2003). Estimation d'une moyenne multimodale à partir de la somme pondérée de deux distributions de probabilités, associées chacune à l'estimation via une modalité unimodale. Chaque distribution va avoir un poids dans cette « combinaison finale » correspondant à une somme.

Selon nous, l'hypothèse de modalité appropriée et le modèle d'estimation de maximum de vraisemblance peuvent coexister. L'étude de Elliot et al. (2010), cherchant à confirmer le modèle MLE, n'invalide pas pour autant l'hypothèse de modalité appropriée. En effet, s'ils ont choisi de perturber les stimuli auditifs, c'est bien parce que la meilleure performance en condition unimodale était réalisée par la modalité auditive. Cette expérience repose donc sur le fait que la modalité auditive est la modalité appropriée et cherche à mettre en évidence les mécanismes permettant d'y suppléer lorsque celle-ci fait défaut. Il nous semble donc qu'en l'état actuel des connaissances scientifiques, nous pouvons considérer que dans des cas simples, i.e. fiabilité des stimuli, une modalité préférentielle est associée à une tâche particulière et que dans les cas complexes, i.e. ambiguïté des stimuli, il existe un mécanisme permettant d'intégrer les modalités provenant de toutes les modalités sensorielles potentiellement utiles.

Nous allons maintenant nous attarder sur un autre résultat intéressant de Elliott et al. (2010) à savoir : la meilleure performance est obtenue en condition audio-tactile en comparaison avec l'audio-visuelle. Par ailleurs, en condition unimodale, le métronome tactile présente une performance plus stable que le métronome visuel. Nous allons voir que ce résultat est plutôt consensuel dans la littérature et ce pour différents types de tâches.

### 3.2.2. Une particularité audio-tactile

Les précédents résultats indiquent une particularité de la paire audio-tactile vis à vis de leur sensibilité aux propriétés temporelles. L'origine de ce lien privilégié serait évolutionnaire du fait de l'analogie des mécanismes physiologiques des récepteurs auditifs et tactiles. Ces derniers sont décrits comme une déformation de membrane soit basilaire, soit de la peau, ce qui entraînerait une expérience sensorielle similaire pour ces deux modalités. La membrane basilaire était originellement une aire de la peau qui aurait évolué et serait devenue extrêmement sensible aux vibrations (voir introduction Soto-Faraco & Deco, 2009). En outre, au cours des premiers mois de vie prénatale, l'être humain expérimente les modalités auditives et tactiles contrairement à la vision. Cette interaction audio-tactile

précoce est par ailleurs plus sensible aux propriétés temporelles que spatiales (Occelli et al., 2011). Ce lien privilégié entre les modalités auditives et tactiles, toutes deux sensibles aux propriétés temporelles de l'environnement, subsistera après la naissance (Von Békésy, 1960). Au niveau comportemental, nombreuses sont les études rapportant effectivement ce lien. Nous avons déjà rapporté les résultats d'Elliot et al. (2010), pour une revue de la question voir aussi Occelli et al. (2011). Dans une tâche de discrimination temporelle, le jugement de synchronie temporelle est significativement meilleur pour la paire audio-tactile que pour les paires audio-visuelles ou visuo-tactiles (Fujisaki & Nishida, 2009). Lors d'une tâche de reconnaissance de la métrique musicale, les résultats montrent que les participants présentent des performances équivalentes lorsque les rythmes sont présentés via les modalités tactiles ou auditives (Huang, Gamble, Sarnlertsophon, Wang, & Hsiao, 2012). Si ce lien a été étudié pour des tâches de discrimination ou de reconnaissance, il est d'autant plus vrai lorsque l'on s'intéresse au mouvement rythmique (Ammirante, Patel, & Russo, 2016; Brochard, Touzalin, Després, & Dufour, 2008).

D'autre part, l'exigence d'alignement spatial pour l'obtention de l'effet de bénéfice multisensoriel serait moins évidente dans le cas de la paire audio-tactile. Qu'il s'agisse de jugements temporels, de temps de réaction ou de synchronisation sensorimotrice, les études sont pratiquement unanimes et montrent que l'intégration audio-tactile serait indépendante de la coïncidence spatiale. L'étude de Tajadura-Jiménez et al. (2009) rapporte des temps de réaction équivalents, que les stimulations tactiles soient positionnées au niveau du lobe de l'oreille ou sur la main. Zampini et al. (2007) montrent, eux aussi que la facilitation audio-tactile est indépendante de la localisation des stimuli qui étaient présentés, soit en face des participants, soit dans leur dos. Teramoto et al. (2013) rapportent, de la même manière, que l'intégration audio-tactile ne se limite pas à une localisation spatiale autour de la tête mais que l'intégration persiste au-delà de cette zone classiquement privilégiée pour l'intégration. Murray et al. (2005) rapportent, à nouveau, que le bénéfice audio-tactile est indépendant de la localisation des stimuli, aussi bien pour les jugements temporels que pour les temps de réaction. Dans une tâche de tapping, Müller et al (2008) montrent que la synchronisation est stable de manière équivalente quel que soit l'endroit de la stimulation tactile, sur la main ou sur le pied. Ainsi, Murray et al. (2005) affirment que la paire audio-tactile est moins spatiale que les autres paires multimodales.

Après avoir décrit l'effet de dominance auditive ainsi que la spécificité audio-tactile aux propriétés temporelles de l'environnement, nous allons à présent nous intéresser aux effets de l'intégration multisensorielle sur le système sensorimoteur.

### **3.3. Intégration multisensorielle et système sensorimoteur**

#### 3.3.1. Les paramètres du mouvement

##### 3.3.1.1. Influence du mouvement sur l'intégration multisensorielle

Avant de s'intéresser à l'effet de l'intégration multisensorielle sur le mouvement en cours, examinons l'effet inverse. La littérature étudiant les effets du mouvement sur l'intégration multisensorielle est rare. A notre connaissance, seule une étude s'y est intéressée pour des tâches de synchronisation sensorimotrice. Avant de la présenter, nous allons étudier l'effet des paramètres du mouvement sur l'intégration d'un seul sens.

Les mouvements de saccade des yeux influencent notre discrimination visuelle. Une étude rapporte que les mouvements de saccade des yeux modulent la discrimination temporelle et spatiale des stimuli visuels (Morrone, Ross, & Burr, 2005). Une autre étude plus récente rapporte que ces mouvements de saccade moduleraient aussi la discrimination des contrastes visuels (Benedetto, Spinelli, & Morrone, 2016). Dans un autre contexte, plus pertinent pour cette thèse, nous présenterons l'effet connu de suppression de la sensation tactile lors de mouvements, i.e. *gating effect*. Il s'agit d'une atténuation de la sensibilité tactile sur le membre en mouvement mais également dans les régions corporelles voisines (Shergill, Bays, Frith, & Wolpert, 2003). Voss et al. (2006) montrent que pour être perçue équivalente, l'intensité d'une stimulation tactile délivrée sur un doigt en mouvement doit être 2,69 fois plus importante que celle appliquée sur un doigt au repos. Ce phénomène

d'atténuation débuterait avant même l'initiation du mouvement puis s'accroîtrait durant l'exécution du mouvement (Williams, Shenasa, & Chapman, 2002). Cet effet est classiquement expliqué par une interférence simultanée entre la commande motrice et les réafférences sensorielles générées par le mouvement. Par ailleurs, cet effet d'atténuation est augmenté avec la vitesse de mouvement. En effet Cybulska-Klosowicz et al. (2011) montrent que plus le mouvement est rapide, plus l'effet d'atténuation tactile est important. Prises ensemble ces études montrent un effet du mouvement sur l'intégration sensorielle. Concernant l'effet du mouvement sur l'intégration multisensorielle, à notre connaissance la seule étude à s'y être intéressée est celle de Lagarde et Kelso (2006). Leurs résultats montrent que la configuration du mouvement, i.e. flexion/ extension de l'index, et la modalité, i.e. auditive/tactile, influencent la stabilité des patrons de coordination. La condition la plus stable correspond à la condition flexion sur son et extension sur vibration. Cette étude rapporte ainsi que le type de mouvement à effectuer peut révéler les effets d'intégration multisensorielle.

Il semble donc que le type de mouvement a un effet sur l'intégration multisensorielle. Dans cette thèse nous avons choisi de nous intéresser aux caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur et plus spécifiquement à la stabilité intrinsèque de la marche. Nous ferons l'hypothèse que la stabilité du système sensorimoteur pourrait influencer les effets d'intégration multisensorielle. Afin de manipuler cette stabilité, nous ferons varier la cadence de marche des participants. En manipulant la cadence nous manipulerons par conséquent le rythme endogène de la marche. Nous allons à présent nous intéresser aux conséquences des modifications des rythmes endogènes.

#### 3.3.1.2. Les rythmes endogènes

Nous présenterons à nouveau cette sous-section du chapitre 3 dans l'introduction de l'article du chapitre 6 de cette thèse.



Il est classiquement admis que le suivi d'un rythme endogène a un effet bénéfique sur la performance, contrairement à son éloignement. Les rythmes endogènes correspondent aux rythmes naturels de notre système et se retrouvent à plusieurs niveaux : physiologique avec le rythme cardiaque (Glass, 2001), cognitif avec les rythmes de paroles (Giraud et al., 2007), attentionnel avec ses effets sur la stabilité des mouvements (Zanone, Monno, Temprado, & Laurent, 2001). Les effets du respect des rythmes endogènes s'étendent jusqu'à nos interactions interpersonnelles. Une récente étude rapporte que les rythmes endogènes améliorent les coordinations interpersonnelles (Zamm, Wellman, & Palmer, 2016). Dans cette expérience, les auteurs ont mesuré les rythmes spontanés de musiciens lors d'une performance de piano. En fonction de la correspondance de leurs rythmes spontanés, les musiciens devaient jouer un morceau de piano en duo. Les résultats montrent un lien direct entre la correspondance des rythmes spontanés et les performances durant le duo. Les musiciens partageant les mêmes rythmes spontanés étaient mieux coordonnés lors de la performance en duo.

Ces rythmes endogènes se retrouvent aussi lors de la marche. Nous avons tous un rythme de marche préférentiel que l'on qualifiera d'endogène. Le suivi de ce rythme endogène en marche a un effet direct sur la stabilité de celle-ci. Le ralentissement de la cadence de marche chez la personne jeune augmente le CV de l'intervalle de pas (Dingwell & Marin, 2006; Terrier & Dériaz, 2012). Le ralentissement de la cadence de marche augmente la variabilité de celle-ci en comparaison avec la cadence de marche préférée, i.e. endogène. Ainsi, l'éloignement du rythme endogène de marche rend la marche moins stable.

Prises ensemble, ces études rapportent un effet bénéfique du suivi des rythmes endogènes sur une grande variété de comportements.

Nous allons maintenant nous intéresser aux études qui ont testé l'effet d'intégration multisensorielle sur les tâches de synchronisation sensorimotrice.

### 3.3.2. Un bénéfice multisensoriel qui n'est pas systématique

L'étude de l'intégration multisensorielle est intéressante en particulier car elle entraîne un bénéfice multisensoriel. Nous allons voir que cet effet n'est pas systématique dans les tâches impliquant des mouvements rythmiques. Nous allons lister dans cette partie toutes les études portant sur l'intégration multisensorielle pour des tâches de synchronisation sensorimotrice et pour toutes les modalités sensorielles. Comme nous l'avons précédemment évoqué, nous mettrons l'accent sur deux mesures : 1) les variables de synchronisation mesurées par l'écart-type des asynchronies ou de la phase relative, et 2) les variables motrices mesurées par l'écart-type de la coordination entre les mouvements et les temps de transition. L'écart-type de la phase relative correspond strictement à l'écart-type des asynchronies. La phase relative correspond aux différences temporelles exprimées en angles alors que les asynchronies sont exprimées en temps (Armstrong & Issartel, 2014; Lagarde, & Kelso, 2006). Quant au temps de transition dans le cadre des systèmes dynamiques, les protocoles impliquent la plupart du temps, deux effecteurs, les index des deux mains par exemple, et une séquence de stimuli dont la fréquence augmente ou diminue au cours du temps. Les participants ont pour instruction de synchroniser leurs index avec les stimuli. Typiquement une coordination en anti-phase, i.e. flexion index droit quand extension index gauche, n'existe qu'à basse fréquence. Quand la fréquence des stimuli augmente, le patron de coordination en anti-phase transite vers un patron en phase, i.e. flexion des index droits et gauches en même temps (Haken et al., 1985; Schöner et al., 1986). Cette transition d'un patron à un autre reflète la stabilité du système : plus le temps de transition est grand, plus le patron de coordination est stable. Ce temps de transition représente donc une variable de stabilité du système.

Pour mesurer le bénéfice multisensoriel, les études comparent les résultats des conditions multimodales et unimodales. Dès que la différence entre ces conditions est statistiquement significative, alors elles concluent à un bénéfice multisensoriel. Concernant la dispersion des distributions, plus petite est la variabilité, meilleure est la performance. Dans le Tableau 2 nous avons rapporté toutes les études testant l'effet d'intégration multisensorielle sur des tâches de synchronisation sensori-motrices. Nous n'avons pas rapporté celles qui utilisent des stimuli multimodaux mais qui ne testent pas le bénéfice, comme Repp et Penel (2002,

2004), Hove et al. (2013), Müller et al. (2008), Kolers et Brewster (1985), Brochard et al. (2008) ou encore Kato et Konishi (2006). Nous n'avons pas non plus rapporté les expériences dans lesquelles la stimulation tactile est soit un feedback (Kelso, Fink, DeLaplain, & Carson, 2001) soit un mouvement imposé sur le doigt opposé à celui effectuant le tapping (Wing, Doumas, & Welchman, 2010).

Prises ensemble, les études listées dans le Tableau 2 sont unanimes : le bénéfice multisensoriel dans des tâches de synchronisation sensorimotrice n'est pas systématique. La majorité des études ne rapporte aucun bénéfice quelles que soient les variables (Ammirante, Patel, & Russo, 2016; Blais, Martin, Albaret, & Tallet, 2014; Elliott, Wing, & Welchman, 2011; Elliott, Wing, & Welchman, 2010; Lagarde & Kelso, 2006; Lagarde et al., 2012; Sejdić, Fu, Pak, Fairley, & Chau, 2012). En revanche, d'autres rapportent un bénéfice multisensoriel pour les variables de synchronisation et non pour les variables motrices (Armstrong & Issartel, 2014; Blais, Albaret, & Tallet, 2015; Varlet et al., 2012; Wright & Elliott, 2014) et plus rarement l'inverse (Zelic, Mottet, & Lagarde, 2012; Zelic et al., 2016). La disparité des résultats relève probablement en grande partie de la disparité des protocoles. Ceci étant, nous pouvons constater que le bénéfice multisensoriel n'est pas systématique lorsque les participants doivent effectuer des mouvements rythmiques avec des stimuli multimodaux. Nous présenterons ce constat de bénéfice non systématique dans les introductions et discussions des articles des chapitres 4, 5 et 6.

**Tableau 2.** Etudes testant l'effet multisensoriel sur le système sensorimoteur en fonction de la tâche et de la manipulation expérimentale, des modalités testées et des variables mesurées, i.e. synchronisation ou mouvements.

Abréviations : *n.s.* = différence Non Significative ; ET = Ecart-Type ; ND = Non Disponible. La police en gras indique la présence de bénéfice multisensoriel.

Auteurs	Tâche & Manipulation	Modalités	Variables de Synchronisation	Variables motrices
Ammirante, Patel, & Russo, 2016	Tapping Synchronisation	Audio-tactile	ET asynchronie : <i>n.s.</i>	ND
Armstrong & Issartel, 2014	Mouvements du poignet Synchronisation Stimuli centrés vs non-centrés	Audio-visuel	<b>ET phase relative: bénéfique pour A-V centré</b>	ND
Blais, Albaret, & Tallet, 2015	Coordination bimanuelle Synchronisation-coordination Phase/Antiphase /Intermédiaire	Audio-visuel	<b>ET asynchronie: bénéfique pour intermédiaire</b>	ET coordination entre les mains: <i>n.s.</i>
Blais, Martin, Albaret, & Tallet, 2014	Coordination bimanuelle Synchronisation-coordination Jeunes vs âgés	Audio-visuel	ND	ET coordination entre les mains: <i>n.s.</i>
Elliott, Wing, & Welchman, 2010	Tapping Synchronisation Métronome avec décalage aléatoire	Audio-visuel Audio-tactile Visuo-tactile	ET asynchronie : <i>n.s.</i> pour métronomes non-décalés	ND
Elliott, Wing, & Welchman, 2011	Tapping Synchronisation Métronome avec décalage aléatoire Jeunes vs âgés	Audio-tactile	ET asynchronie : <i>n.s.</i> pour métronomes non-décalés	ND
Lagarde & Kelso, 2006	Unimanuel Synchronisation Flexion vs. extension	Audio-tactile	ET phase relative : <i>n.s.</i>	ND
Lagarde, Zelic, & Mottet, 2012	Coordination bimanuelle Synchronisation-coordination Fréquence de mouvements	Audio-tactile	ET phase relative : <i>n.s.</i>	ET coordination entre les mains: <i>n.s.</i>

<b>Auteurs</b>	<b>Tâche &amp; Manipulation</b>	<b>Modalités</b>	<b>Variables de Synchronisation</b>	<b>Variables motrices</b>
Sejdić, Fu, Pak, Fairley, & Chau, 2012	Marche Synchronisation-coordination	Audio-visuo-tactile	ND	CV intervalle de foulée [pas droit-pas droit] : <i>n.s.</i>
Varlet, Marin, Issartel, Schmidt, & Bardy, 2012	Mouvement du poignet Synchronisation Stimuli continus vs discrets	Audio-visuel	<b>ET asynchronie: bénéfique</b>	<i>n.s.</i>
Wright & Elliott, 2014	Marche sur place Synchronisation-coordination	Audio-visuel	<b>ET asynchronie: bénéfique</b>	ET intervalle de pas : <i>n.s.</i>
Zelic, Mottet, & Lagarde, 2012	Jonglage Synchronisation-coordination	Audio-tactile	<i>n.s.</i>	<b>Variabilité spatio-temporelle entre les mains : bénéfique</b>
Zelic, Mottet, & Lagarde, 2016	Coordination bimanuelle Synchronisation-coordination Métronome simple, double, alterné	Audio-tactile	ET asynchronie : <i>n.s.</i>	<b>Temps de transition pour la condition alternée: bénéfique</b>

### 3.3.3. Intégration multisensorielle et type de mouvement

A côté de ce bénéfice multisensoriel non systématique, nous pouvons également constater que nous avons listé dans le Tableau 2 toutes les études examinant l'effet d'intégration multisensorielle, quels que soient le type de mouvement et les effecteurs utilisés. Comme nous avons utilisé deux types de tâches dans notre thèse, i.e. coordination bimanuelle et marche, nous nous sommes posé la question de leurs effets potentiels sur l'intégration multisensorielle. A notre connaissance, aucune étude n'a testé l'effet du type de mouvement, i.e. tapping ou coordination bimanuelle versus marche, lors de tâches de synchronisation sensorimotrice pour des stimuli multimodaux, ni d'ailleurs pour des stimuli unimodaux. Ainsi les effets selon le type de mouvement à effectuer sont difficilement prévisibles. Nous rapporterons néanmoins deux études de marche sur place qui peuvent éclairer cette discussion. La première, testant uniquement des stimuli auditifs, a comparé quatre tâches de synchronisation : synchronisation assise et unilatérale avec un talon, synchronisation assise bilatérale avec les deux talons, synchronisation érigée bilatérale avec les talons et synchronisation en marche sur place (Chen, Wing, & Pratt, 2006). Ces quatre tâches impliquent des contraintes biomécaniques différentes, les auteurs en distinguent à minima deux principales: les tâches bilatérales requièrent *une coordination* entre les deux membres et les tâches en position érigée le *maintien de l'équilibre*. La première tâche de synchronisation est comparable à une tâche de tapping unimanuel, seul l'effecteur change, i.e. talon au lieu de l'index. Pour cette expérience, les auteurs ont manipulé le décalage de phase de la séquence des stimuli, entraînant ainsi des changements de régularité de la séquence de stimuli. Ils ont mesuré la vitesse de compensation suite à ce décalage. Les résultats rapportent que la vitesse de compensation augmente à mesure que les besoins en maintien d'équilibre augmentent. Concernant les variabilités de synchronisation et d'intervalle de pas, la condition marche sur place (pour la pose des orteils) révèle des performances aussi stables que la condition synchronisation assise unilatérale. Néanmoins, lorsque qu'est considérée la pose du talon, et non plus celle des orteils, les performances sont moins stables en condition de marche sur place que dans les conditions assises. La marche sur place, comparée à un tapping avec le pied, entraîne une plus grande variabilité

de synchronisation mais aussi de coordination. Les auteurs expliquent ces différences par les contraintes biomécaniques qu'ils ont testées, rapportant notamment un effet important du maintien de l'équilibre. Dans nos expériences, nous avons étudié la marche normale, et non la marche sur place, celle-ci impliquant d'autres facteurs tels que des déplacements du centre de masse corporel, de la navigation spatiale ainsi qu'une vigilance aux changements environnementaux liés à ces déplacements. Nous pouvons ainsi anticiper une plus grande variabilité en marche qu'en coordination bimanuelle. Reste à savoir si cette augmentation absolue de la variabilité a un effet sur l'intégration multisensorielle.

Wright et Elliott (2014) ont testé les effets audio-visuels lors d'une tâche de synchronisation sensorimotrice en marche sur place. Cette étude rapporte des résultats similaires à une autre étude testant l'effet des stimuli audio-visuels sur un comportement de synchronisation-coordination bimanuelle (Blais et al., 2015). Les deux rapportent un bénéfice multisensoriel pour les variables de synchronisation et aucun bénéfice pour les variables motrices. Pris ensemble, ces résultats nous amènent à considérer un effet d'intégration multisensorielle comparable lors de tâches de synchronisation sensorimotrice en coordination bimanuelle et en marche.

#### 3.3.4. Généralisation des effets d'intégration multisensorielle

Pour conclure ces chapitres introductifs nous allons discuter de la question de la généralisation des effets d'intégration multisensorielle aux comportements sensorimoteurs rythmiques. Lorsque nous avons présenté le principe de cohérence temporelle et ses effets sur les comportements, nous avons déjà soulevé la question du transfert des mécanismes observés pour des tâches de discrimination temporelle et de détection à des tâches impliquant des mouvements rythmiques. Nous présenterons à nouveau cette discussion sur la généralisation dans les introductions des articles des chapitres 4 et 5 de cette thèse.

Les études rapportant un bénéfice multisensoriel non systématique posent légitimement la question du transfert de celui-ci aux mouvements rythmiques. Le bénéfice multisensoriel au niveau cérébral peut se résumer comme suit : les neurones multisensoriels déchargent quantitativement plus quand ils sont stimulés par plusieurs signaux sensoriels différents (Ghazanfar & Schroeder, 2006; Stein & Meredith, 1993; Stein & Stanford, 2008). Cette augmentation de décharge neuronale a pour conséquence une détection plus rapide des signaux multimodaux que des signaux unimodaux, impliquant ainsi un traitement neuronal plus rapide (Rowland et al., 2007). Cette augmentation de la vitesse de traitement se rapporte ainsi directement sur les comportements, précisément pour des tâches impliquant un jugement temporel ou encore des temps de réactions (Alais et al., 2010; Colonius & Diederich, 2004; Murray et al., 2005; Vroomen & Keetels, 2010). La vitesse de réponse constitue la variable commune, qu'il s'agisse de la vitesse de traitement cérébrale, de jugement ou de réaction. Le jugement de la synchronie temporelle implique de détecter le plus vite possible quels stimuli sensoriels arrivent en premier. Dans les tâches de temps de détection, les participants doivent répondre le plus vite possible dès l'apparition du stimulus. Ainsi, plus la détection et les traitements sont rapides au niveau cérébral, plus rapides sont les réponses comportementales, comme lors d'une réaction en chaîne. En revanche, lors de tâches de synchronisation et/ou de coordination avec des stimuli externes, il ne s'agit plus de mesurer la vitesse mais la stabilité (Bruijn et al., 2013; Dalla Bella et al., 2016; Kelso, Fink, Delaplain, & Carson, 2001; Repp & Su, 2013). Les participants ne doivent pas synchroniser le plus vite possible avec les stimuli. Lorsque nous posons l'hypothèse de bénéfice multisensoriel lors d'une tâche de synchronisation sensorimotrice, cela signifie-t-il que nous faisons implicitement l'hypothèse qu'une réduction de vitesse de traitement cérébral stabilise les comportements sensorimoteurs ? Ainsi, plus vite le stimulus est détecté, plus stable serait la synchronisation. Cette thèse n'ayant pas pour objectif de répondre à cette question, nous noterons seulement le manque de processus explicatifs. Pour autant, nous discuterons du modèle dynamique appliqué au comportement pour appréhender nos résultats dans la discussion générale de cette thèse, chapitre 7 (sous-section 7.1.).



Ce dernier chapitre nous aura permis de caractériser les tâches de synchronisation sensorimotrice et de considérer les effets de l'intégration multisensorielle sur celles-ci. Nous avons dans un premier temps décrit les tâches de synchronisation sensorimotrice et les mesures associées puis nous avons rapporté l'effet de capture auditive, i.e. perturbation de la synchronisation sensorimotrice et capture du mouvement par la modalité auditive. Ensuite, nous avons discuté du concept de spécificité sensorielle nous menant ainsi à révéler le lien particulier entre les modalités auditives et tactiles vis à vis de leurs sensibilités communes aux propriétés temporelles. Puis nous nous sommes intéressés à l'effet de l'intégration multisensorielle sur la synchronisation sensorimotrice. Après avoir considéré les effets des paramètres du mouvement sur le traitement sensoriel et l'intégration multisensorielle, nous avons listé les études testant le bénéfice multisensoriel sur les synchronisations sensorimotrices. Le constat d'un bénéfice non systématique nous a amené à soulever la question de la généralisation des effets de l'intégration multisensorielle sur les comportements impliquant des mouvements rythmiques.

L'avantage non négligeable des processus multisensoriels est qu'ils peuvent être étudiés à de nombreux niveaux d'analyse, du neurone individuel à la compréhension de la parole. L'aspect générique de ces processus entraîne ainsi un large spectre de modèles à disposition. Cependant ces processus ont majoritairement intéressé les neurosciences et la psychologie. Ainsi nous pouvons constater que les études investiguant l'effet de l'intégration multisensorielle sur le mouvement en cours, et particulièrement sur les comportements rythmiques, sont rares et que les résultats ne sont pas consensuels. C'est pourquoi il nous paraît nécessaire de contribuer à son investigation.

### **Résumé du chapitre 3**

Dans ce troisième et dernier chapitre introductif, nous avons caractérisé les tâches de synchronisation sensorimotrice et considéré les effets de l'intégration multisensorielle sur celles-ci.

Nous retiendrons l'effet de dominance auditive, qui correspond à une perturbation de la synchronisation sensorimotrice par les stimuli auditifs. Cet effet peut être nuancé par la spécificité des modalités audio-tactiles, notamment par leurs sensibilités aux propriétés temporelles. Nous avons également observé que les paramètres du mouvement influencent l'intégration sensorielle.

Nous retiendrons principalement un nombre réduit de travaux et un bénéfice multisensoriel non systématique lors de l'étude des effets d'intégration multisensorielle sur les comportements sensorimoteurs rythmiques.

**Problématique : Déterminants de l'intégration  
multisensorielle sur le mouvement en cours**

**Cette thèse a pour objectif général d'étudier les effets des déterminants de l'intégration multisensorielle sur le mouvement en cours d'exécution et en particulier sur les comportements sensorimoteurs rythmiques.**

A partir de la littérature disponible, nous constatons: i) que le principe de cohérence temporelle est fondamental pour l'intégration multisensorielle, ii) que les effets d'intégration multisensorielle sur les comportements sensorimoteurs rythmiques ont été très peu étudiés et qu'ils ne sont pas systématiques.

Les deux objectifs associés sont alors:

1. de généraliser le principe de cohérence temporelle et ses mécanismes aux comportements sensorimoteurs rythmiques.
2. d'évaluer l'effet des caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur (stabilité intrinsèque de la marche) sur l'intégration multisensorielle.

Pour tester l'effet de la cohérence temporelle, nous manipulerons l'intervalle temporel de présentation entre les modalités auditives et tactiles, désigné par l'acronyme SOA (*Stimuli Onset Asynchronies*). Nous testerons les effets de la cohérence temporelle et mécanismes associés sur la coordination entre les mains (chapitre 4) et sur la coordination entre les pas durant la marche (chapitre 5). Jusqu'à présent, ce principe et les mécanismes associés ont uniquement été décrits pour des comportements de discrimination temporelle et de détection. Les chapitres 4 et 5 auront donc pour objectif de généraliser le principe de cohérence temporelle aux comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous testerons aussi les effets de l'hypothèse de synchronie physiologique, de la fenêtre d'intégration temporelle et de la recalibration temporelle. Dans le chapitre 4, en plus de la tâche de coordination bimanuelle, nous testerons également une tâche de temps de réaction. Cette tâche nous permettra de contrôler les effets des différences de vitesse de traitement et de calibration des stimuli pour nos protocoles.

Pour tester l'effet de la stabilité intrinsèque de la marche sur l'intégration multisensorielle, nous manipulerons la cadence de marche en faisant varier la période des stimuli audio-tactiles. Nous testerons cet effet dans le chapitre 6. A notre connaissance, aucune étude n'a

envisagé les caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur comme un des déterminants de l'intégration multisensorielle. Nous testerons les effets de l'intégration audio-tactile en cadence de marche préférée, i.e. endogène, et ralentie, i.e. non-endogène. Nous ajouterons aussi différentes conditions d'intervalles temporels entre les modalités pour cette dernière expérience.



## **Chapitre 4 : Effet du principe de cohérence temporelle sur la coordination bimanuelle**

#### **4.1. Synchronie temporelle et mécanismes associés**

Dans cette première expérience, nous nous sommes intéressés au principe de cohérence temporelle de l'intégration multisensorielle. La description des mécanismes a déjà été présentée dans le chapitre 2 de cette thèse (sous-section 2.2. et 2.3.). Le principe de cohérence temporelle spécifie la nécessaire synchronie temporelle des stimuli multimodaux pour qu'ils soient identifiés comme venant d'une source unique. Néanmoins, il existe des délais physiques et physiologiques entre les modalités auditives et tactiles : la modalité tactile serait traitée plus lentement que la modalité auditive. La littérature rapporte deux moyens de compenser ces délais. L'hypothèse de synchronie physiologique prescrit une présentation non synchrone des stimuli afin de rétablir la synchronie physiologique. Opérationnellement, cela se traduit par la présentation des stimuli tactile avant les stimuli auditifs. Le deuxième mécanisme est la fenêtre d'intégration temporelle : ce mécanisme est issu de l'observation d'une relative tolérance à la présentation non-synchrone de stimuli multimodaux. Cette tolérance correspond à une fenêtre temporelle pour laquelle tous les stimuli arrivant à l'intérieur de celle-ci sont intégrés. Jusqu'à présent, le principe de cohérence temporelle et les mécanismes associés n'ont été décrits que pour des comportements de discrimination temporelle et de détection. Dans cette expérience, nous faisons l'hypothèse de leur généralisation aux comportements sensorimoteurs rythmiques.

D'autre part, la littérature rapporte un effet de dominance auditive lors de tâches de synchronisation sensorimotrice. La description de cet effet a été présentée dans le chapitre 3 (sous-section 3.1.5.). Dans une tâche de synchronisation avec des stimuli audio-visuels, quand les participants doivent synchroniser leurs mouvements avec les stimuli visuels, les stimuli auditifs perturbent la stabilité de la synchronisation et le suivi des stimuli visuels. Cet effet n'est pas rapporté lorsque les participants doivent synchroniser avec les stimuli auditifs (Aschersleben & Bertelson, 2003; Kato & Konishi, 2006; Repp & Penel, 2002, 2004). Nous faisons l'hypothèse de la généralisation de cet effet pour la paire audio-tactile lors de la coordination bimanuelle.

A noter que la bibliographie de chacun des articles n'a pas été rajouté à chaque fin de chapitre. Toutes les références sont dans la bibliographie générale de cette thèse.





## **To bridge or not to bridge the multisensory time gap: bimanual coordination to sound and touch with temporal lags**

### **Abstract**

Living in a complex and multisensory environment involves constant interaction between perception and action. There is evidence that multisensory integration is governed by temporal factors, such as physiological synchrony between cross-modal stimuli favouring multisensory benefit, and the existence of a range of asynchrony between the stimuli which affords their binding (the temporal window of integration). These factors were examined in this study in a bimanual sensorimotor synchronization task with cross-modal stimuli. Participants synchronized each hand to a pair of audio-tactile stimuli, in which the asynchrony between onsets of auditory and tactile stimuli was systematically manipulated. In cross-modal conditions, they were instructed to tap either to the auditory stimuli or to tactile stimuli. The results reported a temporal window of integration of 160 ms centered around 40 and 80 ms (tactile first). Moreover the temporal interval between the auditory and tactile stimuli affected the stability of bimanual coordination and of synchronization exclusively when participants were instructed to synchronize with tactile stimuli.

Overall, the results indicate that both physiological asynchrony and temporal window of integration apply to cross-modal integration in a bimanual synchronization task. In addition, it shows the effect of auditory dominance onto multisensory temporal processes. This study sheds light on the role of temporal factors in multisensory processes when perception and actions are rhythmic and coupled.

**Key words:** audio-tactile stimuli, stimuli onset asynchrony, bimanual synchronization, physiological synchrony, temporal window of integration, coordination dynamics

## Introduction

Professional dancers are striking in their ability to coordinate steps and body movements while keeping the beat of music. This fine-tuned body synchronization is usually associated to a feeling of beauty and harmony. Combining information across the senses, such as touch and audition, is critical in helping dancers to move at the unison. According to the "temporal rule" of multisensory integration (Spence & Squire, 2003), temporal alignment between the musical beat and tactile information acts as a powerful binding cue to guide movements. Like dancing, a variety of tasks involve the sustained coordination of several joints, such as walking, running, juggling, and speaking. In the present study we examined the temporal factors which act on the coordination behaviour while synchronizing to bimodal stimuli. Bimanual coordination was considered, given that it is a widely used model of multi-joint coordination (Kelso 1995; Todorov and Jordan 2002; Diedrichsen et al. 2010; Swinnen 2002). To date only few studies examined the impact of multisensory perception on bimanual coordination (Ronsse et al. 2009; Blais et al. 2015; Zelic et al. 2012; Zelic et al. 2016; Lagarde et al. 2012), and none tested the role of temporal alignment between stimuli. As an example of bi-modal stimuli to rhythmically pace hand movements, we focused on pairs of auditory and tactile cues, engaging sensory interactions at various levels in the nervous system (Ghazanfar & Schroeder, 2006; Lakatos et al., 2007; Soto-Faraco & Deco, 2009).

Numerous studies investigated the effect of bi-modal and tri-modal stimuli on behaviour. A set of factors and principles governing their multisensory integration has been proposed (Driver & Noesselt, 2008; Ernst & Bühlhoff, 2004; Hershenson, 1962; Miller, 1982; D. Raab, 1962; Todd, 1912). Yet, their robustness is still an object of debate (Otto et al. 2013). The main predictions governing the effect of multisensory processes on behaviour are based on "the spatial rule", "the temporal rule", and the "principle of inverse effectiveness", originally derived from electrophysiology studies (Stein & Meredith, 1993). A multisensory benefit is observed when signals occur at the same location, when they are presented at the same time and when their intensity is rather low (Alais et al. 2010).

Evidence in favour of a lawful relation linking multisensory processes to the spatial and temporal configuration of the stimuli is mostly based on the study of latency processes.

Treating and integrating latencies is a common denominator in a variety of tasks such as stimulus detection, decision-making, saccades to a visual target, and simple reaction times (Colonius & Diederich, 2010; Harrar & Harris, 2005; Zampini et al., 2005). These processes are often accounted for in terms of counter models and more general diffusion models. These models postulate a sensory accumulation of evidence that the stimulus is present, leading after a given temporal interval or latency to a detection or decision, and to a movement, once a threshold is crossed (Diederich, 1995; Jones & Dzhafarov, 2014). In the aforementioned tasks, needing a reaction to cross-modal stimuli, a temporal shortening of sensory accumulation processes due to the stimuli leads to a functional behavioural improvement, such as shorter reaction times (Bell, Meredith, Van Opstal, & Munoz, 2005; Rowland et al., 2007). This account of reaction time tasks, based on latency analysis, however, is likely to be insufficient for explaining multisensory integration in dancing, or in rhythmic tasks, such as bimanual coordination to single or bimodal rhythmic stimuli. These interlimb coordination tasks are typically accounted for by models issued from coordination dynamics theory (e.g., Haken et al. 1985; Kelso, 1995; Swinnen, 2002).

A large number of studies of bimanual coordination have documented preferred movement execution either in-phase, with the right and left fingers flexing simultaneously, or in anti-phase, with fingers moving in an alternate way (Kelso, 1995; Swinnen, 2002; Turvey, 1990). Notably, those stable patterns are also strongly dominant in daily manual activities (Howard, Ingram, Körding, & Wolpert, 2009). The theory of coordination dynamics offers an explanation of bimanual coordination patterns using a model of entrainment of two dynamically coupled oscillators (the HKB model, after Haken et al. 1985). This theory is based on the empirical discovery of the systematic transition from anti-phase to in-phase patterns when movement rate is increased (Beek, Peper, & Stegeman, 1995; Haken, 1988; Kelso, 1984, 1995; Leise & Cohen, 2007; Schönér et al., 1986; Schönér & Kelso, 1988). In the HKB model, changes in temporal stability determine the formation of bimanual patterns, caused by the interplay between the dynamics of each hand, and the coupling with the other hand. Conceptually, the HKB model can be expressed as indicated in Figure 1A. It is important to note that we use the word stable here as used in the dynamical system approach of brain and behaviour (see Kelso, 1995). It corresponds strictly to the mathematical definition of stability for dynamical systems. The simplest way to define

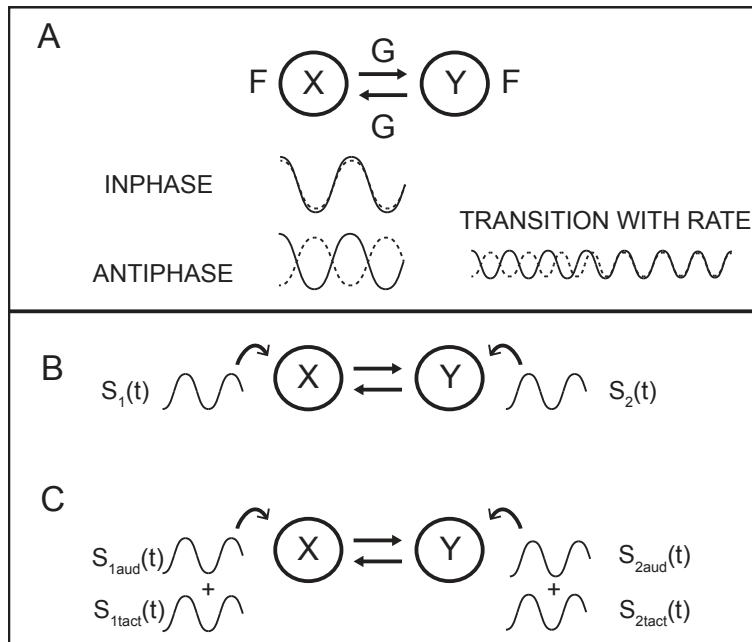
stability is the following: Return to equilibrium after a perturbation. In this case the equilibrium is called an attractor.

### *Bimanual coordination while synchronizing to external periodic events*

Bimanual coordination can be made more stable when subjects synchronize their movements to periodic events, such as auditory metronome (Byblow et al. 1994; Fink et al. 2000). External periodic events also reduce the variability in the trajectory of hand movements (i.e., “anchoring effect”, Byblow et al., 1994). The HKB model can account for these effects of sensory pacing by adding a periodic perturbation of the coordination patterns. This perturbation represents an external forcing that entrains the phase of the oscillators. This forcing introduces an explicit dependency on time and takes the form:  $S(t) = A \cdot \sin(\omega \cdot t + \theta)$  (Schöner & Kelso, 1988b), with  $A$  being the amplitude,  $\omega$  the angular velocity,  $t$  the time, and  $\theta$  the phase. The phase  $\theta$  enables introducing a phasing between the stimuli to which the right and left hands synchronize, respectively (see Figure 1 B). The amplitude corresponds to the intensity of the stimuli (see for uni-manual tapping, Bialunska et al. 2011).

In the context of rhythmic bimanual coordination, if the phase difference between the cues for the left and right hands equals the phase difference of the coordination pattern performed, the stability of the pattern increases (Schöner & Kelso, 1988; Schöner, Zanone, & Kelso, 1992).

Bimanual coordination while synchronizing to a pacing stimulus can be analysed at two levels: a synchronization of each hand to the stimuli, and the coordination pattern between the hands. Taking into account the stochastic nature of biological systems, the dynamical stability of those processes can be estimated by the *SD* of the phase difference (i.e., “asynchrony”) between movement and stimuli (Kelso et al. 1990), and by the *SD* of the phase difference (i.e., temporal shift) between hands’ positions (this is based on the diffusion theory framework, see Schöner et al. 1986).



**Fig. 1** a The HKB model (Haken et al. 1985). b The paced HKB model (Schöner and Kelso 1988b). c The scenario corresponding to the present study: the HKB paced by the sum of two modalities, auditory (aud) and tactile (tact). In a the architecture of the model is left-right symmetric and comprises components dynamics represented by an evolution function  $F$  acting on the state of each hand which generates the stable rhythmic behaviour of each hand. The state of, respectively, the left and right hand is represented by  $X$  and  $Y$ , each being two-dimensional (position and velocity, or in polar coordinates amplitude and phase). A coupling function  $G$  enables information exchanges between left and right hands. Left and right hands times series are depicted in solid and dotted lines. From the interplay between  $F$  and  $G$ , stable in-phase and anti-phase patterns are available, and a transition from anti-phase to in-phase is obtained when rate is increased beyond a critical value. Only the anti-phase pattern was studied here. In b each hand is paced by the addition of a sine wave function of time,  $S(t)$ , the subscripts denoting a specific hand. This pacing function is simply  $S(t) = A \sin(\omega t + \theta)$  (see text for the abbreviations). In c each hand is paced by two sine waves, one for each modality, and addition is assumed like in the paced HKB model.

After having presented how cross-modal stimuli should theoretically lead to more stable behaviour, we focus next on the effects of the relative timing of cross-modal stimuli. As mentioned above, our goal is to examine the “temporal rule” of multisensory integration in a bimanual synchronization task (i.e., bimanual tapping to cross-modal stimuli). We shall next

introduce the three properties susceptible to affect multisensory integration in this task, namely the Physiological Synchronicity Hypothesis (PSH), the Temporal Window of Integration (TWI), and auditory dominance.

#### *Physiological synchronicity for cross-modal stimuli*

The temporal rule states that a cross-modal benefit is observed when stimuli are presented at approximately the same time. However, the PSH modifies this basic rule, as first formulated by Raab (1962), indicating that physiological synchrony is more important than stimulus synchrony *per se*. Early perceptual studies supported this hypothesis by showing enhanced performance when auditory signals were delayed relative to visual ones (Hershenson, 1962). The temporal gap is dictated by neurophysiological sensory transduction and conduction processes in different modalities.

Recent results that are in keeping with the PSH, are obtained in a variety of tasks, such as reaction time (RT) tasks, Temporal Order Judgement (TOJ), and discrimination tasks. RT tasks show that participants react 42-45 ms faster to auditory stimuli than to tactile ones (Diederich and Colonius 2004; Diederich 1995; Murray et al. 2005). In two studies, the difference between the reaction times to uni-modal auditory and tactile stimuli was first estimated, and used to scale the Stimuli Onset Asynchrony (SOA) between a pair of stimuli of distinct modalities. It was found that SOAs compensating for time differences obtained between uni-modal responses increase the multisensory benefit (Diederich and Colonius, 2004; Diederich 1995). During passive movement, TOJ tasks revealed also that tactile stimuli have to be presented 45 ms before the auditory stimuli in order to reach subjective simultaneity (Frissen et al., 2012). Finally, in detection tasks using Two Alternative Forced Choice (2AFC) the performance improved for synchronous presentation of stimuli relative to non-synchronous ones. However, when stimulus presentation was not synchronous, the performance was optimal only when the tactile stimulus preceded the auditory ones (Wilson et al., 2009). Altogether, these studies point to the introduction of a temporal gap between auditory and tactile stimuli in order to improve performance.

Additionally, a hypothesis based on similar assumptions as the PSH has been proposed long ago for uni-manual sensorimotor synchronization to rhythmic stimuli, namely the Paillard-Fraisse hypothesis (Fraisse, 1980; Paillard, 1949). This hypothesis has been put forward to account for mean negative asynchrony, typically observed in finger tapping experiments. Indeed, when asked to tap to sequences of isochronous sounds, participants tend to anticipate the sound by 20-80 ms, a phenomenon termed “mean negative asynchrony”. According to the Paillard-Fraisse hypothesis, this phenomenon is due to the constant time differences between the perception of sound and the cutaneous and proprioceptive reafferences produced by movement, in order to ensure an alignment at some central level in the CNS (for reviews see Aschersleben 2002; Repp 2005). Interestingly, mean negative asynchrony varies with the sensory modality of the stimuli. Participants tap (Müller et al., 2008) or reach maximal flexion (when physical contact with a surface is absent; Lagarde and Kelso, 2006), before the auditory stimuli and after the tactile stimuli, with differences between the two around 40 ms. In sum, data from uni-manual sensorimotor synchronization suggest that the PSH also applies to rhythmic motor tasks in which participants synchronize to periodic stimuli.

The fact that the PSH can provide a reasonable account of different phenomena encompassing both uni-manual reaction time tasks and rhythmic tasks is particularly appealing. Thus, it seems plausible that a similar hypothesis may extend to bimanual coordination paced by pairs of auditory and tactile stimuli. Given the differences in mean asynchrony found between uni-manual synchronization to tactile and to auditory stimuli, one may expect that an optimal SOA is reached when tactile cues precede auditory cues by about 40 ms. This possibility entails an extension of the dynamical model previously illustrated for rhythmic pacing by a single modality. Each hand can be conceived as driven by two sine waves instead of one (see in Figure 1 C). This assumption seems reasonable for both auditory and tactile pacing, as recent magneto-encephalographic studies have shown for both modalities time-locked oscillatory brain responses to periodic stimuli in their respective primary sensory areas (Carver, Fuchs, Jantzen, & Kelso, 2002; Nangini, Ross, Tam, & Graham, 2006). The paced HKB model predicts that the stabilization of the coordination pattern depends on the intensity of the pacing stimuli. Assuming that rhythmic pacing by two modalities is a simple sum of two sine waves (Figure 1 C), the resultant intensity is



maximal if the two sensory inputs are synchronous. As explained before, the synchrony of auditory and tactile stimuli is not reached if auditory and tactile stimuli are sent physically in synchrony but rather when tactile precede auditory stimuli. Accordingly, and in agreement with the PSH, synchrony between the two unisensory processes, by increasing the total intensity of cross-modal stimulation, is likely to play an important role in stabilizing a bimanual coordination. To date, it is not known whether the results from uni-manual studies extend to bimanual coordination to cross-modal stimuli. The interaction between the hands, at the core of coordination dynamics, may modify the effects found in uni-manual tasks, and to the best of our knowledge the hypothesis of an optimal SOA has not been tested in this area. So far, we described the effect of the PSH on behaviour as a way to optimize the benefit of cross-modal stimuli. Now we will turn to the TWI.

### *Temporal window of integration*

The TWI is characterized by the integration of cross-modal stimuli with distinct arrivals times. This translates into a certain degree of invariance in multisensory response by the central nervous system within a given range of SOAs (Colonius & Diederich, 2010; Spence & Squire, 2003). Having a temporal window of integration is likely to have an adaptive function in real life, as all events coming from a unique source are not always present at the same point in time. For instance, when people are speaking from a large enough distance, we see the movements of the lips before hearing but we integrate the events as coming from a unique source without noticing the time gap. The temporal window of integration was tested in the laboratory with perceptual and RT tasks (Colonius, Diederich, & Steenken, 2009; Harris, Harrar, Jaekl, & Kopinska, 2009). For example, in the TOJ task, a temporal window is reported in which participants cannot determine which of two stimuli (i.e., auditory and tactile) comes first. The size of this window varies between 25 and 80 ms (Fujisaki & Nishida, 2009; Harrar & Harris, 2008; Kitagawa et al., 2005; Zampini et al., 2005). The variations of the size of the window can result from task and methodological differences between the studies (Occelli et al., 2011). A temporal window of integration is also reported in RT tasks but to our knowledge only for audio-visual (Diederich and Colonius, 2009) and visuo-tactile modalities (Diederich & Colonius, 2007). To date, a temporal window

of integration has not been investigated in bimanual synchronization tasks. Finally, we turn to the last process which is affecting cross-modal integration, that is auditory dominance.

### *Auditory dominance*

Sensory dominance of a one sensory modality over another one is a longstanding theme in multisensory research. Basically it denotes the fact that one modality can influence behaviour more strongly than another one for a given dimension (e.g., space, timing). Recent studies have shown that the so called dominance can be modulated by the reliability of the signals (Ernst & Banks, 2002). Auditory dominance, identified in uni-manual tasks (Repp & Penel, 2004), is expected to influence the synchronization to cross-modal events. A robust finding in sensorimotor synchronization is that movement is attracted by the auditory modality when participants synchronize to audio-visual rhythmic stimuli (Aschersleben & Bertelson, 2003; Kato & Konishi, 2006; Repp & Penel, 2002, 2004). In those studies employing paradigms with parametric variation of SOA between the two modalities, participants perform a tapping task with asynchronous cross-modal stimuli. They are instructed to synchronize their taps to stimuli presented in one modality while ignoring stimuli presented in another modality, acting as distractors. Typically, movement is particularly disturbed by auditory stimuli when participants synchronize to visual stimuli; in contrast, visual stimuli can be easily ignored when participants tap to the auditory stimuli, thus they disrupt less their synchronization to the target sounds. This dominance of the auditory over the visual modality is visible in terms of both synchronization accuracy and of its variability. When auditory and visual stimuli are both presented with varying SOAs, movement is particularly attracted by auditory stimuli. In sum, auditory dominance is a robust phenomenon which to date was obtained exclusively for pairs of audio-visual stimuli. Even though evidence is scant about the effects of audio-tactile stimulation, auditory dominance is similarly expected in this case, based on uni-modal synchronization data (Kolars & Brewster, 1985; Lagarde & Kelso, 2006).

In the present study, we examined the temporal factors governing bimanual coordination paced by cross-modal periodic events by varying the SOA between tactile and auditory

stimuli. Cross-modal stimuli were presented to participants who synchronized their hand movements either with auditory or with tactile stimuli. According to the TWI, we expected a temporal window of 80 ms. This value corresponds to the maximal size of the window observed in perceptual tasks (Zampini et al. 2005). In addition, based on the PSH, we postulated that the optimal condition would be tactile stimuli preceding auditory stimuli by 40 ms. It was found that participants tap before the auditory stimuli and after the tactile stimuli, with differences between the two reaching 40 ms (Lagarde and Kelso 2006; Müller et al. 2008). Taking these assumptions together, we postulated a window not centered around 0 asynchrony between audio-tactile stimuli but rather when a temporal gap of 40 ms separates them. Inside the window, we postulated that all multisensory conditions would lead to a better performance relative to uni-modal stimuli (i.e., a multisensory benefit). Operationally, this would cause a decrease of the variability, corresponding to an increase of stability, of the coordination between hands and of the synchronization with the stimuli. In addition, because of auditory dominance, stronger effects of SOA manipulation were predicted when participants synchronized with tactile stimuli. Indeed, previous experiments reported that focus on the auditory modality removed the effect of visual stimuli (Aschersleben and Bertelson 2003; Repp and Penel 2004).

In the present study, we performed two Experiments: a reaction time (RT) task and a bimanual synchronization task. The RT task is a task of reference to evaluate the behavioural response to a specific stimulus. It was used as a control task to get an estimate of the difference in time of processing between the modalities. Thus, thanks to both Experiments we will be able to compare the temporal gap between uni-modal conditions.

The same participants performed the two tasks in a single session. The order of the tasks was counter balanced. For the sake of clarity we present the RT and the bimanual synchronization tasks as two Experiments.

## Experiment 1

### Method

#### *Participants*

Fifteen adults (6 females), aged between 22 and 32 years (mean = 28.9 years) volunteered to participate in the Experiment. They all reported normal audition and touch as well as no movement disorder. Thirteen were right-handed and two left-handed.

#### *Material and Equipment*

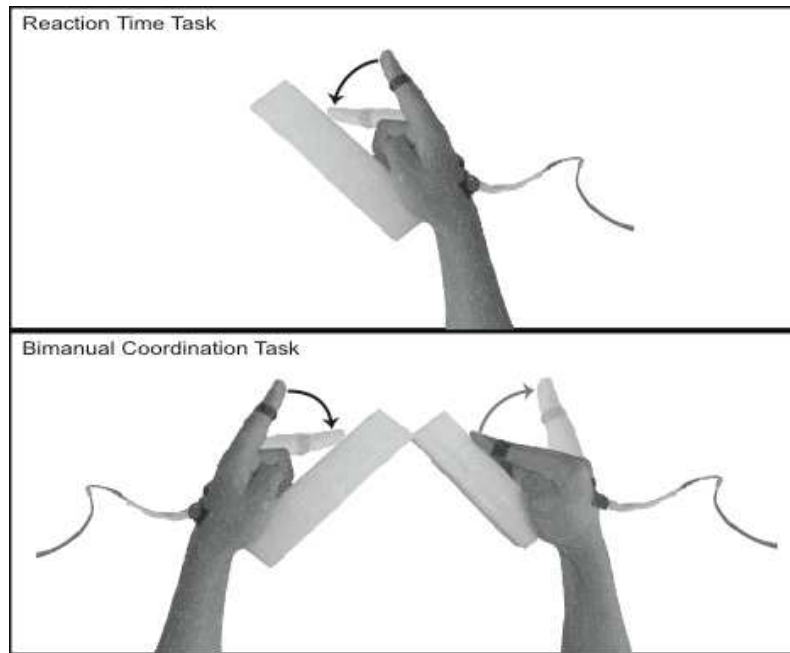
The auditory stimuli were 80 ms square wave pulses with a tone carrier frequency of 440 Hz, presented at a Sound Pressure Level of 65 dB. The tactile stimuli, which were provided by piezo-electric vibrators, were 80 ms square wave pulses with a vibration carrier frequency at 150 Hz. The diameter of vibrators was 0.5 cm. Stimulus duration was chosen based on previous experiments (Zelic et al., 2012, 2016). Participants wore earphones for auditory stimuli and headphones playing white noise to avoid the disturbances of environmental noises and noises produced by the vibrators. To avoid loss of tactile sensitivity on the ongoing movement due to the stimulation (i.e., *gating effect*), we positioned the vibrators on each hip rather than on fingers. Vibrators were fixed by a belt in direct contact with the skin of the participants, on the right and left hips above the iliac bone.

The Experiment was conducted using two PCs, one devoted to stimulus presentation, the other used to record simultaneously fingers movement and stimuli, via an A/D card (NI USB-6009, National Instruments). The stimuli, controlled using the data acquisition toolbox Matlab (Mathworks), were sent via the sound card to a hardware system (Arduino 1.0.5). This device was used to deliver auditory and tactile stimuli while avoiding electronic delays. Index fingers positions were recorded using finger goniometers (resistive flex sensor; Spectra

Symbol; resolution: 1°) attached to the index finger and to the back of the hand in order to estimate the metacarpophalangeal joint position of the index fingers. Fingers's angular positions and stimuli were collected by a second PC at a sampling frequency of 1000 Hz using an A/D NI USB acquisition board (6009). Recording was controlled by a custom program using the functions of the data acquisition toolbox Matlab.

### *Procedure*

Participants sat comfortably with their forearms placing horizontally on a table. They were instructed to keep the index finger of their dominant hand extended while their other fingers were flexed, the other hand was resting. As soon as they detected a stimulus, they were asked to flex their index finger and touch a physical surface (see Figure 2). Each participant was submitted to 3 conditions, using auditory, tactile or audio-tactile stimuli, respectively. For the audio-tactile condition, both stimuli were sent synchronously, that is with a SOA of 0 ms. Each condition included three blocks of 40 trials (120 trials per stimulus type; 360 trials overall). A break of 3 min has been imposed once 120 trials were performed, thus participants took two breaks during the RT tasks and one of 10 min at the end of the RT task, before beginning the second Experiment. Each trial was preceded by a warning stimulus (i.e., a double stimuli identical to the stimuli presented for the reaction time task). The time interval between the warning stimuli and the target stimuli varied randomly from 2 to 4 s (step: 100 ms). The duration between the stimulus onset and the next warning stimulus was fixed and lasted 3 s. The order of the three conditions was randomized across participants. The task lasted around 60 min.



**Fig. 2** Experimental designs are presented in the top panel the reaction time task, and in the bottom panel the bimanual synchronization task. In both tasks, the angular position of the index finger(s) was recorded at the metacarpophalangeal joint by goniometers. The goniometers are taped to each finger and back of the hand and connected to an A/D card (not represented). Participants were instructed to move the index finger only at the metacarpophalangeal joint and to touch the physical surface represented here by the white box.

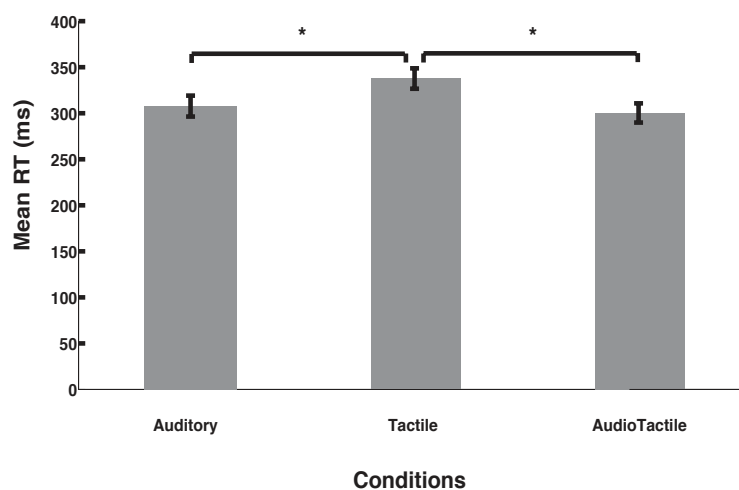
### *Preprocessing and data analysis*

The time series of fingers' position were low-pass filtered with a zero-lag 5 Hz second-order Butterworth filter. Participants performed a reactive flexion at the metacarpophalangeal joint. Each peak of flexion corresponded to a tap to the physical surface. The peak of flexion was estimated by identifying the maximal excursion of the position measured by the goniometer using the *"findpeak"* function in MATLAB (version 2012b, Mathworks Inc.). Stimulus onsets were estimated using the same function. This procedure was visually checked for all trials. The first three index flexions of each block in the RT Task were removed because the majority of participants answer before the stimulus at the beginning of the block. To calculate the RT, the difference between the onset of the stimulus and the

peak of the index flexion has been computed. Trials with RTs shorter than 150 ms and longer than 600 ms were excluded (1% of all trials). The Experiment took approximately 60 min.

## Results

Mean RTs obtained in the RT Task for the three conditions are reported in Figure 3. The reactions times were entered in a one-way ANOVA with 3 conditions (audio, tactile and audio-tactile). The analyse yield to a significant effect of the condition ( $F(2,28) = 16.83, p < .001$ ). A post-hoc comparison (HSD Tuckey) showed that larger RTs were obtained for the tactile stimuli as compared to auditory ( $p < .001$ ) and audio-tactile stimuli ( $p < .001$ ), nevertheless no difference has been reported between auditory alone and audio-tactile ( $p = .52$ ). The mean of RTs for audio alone is 307 ms, for tactile alone 337 ms and for audio-tactile 300 ms. The time difference between reactions to tactile stimuli and to auditory stimuli was of 30 ms (337-307).



**Fig. 3** Mean RTs obtained in the RT task auditory, tactile and cross- modal audio–tactile conditions. Error bars indicate SE of the mean

## Discussion

The RT task served to evaluate the behavioural response to the auditory and tactile stimuli, presented alone and together, which will be used in Experiment 2 in a bimanual synchronization task. The task allowed us to estimate the difference in time of processing between the modalities. A temporal gap was found between uni-modal conditions. The difference between the RT to tactile stimuli and to auditory stimuli was 30 ms. This difference is slightly smaller than the differences usually reported in the literature, which range between 42 and 45 ms (Diederich, 1995; Diederich & Colonius, 2004; Murray et al., 2005) although still comparable. Thus, with the present stimuli intensities, we confirm the general observation made in a number of previous studies that processing of audio stimuli is slightly faster than for tactile stimuli.

Interestingly, with the current stimuli we did not observe a multisensory benefit. RTs in the audio-tactile condition are not faster than in the uni-auditory condition. This result is contrary to previous findings (M. Murray et al., 2005). This discrepancy may result from methodological factors. For example, the intensities of the auditory and the tactile stimuli were not calibrated before the Experiment (i.e., we didn't asked participants to match subjectively the intensities of tactile and auditory stimuli, in reducing the decibel of the auditory stimuli). According to the inverse effectiveness principle, a multisensory benefit is inversely related to the intensity of the uni-modal signals (Stein & Meredith, 1993). The more important the "effectiveness" of uni-modal signals, the weaker the benefit. In this configuration, auditory stimuli may have been too intense, thus preventing a general multisensory benefit.

These results pave the ground to the second Experiment by showing different RTs between the specific auditory and tactile stimuli. Shorter auditory reaction time to stimuli relative to tactile stimuli is coherent with the hypothesis that auditory stimuli should be delayed relative to tactile stimuli in order to be optimally integrated.



## Experiment 2

The goal of this second Experiment was to examine the effect of the temporal factors associated with multisensory integration on bimanual synchronization. The same subjects participating to Experiment 1 took part in this Experiment. The same material and equipment were used. However, there are differences due to the nature of the task (RT vs bimanual synchronization with audio-tactile stimuli) and to the manipulated variables. First in the bimanual synchronization task the stimuli were presented in sequences. Second, the SOA between auditory and tactile stimuli was manipulated systematically (9 SOAs from -160 to 160 ms in steps of 40 ms). Finally, to pace an anti-phase coordination, the stimuli were presented to the right and left sides in an alternated way. The order of the RT Task and of the Bimanual Synchronization Task was alternated across participants.

### *Procedure*

In the Bimanual Synchronization Task, participants were instructed to synchronize their index fingers with the stimuli while executing a continuous flexion-extension movement, as shown in Figure 2. When the right index was flexed the left index was extended and vice versa (anti-phase movement). When the fingers were flexed participants tapped to the physical surface (see Figure 2). Stimuli were lateralized and presented alternatively on the left and right sides, therefore in anti-phase. Participants synchronized their right index flexion with the stimuli presented to the right, and their left index flexion to the stimuli presented to the left (i.e., movement was ipsilateral to the stimuli).

Two variables have been manipulated: the SOA between auditory and tactile stimuli (9 SOAs) and the focus (2 Focuses, audio vs. tactile). Auditory and tactile stimuli were presented at 9 SOAs: -160, -120, -80, -40, 0, 40, 80, 120, and 160 ms. The two different Focuses involved two different instructions to the participants. In the Focus audio condition, the participants were instructed to synchronize their index flexion to auditory stimuli, and, in the Focus tactile condition to tactile stimuli. Therefore, when participants were instructed to synchronize to the sounds (Focus audio), the tactile stimuli were presented either before the

sound by -160, -120, -80, -40 ms; or after the sound by 40, 80, 120, 160 ms, or simultaneously: 0 ms. The opposite occurred when participants were instructed to synchronize to the tactile stimuli (Focus tactile). Altogether, participants performed 36 trials, that is 2 trials in each of the 18 experimental conditions (2 Focus  $\times$  9 SOAs). In addition, 4 baseline trials in a uni-modal condition were performed before the trials with bimodal stimuli. In the uni-modal condition, two trials were performed with auditory stimuli alone, and two with tactile stimuli alone. On each trial, a sequence of 80 stimuli was presented with an inter-onset-interval of 800 ms (1.25 Hz). This frequency corresponds approximately to the average spontaneous frequency of anti-phase coordination (Zelic et al., 2016). Each trial lasted approximately 1 minute (80  $\times$  800 ms). The order of Focus conditions was counterbalanced and the order of the cross-modal conditions was randomized across participants. The Experiment lasted approximately 60 min.

#### *Preprocessing and data analysis*

The time series of fingers' position were low-pass filtered with a zero-lag 5 Hz second-order Butterworth filter. Participants performed continuously flexion and extension at the metacarpophalangeal joint. Each peak of flexion corresponded to a tap to the physical surface. The peak of flexion was estimated by identifying the maximal excursion of the position measured by the goniometer using the "*findpeak*" function in MATLAB. Stimulus onsets were estimated using the same function. This procedure was visually checked for all trials. At the beginning of a trial participants adapted their movements to the stimuli, consequently to ensure stationarity we discarded the first four index flexion. The analysis was carried out on 72 index fingers flexion for each trial (i.e., 36 for the right finger and 36 for the left).

Sequences of taps relative to the bimodal stimuli were analysed to obtain measures of i) inter-limb coordination, and ii) synchronization between movements and stimuli. Coordination patterns are defined by the relative phase (Kelso, 1995) between right and left fingers flexion, expressed by an angle on a circular scale, and synchronization most often by a time difference between stimuli and fingers flexion. For the sake of simplicity, all the

variables are presented in ms. In the Bimanual Synchronization Task, the coordination between fingers was obtained by computing the time elapsed between each right index flexion and the subsequent left index flexion. Mean and *SD* of coordination between fingers were computed. *SD* of relative time is a measure of the stability of coordination pattern defined between limb movements (Kelso, 1984; Kelso et al., 1990; Schöner et al., 1986). In the current Experiment, this measure is named “*SD coordination*”. The higher the *SD* coordination, the less stable the behaviour.

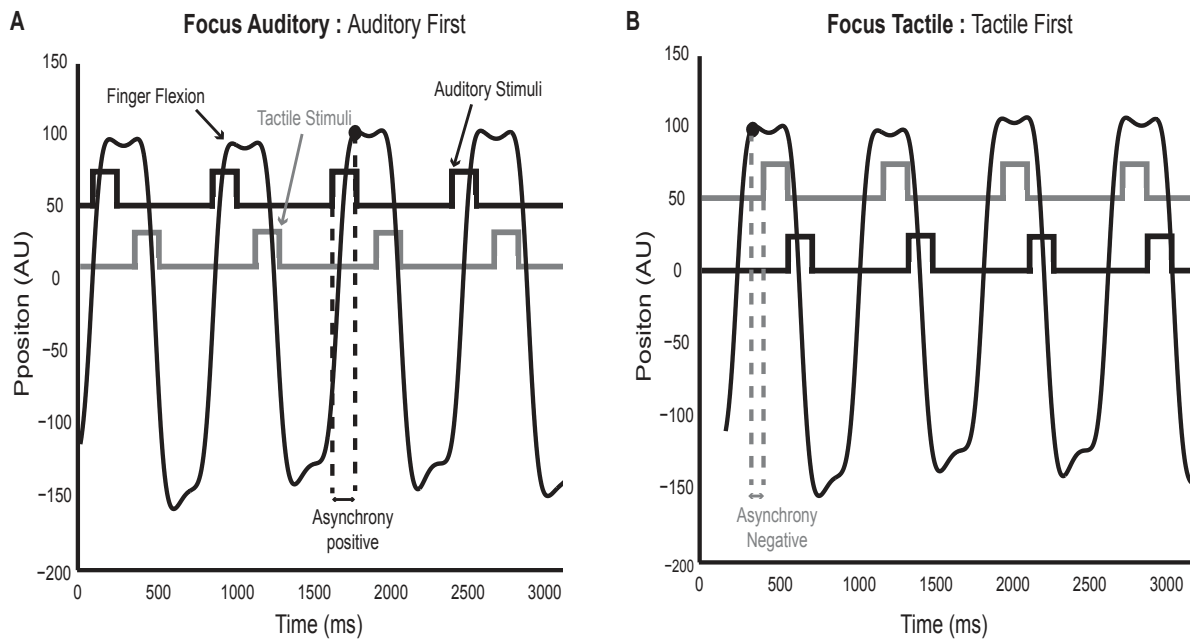
Synchronization between movement and stimuli was obtained by computing the temporal difference between the index flexion and the onset of stimuli presented on the same side (i.e., those with which participants were instructed to synchronize). By convention the difference between the stimulus and the movement was negative when the movement preceded the stimuli and positive when the movement was lagging (see Figure 4). For each trial there were 71 temporal differences, which are referred to as “asynchronies”. Mean asynchrony was computed as a measure of the accuracy of the synchronization. Positive mean asynchrony indicates that on average participants flexed their fingers after the stimuli (see Figure 4). As done for the coordination between limbs, the *SD* of asynchrony was calculated as a measure of the stability of the synchronization (Bialunska et al., 2011; Kelso et al., 1990; Repp & Penel, 2004).

Hereafter, the methods used to estimate the PSH, the TWI and auditory dominance are explained. Existing methods for the analysis of perceptual and RT tasks with cross-modal stimuli (Mégevand et al., 2013; Vroomen & Keetels, 2010) had to be adapted for rhythmic and continuous movement. To test the prediction based on the PSH (i.e., that physiological synchrony is achieved when tactile stimuli preceded auditory stimuli by 40 ms) we sought the condition with the smallest variability (i.e. the most stable performance). Based on previous uni-manual studies using audio-visual stimuli (Repp & Penel, 2004), we expected that the general shape of the response to SOA would correspond to a U-shaped function centered on this minimum. Moreover we fitted a quadratic polynomial function to the *SD* coordination and to the *SD* asynchrony data. The purpose of this fitting was to confirm that the response curve to the SOA variation possesses a minimum, and that this minimum was not located on the SOA equal to zero. We reported a measure of the goodness of fit (*R*-

squared) as indicative of the adjustment of this quadratic polynomial function to the participants' data, obtained by a least square method, and the significance level of the fit, both using the "*lm*" function of the R software (R core Team, 2013).

Further analyses were carried out to test the hypothesis linked to the TWI that the performance was invariant (and enhanced) within a certain range of temporal discrepancies between cross-modal stimuli. In keeping with our hypotheses we expected a TWI of 80 ms centered at 40 ms (tactile first), within which stability was higher than in the uni-tactile condition, for Focus tactile. The expected TWI comprised three SOAs: 80 (tactile first), 40 (tactile first) and 0 ms. This was tested by computing the difference between the uni-modal tactile condition and cross-modal conditions for each SOA. When the difference was below 0, there was a benefit in the cross-modal conditions, the value 0 representing the performance in the uni-modal condition. Negative values indicated the conditions which were more stable (i.e., lower *SD*) than the uni-tactile condition. The range of SOAs thus identified could be considered as the extent of the TWI.

Finally, the hypothesis that auditory stimuli attracted more the movement compared to the tactile stimuli (auditory dominance) was tested by comparing the mean of asynchronies across the SOAs when the Focus was on auditory stimuli vs. on tactile stimuli. An effect of SOAs was expected only when the focus was on tactile stimuli, because participants are usually strongly attracted by auditory stimuli.



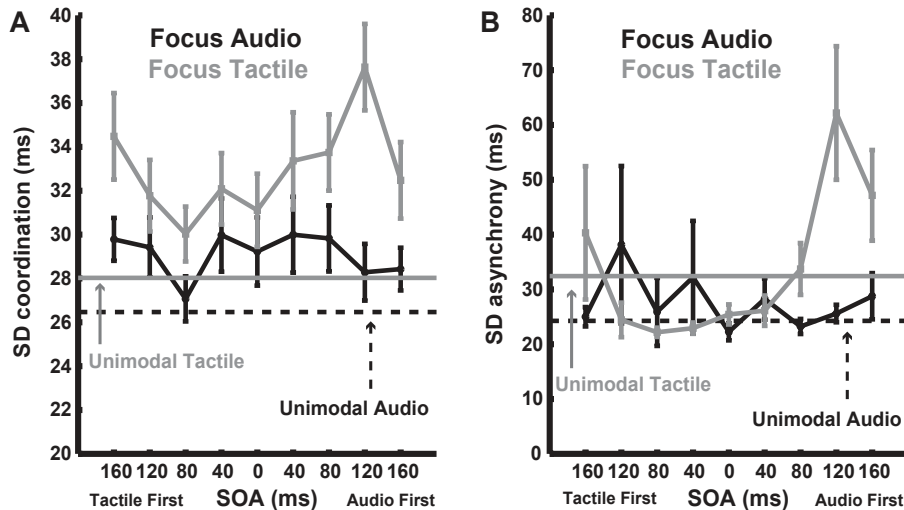
**Fig. 4** Schematic presentation of the conventions used to estimate the asynchrony between the peak flexion of the index finger and the onset of the stimuli. The peak flexion is the maximal excursion in the flexing action, namely at the tap with the physical surface. In the left panel a one peak flexion is marked by a black filled dot. When the tap on the physical surface had two bumps, as presented here, the time of the first maximum was identified. The asynchronies were computed relative to the modality towards which the focus of attention was directed, namely a to the auditory stimuli when focus was on audio, or b to the tactile stimuli when focus was on tactile. In a auditory stimuli were presented first; in b tactile stimuli were presented first. Asynchrony was positive when the peak flexion lagged after the target stimuli and negative it occurred before the stimuli. In Fig. 6 we present the mean asynchronies calculated with both references (tactile and audio) to emphasize the invariance of the asynchrony to one of the modality (see text)

## Results

For statistical analysis the SOAs are ordered according to the Focus, that is when Focus was on tactile; the negative SOAs represent auditory first and the positive SOAs auditory after. Inversely when Focus was on auditory, the negative SOAs represent tactile first and the positive SOAs tactile after. However, in order to represent both Focus and SOAs on the Figures we represent the data according to the order of stimuli. That is, which came in first regardless to the Focus. So, in the Figures the SOAs where auditory was first (i.e., SOA after 0) represent in the statistical analysis the positive SOAs for Focus on auditory; and the negative SOAs for Focus on tactile.

### *General effect of SOA on cross-modal stimuli.*

Synchronization and coordination variables were entered in a 2 (Focus) x 9 (SOAs) repeated-measures ANOVA taking SOA (-160, -120, -80, -40, 0, 40, 80, 120, and 160 ms) and Focus (Auditory and Tactile) as within-subject factors. Stability of coordination (Figure 5A) varied as a function of the SOA, an effect depending on the Focus, as revealed by a significant SOA x Focus interaction ( $F(8,112) = 2.31, p < .05$ ). Simple effects showed that the effect of the SOA was confined to the tactile Focus ( $F(8,112) = 2.55, p < .05$ ), and not visible when participants focused on auditory stimuli ( $F(8,112) = 1.15, p = .33$ ). Synchronization stability (Figure 5B) varied as a function of the SOA, regardless of the focus ( $F(8,112) = 3.10, p < .01$ ). Finally, synchronization accuracy (Figure 6A) was affected by the SOA, depending on the Focus; SOA x Focus interaction ( $F(8,112) = 102.02, p < .01$ ).



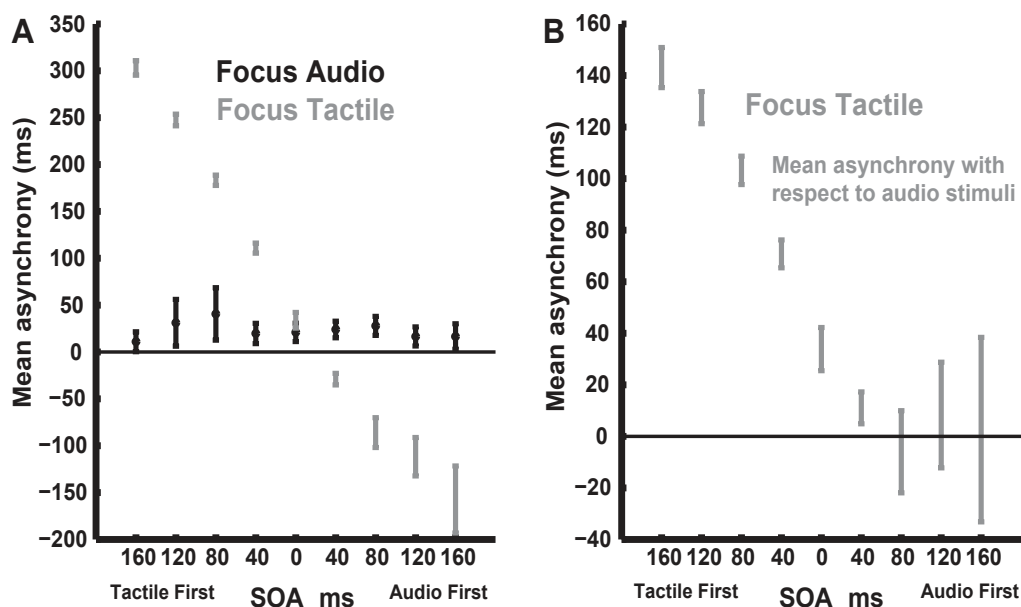
**Fig. 5** Mean of a SD of coordination and b SD of asynchrony with auditory and tactile focus as a function of SOAs between modalities. The dotted lines indicate the uni-modal auditory condition and, the solid line, the uni-modal tactile condition. Error bars indicate SE of the Mean.

*Auditory dominance.*

Additionally to the effect of the SOA that was confined to the tactile Focus, the auditory dominance was tested by considering the mean asynchrony between movements and stimuli, indicator of synchronization accuracy.

An asymmetry effect depending on the order of the presentation of auditory and tactile stimuli was observed. As previously explained in the Pre-processing and data analysis section, the mean asynchrony was computed from the differences between peak of flexion and tactile stimuli (see Figure 4), because in the Focus Tactile conditions the instruction of synchronization was on the tactile stimuli. However, the inspection of the data of the mean asynchrony revealed that for SOA conditions where audio preceded tactile stimuli, participants tapped with an asynchrony with the auditory stimuli maintain close to zero, whatever the SOA. To emphasize this adaptation, we also computed the mean asynchrony from the differences between peak of flexion and the auditory stimuli (Figure 6B). Yet, this

was not the case when auditory stimuli followed tactile stimuli. It is intriguing that participants flexed their finger after both tactile and auditory stimuli, in spite of the fact that the focus was on tactile stimulation and the sound was lagging after tactile stimuli (i.e., when tactile precede from 40 to 160 ms the auditory stimuli). This phenomenon can readily be seen in the individual's distributions of asynchronies as a function of SOA (Figure 7). More strikingly, the mean asynchrony was consistently very close to twice the SOA when estimated with reference to the first stimuli, that was the tactile stimuli. Therefore the CNS placed the peak flexion after the second stimuli, the sound, with a lag equal to the SOA.



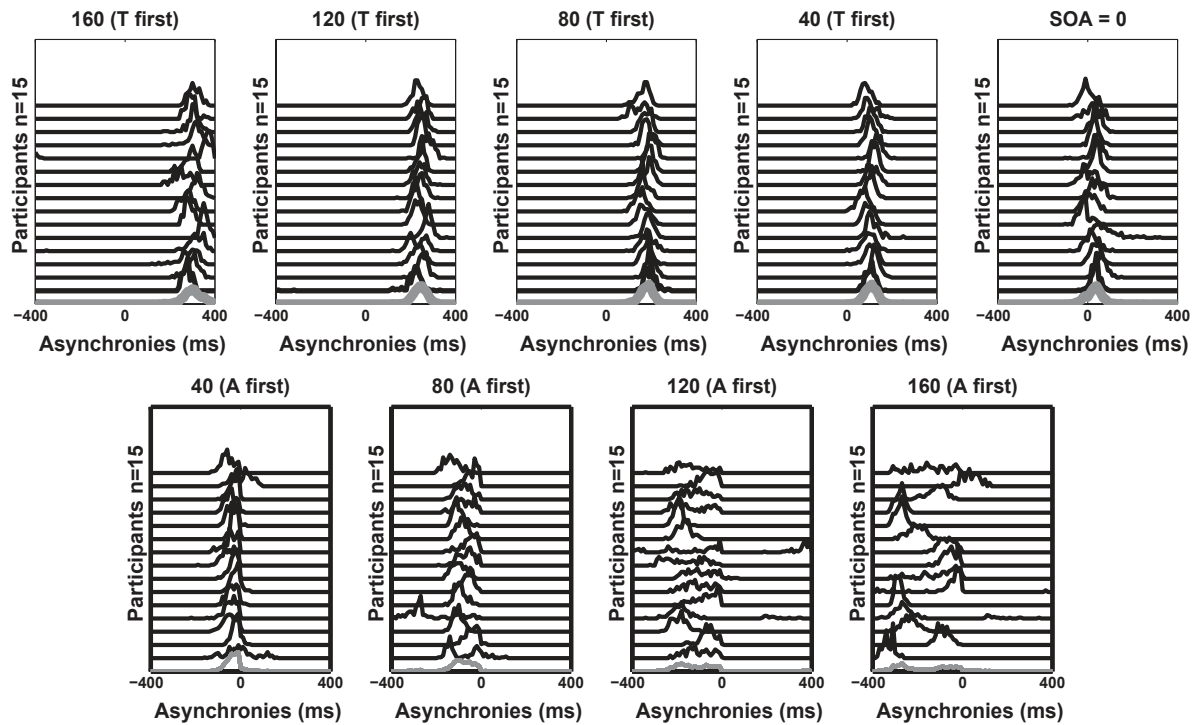
**Fig. 6** Mean asynchrony a for audio and tactile focus as a function of SOAs. Mean asynchrony b for tactile focus compared to auditory stimuli for SOAs. Panel a presents the mean asynchrony computed from the differences between the peak flexions and the tactile stimuli. Panel b presents the mean asynchrony computed from the differences between peak flexions and the auditory stimuli. Positive mean asynchrony indicates that participants flexed their fingers after the stimuli. Error bars indicate SE of the Mean. Note that when focus was on tactile stimuli and when the tactile was first in a pair (panel a, in grey), subjects tapped after both stimuli, with a linear lawful relation between mean asynchrony and SOA (mean asynchrony = 2 × SOA, see also figures with raw data in the Supplementary Materials)



### *Physiological Synchronicity Hypothesis.*

First, we computed the mean asynchrony in the uni-modal conditions, on average, the participants flexed their fingers 24.4 ms after auditory stimuli and 70.5 ms after tactile stimuli corresponding to an average difference of 46.1 ms. Thus, the condition SOA 40 ms (tactile first), corresponded well to this difference. The presence of positive mean asynchrony, namely when participants tapped after the stimulus, was also reported in bimanual tasks with audio-visual stimuli for anti-phase coordination (Blais et al., 2015).

As SOAs did not influence the performance when the Focus was on auditory stimuli, data where the Focus was on tactile stimuli was selectively considered. The inspection of the distribution of the synchronization data for individual participants revealed two peaks at 160 ms SOA (i.e., auditory first), and was single peaked for the other SOAs as shown in Figure 7. In the 160 ms SOA condition, the mean asynchrony was -256 ms for 7 participants, and -70 ms for the 9 others. Due to this high variability between participants in this condition, the condition was not included in the data for the fitting.

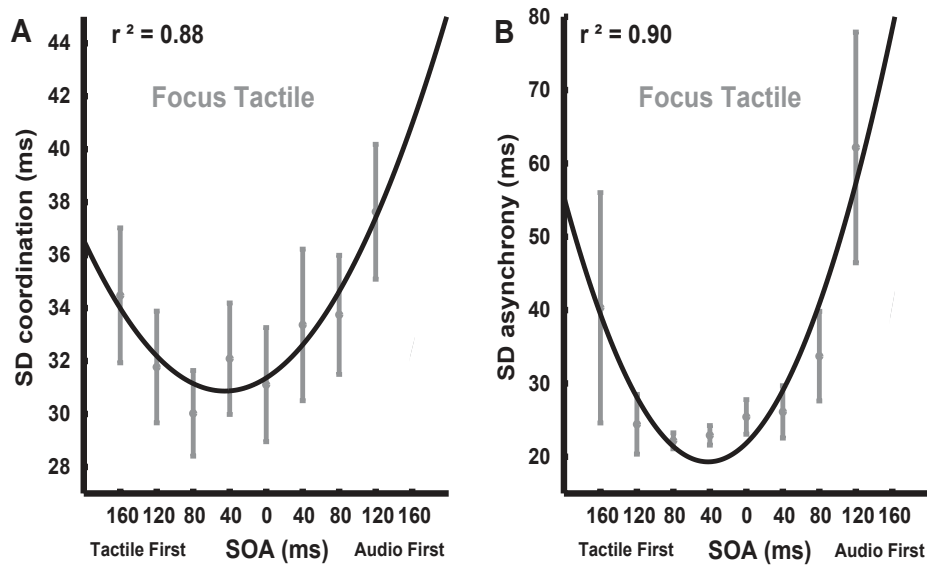


**Fig. 7** Individual histograms of asynchronies (ms) presented for each SOA, for the focus tactile condition. Each line on the y-axis represents one participant. At the bottom in the first line, the grand histogram estimated from the whole data is represented in grey. The histograms show as a function of SOA both the shift in central tendency, corresponding to the mean asynchrony used in the study, and the consistency within and between participants' response, that is the SD asynchrony used in the study.

The quadratic polynomial provided a good fit to the data for both the *SD* of coordination ( $R^2 = .88$ ;  $F(2,5) = 18.72$ ,  $p < 0.01$ , Figure 8A) and for the *SD* of synchronization ( $R^2 = .90$ ;  $F(2,5) = 23.66$ ,  $p < 0.01$ , Figure 8B). These results confirm the visual inspection, the presence of a minimum and an increase towards the extreme values of SOA. Interestingly, the data and the fitted curves showed that synchronization stability was not centered at the physical synchrony between auditory and tactile stimuli (i.e., SOA = 0 ms) but was rather lowest when tactile stimuli preceded auditory stimuli by 40 and 80 ms. For SOAs larger or smaller than these values, *SD* asynchrony increased, that was the stability of synchronization diminished. For the *SD* coordination, the minima of the curve corresponding to the SOA = 40 ms when tactile is first, however as notice in the Figure 8A, the lowest value correspond to

SOA = 80 ms when tactile is first. For SOAs larger or smaller than 80 ms when tactile is first, *SD* coordination increased, that was the stability of coordination diminished.

Finally, it was observed that the stability of movement increased together with the stability of synchronization ( $r = .84, p < .05$ ).

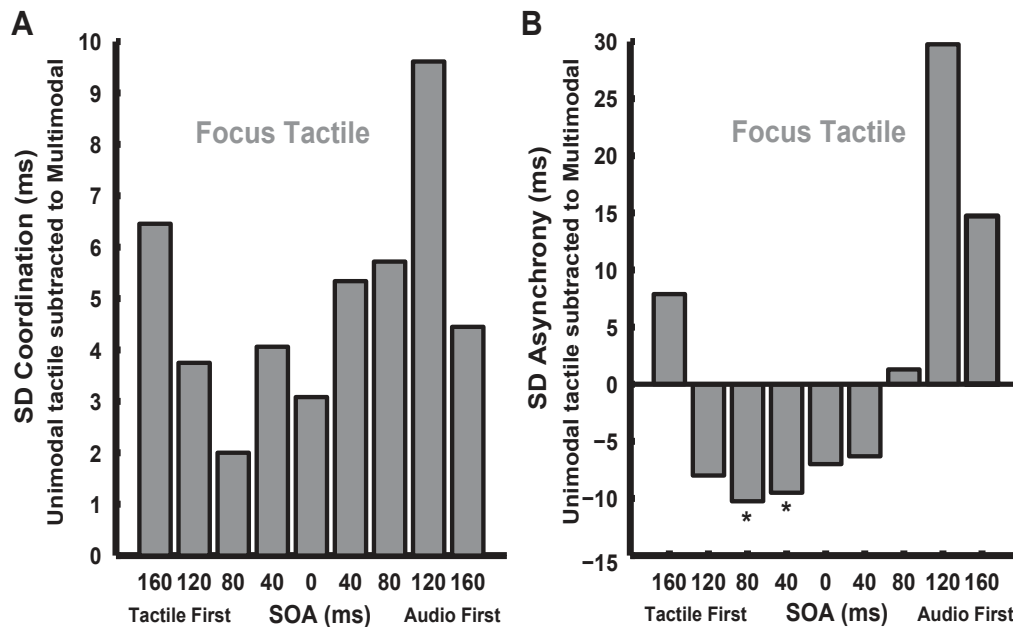


**Fig. 8** a SD of coordination and b SD of asynchrony for tactile focus as a function of SOAs. Solid lines indicate quadratic polynomial curve. Error bars indicate SE of the mean

### *Temporal Window of Integration.*

To test the possibility that a Temporal Window of Integration may affect audio-tactile integration, we computed the difference between the uni-modal tactile condition and cross-modal conditions for each SOA (i.e., Figure 9). This was done for *SD* coordination (i.e., Figure 9A) and *SD* asynchrony (i.e., Figure 9B). As shown in Figure 9A, no difference between SOAs is visible for the stability of coordination. Synchronization stability differed from 0 for SOAs when tactile precede auditory by 80 ms ( $t(14) = 3.27, p < .01$ ) and 40 ms ( $t(14) = 4.00, p < .01$ ). Additionally, for SOAs with tactile first (120, 80, 40 ms), SOA = 0 and SOA with audio first (40

ms) the *SD* asynchrony was below 0, indicating an advantage of the cross-modal stimuli relative to the uni-tactile condition. This was indicative of a temporal window of integration of 160 ms, namely between 120 (tactile first) and 40 ms (audio first).



**Fig. 9.** For Focus tactile, differences between uni-modal tactile conditions and cross-modal conditions a for SD coordination and b for SD asynchrony. Stars indicated the conditions significantly different from 0.

## Discussion

The goal of the present study was to examine the temporal factors governing the synchronization of bimanual coordination paced by audio-tactile stimuli while varying the SOA between tactile and auditory stimuli. Our predictions have been partly confirmed. The uni-modal auditory condition proved overall the pacing condition leading to the most stable performance in terms of both coordination and synchronization to the rhythmic stimuli. Nevertheless, both physiological synchronicity and the temporal window of integration

contributed to multisensory integration. The effect of these temporal factors on the stability of the synchronization to the stimuli was visible only when the focus of attention was on tactile stimuli.

### *Multisensory integration.*

To investigate whether audio-tactile stimulation leads to a multisensory benefit cross-modal stimulation was compared to uni-modal stimulation. All bimodal conditions were less efficient than the uni-modal auditory condition for coordination, and were comparable for synchronization. Nonetheless, a multisensory benefit of synchronization stability was observed when the bimodal condition with tactile focus is compared to the uni-modal tactile condition. In particular, this was found when tactile stimulation were presented prior to auditory stimuli by 80 and 40 ms. This effect was found when considering the synchronization to the stimuli but not for the coordination between hands. This finding indicates that multisensory benefit, albeit frequently observed with perceptual tasks and in RT tasks may not systematically extend to tasks involving a repeated rhythmic movement. This is consistent with previous evidence of limited enhancement or lack of effect of audio-tactile stimulation on uni-manual synchronization or coordination of continuous movement. For example, walking with auditory stimuli has the same effect on gait parameters, such as stride interval variability, as audio-visuo-tactile stimulation (Sejdić et al., 2012). In uni-manual synchronization, only one study reported audio-tactile benefits (Wing et al., 2010), while two others did not (Elliott et al., 2010; Lagarde & Kelso, 2006). To the best of our knowledge, the effect of audio-tactile stimuli on bimanual coordination was examined in only one study, showing a general multisensory benefit if pairs of stimuli were presented in an alternate way to the left and the right, directly matching the anti-phase pattern of the hands coordination (Zelic et al., 2016). Using here the same condition, we did not replicate a multisensory benefit for coordination stability. However, this discrepancy may partly stem from methodological differences between the two studies. Zelic et al. (2016) employed a transition protocol where rate of movement and stimuli was varied during bimanual coordination. In this study the stabilization of coordination was driven by the rate at which the anti-phase coordination was maintained before a spontaneous switch to in-phase

occurred. In the present study, rate was kept constant and the stability was measured by the standard deviation of the coordination (Schöner et al., 1986). Moreover, as previously evoked in the discussion of Experiment 1, a factor which may have limited the observation of a multisensory benefit was the intensity of stimulation. The loudness of auditory stimuli may have hindered the emergence of a multisensory benefit in both the RT task and bimanual synchronization task. Nevertheless, even in the absence of a multisensory benefit, we found an effect of the SOAs on the performance. This result provided valuable information about the effect of this temporal factor on performance.

#### *Physiological Synchronicity and temporal window of integration.*

We obtained compelling evidence that the SOA between isochronous auditory and tactile stimulation influences synchronization and coordination, provided that the focus of attention is on tactile stimuli. According to the TWI and the PSH, we expected a window of 80 ms centered at 40 ms (i.e., tactile first). Thus, for SOAs of 80, 40 and 0 ms (tactile first), we expected a decrease of the variability of the coordination between hands and of the synchronization with stimuli relative to the uni-modal condition. The results obtained for the synchronization to the stimuli showed a TWI with a wider range of SOAs (-120 to 40 ms). Differently for the coordination between hands a TWI was not confirmed, the variability of the cross-modal conditions was never lower than in the uni-tactile condition.

The analysis of synchronization stability and of coordination stability provided clear insights about the hypothesis that introducing a temporal gap between cross-modal stimuli can make more efficient its binding with movement as compared to an isochronous cross-modal condition. The curves of *SD* of synchronization and *SD* of coordination showed a clear effect of SOA. The general shape of this response to SOA displayed a central minimum and increasing extreme values. For SOA of 160 ms, irrespective of the order between stimulus modalities, the *SD* of synchronization and of coordination increased, thus showing a decrease of stability. Moreover these responses functions were displaced toward the left. Indeed, Relative to the uni-modal tactile baseline, the lowest values of *SD* synchronization and coordination as a function of the SOA were located to the left instead of being centered

around a zero SOA. Previous studies giving arguments in favour to the Physiological Synchronicity Hypothesis found larger mean asynchrony when participants synchronize unimanually to tactile than to auditory stimuli (Lagarde & Kelso, 2006; Müller et al., 2008). Our results in a bimanual task showed also a larger mean asynchrony for uni-modal tactile than for uni-modal auditory conditions, resulting in a time difference of 46 ms. This was in the order of difference estimated from the reaction time task (30 ms), and comparable to what was reported in previous studies using reaction time tasks (Diederich and Colonius 2004; Diederich 1995; Murray et al. 2005). Note that this time difference corresponds to the conditions when tactile preceded auditory stimuli by 40 ms. As reported, the curve reached its minimum in the interval between 80 and 40 ms for synchronization stability and for coordination stability. Moreover, the low variability among participants, in terms of the stability measure for synchronization (*SD* synchronization), and of mean asynchrony, indicated high consistency between individuals in this range of SOA. Thus, the results confirmed that conditions which respect the physiological synchronicity of modalities facilitate the binding of movements with cross-modal events.

In addition, as reported for *SD* synchronization the conditions 80 and 40 ms (tactile first) showed a benefit compared to the uni-tactile condition. Concerning the stability of the coordination, the pattern proved less stable for extreme SOAs than for 0, 40 and 80 ms SOA (tactile first), but none of them indicated a benefit compared to uni-modal tactile. This absence of benefit in *SD* coordination prevented the effect of the TWI on this variable (the differences between both variables are further discussed below). Regarding the synchronization to cross-modal stimuli, the results pointed toward a TWI of 160 ms, namely between 120 (tactile first) and 40 ms (audio first), which is wider than expected (80 ms). That the size of the TWI is wider than expected is quite surprising, considering that the TWI is narrower in RT task compared to temporal order judgement tasks for audio-visual stimuli (Mégevand et al., 2013). A wider TWI in a synchronization task to audio-tactile stimuli may reflect the ability of the system to keep stable behaviour despite the discrepancies between senses. It is intriguing that the behaviour remained stable for larger discrepancies in a motor coordination task than in a perceptual task. The dependence of the TWI on the nature of the tasks and on specific task demands (e.g. maintain stability) deserves further studies in the future.

Altogether, both the PSH and the TWI influence the performance in a bimanual synchronization task to audio-tactile stimuli. A final hypothesis concerned the effect of auditory dominance. Indeed, because of auditory dominance, stronger effects of SOA manipulation were expected when participants focussed on tactile stimuli.

#### *Auditory dominance.*

The results showed an effect of the SOA between modalities when the focus is on the tactile stimuli. When the focus was on the auditory stimuli, in particular for synchronization, stability remained generally constant in spite of the changing SOA, thus revealing no multisensory integration. Together, the analysis of both synchronization stability and accuracy indicated that instructing participants to synchronize to auditory stimuli prevented an effect of the tactile stimuli, suggesting the absence of effective multisensory processes. This finding is consistent with the so-called auditory dominance effect (Kato & Konishi, 2006; Repp & Penel, 2002, 2004). This phenomenon is often explained by the specificity of the two modalities. Typically, the auditory modality is efficient when temporal aspects are critical for the execution of a task, while the visual modality is more appropriate for spatial aspects, and the tactile modality for surface discrimination (Welch and Warren, 1980). The auditory dominance is reported in tapping in comparison to vision (Aschersleben and Bertelson 2003; Kato and Konishi 2006; Repp and Penel 2002; 2004). By systematic variation of the SOA, those studies have shown that synchronized movement is typically more attracted by auditory than by visual stimuli. Here we observed auditory dominance in a bimanual synchronization task for audio-tactile stimuli. However, despite auditory dominance, previous studies with a uni-manual task reported multisensory integration when participants were instructed to synchronize to the visual stimuli, that is an effect of the SOA (Aschersleben and Bertelson 2003; Kato and Konishi 2006; Repp and Penel 2002; 2004). We obtained similar results in the present study when participants focussed on the tactile stimulation.

Additionally, analysis of mean asynchrony revealed an intriguing effect of the order of cross-modal stimuli. The variation of the SOA, from negative to positive, introduced a change of



the order of presentation of the stimuli. Either the tactile stimuli appear first, or the auditory stimuli appear first. This asymmetry has been shown for uni-manual audio-visual tapping (Repp & Penel, 2002, 2004) the attraction exerted by leading modalities was usually stronger than that exerted by lagging modalities. Mean asynchrony allowed us to pinpoint two distinct kinds of adaptation to the stimuli depending on stimulus order (Figure 5). This change was most clearly visible when asynchrony was calculated relative to the auditory stimuli (see Figure 5 B). When the tactile stimuli were presented first, the mean asynchrony increased as a function of the SOA, and the participants tapped after the each cross-modal pair. When the auditory stimuli were first, mean asynchrony remained in the vicinity of the zero. In the former situation, a clear dependence of synchronization accuracy (mean asynchrony) on SOA was found; yet, the reason why movement was placed after both stimuli is still unclear. The latter situation could result from the dominance of auditory modality. When sounds occurred first in time, movement was mostly anchored to the auditory information, leaving little room to tactile stimulation to act on synchronization. At the same time, the increase of synchronization stability (*SD* synchronization) for SOAs greater than 40 ms revealed that this spontaneous locking of synchronization to the sound was not immune to a multisensory effect. Note that effects of asymmetry linked to the order of presentation of the stimuli are not uncommon in multisensory studies (Diederich and Colonius 2015; Fujisaki and Nishida 2009; Mégevand et al. 2013; Powers et al. 2009; Wilson et al. 2009). For example, the attentional prior-entry effect indicates that attending to a modality can improve the reactivity to the attended modality, compared to a less or unattended modality (Spence & Parise, 2010). In our study, when the focus was on tactile stimuli and auditory preceded tactile stimuli; the auditory modality was not the attended modality. The observed attraction of movement to auditory stimuli was likely to result from both auditory dominance and the order of presentation, whereby the directed attention to the tactile stimuli may have interfered with synchronization processes.

#### *Relation between synchronization and movement.*

As mean asynchrony showed, the most stable synchronization was not accompanied by the smallest mean asynchrony. How multisensory processes determined that this timing was

adopted with such consistency remains an open question. Thus, in this part we focused on the link between the variables of the Experiment and specifically those measuring the stability. For synchronization of each hand to the cross-modal stimuli, it was clear that a given range of SOAs could facilitate the multisensory processes at work to bind movement to stimulation. However, this effect was less clear for the coordination stability between the hands. The two levels were indeed correlated, but the stability of the coordination in this cross-modal condition never outperformed the uni-modal tactile condition. Accordingly, physiological synchronicity applies to synchronization in the case of coordination, however the advantage obtained in terms of hand synchronization to the stimuli did not extend to the stability of the coordination pattern. The HKB model directly predicts this gain, when the intended anti-phase pattern is paced by events presented in anti-phase to the left and right hand. One line of interpretation is that synchronization to cross-modal events competed to some extent with the coordination between hands. For coordination to be stable, co-variation from cycle to cycle between the hands is required, enabled by an interhemispheric exchange represented by the HKB coupling. However, if the timing of each hand varied from cycle to cycle due to movement adjustments and local random errors while synchronizing to the cross-modal stimuli, and assuming the origins of such variation are independent between the hands, this process may compete with the bimanual coupling. Studying in more details the relation between synchronization and coordination in cross-modal conditions is beyond the scope of the present study. However, further studies can be conducted to examine the autocorrelations between cycles for each hand in cross-modal and in the uni-modal tactile conditions, to shed light on the dynamical relations between the coordination between the hands (stabilized “globally”), and the synchronization of each hand to stimuli (stabilized “locally”).

In conclusion, in keeping with the hypothesis of physiological synchronicity and of the temporal window of integration, we found that the tactile had to precede the auditory by 40 and 80 ms to obtain the best performance for the synchronization behaviour. The effect was weaker for the coordination behaviour. Moreover, the size of the estimated TWI was wider (160 ms) than in perceptive tasks (maximal 80 ms). This suggests that in the context of an interlimb coordination task the CNS is able to dynamically adapt to larger temporal

discrepancies between audio and tactile stimuli. Those stabilization effects by cross-modal stimuli occurred when participants attempted to synchronize to tactile stimuli. This effect of the focus of attention can be relevant for subsequent research on the binding of movement with audio-tactile events. Taken together, these findings bring new knowledge on temporal factors determining multisensory processes when perception and movements are rhythmic and coupled. An interesting extension of this paradigm would be to investigate these questions in more realistic situations such as cued walking, promising in particular for rehabilitation protocols.

### **Acknowledgments**

The study was supported by a grant from the European Commission (FP7-ICT-2013-10 “BeatHealth: Health and Wellness on the Beat”). The authors declare no competing financial interests. We would like to thank Bernard Gilbert, Déborah Varoqui, and Robin Salesse for their help at various stages of this project.

### **Footnote**

We thank one anonymous reviewer for drawing our attention to this lawful relation between the mean asynchrony and the SOA.

## Supplementary material

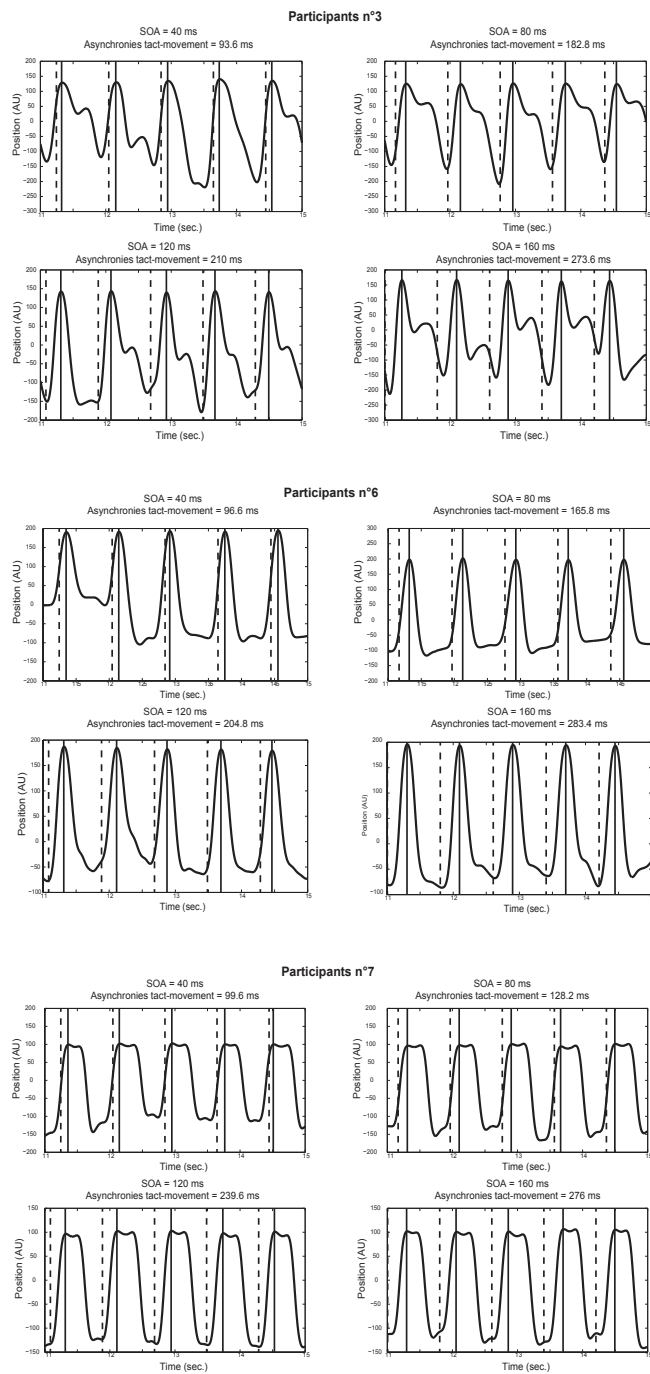


Figure. Data from 3 participants for Focus Tactile conditions for 4 SOA conditions with Tactile first (i.e., 40, 80, 120, 160 ms). Four SOAs are presented, from left to right and top to bottom 40, 80, 120, and 160 ms. Each panel for each participant show tactile metronome onset with a vertical dashed line and the peak of the finger flexion with a vertical solid line. In the title of each panel is given the mean of the asynchronies (peak flexion-Tactile stimuli) for the 5 synchronizations presented.



## 4.2. Généralisation et effet de dominance auditive

Cette expérience montre, et ce pour la première fois, que le principe de cohérence temporelle et mécanismes associés, sont généralisables aux comportements rythmiques. Les résultats rapportent la coexistence de l'hypothèse de synchronie physiologique et de la fenêtre d'intégration temporelle. De plus, la variation du SOA montre que plus on s'éloigne de la synchronie temporelle entre les modalités, plus les performances sont variables. Nous validons ainsi ce paramètre de cohérence temporelle, comme un déterminant de l'intégration multisensorielle pour une tâche de coordination bimanuelle.

D'autre part, les résultats rapportent un effet sélectif d'amélioration audio-tactile. Le bénéfice multisensoriel apparaissant seulement sur les variables de synchronisation, *SD synchronization*, et pas sur les variables motrices, *SD coordination*. De plus, cet effet de bénéfice n'apparaît que lorsque l'instruction de synchronisation est sur les stimuli tactiles. Enfin, nos résultats montrent un effet majeur de la dominance auditive, celle-ci pouvant totalement annuler l'effet d'intégration multisensorielle. Lorsque les instructions de synchronisation sont sur les stimuli auditifs, les stimuli tactiles n'ont aucun effet sur les performances de synchronisation et de coordination.

Nous allons discuter des explications possibles à cet effet de dominance. L'une d'entre elles aurait pu être l'effet de localisation des vibrations sur les hanches des participants. Suite à ces résultats, nous avons re-testé les temps de réaction (TR) de 5 participants sur les 15 avec les vibrations non pas sur les hanches mais sur les index des participants. Les résultats révèlent des TR plus rapides quand les stimuli sont sur les doigts que lorsqu'ils sont sur les hanches. Néanmoins, aucun bénéfice audio-tactile n'est rapporté. Nous avons utilisé une ANOVA à un facteur sur les trois conditions, auditive, tactile, audio-tactile ( $F(2,8) = 13.36, p < .002$ ). L'analyse post-hoc (*HSD Tuckey*) révèle que les plus grands TR sont obtenus en condition unimodale tactile en comparaison avec condition unimodale auditive ( $p < .01$ ) et audio-tactile ( $p < .002$ ). Cependant, aucune différence n'est rapportée entre les conditions unimodales auditive et audio-tactile ( $p = .39$ ). La moyenne des RT pour ces 5 participants re-testés était : en condition unimodale auditive 237 ms (comparé à 307 ms dans l'étude avec

les 15 participants), 263 ms pour unimodale tactile (vs. 337 ms) et 227 ms pour audio-tactile (vs 300 ms).

Une deuxième explication possible à la dominance auditive pourrait être que la stimulation auditive soit plus forte, plus intense que la stimulation tactile annulant ainsi les effets d'intégration multisensorielle et donc inéluctablement de bénéfice. Considérant l'absence de bénéfice audio-tactile dans la tâche de temps de réaction, nous avons suggéré un appariement non adéquat des intensités auditives et tactiles. Supposant que l'intensité auditive est plus forte que celle de la modalité tactile, nous avons réduit le nombre de décibels auditifs et augmenté le voltage des vibreurs tactiles pour les expériences de marche. De plus, nous avons demandé à nos participants de calibrer eux même les intensités des stimuli de façon à ce que les stimuli tactiles soient aussi saillants que les stimuli auditifs. A noter que lors des deux prochaines expériences que nous allons présenter, aucun des participants n'a souhaité changer les intensités des stimuli. D'autre part, au vu de l'effet majeur du focus de l'attention qui annule totalement les effets d'intégration, i.e. conditions focus audio, dans les conditions multimodales les participants auront pour consigne de synchroniser leurs pas avec les stimulations tactiles.

Cette première étude nous aura permis de mieux comprendre les effets d'intégration audio-tactile sur un comportement rythmique simple de coordination bimanuelle. Pour l'étude suivante, nous avons souhaité tester une activité quotidienne fondamentale : la marche. La marche présente l'avantage d'être une activité naturellement rythmique qui s'adapte parfaitement aux tâches de synchronisation sensorimotrice.

## **Chapitre 5 : Marcher au pas d'un métronome audio-tactile**



## 5.1. Mécanismes temporels et bénéfice multisensoriel

Dans cette deuxième expérience, nous nous sommes intéressés aux effets d'intégration multisensorielle durant la marche. L'objectif est de généraliser le principe de cohérence temporelle et mécanismes associés à la marche et de tester l'effet du bénéfice audio-tactile sur la stabilité des performances motrices et de synchronisation.

Associée à l'effet de la fenêtre d'intégration temporelle, la durée des protocoles de marche permet de tester l'effet de recalibration temporelle. La description de ces mécanismes a été présentée dans le chapitre 2 de cette thèse (sous-section 2.2. et 2.3.). Dans l'expérience précédente sur les coordinations bimanuelles, la durée de chaque essai était de 40 secondes. Les protocoles de marche, quant à eux, durent +/- 4 min par essai car ils requièrent à minima 250 pas pour le calcul des variables (Bruijn et al., 2013). L'allongement de la durée entraîne un allongement de l'exposition aux stimuli. Nous allons donc tester l'effet de la durée de synchronisation audio-tactile sur la marche. Considérant un effet comparable d'intégration multisensorielle entre une tâche de tapping et de marche sur place (voir chapitre 3, sous-section 3.3., Blais et al., 2015; Chen et al., 2006; Wright & Elliott, 2014), nous postulons la généralisation des effets de la fenêtre d'intégration temporelle et de recalibration temporelle lors de la marche.

Par ailleurs, à notre connaissance, une seule étude a testé l'effet de l'intégration multisensorielle en marche chez les participants jeunes en intégrant la modalité tactile (Sejdić et al., 2012). Cette étude ne rapporte pas de bénéfice multisensoriel lors d'une tâche de synchronisation audio-visuo-tactile. Nous avons présenté cette étude dans le chapitre 3 de cette thèse (sous-section 3.3.). En modifiant les instructions de synchronisation, i.e. focus sur stimuli tactiles, et en manipulant uniquement la paire audio-tactile nous faisons l'hypothèse d'un bénéfice multisensoriel sur la stabilité des performances.

En plus des variables motrices et de synchronisation, nous avons ajouté une nouvelle mesure, l'exposant de Lyapunov. Cette nouvelle mesure nous permettra d'évaluer nos hypothèses de manière plus précise, comme indiqué dans la revue de littérature de Bruijn et al. (2013). Toutes les mesures ont été présentées dans le chapitre 3 (sous-section 3.1.)



## Walking to a Multisensory Beat

### Abstract

Living in a complex and multisensory environment demands constant interaction between perception and action. In everyday life it is common to combine efficiently simultaneous signals coming from different modalities. There is evidence of a multisensory benefit in a variety of laboratory sensorimotor tasks (temporal judgement, reaction time). It is less clear if this effect extends to ecological tasks, such as walking. Furthermore, benefits of multimodal stimulation are linked to temporal properties such as temporal window of integration or temporal recalibration. So far, these properties have been mainly examined for tasks implying the processing of single stimuli. Here we test whether these temporal properties underpinning multisensory integration are also active during a rhythmic task, namely while walking to audio-tactile stimulation. The effect of audio-tactile rhythmic cues on gait variability and the ability to synchronize to the cues was studied in young adults. Participants walked with audio-tactile rhythmic cues, presented at different stimulus-onset asynchronies. We found evidence of a multisensory benefit of audio-tactile as compared to uni-modal stimulation. Moreover, both temporal properties mediated the response to multimodal stimulation. In sum, a multisensory benefit of audio-tactile stimulation extends to ecological rhythmic behaviour which is governed by temporal properties, aiming to attain and maintain temporal synchrony.

**Keywords:** multisensory benefit; gait; sensorimotor synchronization; rhythm; temporal recalibration; temporal window of integration

## **INTRODUCTION**

Ballrooms dancers exhibit a striking ability to coordinate steps and body movements while keeping the beat of the music. This fine-tuned body synchronization is usually associated with a feeling of beauty and harmony. Combining information across the senses, such as touch and audition, is critical in helping dancers to move in unison. In particular the temporal alignment of the musical beat and of the tactile exchanges between dancers may act as a powerful binding cue to guide movements.

### **Multisensory integration in time**

Dance is a nice example, showing that the temporal properties of multimodal stimuli and of the relation between stimulus and movement play a critical role in the interaction between sensory states and the control of movement. Numerous studies investigating the effect of multimodal stimuli on behaviour report a benefit of multimodal stimulation as compared to unimodal stimulation. This has been observed for audio-visual stimulation in the enhancement of speech intelligibility (Schroeder et al., 2008), of learning (Shams & Seitz, 2008) and in the decrease of reaction times (Colonius & Diederich, 2004; Hughes et al., 1994; M. Murray et al., 2005). These forms of multisensory benefit are underpinned by multisensory neurons, mostly located on the intraparietal sulcus, the ventrolateral prefrontal cortex and the superior temporal sulcus, capable of integrating into a unified percept the various signals received by different senses (Stein & Stanford, 2008). Some conditions have to be fulfilled to achieve optimal multisensory integration. A critical feature inherent in the stimulation is the organization in time of multimodal stimuli, namely the “temporal principle” (Meredith et al., 1987; Spence & Squire, 2003). This principle states that multimodal stimuli have to be presented approximately simultaneously, in order to be considered as having a unique source (object or event).

What exactly is the span of this simultaneity? The temporal rule was originally defined at the level of the single neuron (Stein & Meredith, 1993). However, it is not straightforward to determine the synchrony among different senses. For example, at the physical level, sound

travels at approximately 330 m/sec whereas there is no travel time for tactile signals. There are also differences between the sensory systems in terms of conduction speeds, response latencies and neural processing time (Fain, 2003; Lange & Röder, 2006; Lestienne, 2001; Nicolas, 1997; Vroomen & Keetels, 2010). These differences between audition and touch have an effect on behaviour. In reaction time (RT) tasks participants respond 40-45 ms faster to auditory stimuli than to tactile stimuli (Diederich and Colonius 2004; Diederich 1995; Murray et al. 2005). This discrepancy between modalities is replicated in sensorimotor synchronization tasks when participants synchronize their fingers' movement to unimodal auditory or tactile rhythmic stimuli. In this condition, participants tap (Müller et al., 2008) or reach maximal flexion (when physical contact with a surface is absent; Lagarde and Kelso, 2006), preceding auditory stimuli but lagging behind tactile stimuli, with a difference between the two of approximately 40 ms. A similar temporal difference is reported in perceptual tasks with multimodal stimuli. During passive movement in the Temporal Order Judgment task, tactile stimuli have to be presented 45 ms before the auditory stimuli in order to reach a point of subjective simultaneity (Frissen, Ziat, Campion, Hayward, & Guastavino, 2012). It is worth noting that there is no consensus about the temporal discrepancy leading to subjective simultaneity between auditory and tactile stimuli. Other studies reported values of 27 ms (Occelli et al., 2008) or 8 ms (Navarra et al., 2007). Finally, in forced-choice detection tasks with non-synchronous multimodal stimulation, performance improves when a tactile stimulus precedes an auditory stimulus (Wilson et al., 2009). Altogether, the results obtained in a variety of tasks point to temporal differences between auditory and tactile sensory pathways and processing. This raises questions about the dynamical adaptation of the sensorimotor system necessary to achieve and maintain temporal synchrony.

The ability of the nervous system to deal with temporal lags between senses has been particularly investigated at the perceptual level (Vroomen & Keetels, 2010). The involved processes depend on the combination of modalities (audio-visual, audio-tactile or visuo-tactile) and on the direction of the asynchrony (e.g., auditory first vs. tactile first). For audio-tactile stimulation two properties are particularly relevant: the temporal window of integration (TWI) and temporal recalibration. Traditionally, a TWI implies that the nervous system is insensitive to small lags between the stimuli and that multisensory integration can

occur despite those lags (Spence & Squire, 2003). The TWI hypothesis was tested in perceptual and RT tasks (Colonius et al., 2009; Harris et al., 2009), simple and complex stimulus material, such as speech (Navarra et al., 2005; Navarra, Soto-Faraco, & Spence, 2014). For example, when participants perform a Temporal Order Judgment task, there is a time window in which they cannot determine which of two stimuli (i.e., auditory and tactile) comes first. The size of this window, corresponding to the Just Noticeable Difference, varies from 25 to 80 ms (Fujisaki & Nishida, 2009; Hanson et al., 2008; Harrar & Harris, 2008; Kitagawa et al., 2005; Occelli et al., 2008; Zampini et al., 2005). The variability of the size of the window is probably due to task factors and to methodological differences between the studies (Occelli et al. 2011). A time window (around 60 and 100 ms) is also reported in RT tasks but to our knowledge only for audio-visual stimuli (A Diederich & Colonius, 2004; Mégevand et al., 2013).

Temporal recalibration is another process involved in maintaining perceived temporal synchrony of multimodal stimuli in response to lags between auditory and tactile stimuli. It is the tendency of the brain to minimize discrepancies among the senses about objects or events that normally belong together (Vroomen & Keetels, 2010). This capacity is tested by measuring participants' perception of multimodal synchrony before and after exposure to trains of stimuli with a constant temporal interval between modalities (i.e., Stimulus Onset Asynchrony, SOA). After exposure, the perceived stimulus asynchrony is typically shifted (Hanson et al., 2008; Navarra et al., 2007). Recalibration is likely to be underpinned by various processes. It may result from a shift in the simultaneity criterion or from a change of the detection threshold in one of the modalities. Another alternative is that the exposure to an isochronous sequence modifies the width of the TWI. The precise mechanism operating in different conditions is still an object of debate (Linares, Cos, & Roseboom, 2016; Parise & Ernst, 2016; Vroomen & Keetels, 2010). To the best of our knowledge, only two studies focused on the effect of the temporal recalibration on movement, using RT tasks. One of them failed to observe temporal recalibration in an RT task (Harrar & Harris, 2008). However, evidence of temporal recalibration was found in a second study, testing visuo-motor adaptation (Stetson et al., 2006). Participants were asked to react to cues and after each response a delayed flash was presented. Following exposure to flashes occurring after a long delay (135 ms), if the visual flash occurred at an unexpectedly short delay after the

motor response (or was synchronous) participants judged that the visual flash preceded the motor response. Altogether, there is inconsistent evidence as to whether temporal recalibration acts on to motor performance or not.

So far we focused on the temporal properties of multisensory integration when perceiving or reacting to multimodal stimuli. However, our everyday interaction with multisensory events very often goes beyond that. We are used to move in a multisensory environment and to interact with it. For instance, listening to or watching somebody speaking requires the coordination of right and left eye movements and at the same time the integration of auditory and visual information about lip movements. To date, only one study examined the role of temporal properties in coordinating rhythmic and continuous movements with audio-tactile stimuli. In this study, we found an effect of the TWI in bimanual coordination movement for audio-tactile stimulations (Roy et al., 2017). Even if the TWI is found in a motor coordination task, our findings show a widening of the TWI for bimanual coordination (i.e., size TWI = 160 ms) in comparison to perceptual tasks (i.e., maximal size of TWI = 80 ms, Zampini et al., 2005). Wider TWI may reflect the ability of the sensorimotor system to keep stable behaviour when movement is implied. In this previous experiment the effect of the temporal recalibration was not tested. Yet, it is unclear whether the temporal properties, i.e. the TWI and temporal recalibration, which play role in multisensory integration for perceptual, RT and bimanual coordination tasks, are also involved in gait.

After having presented the temporal properties of multisensory integration, we focus below on the multisensory benefit in sensorimotor synchronization tasks.

### **Moving in a multisensory environment: multisensory benefit**

There is evidence of a multisensory benefit when participants synchronize the movement of one limb, finger or step, to multimodal stimuli (Elliott, Wing, & Welchman, 2010; Wing, Dumas, & Welchman, 2010; Wright & Elliott, 2014). A benefit is also reported when participants coordinate more than one limb, perform bimanual coordination, and while they

synchronize to multimodal stimuli (Zelic et al., 2012, 2016). All of these studies converge in indicating that multimodal stimuli can stabilize continuous movement. In the present experiment, we hypothesized that multimodal stimuli can also stabilize walking.

To our knowledge, no studies have compared tapping or bimanual coordination to gait, neither when considering synchronization abilities nor multisensory integration. However, two studies investigated synchronization (Chen, Wing, & Pratt, 2006) and audio-visual integration (Wright & Elliott, 2014) in stepping. Synchronization variability increased with biomechanical constraints (Chen et al., 2006). Synchronization variability in heel tapping while sitting was smaller than during stepping. Concerning the effects of audio-visual integration in stepping, Wright and Elliott (2014) reported the same pattern of results as found in bimanual coordination (Blais et al., 2015). They reported an audio-visual benefit in synchronization variability (SD asynchrony), which did not extend to motor variability (SD of relative phase for inter-manual coordination and SD of step-times). Interestingly, multisensory abilities were not affected by the specific task. However, note that gait, as compared to stepping, involves additional constraints, such as forward displacements of the body centre of mass, spatial navigation and monitoring for environmental changes. So far only one study investigated multisensory integration including the tactile modality in gait for healthy young adults, showing no evidence of a multisensory benefit (Sejdić et al., 2012). The focus of the study was audio-visuo-tactile stimulation. The absence of a difference between audio-visuo-tactile and unimodal auditory conditions may be due to the absence of multisensory integration. Dominance of the auditory modality among the others may also be responsible for lack of multisensory benefit. Auditory dominance is an often reported phenomenon which is likely to affect the synchronization of continuous movements with multimodal stimuli (Aschersleben, 2002; Kato & Konishi, 2006; Repp & Penel, 2002, 2004; Roy et al., 2017). Movement is particularly attracted by the auditory modality when participants synchronize to auditory and visual or tactile rhythmic stimuli. The effect of auditory dominance was found in paradigms employing a parametric variation of the temporal discrepancy between isochronous stimuli (i.e., manipulation of Stimuli Onset Asynchrony, SOAs), in which participants perform tapping or bimanual tasks with asynchronous multimodal stimuli. When participants synchronize with auditory stimuli, the presence of visual or tactile stimuli does not affect their performance. In contrast,



synchronization to visual or tactile stimuli is disrupted by auditory stimuli, which tend to attract participants' taps and increase performance variability (Aschersleben & Bertelson, 2003; Repp & Penel, 2004; Roy et al., 2017). The possibility that the auditory stimulation is dominant in multimodal stimulation may account for the lack of difference with a unimodal auditory stimulation in Sejdic et al's study (Sejdić et al., 2012).

Despite this lack of multisensory benefit on gait in healthy young adults, clinical studies in patient populations, such as Parkinson's disease and stroke, show more promising results. Gait can become dysfunctional due to ageing and/or disease, causing loss of stability and falls (Malatesta et al., 2003; Morris, Huxham, McGinley, & Iansek, 2001). One way of compensating for gait disorders is to instruct older adults and/or patients to walk together with a sequence of isochronously presented sounds (e.g., a metronome). Presenting auditory cues drives immediate beneficial effects on spatiotemporal gait parameters, increasing stride length and speed (Lim et al., 2005; Spaulding et al., 2013; Wittwer, Webster, & Hill, 2013). With tactile stimulation, there are some indications that this stimulation may improve gait (i.e., increase stride length) and motor cognitive performance in patients with Parkinson's disease (Ivkovic, Fisher, & Paloski, 2016; van Wegen et al., 2006). In a few studies, gait has been cued using bimodal stimulation. Cueing with audio-visual stimuli improves gait velocity, cadence and stride length, more than unimodal stimulation (Suteerawattananon, Morris, Etnyre, Jankovic, & Protas, 2004). Yet, the effect of audio-tactile stimulation has not been fully investigated (Lim et al., 2005; Marchese, Diverio, Zucchi, Lentino, & Abbruzzese, 2000). More generally, very few studies investigated the effect of audio-tactile integration on movement coordination (J Lagarde et al., 2012; Ronsse et al., 2009; Zelic et al., 2012, 2016). In sum, clinical studies in patient population point to effects of multisensory integration in gait with potential benefits for rehabilitation; yet, audio-tactile stimulation was not investigated so far.

First in the present study we tested whether temporal properties underlying multisensory integration play a role when we walk to an audio-tactile stimulation. One goal is to test whether the widening of the TWI for rhythmic movements extends to gait. The study of gait additionally allows the investigation of temporal recalibration, a second property which is

likely to be involved in multisensory integration (Vroomen & Keetels, 2010). Second we examined whether audio-tactile cueing during gait led to a multisensory benefit. To these aims, the effect of audio-tactile stimulation on gait was examined in a cued walking task in which participants synchronized their gait to tactile stimulation. Young adults were asked to walk with unimodal or audio-tactile stimuli. We manipulated the temporal intervals (i.e., Stimulus Onset Asynchrony SOA) between tactile and auditory stimuli in multimodal conditions. We anticipate (1) a widening of the TWI in gait as compared to perceptual tasks (i.e., up to 80 ms) and comparable to values reported for bimanual coordination movements (i.e., 160 ms); (2) an effect of temporal recalibration, leading to a decrease of the performance variability over time; and (3) a benefit of multisensory integration in the multimodal condition as compared to a unimodal condition, in particular when auditory and tactile stimulations were synchronous or close to synchrony.

## **METHOD**

### **Participants**

Nineteen students from the University of Montpellier (7 females, mean age = 29.25 years,  $SD = 4.10$  years), with a mean height of 1.74 m ( $SD = 0.09$  m), volunteered to take part in the experiment. All the participants reported normal audition and touch. The experiment was conducted in accordance with the guidelines of the Declaration of Helsinki (World Medical Association, 2008).

### **Material**

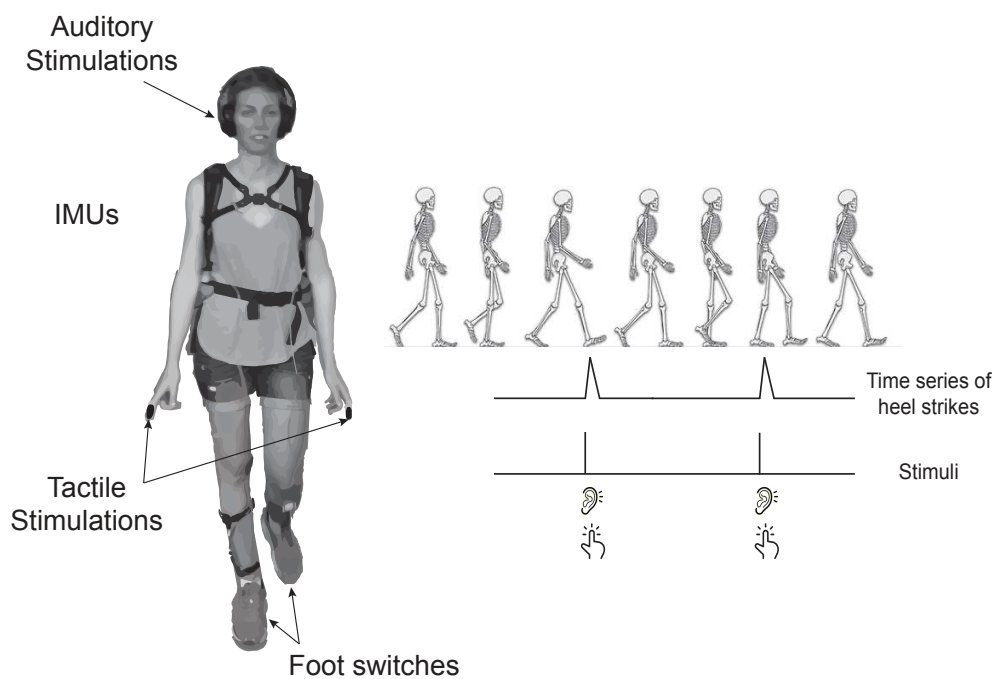
The auditory stimuli were 60 ms square wave pulses with tone carrier frequency at 250 Hz and presented to participants at 65 dB. At the beginning of the experiment participants were asked whether they felt like adjusting the volume of the sound to match the intensities between auditory and tactile stimuli. None of participants decided to reduce or increase it.

The tactile stimuli, which were provided by linear resonant actuator vibrators, were 60 ms square wave pulses with vibration carrier frequency at 235 Hz. The diameter of vibrators was 0.5 cm. The frequencies are within a region of optimal sensibility of the Pacinian receptors (200 to 300 Hz, Purves et al., 1997). The temporal gap between auditory and tactile stimuli was manipulated. Stimuli sequences with 9 Stimulus Onset Asynchrony, SOA, between auditory and tactile stimuli were created: -160 ms, -120 ms, -80 ms, -40 ms, 0 ms, +40 ms, +80 ms, +120 ms, +160 ms.

## **Equipment**

The experiment was conducted using two IBM-compatible computers. One computer was used for stimulus presentation. The equipment of participants is described in Figure 1. Auditory stimuli were delivered with earphones; in addition, participants wore silent headphones to reduce environmental noise. Tactile stimulation was provided with vibrators. To maximize tactile sensitivity (Johansson & Vallbo, 1979, 1983) and avoid gating effects from cutaneous reafferences of the active limb (Voss, Ingram, Haggard, & Wolpert, 2006), we positioned the vibrators on each index finger rather than on the legs. In addition, index fingers are the place where the mechanoreceptors are the most numerous (Weinstein, 1968). The other computer served to record simultaneously the temporal gait parameters using a wireless motion-capture system (APDM's Mobility Lab, Mancini et al., 2011) with four small body-worn Inertial Measurement Units (IMU) sampling at 128 Hz. All the stimuli were sent from Matlab to a hardware system (Arduino 1.0.5), via the sound card of the computer and through an auditory wireless system (W3 Wireless Audio, Audioengine). The stimuli were sent simultaneously to both sides (i.e., to the two ears and to the two fingers). One of the IMUs served to record the on-going auditory and tactile physical stimulation without any delay and in a fully synchronized way with the three other IMUs used for the movement capture (3D accelerations, 3D gyroscopes, magnetometers). The system which received and transformed the physical signals into auditory or tactile stimulations, and the IMU recording the stimulations were placed in a backpack worn by the participants. Two movement capture IMUs recorded the footfalls via foot switches (i.e., force sensing resistor sensors) positioned on the shoe sole of the participants; the foot switches were connected

to the IMUs, which were attached 3 cm above each malleolus. The last IMU measured linear acceleration in vertical, lateral and sagittal directions using tri-axial accelerometers and 3-dimensional gyroscopes measuring rotational trunk velocity in medio-lateral, anterior-posterior and axial rotation planes with a  $500^\circ/\text{s}$  range. This last IMU was attached on the upper trunk 2 cm below the sternal notch. The sensing axes were oriented along anatomical antero-posterior, medio-lateral and vertical directions.



**Fig. 1.** Two tactile vibrators were positioned on participants' index fingers. Auditory stimuli were delivered via earphones, in addition, participants wore silent headphones to reduce environmental noise. In order to record steps intervals and asynchronies, participants were equipped with IMUs and foot-switches. On the right panel an illustration of the time series of the heel strikes and stimuli.

## Procedure

The participants were submitted to a cued walking protocol. Participants were asked to synchronize their heel strike to tactile stimuli. A previous experiment with a bimanual coordination task (Roy et al., 2017) showed that the condition which maximally favoured the beneficial effects of multisensory integration to emerge occurred when participants were instructed to synchronize with the tactile stimulation. Accordingly, here we instructed participants to synchronize their movements with tactile stimuli but without ignoring the auditory stimuli. At the beginning of the experiment, participants were instructed to walk at their preferred walking speed around an indoor round path (walkway width = 3.50 m, length = 6.70 m) for 1 minute. This first trial served to compute participants' preferred cadence (i.e., mean number of step per minute). Preferred cadence was used to calculate the Inter-Stimuli Interval (ISI) in the subsequent experimental trials. Cues frequency was decreased by 30% relative to preferred cadence by reducing ISI accordingly (mean ISI = 734.6 ms, *SD* ISI = 36.2, range = 684-780 ms). As the gait of healthy young adults is very regular and stable (Kang & Dingwell, 2009), we presented stimuli at a lower cadence to create a condition in which participants gait was slightly more challenging (Terrier & Dériaz, 2012), thus potentially increasing sensitivity to the stimuli.

Each participant was submitted to 11 cued conditions. Two conditions were unimodal (tactile and auditory), for the nine other multimodal conditions the temporal gap was manipulated at the aforementioned SOAs between auditory and tactile stimuli (from -160 to +160 ms). In each condition the SOA between auditory and tactile stimuli was constant. In each trial a sequence of 290 stimuli was presented.

Participants were asked to synchronize each of their steps to the tactile stimuli presented simultaneously to both sides of the body (tactile stimuli on right and left index fingers, corresponding to auditory on to the right and left ears for each step). Asking participants to focus on tactile stimuli is the condition which ensures the maximal effect of multisensory integration (Roy et al., 2017). For both unimodal conditions participants were instructed to synchronize with tactile or auditory stimuli according to the modality presented.

The order of the SOA conditions was counterbalanced across participants. The experiment took approximately 75 min, with breaks lasting approximately 1 min after each condition.

## Pre-processing and data analysis

Data were pre-processed and analysed using custom scripts in Matlab and R. The time series of footfalls and stimuli were obtained from IMU recording, as well as the trunk movements. Each heel-strike, each stimulus and the movements of the trunk were recorded by the IMUs. We used the “*h5read*” function to read the files of the MobilityLab in Matlab. The processing of the trunk movements is explained subsequently. Stimuli onsets (i.e., tactile stimuli) were estimated from the derivative of the time series. Heel strike onsets, obtained via foot switches, were estimated using the “*findpeak*” function in Matlab. This procedure was visually checked for all trials. The two first and the last eight steps of each trial were removed in order to compute the same number of steps for each participants. The analysis was carried out on 280 steps for each trial (i.e., 140 for the right foot and 140 for the left).

Gait variability, variability of synchronization to the stimuli and synchronization accuracy were computed. A measure of movement synchronization to the stimuli was obtained by computing the difference between the time of each heel strike and stimulus onset. This difference, referred to as “asynchrony”, is negative when the movement precedes the stimuli and positive when the movement lags after the stimulus. *Mean asynchrony* for each trial was computed as a measure of synchronization accuracy. The standard deviation of asynchrony was calculated as a measure of synchronization variability (i.e., *SD asynchrony*). For gait stability, two variables were calculated, one measuring variability (i.e., coefficient of variation of step-time; *CoV step-time*), the other, the local stability (i.e., *Lyapunov Exponent*  $\lambda_s$ ). *CoV step-time* corresponds to the *SD* of the step times divided by the mean step time multiplied by 100. Large *CoV* indicates high gait variability (i.e., low gait stability). Maximum Lyapunov exponent is a measure that derives directly from stability theory of nonlinear dynamical systems. Note that definition and use of Lyapunov exponents have been extended to stochastic dynamical systems (Osedelets, 1968). Since its first applications in gait (J. B. Dingwell et al., 2000), it has been applied repeatedly in the context of human gait. The local Lyapunov exponent captures deviations from current trajectory in a continuous manner. The general idea is to take the different points in time where the system re-visits the same point in phase space and measure how quickly the different trajectories depart from each other.

In sum, the maximum local Lyapunov exponent  $\lambda$ , also called local logarithmic divergence, is the rate at which the system under consideration departs from its own baseline pattern. The methods for estimating local dynamic stability have been presented in detail elsewhere (Bruijn et al., 2013). In order to calculate it, we applied the recommended Rosenstein algorithm (Rosenstein, Collins, & De Luca, 1993) on the data collected by the 3D accelerometers and gyroscopes located on the trunk (Bruijn et al., 2013). We limited the estimation to the so-called short-term  $\lambda_s$ , where the window of estimation is equal to the average duration of one step. It is presumed that most of the compensation to perturbations to the centre-of-mass will happen within the span of a step. Recommended procedures for calculating  $\lambda_s$  were employed, that is the phase-space reconstruction of the trunk motion, hence the used of time-delayed coordinates. The estimation of the  $\lambda_s$  was based on a 12-dimensional phase-space (Gates & Dingwell, 2009) built from the acceleration signals in each dimension, their time- delayed copies, the angular velocities in each dimension, and their time-delayed copies (the time-delay used  $\tau$  = quarter of the average step cycle). The faster the system diverges, the less stable the system is. Thus, small values of the local Lyapunov exponent  $\lambda$  are indications of high stability.

Concerning the present study, we tested the multisensory benefit and two temporal properties (TWI and temporal recalibration). However for continuous and rhythmic movement it may imply different methodologies and criteria compared to perceptual and RT tasks. To determine the TWI, gait stability (CoV step-time and Lyapunov Exponent) and synchronization variability (*SD* asynchrony) were analysed for the entire trial data. In perceptual tasks the TWI is determined by the Just Noticeable Difference obtained by participants' performance in a discrimination task (Vroomen & Keetels, 2010). For example, in the Temporal Order Judgment task, the boundary of the TWI corresponds to the SOAs at which the participants cannot decide anymore which of two stimuli came first. A similar method applies to the Simultaneity Judgment Task. In RT tasks, the TWI is determined by the range of SOAs within which RTs show a multisensory benefit (Mégevand et al., 2013). These methods cannot be applied in a straightforward way to continuous and rhythmic tasks. Previously a method has been proposed to identify the TWI for bimanual rhythmic movement (see Roy et al., 2016). The method consists in subtracting the performance obtained in the unimodal conditions from that yielded by the multimodal conditions. The

TWI corresponded to the SOAs where the aforementioned differences were below 0. In the present study we used the same method. As in our previous experiment, the TWI is determined uniquely by the variability of the synchronization (*SD* asynchrony), because the TWI has to be measured by a variable taking into account the stimuli, accordingly here the relation movement-stimuli. In addition, the stability is considered as a major property when investigating movement coordination behaviour (Haken et al., 1985). Even if the *SD* asynchrony determined the size of the TWI, in this experiment we also choose to apply this method on gait performance, that is for *CoV* step-time and Lyapunov Exponent.

To measure the temporal recalibration, a second set of analyses was performed on the time course of time series within each trial, to examine the effect of recalibration over time. Each trial was divided in 5 temporal Blocks; *CoV* step-time, *SD* asynchrony and Mean asynchrony were computed for each Block. A Block included 56 events and lasted approximately 40 seconds, depending on the preferential cadence of each participant. On average a trial lasted 3.40 minutes (range: 3.24 min. – 3.54 min.). The analysis by Block was not performed on the Lyapunov Exponent which estimates requires more data points than available in a Block (Bruijn, van Dieën, Meijer, & Beek, 2009).

Finally, to assess the multisensory benefit we compared the performance obtained in multimodal conditions to the unimodal conditions (Stein & Stanford, 2008). We considered only *SD* asynchrony, *CoV* step-time and the Lyapunov Exponent to assess the multisensory benefit. The mean of asynchrony was not treated as an indicator of this benefit. As mentioned above, stability is considered as the major property when investigating movement coordination behaviour.

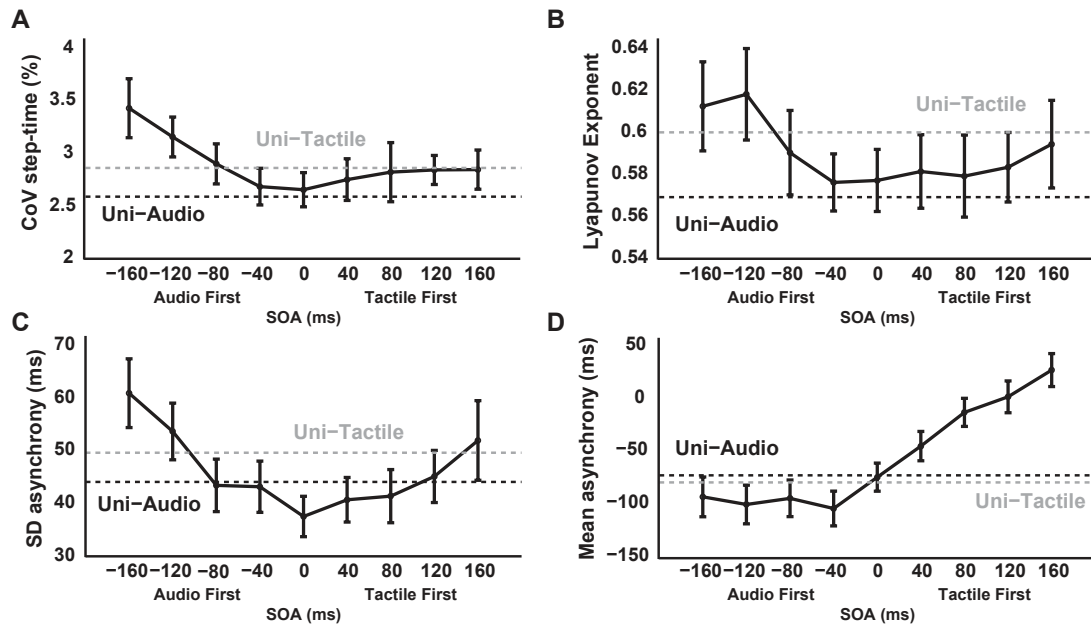
## RESULTS



The data of three out of 22 participants could not be analysed due to technical problems during the recording of gait performance or incorrect performance of the task. Data from the remaining 19 participants were submitted to the following analyses.

### Effect of SOA

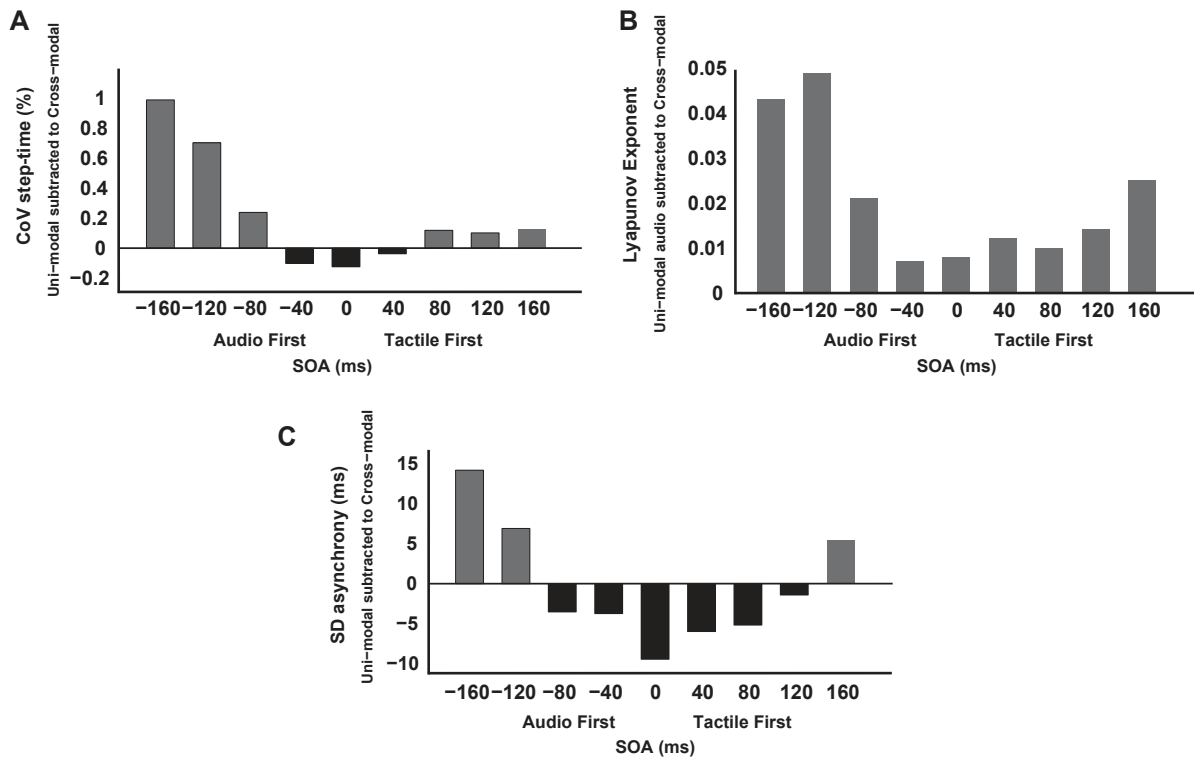
The results for each variable (*CoV* step-time, Lyapunov Exponent, *SD* asynchrony, Mean asynchrony) as a function of the SOA are presented in Figure 2. For each variable, data was submitted to a repeated-measures Analysis of Variance (ANOVA) taking SOA (-160 ms, -120 ms, -80 ms, -40 ms, 0 ms, +40 ms, +80 ms, +120 ms, +160 ms) as the within-subject factor. The ANOVA yielded a significant effect of the SOAs on *CoV* step-time, ( $F(1,18) = 8.34, p < .001, \eta^2 = .14$ ), Mean asynchrony ( $F(1,18) = 20.45, p < .001, \eta^2 = .50$ ), *SD* asynchrony ( $F(1,18) = 4.13, p < .001, \eta^2 = .17$ ) but not on Lyapunov Exponent ( $F(1,18) = 1.44, p = .18$ ). With regard to synchronization accuracy (i.e., Mean asynchrony) the effect of the SOA seems to depend on the order of presentation of the auditory stimuli (whether they are presented before or after the tactile stimuli), as can be seen in Figure 2D. Two additional ANOVAs were conducted, one on the SOAs when the auditory stimuli preceded the tactile stimuli (i.e., SOAs: -160, -120, -80 and -40), and the other when the auditory stimuli occurred later (i.e., SOAs: +40, +80, +120 and +160). Mean asynchrony increased when the auditory stimuli followed the tactile stimuli ( $F(1,18) = 9.08, p < .001, \eta^2 = .27$ ). In contrast, no effect of the SOA was found when auditory stimuli were presented first ( $F(1,18) = .17, p = .91$ ). It is worth noting that the three variables measuring gait stability and synchronization are highly correlated. An increase of the *CoV* of step-time is strongly associated with a larger Lyapunov Exponent is ( $r = .90, p < .001$ ), and greater *SD* asynchrony ( $r = .89, p < .001$ ). Moreover, the Lyapunov Exponent and the *SD* asynchrony are strongly and positively correlated ( $r = .89, p < .001$ ).



**Fig. 2.** (A) Mean of *CoV* of step-time, (B) Lyapunov exponents, (C) *SD* asynchrony and (D) Mean asynchrony as a function of SOAs. The black dashed lines indicate the mean value obtained in the unimodal auditory condition, and grey dashed lines, the mean value for the unimodal tactile condition. Error bars indicate *SE* of the mean.

## TWI

To assess the presence and width of a TWI we subtracted from *SD* asynchrony and *CoV* step time the respective average value of uni-auditory and uni-tactile. For the Lyapunov Exponent, due to the differences between unimodal conditions, the uni-auditory condition was subtracted from multimodal conditions. As illustrated in Figure 3, the TWI is represented by the conditions which were below 0 (i.e., black bars). For the *CoV* step-time a TWI of 80 ms was identified between -40 and +40 ms (see Figure 3A). For the *SD* asynchrony a TWI of 200 ms between -80 and +120 ms was found (see Figure 3C). Finally, for the Lyapunov exponent no TWI was found (see Figure 3B).



**Fig. 3.** Differences between the average of unimodal conditions (A, C, D) or uni-audio condition (B) and multimodal conditions (A) for *CoV* step-time, (B) Lyapunov Exponent and (C) *SD* asynchrony. The black bars represent the estimated TWI.

### Effect of Time course

In subsequent analyses, we investigated the time course of response to audio-tactile stimulation on *CoV* step-time, *SD* asynchrony and Mean asynchrony. To do so, the times series have been divided in five “temporal” Blocks, as can be seen in Figure 4. The results from the unimodal condition did not vary as a function of the Block.

The time course of the response over a trial was modelled using a mixed-model approach. In the current study, SOA and |SOA| (absolute SOA) are considered as covariates of the outcome variable that are associated with changes in performance (*SD* asynchrony, Mean asynchrony and *CoV* step-time). In order to simultaneously account for this association while

also controlling the effect of time course we applied a linear mixed-effects modelling technique developed for the statistical analysis of longitudinal studies with so-called multilevel designs (Singer & Willet, 2003). Conceptually, it resembles the regression of an outcome variable against multiple predictors but can deal simultaneously with predictors at different levels, i.e. predictors such as SOA, |SOA|, and Block, and constant randomly assigned grouping factors such as participant.

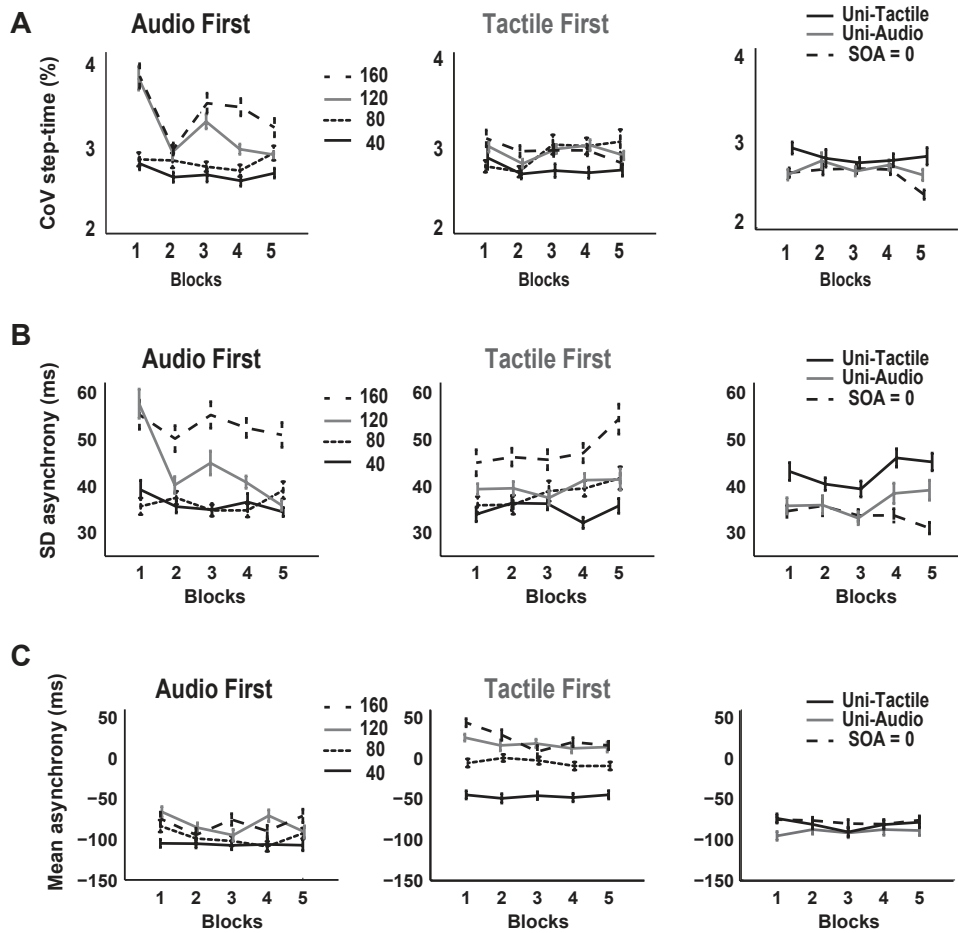
The resulting outcome variables of *SD* asynchrony, mean asynchrony and *CoV* step-time were fitted independently to the time-course predictors SOA, |SOA|, and Block. The analysis was performed using a dedicated statistical package (Bates, Mächler, Bolker, & Walker, 2014) for R (R core Team, 2013) and a recommended model development procedure (Singer & Willet, 2003). In particular, the procedure consists of incrementally including the predictors in a sequence of models (see Table 1: model A, B C, D, E) and evaluating the increase in goodness-of-fit associated with each expanded model (see Table 1: AIC, BIC, Log-Likelihood,  $\chi^2$ ). The order of inclusion is theoretically motivated in order to evaluate a null hypothesis. A minimal model consisting of a constant intercept (Model A) is expanded by including the predictors in succession (see Table 1 for details). The final models are specified in Table 1. All are expressed by the equation:

$$Y_{ij} = \beta_{00} + \sigma_{0i} + \beta_{01}|SOA|_{ij} + \beta_{02}SOA_{ij} + \beta_{03}BLOCK_{ij} + \beta_{04}SOA_{ij}BLOCK_{ij} + \sigma_{ij},$$

where  $i$  stands for participant number,  $j$  for measurement number,  $\beta$  for computed coefficients and  $\sigma$  are the random-effects components of the model (i.e., see Table 1: Variance Components). Note that for the purpose of the analysis  $j$  is incremented per both experimental trial and Block. To interpret the parameters, consider first that the model intercept corresponds to the first measurement in a trial (Block = 0) and no stimulus onset asynchrony (SOA = 0). SOA and |SOA| indicate how much the outcome variable increases with SOA and total distance from the zero SOA, respectively, whereas the interaction of SOA with Block indicates a potential SOA-dependent Block effect. The results of the linear-mixed

effects models are summarized in Table 1. In Table 1, we reported the entire procedure used for *SD* asynchrony.

The results showed that increased absolute SOA was associated with an increase in variability of synchronization and gait (i.e., *SD* asynchrony, Mean asynchrony and *CoV* step-time). With regard to Mean asynchrony, we found no effect of the time course neither a Block effect, nor an interaction between Block and SOA ( $p = 0.87$ ). Concerning *SD* asynchrony and *CoV* step-time: the significant negative parameter for the signed SOA (*SD* asynchrony:  $\beta = -.05$ ; *CoV* step-time:  $\beta = -.001$ ), in combination with the absolute SOA implies an asymmetry of the effect of SOA between auditory and tactile stimuli. Namely, negative SOA increases variability more than positive SOA does. The Block affects differently the performance depending on the signed SOA (i.e., interaction Block\*SOA). The negative coefficient for Block (*SD* asynchrony:  $\beta = -.39$ ; *CoV* step-time:  $\beta = -.04$ ) indicates a positive effect of time on the variability of the behavior: as time passes the multisensory advantage increases. This can be seen when considering the slope at an SOA of 160 ms (tactile first) in Figure 4AB, thus indicating that the multisensory benefit increases over time for *CoV* step-time. The slope is also slightly negative for *SD* asynchrony, even though the Block effect did not reach significance in this case ( $p = 0.9$ ).



**Fig. 4.** (A) *CoV* step-time, (B) *SD* asynchrony and (C) Mean asynchrony as a function of the Block for each SOA and in unimodal conditions. Each curve represents for each condition, the evolution of the step-intervals variability, of synchronization variability and accuracy over time.

**Table 1.** Linear mixed-effects models for four outcome variables : *SD* asynchrony, Mean asynchrony and *CoV* step-time normalized per participant. For brevity, only the final Model E for the latter two outcome variables is considered. An identical procedure was used in all three cases. The models are specified in terms of the fitted predictor parameters and random effects (Variance components). Parameter SE is shown in brackets. Participant acts as a grouping factor.

	<i>SD</i> asynchrony					Mean asynchrony	<i>CoV</i> step-time
	Model A	Model B	Model C	Model D	Model E	Model E	Model E
<i>Fixed Effects</i>							
$\beta_{00}$ : Intercept (Block=0, SOA=0)	39.51(2.16)***	35.28 (2.27)***	33.08 (2.28)***	33.15 (2.37)***	<b>33.87 (2.37)***</b>	<b>-44.14 (8.76)***</b>	<b>-2.67 (0.11)***</b>
$\beta_{01}$ :  SOA		.04 (.001)***	.07 (.01)***	.07 (.01)***	<b>.07 (.01)***</b>	<b>-.21 (.03)***</b>	<b>.00 (.01)***</b>
$\beta_{02}$ : SOA			-.03 (.01)***	-.03 (.01)***	<b>-.05 (.01)***</b>	<b>.23 (.02)***</b>	<b>-.00 (.01)***</b>
$\beta_{03}$ : Block				-.04 (.32)	<b>-.39 (.33)</b>	<b>-1.45 (1.26)</b>	<b>-.04 (.01)**</b>
<b><math>\beta_{04}</math>: SOA*Block</b>					<b>.01 (.01)***</b>	<b>.00 (.01)</b>	<b>.00 (.01)*</b>
<i>Variance Components</i>							
$\sigma_{ij}$ : Level-1 : within-person (residual)	233.54	224.94	212.84	212.83	<b>210.49</b>	<b>2977.81</b>	<b>.27</b>
$\sigma_{0i}$ : Level-2 : Individual intercept (at Block=0, SOA=0)	84.70	84.85	85.07	85.08	<b>85.12</b>	<b>1116.70</b>	<b>.20</b>
<i>Goodness-of-fit</i>							
AIC	8728.13	8691.64	8636.89	8638.88	<b>8629.53</b>	<b>11396.88</b>	<b>1697.38</b>
BIC	8742.99	8711.44	8661.65	8668.59	<b>8664.19</b>	<b>11431.54</b>	<b>1732.04</b>
Log-Likelihood	-4361.07	-4341.82	-4313.44	-4313.44	<b>-4307.76</b>	<b>-5691.44</b>	<b>-841.69</b>
$\dagger \chi^2$		38.50	56.75	.01	<b>11.35</b>	<b>.03</b>	<b>4.48</b>
$\dagger p$		< .001	< .001	.90	<b>&lt; .001</b>	<b>.87</b>	<b>&lt; .05</b>

For parameters, \*\*\*  $p < 0.001$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*  $p < 0.05$ . Observations in each model = 1045. Groups (Participants) = 19.  $\dagger$  The goodness-of-fit test is with respect to the model standing previous in the series of models for the given outcome variable, i.e. Model B with respect to Model A for *SD* async.

## Multisensory benefit

To assess whether multimodal stimulation led to a multisensory benefit, multiple  $t$ -tests were run comparing unimodal conditions to SOAs conditions for  $SD$  asynchrony,  $CoV$  step-time and the Lyapunov Exponent. Bonferroni correction imposed a  $p$ -value of .0056 (.05/9, for the chosen level of significance of  $p$  .05). Below the  $p$ -value reported the  $p$ -value without the correction. Considering the  $SD$  asynchrony, the condition  $SOA = 0$  ms showed advantage as compared with the uni-tactile ( $t$  ( $df = 18$ ) = -4.13,  $p < .001$ ) and the uni-auditory conditions ( $t$  ( $df = 18$ ) = -3.57,  $p = .002$ ). Thus, the synchronous presentation of auditory and tactile stimuli led to a multisensory benefit, by lower synchronization variability. No difference was found in terms of variability of step intervals ( $CoV$  step-time) and local stability of gait (Lyapunov Exponent). In addition, an advantage of the uni-auditory condition as compared to uni-tactile condition on the Lyapunov Exponent was found ( $t$  ( $df = 18$ ) = -3.32,  $p = .003$ ). This difference was no apparent for  $CoV$  step-time (uni-tactile = 2.60; uni-auditory = 2.84),  $SD$  asynchrony (uni-tactile = 43.79; uni-auditory = 49.32) and Mean asynchrony (uni-tactile = -81 ms ; uni-auditory = -74 ms).

## DISCUSSION

In the present study we investigated the effect of multisensory integration on gait, by asking young adults to walk with audio-tactile stimuli. Variability of gait and the ability to synchronize steps to the stimuli were examined as a function of the SOAs between the stimuli. A multisensory benefit was observed. Participants showed lower variability in the synchronization to audio-tactile stimuli as compared to unimodal stimulation (tactile or auditory). In addition, as predicted, the temporal properties of multisensory integration (i.e., TWI and temporal recalibration) influenced gait performance. Variability between step times and stimuli onset was unchanged between -80 and +120 ms SOAs between auditory and tactile stimuli. These findings provide first evidence about the existence of a TWI in gait (width around 200 ms) when participants walk to audio-tactile stimuli. Note that



synchronization accuracy varied within the TWI depending on whether auditory stimuli led or lagged relative to the tactile stimuli. Moreover, we found that temporal recalibration influenced the variability of step intervals and of synchronization exclusively at large SOAs when auditory stimulation preceded tactile stimulation. Thus, temporal recalibration is influenced by the amount of temporal gap and the order between the sensory modalities.

## **Temporal properties in gait**

### *Temporal window of integration*

Our results showed that a TWI can be identified in multisensory integration operating in ecological conditions, when we walk to an audio-tactile stimulus. The stability of synchronization was similar within a window of 200 ms (i.e., from -80 to +120 ms). The width of the TWI is quite comparable to the value previously found in bimanual tapping (160 ms; Roy et al., 2016). Thus, we confirm that the TWI for rhythmic movement is wider than what reported in perceptual tasks (e.g., more than twice as large as the maximum value reported in perceptual task is 80 ms; Zampini et al., 2005). However, synchronization accuracy varied within the TWI and, in addition, was influenced by stimulus order. Thus according to the conditions of discrepancies between senses (SOA), participants can put their foot down either close or far to the stimuli and conjointly presented the same regularity of synchronization in these same conditions. For some discrepancies between senses, the brain can be both sensitive and stable (i.e., within the 200 ms of the TWI). To some extent but with cautious, this finding can be related to previous result on audio-visual modalities showing no link between the TWI defined for RT tasks and for perceptual tasks, i.e. Temporal Order Judgement Task: TOJ (Mégevand et al., 2013). In Mégevand et al. study (2013) one sub-group of participants presented a narrowing of the TWI in the RT task (RT task = 50 ms, TOJ task = 200 ms), while a second one showed approximately a similar size of the TWI but for different SOAs (RT task = from -80 to 0 ms, TOJ task = from -20 to 50 ms, negative indicated auditory preceded visual). These results indicated that the perception of the synchrony is not directly related to the best performance in RT task. In the present experiment the synchronization accuracy is not directly related to the synchronization

variability. To note we didn't consider the synchronization accuracy as a measure of the perception of synchrony, however participants were instructed to synchronize their steps with the stimuli. Thus, the mean asynchrony reflects the moment for which the participants had perceived the synchrony between their movements and the stimuli. We interpret these results as follows: despite the sensitivity to discrepancies between stimuli the sensorimotor system managed to maintain a stable performance. For rhythmic movement, such as bimanual coordination and gait, the sensorimotor system exhibits considerable capacity to keep stability in a perturbed multisensory environment. In sum, for rhythmic movement the TWI is not defined by an insensitivity of the brain to lags between senses but by its capacity to maintain stable performance despite the lags between senses.

So far the TWI was defined based on synchronization performance. However, it can also be estimated by taking into account the variability of step intervals irrespective of the synchronization to the stimuli (i.e., considering *CoV* of step time). This alternative measure provides an estimate of the TWI (i.e., 80 ms) that is narrower than the one based on synchronization variability. Thus the ability of the system to keep stable behaviour despite discrepancies between senses is more constrained, narrowing the width of the TWI, when we focused on step-time variability than on synchronization variability. The gait stability, in multimodal conditions with discrepancies, is reduced for smaller SOAs as compared to the synchronization stability. This finding has to be related to the frequency of the pacing. We decreased the spontaneous gait frequency by 30% in order to challenge the gait of healthy young adult which is already very regular and stable. This manipulation increases the gait variability (Terrier & Dériaz, 2012) and could potentially impacted more the stability of the gait than the stability of the synchronization. In order to test this hypothesis further studies are required to investigate gait and synchronization behaviour at different pacing frequency, spontaneous versus decreased by 30% for instance. This also could indicate that stability afforded locally by synchronizing a limb to external events is not systematically transmitted to the between limbs coordination.

To sum up, we found evidence of a TWI of 200 ms when participants walked to audio-tactile stimuli, apparent for synchronization variability. Although the size of the TWI is wider than observed in perceptual tasks, its width is smaller when estimated based on step-time

variability. Now, we focus on the effect of the time course on the performance, that is temporal recalibration.

### *Temporal recalibration*

A second temporal process examined in the present study was temporal recalibration. This phenomenon has been mainly described for perceptual tasks, by exposing participants to asynchronous stimuli and measuring the effects of repeated exposure on perception (Fujisaki et al., 2004; Hanson et al., 2008; Harrar & Harris, 2008; Navarra et al., 2007). In the present study we did not use this method, but we expected that some form of temporal recalibration may occur and influence performance. Results have shown that both variability of step intervals and of synchronization varied with time for the largest SOAs (120 and 160 ms), when auditory stimuli occurred first. Yet, synchronization accuracy did not vary. This effect of temporal recalibration is unlikely to result from mere learning or adaptation because the performance in unimodal and synchronous conditions did not change over time. Thus, the effect of temporal recalibration is rather likely to be linked to multisensory integration.

That temporal recalibration occurred when there was large physical separation between the stimuli (i.e., SOA = 120 and 160 ms) is particularly interesting. In perceptual tasks, temporal recalibration during the exposure phase, also occur at large SOAs. For example, two studies examining temporal recalibration in Temporal Order Judgment for audio-tactile pairs (Harrar & Harris, 2008; Navarra et al., 2007), used SOAs in the exposure phase of 75 and 100 ms, with stimulus durations of 20 and 50 ms, respectively. We suggest that for large SOAs the discrepancy between multimodal stimuli is clearly perceived at the beginning of a trial, thus leading to a strong perturbation effect. This would trigger temporal recalibration, which in turn will reduce the perception of the discrepancy between the stimuli over the trial. Even if this explanation is appealing, it will need to be corroborated by further experiments. In addition, temporal recalibration was conditional on a given order of presentation of the stimuli (Occelli et al., 2011). In Navarra et al.'s study (Navarra et al., 2007) temporal recalibration was found when auditory stimuli were presented before tactile stimuli. With

the reverse order, the effect was not replicated (Harrar & Harris, 2008). Our results, showing that temporal recalibration influences the performance only when auditory stimuli precede tactile stimuli, are consistent with previous results. This finding is akin to other effects of the order of presentation often observed in both TOJ and detection tasks (Bresciani et al., 2005; Fujisaki & Nishida, 2009; Mégevand et al., 2013; Powers et al., 2009; E C Wilson et al., 2009). Results are consistent in showing that when the auditory stimulus occurs before the tactile or visual stimuli the performance is worse than when the stimuli occur in the reverse order. This effect of order will be discussed extensively below.

To sum up, the temporal properties of multisensory integration (i.e., TWI and temporal recalibration) influenced gait performance. The second aim of this study was to examine whether audio-tactile cueing of gait leads to a multisensory benefit.

### **Multisensory integration**

The results showed a multisensory benefit on synchronization variability suggesting that audio-tactile stimuli stabilize gait behaviour more than unimodal stimuli. However, this effect does not extend to gait stability, as indicated by CoV step-time and by the Lyapunov Exponent. We first examined the relation between synchronization accuracy and stability then we will discuss the aforementioned effect of effect.

As expected, maximum benefit is reported when auditory and tactile stimuli were synchronous (SOA = 0 ms). This finding is generally in keeping with the majority of experimental studies testing synchronous multimodal stimuli (Elliott et al., 2010; Lagarde et al., 2012; Wing et al., 2010; Wright & Elliott, 2014; Zelic et al., 2016). However, this result is particularly interesting if considered in light of participants' synchronization accuracy. A difference of approximately 40 ms between unimodal auditory and unimodal tactile was observed in previous studies (J Lagarde & Kelso, 2006; Müller et al., 2008; Roy et al., 2017). This difference was not replicated here. With both auditory and tactile unimodal stimuli the participants' steps anticipated the stimuli by about 80 ms. This was the case also when they walked with synchronous audio-tactile stimulation. Note that in our previous bimanual

coordination study, conducted using similar multimodal stimuli at different SOAs, a difference of 46 ms between auditory and tactile unimodal conditions was found, with best performance in the multimodal condition achieved when tactile preceded auditory stimuli by 40-80 ms (Roy et al., 2017). Even though the relation between synchronization accuracy and variability is not well understood, it is possible that when there is a difference in mean asynchrony between unimodal conditions, the most stable behaviour in bimanual coordination is afforded by an SOA corresponding to this difference. In keeping with the same logic, in gait performance, lack of difference in synchronization accuracy between unimodal conditions suggests that the most stable behaviour with multimodal stimulation can be achieved when stimuli are presented simultaneously. This relation between synchronization accuracy and variability in unimodal and multimodal conditions is consistent with the Physiological Synchronicity Hypothesis (A Diederich, 1995; A Diederich & Colonius, 2004; Hershenson, 1962; D. Raab, 1962). The hypothesis indicates that physiological synchrony is more important than stimulus synchrony *per se*, thus the temporal gap is dictated by neurophysiological sensory transduction and condition processes in different modalities. In line with this hypothesis, another hypothesis was put forward long ago to account for delays in rhythmic movement by Paillard-Frassie (Frassie, 1980; Paillard, 1949). This hypothesis was proposed to account for mean negative asynchrony, typically observed in finger tapping experiments. When asked to tap to sequences of isochronous sounds, participants tend to anticipate the sound by 20-80 ms, a phenomenon termed “mean negative asynchrony”. According to the Paillard-Frassie hypothesis, this phenomenon is due to the constant time differences between the perception of sound and the cutaneous and proprioceptive reafferences produced by movement, in order to ensure an alignment at some central level in the CNS (for reviews see Aschersleben 2002; Repp 2005). To sum up, the results of the present experiment suggest a link between synchronization accuracy and variability mediated by the processing time needed by each sensory modality. After having presented this relation between synchronization variables, we will discuss the effect of order.

The effect of the temporal intervals between auditory and tactile stimuli on gait performance and on synchronization accuracy and variability is related to the order of presentation of the stimuli. Larger variability of synchronization and gait performances are

found when auditory stimuli were presented first. This effect may partly result from auditory capture of synchronization movements (i.e. auditory dominance). Dominance entails greater perturbation when auditory stimuli are presented first. One of the explanation of this effect could be the privileged link between auditory modality and movement (Chen, Penhune, & Zatorre, 2008; Chen, Zatorre, & Penhune, 2006; Zatorre, Chen, & Penhune, 2007). However, the effect of order was also observed in both TOJ and detection tasks (Bresciani et al., 2005; Fujisaki & Nishida, 2009; Mégevand et al., 2013; Powers et al., 2009; E C Wilson et al., 2009). In most studies improved performance (i.e., shorter RTs or better discrimination) is found when tactile stimuli precede auditory stimuli. A possible explanation of this effect is linked to the specific characteristic of different modalities. Typically, the auditory modality is efficient when temporal properties are critical for the execution of a task, while the visual modality is more appropriate for spatial properties, and the tactile modality for surface discrimination (Welch and Warren, 1980). This specificity may be responsible for the aforementioned effect of order. Note that for all tasks the instructions are explicitly temporal. In reaction-time tasks participants are asked to respond as quickly as possible, in TOJ, to tell which stimuli came first, and in the sensorimotor synchronisation task, to move at the same time as the stimuli. This effect which is modality-specificity is related to a model and hypothesis described at the perceptual level. The Modality Appropriateness hypothesis formulated by Welch et Warren (1986) states that perception gives the priority to the most appropriate modality based on the task to perform. For temporal tasks the auditory modality tends to dominate visual or tactile modalities. This hypothesis is confirmed by recent studies showing that in synchronisation tasks when the visual stimuli are continuous rather than discrete, such as flashes, the performance in a visual continuous condition is better than in a visual discrete condition (Armstrong & Issartel, 2014; Gan et al., 2015; Hove et al., 2013; Iversen et al., 2015; Varlet et al., 2012). It is worth noting that it is possible to mitigate this effect provided that the reliability of the dominant modality is reduced (Maximum Likelihood Model, MLE; Elliott, Wing, & Welchman, 2010; Ernst & Bühlhoff, 2004). In synchronisation tasks, reducing the reliability of the auditory modality, for example by using a jittered metronome, revealed a multisensory integration effect. In contrast, when auditory stimuli are reliable, an effect of multisensory integration is not found (Elliott et al., 2010). It is likely that the MLE model and the Modality Appropriateness hypothesis can coexist depending on the situation. For example, when perception is reliable, the appropriate modality is associated to the task to

perform. In contrast, in situations of ambiguous or unreliable perception, the non-appropriate modalities can supplement the ambiguous modality. Our tasks corresponds to the first situation, thereby the auditory modality appears to act as the appropriate modality. Note that even if the instruction of synchronization with the tactile stimuli counteracted the auditory capture, the effect of auditory dominance could not be completely erased, as indicated by the order effect.

## **CONCLUSION**

In this study we report for the first time a multisensory benefit due to audio-tactile stimulation on gait in healthy young adults. In addition, we show that temporal properties engaged during multisensory integration, as shown in perceptual studies, namely the TWI and temporal recalibration, generalize to continuous and rhythmic movement. This experiment suggests that the brain is constantly seeking to achieve temporal synchrony. If the environment does not afford this, then the brain will seek an alternative solution, within a temporal window of integration and using temporal recalibration. These properties are influenced by the order of presentation of multimodal stimuli.

## **Acknowledgements**

We would like to thank Simon Pla for his help for the engineering part and Roman Goulard for his insightful comments for the time course rationale and analysis.

## **Declaration of interest**

This work was supported by a grant from the European Commission (BeatHealth project, FP7-ICT-2013-10) to S.D.B. The authors declare no competing financial interests.

## **Footnote**

We observed a difference in the *SD* of the time between the heel-strikes for the right and the left feet and of and the time between the heel-strikes of the left and the right feet. This is probably the consequence of having participants walk on an ellipsoidal track. As a result, the *SD* in each case was computed separately and finally averaged.





## 5.2. Généralisation à la marche et bénéfice

Cette deuxième expérience indique que le principe de cohérence temporelle et les mécanismes associés sont généralisables à la marche. Les résultats montrent un effet de la fenêtre d'intégration temporelle ainsi qu'un effet de recalibration temporelle. De plus, la variation du SOA montre que plus on s'éloigne de la synchronie temporelle entre les modalités, plus les performances sont variables. Ce résultat est similaire aux résultats rapportés dans l'expérience du chapitre 4 sur les coordinations bimanuelles. Nous rapportons à nouveau les courbes en U associant l'augmentation de la stabilité du comportement à l'augmentation de l'intervalle temporel entre les modalités. Nous validons et confirmons ainsi le paramètre de cohérence temporelle comme un déterminant de l'intégration multisensorielle pour une tâche de synchronisation en marche.

D'autre part, les résultats rapportent un effet sélectif d'amélioration audio-tactile. Le bénéfice multisensoriel apparaissant seulement sur les variables de synchronisation, *SD synchronization*, et pas sur les variables motrices, *CoV step-time*. Ce résultat est similaire aux résultats de notre expérience sur les coordinations bimanuelles du chapitre 4, ainsi que dans certaines études de la littérature (Armstrong & Issartel, 2014; Blais et al., 2015; Varlet et al., 2012; Wright & Elliott, 2014). Nous discuterons et nuancerons cette absence de bénéfice multisensoriel pour la variable motrice de cette expérience dans la discussion générale du chapitre 7 (sous-section 7.1.2.).

Cette deuxième étude nous aura permis de mieux comprendre les effets d'intégration audio-tactile sur une tâche de synchronisation en marche. Dans la prochaine et dernière expérience de cette thèse, nous allons nous intéresser aux caractéristiques du système sensorimoteur comme déterminant de l'intégration multisensorielle. Jusque là, la littérature s'est exclusivement intéressée aux déterminants sensoriels de l'intégration multisensorielle, tels que la cohérence temporelle et/ou spatiale des stimuli ou encore le principe d'efficacité inverse. La prochaine expérience s'intéressera à un déterminant sensorimoteur de l'intégration multisensorielle, à savoir la stabilité intrinsèque de la marche.

**Chapitre 6 : Les avantages d'une performance variable :  
rythme de marche et intégration multisensorielle**

## 6.1. Rythme endogène de marche et intégration audio-tactile

Dans cette troisième et dernière expérience, nous nous intéressons aux effets des caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur sur l'intégration multisensorielle durant la marche. Nous allons tester l'effet de cohérence temporelle entre les modalités ainsi que l'effet de la stabilité de la marche sur l'intégration multisensorielle. Nous connaissons déjà l'effet de la cohérence temporelle sur la marche grâce à l'expérience précédente. Nous allons donc tester plus spécifiquement l'effet de la stabilité de la marche sur l'intégration multisensorielle. Pour ce faire, nous manipulerons la période des stimuli audio-tactiles : soit identique à la cadence de marche préférée des participants, i.e. endogène, soit ralentie de 30% par rapport à leur cadence préférée.

Classiquement, le suivi des rythmes endogènes est garant de la meilleure performance. Nous avons présenté cette littérature dans le chapitre 3 (sous-section 3.3.). Nous faisons ainsi l'hypothèse que la cadence préférentielle de marche comparée à la cadence de marche ralentie entraîne : i) la marche la plus stable, et ii) la meilleure utilisation des informations multisensorielles, i.e. bénéfice multisensoriel.

Les contraintes éditoriales de ce prochain article, limitant le nombre de mots, nous avons dû réduire l'introduction et avons choisi de ne présenter que l'hypothèse de rythme endogène. Nous souhaitons ajouter une hypothèse alternative : le bénéfice multisensoriel serait déterminé par les besoins du système sensorimoteur. La cadence ralentie réduisant la stabilité de la marche (Terrier & Dériaz, 2012), nous suggérons que dans cette condition de perte de stabilité intrinsèque, le système utilise plus et/ou mieux les informations externes. Cette hypothèse se traduit ainsi par un bénéfice multisensoriel plus important dans la condition cadence de marche ralentie que dans la condition cadence de marche préférée.

A noter que le nombre de SOA testé a été réduit par rapport aux précédentes expériences, i.e. -120, -40, 0, 40 et 120 ms . De plus, pour éviter les confusions avec les précédentes expériences : le *motor score* correspond exactement au *CoV step-time*, i.e. coefficient de

variation de l'intervalle de pas que nous avons utilisé lors de notre précédente expérience (chapitre 5), le calcul est le même. Concernant la variable de synchronisation, le *synchronisation score* correspond cette fois-ci au CV des asynchronies et non à l'écart-type (*SD asynchrony*) comme précédemment.



## **The bright side of poor performance: departing from an endogenous rhythm boosts multisensory integration**

### **Summary**

We like performing a number of activities, such as walking and talking, at our own pace. Following our own rhythm also affords an optimal response to the environment. Here we tested whether following endogenous rhythms can aid in binding information coming from different senses. Participants walked with unimodal and audio-tactile metronomes either at their preferred, endogenous pace, or at a slower pace. Walking at a slower, non endogenous, pace made gait more variable. Yet, only in this condition participants benefitted from multimodal stimulation. At a slower pace, audio-tactile stimuli significantly reduced motor variability relative to unimodal stimulation. Thus, departing from an endogenous rhythm boosts multisensory integration. This finding suggests that multisensory integration is highly adaptive and can be triggered by performance disturbances, and acts as a compensatory strategy. This process can pave the way to new strategies for improving multisensory integration in ageing and in clinical populations.

**Keywords:** multisensory, rhythm, gait, auditory stimulation, tactile stimulation

When walking, talking or producing music people's movements occur at preferred speeds. Following these endogenous rhythms is highly natural and synonymous of efficiency. In contrast, acting against them has a cost, leading to poorer performance. Beneficial effects of following endogenous rhythms are ubiquitous. They can be found in physiology (heart rate, Glass, 2001), motor control (gait, Diedrich & Warren, 1995; Hoyt & Taylor, 1981), cognition (speech, Giraud et al., 2007; attention, Zanone, Monno, Temprado, & Laurent, 2001), and interpersonal coordination (Zamm, Wellman, & Palmer, 2016). We would expect similar effects to extend to rich stimulation environments, common in everyday life, whereby we need to bind sensory information across the senses (Ernst & Bühlhoff, 2004; Stein & Stanford, 2008). Here we tested whether following endogenous rhythms fosters multisensory integration. Walking was chosen as a model of natural rhythmic activity. Participants walked with audio-tactile metronomes presented at their preferred walking rhythm and, in another condition, significantly slower. Departure from the preferred walking rhythm was expected to hinder the integration of auditory and tactile stimuli. This integration was further challenged by increasing the temporal gap between the stimuli in the two modalities (Roy et al., 2017). Surprisingly, a multisensory benefit, namely an advantage of audio-tactile stimulation relative to tactile stimulation alone, appeared only when participants departed from their natural walking rhythm.

## Method

Seventeen students (7 females) from the University of Montpellier participated in the study. Due to the lack of previous studies manipulating multimodal stimuli and the rate of gait, the sample size was based on the only published study investigating the effect of multimodal cueing on gait ( $n = 15$ ; Sejdić, Fu, Pak, Fairley, & Chau, 2012). They were equipped with earphones and vibrators on their index fingers delivering auditory and tactile stimuli. First, we recorded participants' preferred walking rate by asking them to walk for 1 min. at their most comfortable pace. In a second phase, participants were instructed to synchronize their heel strikes with metronomes. They walked with a tactile metronome and with an auditory metronome in two separate *uni-modal conditions*. Moreover, they walked with an audio-tactile metronome, with the instruction to synchronize to tactile stimuli (as done in Roy et

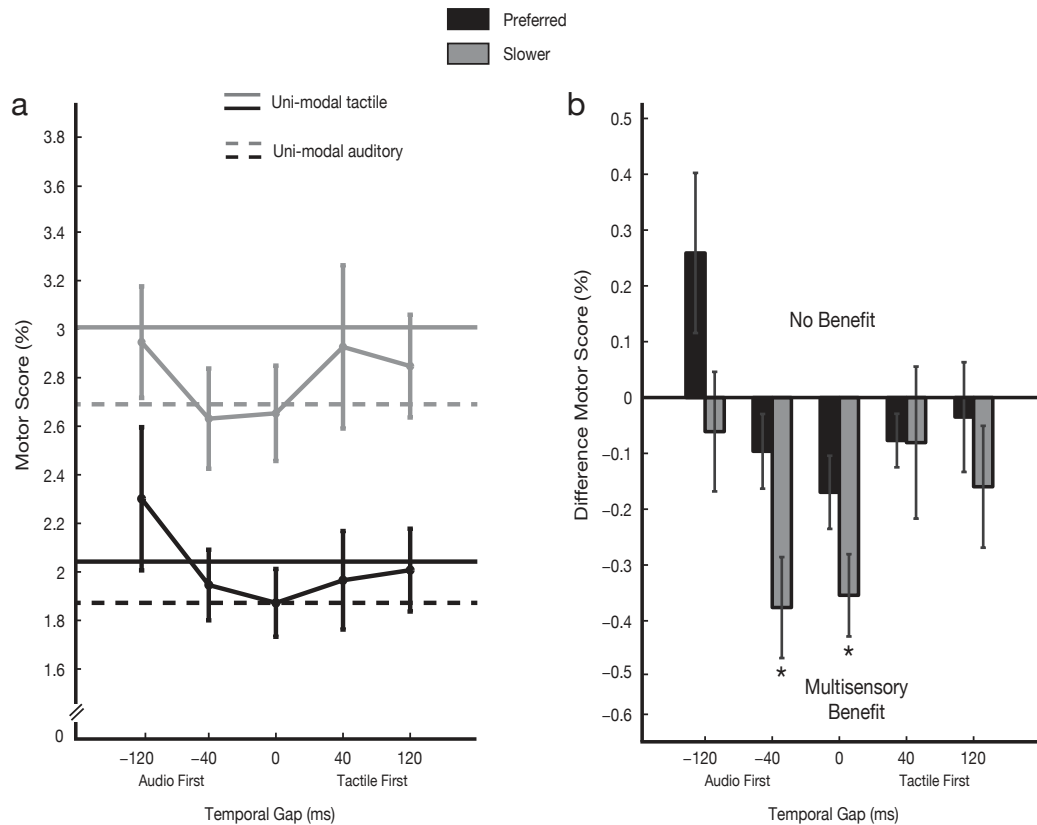


al., 2016). In five *multimodal conditions* the temporal gap between tactile and auditory stimuli was manipulated. Stimuli from the two modalities were either synchronous (temporal gap = 0) or non-synchronous (temporal gap = +/- 40 and 120 ms). When stimuli were non-synchronous tactile stimuli occurred either before (positive gap) or after auditory stimuli (negative gap). All conditions were performed 1) with a stimulus rate corresponding to each participant's preferred pace (average step time = 566.48 ms), and 2) with a slower stimulus rate (by 30% relative to their preferred pace; average step-time = 736.4 ms). There were 14 conditions: 7 (2 uni-modal and 5 multimodal) x 2 rates. Footfalls were recorded via foot switches positioned on the participants' shoe soles.

## Results and discussion

Step-times between two consecutive footfalls were measured to quantify gait irregularity (see Supplemental Material available online). A *motor score* was obtained by computing the Coefficient of Variation of step times  $[(SD_{\text{step time}} / \text{Mean}_{\text{step time}}) \times 100]$  expressed in percent. A large score reflected an irregular gait pattern, synonymous of a poor performance (Bruijn, Meijer, Beek, & Dieën, 2013). We calculated a *difference motor score* (see Fig. 1a) to test the presence of multisensory benefit at the different gaps. Three participants were excluded because they were poor synchronizers, namely departing by more than 2SD from the group mean (e.g., Sowiński and Dalla Bella, 2013). Walking at a slower rate worsened the performance (i.e., it made gait less regular) (see Fig. 1a). A significantly higher motor score was found across temporal gaps at the slower rate than at the preferred rate, as revealed by a 2 (rates) x 5 (temporal gaps) ANOVA ( $F(1,117) = 5.96, p < .01, \eta^2 = .05$ ). Departing from the preferred gait rate, however, was not all negative. Surprisingly, a multisensory benefit was apparent only when participants walked at the slower rate (see Fig. 1b). Difference motor score in multimodal conditions was lower than the zero baseline only for the slower rate (gap = 0 ms,  $t(13) = -3.59, p < .01, d = .96$ ; gap = -40 ms,  $t(13) = -3.11, p < .01, d = .83$ ; Bonferroni corrected). Notably, these differences between preferred and slower rates are not the outcome of trivial differences in synchronization performance in the two conditions.

Participants synchronized equally well in the two conditions and were similarly affected by variation of temporal gaps (Fig. S1, Supplemental Material available online).



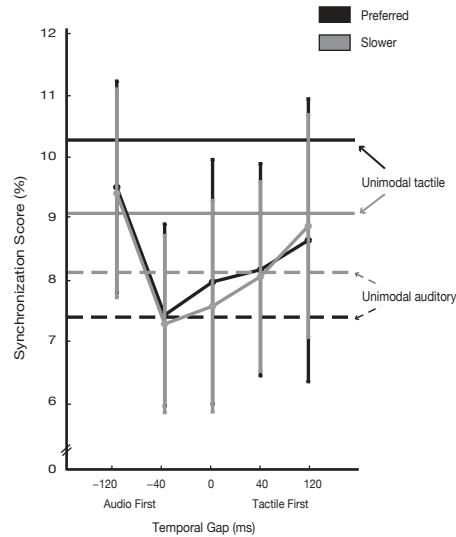
**Fig.1.** Motor score (%), indicating irregularity of steps times for preferred (black) and slower (grey) walking rates, as a function of the 5 temporal gaps. Means for the uni-modal tactile and for uni-modal auditory conditions are indicated by solid and dotted lines, respectively. Panel (a) shows degraded gait performance for the slower rate. Panel (b) indicates a multisensory benefit selectively for the slower rate. Difference motor score was obtained by subtracting participants' motor score in the uni-modal tactile condition from the motor score in the multimodal conditions. Error bars indicate SE of the Mean. Stars indicate significant differences from the baseline (difference motor score = 0).

Walking slower than the preferred gait rhythm increases gait irregularity. This translates into greater instability and heightened risk of falls (Bruijn et al., 2013). Surprisingly, however, these deleterious effects are compensated by beneficial effects of integrating signals from different modalities. Departing from an endogenous rhythm boosts multisensory integration. This counterintuitive finding runs against the long-standing hypothesis that cognitive and motor processing are facilitated when following an endogenous rhythm (e.g., Diedrich & Warren, 1995; Drake et al., 2000). Participants might have compensated for the instability due to departure from the endogenous rhythm by scaling up sensitivity to the surrounding multisensory environment. This is reminiscent of enhanced multisensory processing in situations of poor perception, or in participants with perceptual disorders (e.g., Albouy et al., 2015; Caclin et al., 2011). In all these situations, multimodal integration is sustained by flexible physiological processes capable of adapting to environmental demands (Giard & Peronnet, 1999). Here for the first time we proved that multisensory integration in the temporal domain is a highly adaptive process able to compensate for sensorimotor disturbances. This mechanism might explain enhanced multisensory integration in the elderly as compared to younger adults (Laurienti, Burdette, Maldjian, & Wallace, 2006). Moreover it suggests that multimodal stimulation may be particularly successful in improving cognition, speech and motor processing in clinical populations (e.g., patients with Parkinson's disease; Dalla Bella, Benoit, Farrugia, Schwartz, & Kotz, 2015; Kotz & Gunter, 2015; Spaulding et al., 2013).

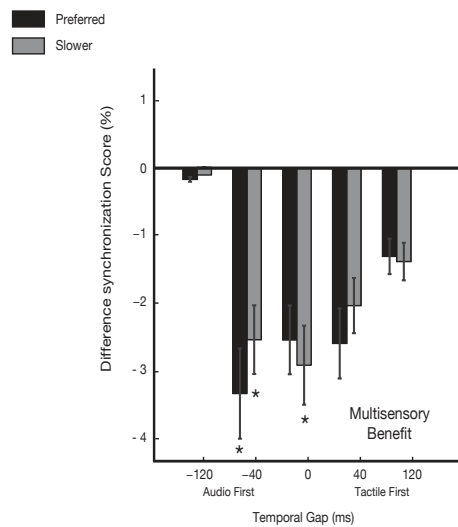
## Supplemental Material

The motor score was obtained by taking the average of the coefficients of variation obtained for left-right steps and for right-left steps.

Synchronization of footfalls to the tactile stimuli was measured. A *synchronization score* was calculated, which corresponds to the Coefficient of Variation of the time differences between steps and tactile stimuli [ $SD_{\text{step-stimuli}} / \text{Mean}_{\text{step-stimuli}} \times 100$ ] expressed in percent. A larger score indicated poorer synchronization (Sowiński & Dalla Bella, 2013). In addition to the three participants excluded (see Results and Discussion), trials showing very poor synchronization (8 out of 196) were discarded. As can be seen in Fig. S1, slowing down the walking rate relative to the preferred rate did not affect synchronization. A 2 (rate) x 5 (temporal gaps) two-way ANOVA showed that the synchronization score did not change when participants departed from their preferred pace ( $F(1,115) = .06, p = .80, \eta^2 = .001$ ), and there was no significant Rate x Temporal gap interaction ( $F(4,115) = .09, p = .99, \eta^2 = .003$ ). All participants, regardless of rate, responded similarly to temporal gaps ( $F(4,115) = 3.14, p = .02, \eta^2 = .11$ ). Difference synchronization score (see Fig.S2) in multimodal conditions was lower than the zero baseline for the slower rate (gap = 0 ms,  $t(13) = -7.23, p < .01$ ; gap = -40 ms,  $t(13) = -5.56, p < .01$ ; Bonferroni corrected) and for the preferred rate (gap = -40 ms,  $t(13) = -4.24, p = .01$ ; Bonferroni corrected).



**Fig.S1.** Synchronization score (%), for preferred (black) and slower (grey) walking rates, as a function of the 5 temporal gaps. Means for the uni-modal tactile condition and for uni-modal auditory conditions are indicated by solid and dotted lines, respectively. Error bars indicate SE of the Mean.



**Fig. S2.** Difference synchronization score (%) indicates multisensory benefit. Difference synchronization score was obtained by subtracting participants' synchronization score in the uni-modal tactile condition from the synchronization score in the multimodal conditions. Error bars indicate SE of the Mean. Stars indicate significant differences from the baseline (difference motor score = 0).



## 6.2. Avantage d'une performance variable

Cette dernière expérience reproduit l'effet connu de cohérence temporelle entre les stimuli. Nous confirmons ainsi les résultats de nos précédentes expériences chapitres 4 et 5 : plus on s'éloigne de la synchronie entre les modalités, plus les comportements sont variables. Les effets plus spécifiques des mécanismes associés seront abordés dans la discussion générale, chapitre 7 (sous-section 7.1.).

La nouveauté de cette expérience réside dans l'identification d'un nouveau paramètre qui semble déterminer l'intégration multisensorielle lors de comportements sensorimoteurs rythmiques. En effet, la stabilité intrinsèque de la marche semble déterminer l'apparition du bénéfice multisensoriel sur la variable motrice de marche, i.e. CV intervalle de pas. Le bénéfice multisensoriel apparaît seulement en condition de marche la moins stable, i.e. cadence ralentie. Nos résultats confirment ainsi en partie nos deux hypothèses alternatives. D'une part, le suivi de rythme endogène, i.e. cadence de marche préférée, garantit la marche la plus stable comparée à la cadence de marche ralentie. D'autre part, la cadence ralentie est la seule condition qui montre un bénéfice multisensoriel sur la variable motrice, CV intervalle de pas. Le bénéfice multisensoriel serait donc déterminé par les besoins du système sensorimoteur en termes de stabilité. Le système sensorimoteur compenserait la perte de stabilité intrinsèque de la marche par une meilleure utilisation des informations externes audio-tactiles. Ce résultat correspond à ce que nous avons nommé l'hypothèse de compensation sensorimotrice. Nous discuterons plus en détail de cette hypothèse dans la discussion générale de cette thèse, chapitre 7 (sous-section 7.2.).





## **Chapitre 7 : Discussion Générale**

Cette thèse avait pour objectif de caractériser les déterminants de l'intégration multisensorielle sur les comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous sommes parvenus à identifier deux déterminants.

Le premier est la cohérence temporelle entre les modalités. Nos trois études montrent que la variation de l'intervalle temporel de présentation des stimuli auditifs et tactiles, SOA, détermine l'intégration multisensorielle. Nous étendons ainsi, et ce pour la première fois, les effets du principe de cohérence temporelle et mécanismes associés aux comportements sensorimoteurs rythmiques. En outre, nous montrons que cette extension du principe de cohérence temporelle est robuste au type de mouvement effectué car nous observons son effet sur les coordinations bimanuelles aussi bien que sur la marche.

Le deuxième déterminant est la stabilité intrinsèque du système sensorimoteur. Dans notre dernière expérience du chapitre 6, nous avons étudié les effets de la stabilité intrinsèque de la marche sur l'intégration multisensorielle en manipulant la cadence de marche des participants. Cette stabilité intrinsèque est importante car elle semble déterminer l'apparition du bénéfice multisensoriel sur les variables de marche.

Au côté de ces deux résultats majeurs permettant une meilleure compréhension des effets d'intégration multisensorielle sur le mouvement en cours, cette thèse présente aussi l'intérêt d'avoir examiné la paire audio-tactile. La grande majorité des études, quel que soit le niveau d'analyse neuronal, comportemental ou cognitif, s'est essentiellement intéressée à la paire audio-visuelle.

Nous allons à présent discuter les implications de nos résultats. Dans un premier temps, nous aborderons la généralisation des effets d'intégration multisensorielle aux comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous considérerons l'extension du principe de cohérence temporelle, au regard des mécanismes associés à ce principe, i.e. hypothèse de synchronie physiologique et fenêtre d'intégration temporelle. Puis, nous discuterons du bénéfice multisensoriel et proposerons une interprétation de nos résultats à partir du modèle dynamique. Dans un second temps, nous verrons l'effet des caractéristiques de

stabilité de la marche sur l'intégration multisensorielle en soulignant les capacités d'adaptation du système sensorimoteur. Nous détaillerons l'hypothèse de compensation sensorimotrice et discuterons de l'intérêt de son application aussi bien chez la personne âgée que dans une perspective de rééducation clinique, e.g. maladie de Parkinson.

## **7.1. Généralisation des effets d'intégration multisensorielle aux comportements rythmiques**

### 7.1.1. Extension du principe de cohérence temporelle et mécanismes associés

Dans cette thèse nous avons testé l'effet du principe de cohérence temporelle de l'intégration multisensorielle sur la coordination bimanuelle ainsi que sur la marche. Dans un premier temps, nous discuterons de la fenêtre d'intégration temporelle. Tous les résultats que nous rapporterons dans cette discussion générale concernant l'expérience du chapitre 4 correspondent aux résultats des conditions d'instruction de synchronisation avec les stimuli tactiles. Les conditions de synchronisation avec les stimuli auditifs ne rapportant aucun effet d'intégration multisensorielle, nous ne les aborderons pas (sauf dans la sous-section 7.1.3.).

#### 7.1.1.1. Fenêtre d'intégration temporelle

La fenêtre d'intégration temporelle correspond à un intervalle temporel pour lequel tous les signaux venant de modalités sensorielles différentes sont intégrés. De façon à mesurer cette fenêtre avec nos variables motrices et de synchronisation, nous avons considéré la performance unimodale comme la condition de référence. Toute condition présentant une variabilité plus petite, i.e. motrice ou de synchronisation, que celle de la performance unimodale est considérée comme appartenant à la fenêtre d'intégration temporelle. Les intervalles temporels, SOA, correspondant à ces conditions fixent alors les bornes de la fenêtre. Deux variables étant mesurées pour chaque expérience, deux fenêtres étaient calculées : l'une pour la variable motrice, l'autre pour la variable de synchronisation (voir Tableau 3).

Fenêtres d'intégration temporelle pour la variable motrice :

Concernant la coordination bimanuelle aucune fenêtre n'a pu être déterminée car aucune des conditions multimodales ne présentait une variabilité plus petite que la condition unimodale tactile. Les différences entre les deux expériences de marche sont notables passant du simple, i.e. 80 ms, au double voire plus, i.e. 160 et 240 ms (voir Tableau 3). Cette différence entre les deux expériences de marche est probablement entièrement due aux différences de performances des conditions de référence, à savoir la/es condition/s unimodale/s. Dans nos expériences, les tailles de fenêtres sont déterminées à partir de la performance unimodale. Dans l'expérience du chapitre 5, nous avons moyenné les performances unimodales auditives et tactiles, ces dernières n'étant pas statistiquement différentes. Dans l'expérience du chapitre 6, les performances unimodales étaient différentes, nous avons donc choisi la condition unimodale tactile comme condition de référence. Le fait d'avoir moyenné les performances unimodales a réduit la variabilité de cette condition de référence car la performance unimodale auditive présentait une plus petite variabilité que la condition unimodale tactile. Cette réduction de la variabilité a ainsi entraîné une réduction de la taille de la fenêtre d'intégration temporelle pour l'expérience du chapitre 5. Nous discuterons en détail de ces choix et de leurs conséquences dans la partie suivante (sous-section 7.1.2.).

Fenêtres d'intégration temporelle pour la variable de synchronisation :

Nous remarquons que les tailles des fenêtres sont relativement similaires de 160 ms pour la plus étroite à 240 ms pour la plus large quel que soit le type de mouvement effectué, i.e. coordination bimanuelle et marche (voir Tableau 3).

**Tableau 3.** Récapitulatif des tailles des fenêtres d'intégration temporelle pour les trois expériences de cette thèse en fonction des variables considérées.

Abréviations : ND = Non Disponible. La police en gras indique la taille de la fenêtre. Le signe négatif représente les conditions où les stimuli auditifs étaient présentés avant les stimuli tactiles.

Fenêtre d'intégration temporelle	Chapitre 4 Bimanuelle	Chapitre 5 Marche	Chapitre 6 Marche	
			Cadence préférée	Cadence ralentie
Variables motrices	ET coordination <b>ND</b>	CV intervalle pas <b>80 ms</b> -40 à +40	CV intervalle pas <b>160 ms</b> -40 à +120	CV intervalle pas <b>240 ms</b> -120 à +120
Variables de synchronisation	ET asynchronie <b>160 ms</b> -80 à +120	ET asynchronie <b>200 ms</b> -80 à +120	CV asynchronie <b>240 ms</b> -120 à +120	CV asynchronie <b>160 ms</b> -40 à +120

Le Tableau 3 nous permet d'observer que les tailles des fenêtres d'intégration temporelle pour la variable de synchronisation sont approximativement comparables. Néanmoins, concernant la variable motrice, nous observons l'absence de fenêtre d'intégration temporelle pour la coordination bimanuelle contrairement à la marche. Pour rappel, nous considérons la présence d'une fenêtre d'intégration temporelle comme utile au comportement puisqu'elle permet d'intégrer des stimuli multimodaux non synchrones. Dans une étude que nous avons déjà détaillée dans le chapitre 3 (sous-section 3.3.), Chen et al. (2006) montrent que suite à une perturbation des stimuli la vitesse de compensation augmente, à mesure que les besoins en maintien d'équilibre augmentent. Ce résultat souligne la capacité d'adaptation du système sensorimoteur à compenser l'effet de perturbation en fonction de ses besoins. Nous suggérons un effet similaire dans nos études. Nous faisons l'hypothèse que le système sensorimoteur utilise sélectivement les effets de l'intégration multisensorielle en fonction de ses besoins. Cette prédiction est similaire à l'hypothèse de compensation sensorimotrice que nous détaillerons dans la suite de cette discussion (sous-section 7.2.).

Dans la tâche de coordination bimanuelle du chapitre 4 nous avons choisi un patron de coordination caractérisé par sa stabilité, i.e. coordination en anti-phase à fréquence 1.25 Hz (800 ms). Cette fréquence correspond approximativement à la fréquence moyenne préférée pour une coordination en anti-phase (Zelic et al., 2016). Nous suggérons que le caractère stable du patron de coordination aurait nuancé les effets d'intégration multisensorielle sur la variable motrice. Ce qui aurait eu pour conséquence l'absence de fenêtre d'intégration temporelle dans cette tâche, car celle-ci serait alors moins utile. Pour tester cette hypothèse il faudrait réduire la stabilité de la coordination bimanuelle, par exemple en augmentant ou baissant la fréquence de mouvement. Nous postulerions alors la présence d'une fenêtre d'intégration temporelle sur la variable motrice dans ces conditions de fréquences accélérées ou ralenties. Cependant, nous pouvons constater que dans l'expérience du chapitre 6 en condition de marche à cadence préférée les résultats rapportent une fenêtre d'intégration sur la variable motrice. Ce résultat semble infirmer notre hypothèse. En effet si les effets d'intégration multisensorielle dépendent de la stabilité intrinsèque du système, alors en condition de marche à cadence préférée les résultats ne devraient pas rapporter de fenêtre d'intégration sur la variable motrice. Néanmoins, il a été montré que la marche sur place, comparée à un tapping avec les pieds, entraîne une plus grande variabilité de synchronisation mais aussi de coordination (Chen et al., 2006). Ainsi, plus les besoins en terme de maintien d'équilibre augmentent, plus la variabilité de l'intervalle de pas augmente lui aussi. Il existe donc une différence de stabilité intrinsèque entre la synchronisation-coordination en position assise et en position érigée. Considérons que la tâche de synchronisation-coordination en position assise avec les pieds soit similaire à notre tâche de synchronisation-coordination bimanuelle, et considérons que la marche sur place soit similaire à la marche avec déplacement. Dans ce cas la variabilité motrice dans nos expériences de marche, i.e. intervalle de pas, est plus grande que la variabilité motrice de notre expérience bimanuelle, i.e. coordination entre les doigts. Au regard de notre hypothèse d'un système sensorimoteur qui utilise les effets de l'intégration multisensorielle en fonction de ses besoins, la présence d'une fenêtre d'intégration temporelle en marche à cadence préférée et son absence en coordination bimanuelle s'expliquent. Du fait de la plus grande variabilité intrinsèque de la marche comparée à la coordination bimanuelle, le système sensorimoteur bénéficierait d'avantage des effets d'intégration multisensorielle

pour ce type de mouvement. Bien que l'absence de fenêtre d'intégration temporelle pour la tâche de coordination bimanuelle nuance ainsi la généralisation de celle-ci aux comportements rythmiques, nous noterons cependant que cela concerne uniquement la variable motrice.

Après avoir caractérisé la fenêtre d'intégration temporelle pour nos trois expériences, nous allons nous intéresser à l'hypothèse de synchronie physiologique.

#### 7.1.1.2. Hypothèse de synchronie physiologique

L'idée originale de l'hypothèse de synchronie physiologique est que l'existence de délais neurophysiologiques distingue la synchronie physique de la synchronie physiologique. Raab (1962) indique que la synchronie physiologique est plus importante que la synchronie physique des stimuli. Autrement dit, si le traitement d'une des deux modalités sensorielles est plus lent que l'autre, alors il est nécessaire de présenter la plus lente des deux en premier pour atteindre la synchronie physiologique. La traduction comportementale de cette hypothèse prescrit ainsi l'intégration multisensorielle maximale à partir des différences comportementales en conditions unimodales. Par exemple, si en condition unimodale tactile les temps de réaction sont plus lents de 58 ms qu'en condition unimodale auditive, alors pour que l'intégration soit maximale, il faudra présenter les stimuli tactiles 58 ms avant les stimuli auditifs (voir Diederich & Colonius, 2004). Nous avons fait l'hypothèse de généralisation de la synchronie physiologique aux comportements rythmiques. Dans des cas rythmiques, la différence d'asynchronie moyenne entre les conditions unimodales, auditive et tactile, devrait prédire l'intervalle temporel, SOA, pour lequel l'intégration multisensorielle sera maximale. Nous définirons ce maximum par la présence du bénéfice multisensoriel. Au vu des résultats de nos expériences, nous considérerons principalement la présence de bénéfice pour la variable de synchronisation. Pour rappel, l'asynchronie moyenne est une variable de synchronisation permettant d'évaluer à quel moment les participants effectuent le plus fréquemment leurs mouvements (posent leurs pieds, fléchissent leurs index) par rapport aux stimuli : soit avant, soit après, soit en même temps.



Nos résultats confirment cette hypothèse de généralisation dans nos deux premières expériences.

Pour l'expérience de coordination bimanuelle du chapitre 4, la différence en valeurs absolues entre les conditions unimodale auditive et unimodale tactile est de 46,1 ms (voir Tableau 4). Les conditions présentant un bénéfice multisensoriel correspondent à celles où les stimuli tactiles étaient présentés 40 et 80 ms avant les stimuli auditifs. Concernant l'expérience de marche du chapitre 5, la différence en valeurs absolues entre les conditions unimodales est de 6,7 ms (voir Tableau 4). La condition présentant un bénéfice multisensoriel correspond à celle où les stimuli auditifs et tactiles étaient présentés simultanément. Pour l'instant nous confirmons cette hypothèse de synchronie physiologique pour des comportements rythmiques aussi bien dans une tâche de coordination bimanuelle que dans une tâche de marche.

Pour l'expérience de marche du chapitre 6, les résultats sont un peu différents. Pour la condition de marche à cadence préférée, la différence en valeurs absolues entre les conditions unimodales est de 3,3 ms (voir Tableau 4). La condition présentant un bénéfice multisensoriel sur la variable de synchronisation correspond à celle où les stimuli auditifs étaient présentés 40 ms avant les stimuli tactiles. Pour la condition cadence de marche ralentie, la différence en valeurs absolues entre les conditions unimodales est de 1,6 ms (voir Tableau 4). Les conditions présentant un bénéfice multisensoriel sur la variable de synchronisation et la variable motrice correspondent à celles où les stimuli auditifs étaient présentés 40 ms avant les stimuli tactiles et à la condition simultanée. Considérant l'hypothèse de synchronie physiologique, les différences unimodales de 3,3 et 1,6 ms auraient dû entraîner un bénéfice multisensoriel pour la condition audio-tactile simultanée.

**Tableau 4.** Récapitulatif des asynchronies moyennes pour les trois expériences de cette thèse. Sont représentées les asynchronies moyennes pour les conditions unimodales et leurs différences en valeurs absolues, i.e. [tactile - auditif]. Le signe négatif représente les asynchronies moyennes négatives, i.e. mouvements en moyenne avant les stimuli.

Asynchronie moyenne	Chapitre 4 Bimanuelle	Chapitre 5 Marche	Chapitre 6 Marche	
			Cadence préférée	Cadence ralentie
Unimodale auditive	24,4 ms	-74,8 ms	-7,5 ms	12,3 ms
Unimodale tactile	70,5 ms	-81,5 ms	-4,2 ms	10,7 ms
Différences unimodales	41,1 ms	6,7 ms	3,3 ms	1,6 ms

La généralisation de l'hypothèse de synchronie physiologique semble être alors confirmée pour nos deux premières expériences et nuancée pour la dernière.

Pour comprendre les résultats de l'expérience du chapitre 6, nous proposons de considérer un effet additionnel d'orientation de l'attention. Le « prior entry effect » (Spence & Parise, 2010; Spence, Shore, & Klein, 2001) indique que lorsque l'attention est orientée sur une modalité sensorielle, celle-ci est traitée plus vite qu'une modalité sur laquelle l'attention n'est pas portée. Dans nos tâches de synchronisation, nous orientons l'attention des participants sur la modalité tactile, i.e. instruction de synchronisation avec les stimuli tactiles. Selon le « priori entry effect », les stimuli tactiles ont donc été traités plus rapidement que les stimuli auditifs. Ainsi, pour qu'il y ait synchronie entre les modalités, les stimuli auditifs doivent être présentés avant les stimuli tactiles. Suivant cette logique, les conditions entraînant un bénéfice multisensoriel correspondent donc aux conditions où les stimuli auditifs sont présentés en premier, comme nous pouvons l'observer dans l'expérience du chapitre 6. Cet effet n'invaliderait pas l'hypothèse de synchronie physiologique mais suggère seulement un effet additionnel attentionnel qui influencerait les

comportements. Nous n'avons à ce jour aucun argument satisfaisant qui permettrait d'expliquer la présence de cet effet de « prior entry » dans l'expérience du chapitre 6 et non dans celle du chapitre 5. Nous noterons seulement que les asynchronies moyennes de l'expérience du chapitre 5 se situent autour de 70-80 ms avant les stimuli, contrairement à celle du chapitre 6 où elles sont proches de la stimulation, autour de 10 ms avant les stimuli. Le lien entre cette différence et l'effet d'orientation de l'attention est néanmoins à développer et nécessite un approfondissement autant dans la conceptualisation que dans l'expérimentation.

Après avoir discuté de la généralisation du principe de cohérence temporelle aux comportements rythmiques, nous allons nous attarder sur le bénéfice multisensoriel avant de discuter du modèle dynamique pour interpréter nos résultats.

#### 7.1.2. Bénéfice multisensoriel

L'effet de bénéfice multisensoriel que l'on rapporte dans nos trois expériences est un de nos résultats majeurs. Nos trois expériences ont permis d'identifier certains des paramètres qui le déterminent. Attardons nous sur les résultats de l'expérience du chapitre 5 comparés aux résultats de la condition marche à cadence ralentie de l'expérience du chapitre 6. Ces résultats semblent contradictoires. En effet, les cadences de marche dans l'expérience du chapitre 5 et dans la condition ralentie de l'expérience du chapitre 6 sont les mêmes, c'est-à-dire cadence ralentie de 30% par rapport à la cadence de marche préférée des participants. Pour autant, les résultats rapportent un bénéfice multisensoriel sur la stabilité de l'intervalle de pas dans l'expérience du chapitre 6 à cadence ralentie, mais pas de bénéfice dans l'expérience du chapitre 5. La contradiction n'est qu'apparente et son explication est simple. Dans toutes nos expériences, pour déterminer le bénéfice multisensoriel, nous avons soustrait les performances en conditions multimodales à la performance en condition unimodale tactile. Ainsi, le bénéfice multisensoriel est directement lié à la performance de référence, ici unimodale tactile. Dans l'expérience du chapitre 5 la moyenne des CV des

intervalles de pas pour la condition unimodale tactile est égale à 2,84% alors que dans le chapitre 6 pour la condition cadence ralentie elle est égale à 3,1%. Pour autant, en conditions multimodales pour la condition synchrone, SOA = 0, les performances sont équivalentes entre les expériences ; chapitre 5 : moyenne CV = 2,67% versus chapitre 6 cadence ralentie : moyenne CV = 2,65%. Cette différence entre les conditions de référence a entraîné la présence de bénéfice multisensoriel dans l'expérience du chapitre 6 et non dans celle du chapitre 5. La différence de performance des conditions unimodales tactiles entre les deux expériences pourrait avoir deux explications. La première concerne la durée des essais. Dans l'expérience du chapitre 5 les essais duraient en moyenne : 3,54 minutes alors que dans celle du chapitre 6 : 6,58 minutes. Nous avons donc calculé le bénéfice multisensoriel pour les trois premières minutes de l'expérience du chapitre 6 et constaté que le bénéfice était présent dès ces premières minutes. Cette explication est donc écartée au profit de la deuxième à savoir l'expertise des participants. Dans l'expérience du chapitre 5 tous les participants avaient déjà participé à différentes expériences de synchronisation sensorimotrice, contrairement aux participants de l'expérience du chapitre 6 qui n'avaient jamais participé à des expériences de laboratoire de manière plus générale. Ainsi les participants de l'expérience du chapitre 5 ont probablement bénéficié de leur expertise entraînant ainsi une meilleure performance. Nous noterons que cet effet d'expertise est sélectif et concerne uniquement la condition unimodale tactile. Généralement, les performances motrices et de synchronisation avec des stimuli tactiles sont plus variables que celles avec des stimuli auditifs (Elliott et al., 2010; Lagarde & Kelso, 2006; Lagarde, Zelic, & Mottet, 2012; Roy et al., 2017; Zelic et al., 2016). Ainsi il serait possible d'améliorer les performances pour des stimuli tactiles et non, ou dans une moindre mesure, pour des stimuli auditifs. Cette hypothèse nécessiterait confirmation en comparant lors de tâches de synchronisation sensorimotrice l'effet d'entraînement sur les performances avec des stimuli auditifs et des stimuli tactiles séparément.

Si l'explication de la présence et de l'absence de bénéfice multisensoriel entre nos expériences de marche s'explique simplement par la différence de performance de la condition unimodale tactile, elle soulève cependant une question fondamentale : le choix de la condition de référence. Dans l'expérience du chapitre 4 sur les coordinations bimanuelles, nous avons deux conditions de synchronisation différentes, i.e. synchronisation avec les stimuli auditifs versus synchronisation avec les stimuli tactiles. Nous avons alors choisi de

comparer les conditions multimodales aux conditions unimodales correspondant à l'instruction de synchronisation. Lorsque l'instruction était sur les stimuli tactiles, les performances multimodales étaient comparées à la condition unimodale tactile, et inversement. Dans les expériences des chapitres 5 et 6 nous avons suivi cette logique et comparé les conditions multimodales à la condition unimodale tactile. Néanmoins, si l'on considère la définition du bénéfice multisensoriel de Stein et Stanford (2008) au niveau neuronal, le bénéfice est défini en comparant les conditions multimodales à la condition unimodale qui présente la meilleure performance. Dans notre cas la meilleure performance correspond à la performance la plus stable. Ainsi dans toutes nos expériences la performance unimodale la plus stable est la condition unimodale auditive. Si nous appliquons cette définition, nous ne rapporterions pas de bénéfice multisensoriel. Une question subsidiaire à cette discussion interroge plus généralement l'effet d'intégration multisensorielle. En effet, si les conditions multimodales synchrones,  $SOA = 0$ , ne sont pas différentes de la condition unimodale auditive, alors il se pourrait qu'il n'y ait pas d'intégration multisensorielle, les participants n'utilisant que les stimuli auditifs. Dans ce cas, pour les conditions non-synchrones,  $SOA > 0$ , les courbes en U rapportées dans toutes nos expériences, associant l'augmentation de la variabilité de la performance à l'augmentation de l'intervalle temporel entre les modalités, pourraient être expliquées comme un effet de perturbation des stimuli auditifs. En suivant cette logique une partie de nos résultats pourraient être interprétés comme un effet de dominance auditive. Il nous semble toutefois que cette discussion est principalement sémantique car selon nous un effet de perturbation est un effet d'intégration multisensorielle. D'autre part, les asynchronies moyennes pour toutes nos expériences ne rapportent pas un effet systématique de capture auditive. Enfin, nos résultats rapportent des effets associés à l'intégration multisensorielle qu'il s'agisse de la fenêtre d'intégration temporelle, de l'hypothèse de synchronie physiologique ou encore de la recalibration temporelle.

Dans la prochaine partie nous discuterons des effets de l'instruction de la tâche ainsi que de l'intérêt de l'étude de la paire audio-tactile.

### 7.1.3. Dominance auditive et paire audio-tactile

La majorité des études s'intéressant aux processus multisensoriels se sont concentrés sur la paire audio-visuelle. Ce constat concerne majoritairement les champs des neurosciences et de la psychologie expérimentale (Stein & Stanford, 2008; Sugita & Suzuki, 2003; Vroomen & Keetels, 2010). Au delà de la généralisation des mécanismes aux mouvements rythmiques, l'intérêt de cette thèse est aussi de les généraliser à la paire audio-tactile.

L'intérêt principal de l'étude des modalités auditive et tactile est leur sensibilité similaire aux propriétés temporelles de l'environnement, comme vu dans le chapitre 3 (sous-section 3.2.). Nous avons fait l'hypothèse que cette spécificité commune potentialiserait les effets d'intégration multisensorielle atténuant ainsi l'effet de dominance auditive. Nos résultats pour la paire audio-tactile semblent confirmer cette hypothèse par comparaison à la paire audio-visuelle (Aschersleben & Bertelson, 2003; Kato & Konishi, 2006; Repp & Penel, 2002, 2004). En effet, dans les 4 expériences citées aucune ne rapporte d'effet d'intégration multisensorielle lorsque l'instruction de synchronisation était sur les stimuli visuels. Contrairement à elles, notre étude du chapitre 4 montre un effet de d'intégration multisensorielle lorsque l'instruction de synchronisation est sur les stimuli tactiles. Nos deux expériences sur la marche confirment aussi cet effet, bien que nous n'ayons pas testé l'effet de l'instruction sur les stimuli auditifs. Les effets combinés de la paire audio-tactile ainsi que de l'instruction semblent ainsi nécessaires à l'apparition des effets d'intégration multisensorielle pour des comportements sensorimoteurs rythmiques.

Nous discuterons dans la prochaine partie de l'interprétation de nos résultats au regard des modèles dynamiques appliqués aux comportements.

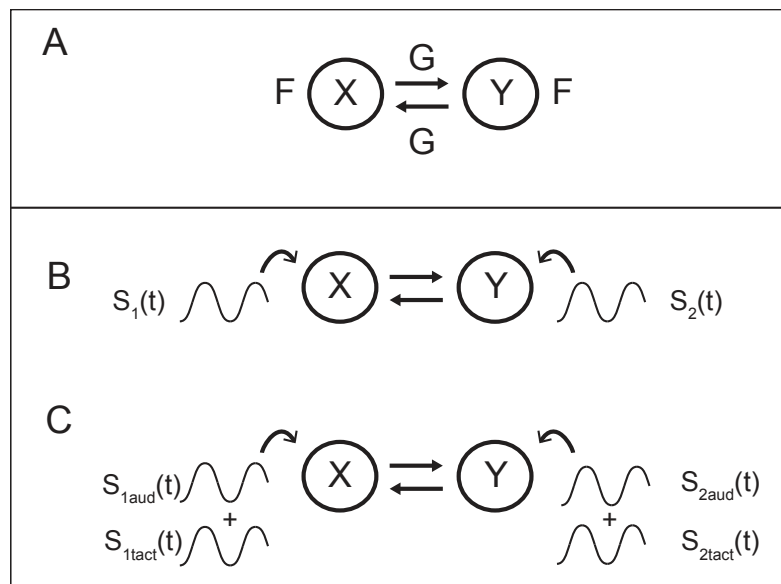
### 7.1.4. Modèles et intégration multisensorielle

Comme nous l'avons déjà abordé en fin de chapitre 3, les effets d'intégration multisensorielle sur les comportements de discrimination et de détection s'expliquent intuitivement de manière plutôt directe. Pour rappel, les neurones multisensoriels

déchargent quantitativement plus quand ils sont stimulés par plusieurs signaux sensoriels différents (Ghazanfar & Schroeder, 2006; Stein & Meredith, 1993; Stein & Stanford, 2008). Cette augmentation de décharge neuronale a pour conséquence une détection plus rapide des signaux multimodaux que des signaux unimodaux, impliquant ainsi un traitement neuronal plus rapide (Rowland et al., 2007). Cette augmentation de la vitesse de traitement se rapporte directement sur les comportements, précisément pour des tâches de jugements ou encore de temps de réaction (Alais et al., 2010; Colonius & Diederich, 2004; Hughes et al., 1994; Murray et al., 2005; Vroomen & Keetels, 2010). La vitesse de réponse constitue la variable commune. Cette explication est intuitivement moins directement généralisable aux comportements rythmiques qu'à ces comportements discrets et réactifs. Les comportements rythmiques n'étant pas évalués sur leur vitesse mais sur leur stabilité, il est alors nécessaire d'envisager d'autres modèles explicatifs.

Parmi les modèles à disposition, nous discuterons du modèle dynamique des coordinations car il présente l'avantage de rendre compte de la stabilité des comportements rythmiques (Haken et al., 1985; Schönér et al., 1986). A ce jour, aucune extension de ce modèle à l'intégration multisensorielle n'a été proposée, hormis pour la perception (Dhamala, Assisi, Jirsa, Steinberg, & Kelso, 2007; Thakur, Mukherjee, Sen, & Banerjee, 2016). L'objectif de cette thèse n'étant pas de développer un modèle, nous proposerons uniquement des pistes de modélisation. Nous noterons tout de même que certaines études ont utilisé ces modèles dans un contexte multisensoriel pour des comportements rythmiques (Armstrong & Issartel, 2014; Lagarde & Kelso, 2006; Lagarde et al., 2012; Varlet, Marin, Issartel, & Schmidt, 2012; Zelic et al., 2016). Dans l'expérience de coordination bimanuelle du chapitre 4, nous avons proposé une extension du modèle HKB pour des stimuli multimodaux (voir Figure 17). Considérons chaque index comme un oscillateur : la coordination entre eux est ainsi causée par le couplage de deux oscillateurs. Cette fonction de couplage permet l'échange d'informations entre les deux oscillateurs. Les caractéristiques de ce couplage sont décrites dans le modèle HKB (Haken et al., 1985). Maintenant, considérons qu'à ce couplage s'ajoutent des informations externes venant de l'environnement telles que des stimulations multimodales. Dans le cadre de ce modèle, ces stimulations externes correspondent à des perturbations formalisées mathématiquement par des sinusoides (Schönér & Kelso, 1988). A noter que le sens du terme perturbation qui correspond aux stimulations externes, est à

distinguer du sens commun. Le modèle HKB prend en compte ces effets des stimulations en ajoutant une perturbation périodique aux patrons de coordination. La perturbation par les stimuli sensoriels représente un forçage externe qui entraîne la phase des oscillateurs couplés. Dans le cas des stimulations multimodales, le forçage est plus important, car la somme de deux sinusoïdes représente une perturbation plus forte qu'une seule sinusoïde dans le cas de stimulation unimodale. Une étude confirme ainsi cet effet en rapportant un effet de stabilisation de la coordination bimanuelle par des stimuli multimodaux (Zelic et al., 2016).



**Figure 17** (reproduit de Roy et al., 2017). Illustration du modèle HKB pour des stimuli multimodaux. a) Modèle HKB original, l'architecture du modèle est symétrique pour les doigts gauches et droits et inclut des composants dynamiques représentés par une fonction d'évolution  $F$ , agissant sur l'état de chaque doigt  $X$  et  $Y$ . Une fonction de couplage  $G$  permet l'échange d'informations entre le doigt gauche et le doigt droit. b) Extension du modèle HKB par Schöner et Kelso (1988). Chaque doigt est perturbé par une sinusoïde,  $S(t)$ . c) Extension du modèle HKB aux stimuli multimodaux. Chaque doigt est perturbé par la somme de deux sinusoïdes représentant chacune une modalité, aud = auditive, tact = tactile.



L'intérêt de ces modèles pour notre démonstration est d'envisager l'intégration multisensorielle comme une perturbation externe augmentant la stabilité des coordinations. Les stimulations sont alors des perturbations externes continues et rythmiques, i.e. sinusoïdes, et non plus des événements uniques dont la caractéristique principale est la vitesse à laquelle cette stimulation est détectée. Cependant, dans ce contexte nous avons proposé d'envisager l'intégration multisensorielle seulement comme la somme de deux sinusoïdes. Nous sommes parfaitement conscients qu'il est difficile de prédire les comportements observés simplement par la somme de deux sinusoïdes. Il pourrait être intéressant d'envisager l'intégration multisensorielle comme une étape additionnelle s'insérant entre les stimuli externes et le système d'oscillateurs HKB. Etant dans un cas rythmique, un couplage d'oscillateurs pourrait être envisagé, chaque oscillateur représentant une modalité sensorielle et possédant des caractéristiques propres. Parallèlement il faudrait aussi formaliser les paramètres que nous avons manipulés dans nos expériences, i.e. intervalles temporels entre les modalités et période entre les stimuli. Dans le cadre de cette thèse, la formalisation mathématique aussi bien que la conceptualisation nécessitent des approfondissements pour rendre compte des phénomènes étudiés, si tant est que cela soit possible.

Nous souhaitons aussi rapporter l'intérêt des modèles perceptifs bayésiens car ils permettent d'envisager la perception en terme de fiabilité et non pas en terme de vitesse de traitement. Nous avons déjà évoqué ces modèles dans le chapitre 3. Ce modèle, inspiré du principe d'inférence bayésienne (Bayes, 1763), considère le cerveau comme un opérateur statisticien probabiliste, chaque entrée sensorielle étant alors représentée par une distribution et ce sont les opérations sur ces distributions qui déterminent la perception et plus largement les comportements. Le modèle bayésien a été étendu à l'intégration multisensorielle, notamment par Ernst et Banks (2002). Associé à ce modèle, le principe de maximum de vraisemblance (*Maximum Likelihood Estimation*: MLE) prédit que la perception est une moyenne pondérée de chaque information sensorielle isolée et que les pondérations sont fonction de la fiabilité des indices (voir chapitre 3, Figure 16). Cette fiabilité correspond à l'inverse de la variance, ainsi la distribution la plus fiable correspond à la distribution qui présente la plus petite variance. Dans le contexte multisensoriel, les

distributions relatives aux conditions unimodales présentent des variances respectivement plus grandes que la distribution résultant d'une condition multimodale.

Une interprétation dynamique de cette perception fiable serait une perception stable. Sans proposer une piste de réconciliation entre ces deux modèles distincts, nous noterons tout de même une certaine similitude entre les modèles dynamiques et les modèles bayésiens. Nous pouvons remarquer que les deux modèles ne s'intéressent pas directement à la vitesse ou à la rapidité des réponses comportementales, mais à la fiabilité ou la stabilité des comportements résultants. Dans les deux modèles, l'interprétation des résultats se fait à partir des distributions des réponses, qu'elles soient issues d'un jugement perceptif ou d'un comportement sensorimoteur rythmique. Dans un cas, la distribution présentant la plus petite variance correspond à la perception la plus fiable, dans l'autre, la distribution présentant la plus petite variabilité correspond au patron de coordination le plus stable.

Pour conclure, nous avons discuté de la généralisation aux comportements sensorimoteurs rythmiques du principe de cohérence temporelle ainsi que du bénéfice multisensoriel. Puis nous avons proposé une interprétation dynamique de l'effet de stabilisation des comportements par l'intégration multisensorielle. Cette modélisation est pour le moment limitée au vu de l'ampleur de la tâche. Nous allons maintenant nous intéresser à l'effet de la stabilité de la marche sur l'intégration multisensorielle. Nous discuterons principalement des résultats de la dernière expérience (chapitre 6), poserons l'hypothèse de compensation sensorimotrice et discuterons de l'intérêt de nos résultats dans une perspective clinique.

## **7.2. Quand nécessité fait loi**

Dans l'expérience du chapitre 6, nous avons étudié principalement l'effet des caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur sur l'intégration multisensorielle. Nos résultats semblent montrer que la stabilité intrinsèque de la marche, manipulée par la

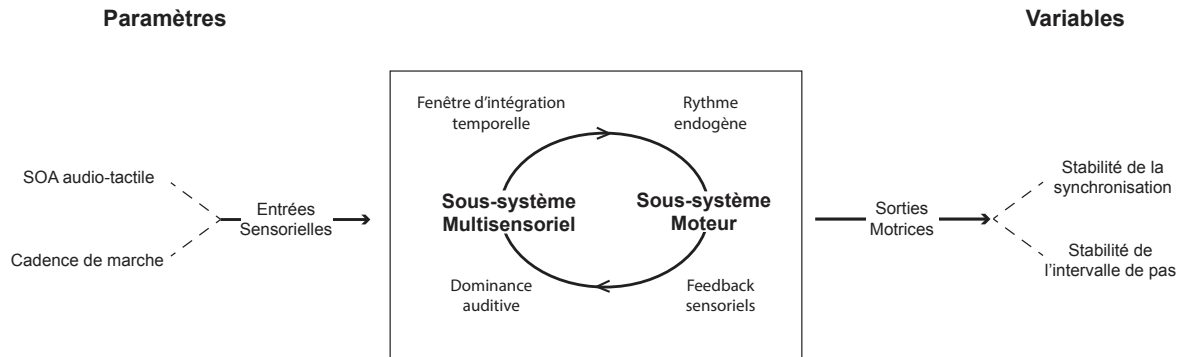
cadence, est un paramètre important car elle détermine l'apparition du bénéfice multisensoriel sur la variable motrice.

### 7.2.1. Hypothèse de compensation sensorimotrice

Nous avons clos nos chapitres introductifs par le constat d'un bénéfice multisensoriel pour les comportements rythmiques, en majeure partie absent (Ammirante, Patel, & Russo, 2016; Blais, Martin, Albaret, & Tallet, 2014; Elliott, Wing, & Welchman, 2011; Elliott, Wing, & Welchman, 2010; Lagarde & Kelso, 2006; Lagarde et al., 2012; Sejdić, Fu, Pak, Fairley, & Chau, 2012), ou dans certains cas limité aux variables de synchronisation (Armstrong & Issartel, 2014; Blais et al., 2015; Varlet et al., 2012; Wright & Elliott, 2014) ou aux variables motrices (Zelic, Mottet, & Lagarde, 2012; Zelic et al., 2016). Nous noterons pour l'étude de Zelic et al. (2016) que les résultats indiquent un bénéfice audio-tactile concernant le temps de transition d'une coordination en anti-phase vers une coordination en phase. Néanmoins les résultats ne rapportent pas de bénéfice audio-tactile sur la dispersion circulaire de la phase relative entre les doigts. Cette dernière variable correspond plus à notre variable motrice (*SD coordination*).

Les résultats de notre dernière expérience du chapitre 6 suggèrent que l'effet de bénéfice multisensoriel sur les comportements rythmiques est lié aux caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur. Dans cette expérience, nous avons fait varier deux paramètres : 1) l'intervalle temporel entre les modalités, SOA et 2) la période entre les stimuli, cadence de marche. Nous avons illustré l'expérience dans la Figure 18. Manipuler la période des stimuli a eu pour conséquence de modifier la stabilité intrinsèque de la marche. A cadence ralentie, quelle que soit la grandeur de l'intervalle temporel entre les modalités, la marche est plus variable qu'à cadence préférée. Nous avons ici notre argument principal, à savoir la stabilité intrinsèque de la marche. Dans un cas la marche est plus variable que dans l'autre et cette modification de la stabilité semble liée à l'apparition du bénéfice multisensoriel sur les variables motrices. Cette manière d'appréhender le bénéfice multisensoriel comme lié à la stabilité du système sensorimoteur fait écho à de récentes études proposant une extension du principe d'efficacité inverse à l'échelle des participants.

## Système multisensorimoteur



**Figure 18.** Illustration du système multisensorimoteur et des mécanismes associés pour l'expérience du chapitre 6. Nous avons manipulé deux paramètres: 1) intervalle temporel entre les modalités, SOA ; 2) période des stimuli, cadence de marche préférée versus cadence de marche ralentie. Nous avons mesuré deux variables: a) la stabilité de la synchronisation stimulus-pas, variable de synchronisation et, b) la stabilité de l'intervalle entre les pas, variable motrice.

Le principe d'efficacité inverse énonce que l'efficacité de l'intégration multisensorielle est maximale quand la réponse de l'un des sens est faible (Meredith & Stein, 1986; Stein & Meredith, 1993). Au niveau cérébral, il a été montré que le bénéfice comportemental lors de la reconnaissance d'objet est associé à une augmentation de l'activité neuronale dans le cortex de la modalité sensorielle la plus faible (Giard & Peronnet, 1999). La plupart des études ont testé l'effet de ce principe sur des populations présentant des déficiences sensorielles associées à une lésion cérébrale (Bolognini, Convento, Rossetti, & Merabet, 2013; Bolognini, Frassinetti, Serino, & Làdavas, 2005; Frassinetti, Bolognini, Bottari, Bonora, & Làdavas, 2005). Si jusque là, le principe d'efficacité inverse avait été décrit surtout dans des cas de lésions cérébrales, de plus en plus d'études constatent cet effet sur des populations indemnes présentant une diminution des capacités sensorielles d'origine

périphérique. Rouger et al. (2007) ont montré que des personnes sourdes avec implants cochléaires intègrent mieux les informations audio-visuelles que des personnes sans déficience. Hairston et al. (2003) rapportent une meilleure localisation visuelle grâce à une stimulation auditive seulement dans des cas de myopie. Cet effet semble aussi s'étendre à la modalité tactile : une étude montre que la discrimination tactile peut être améliorée seulement pour les participants qui présentaient une moins bonne performance dans la condition unimodale tactile (Serino, Farnè, Rinaldesi, Haggard, & Làdavas, 2007). Selon Caclin et al. (2011) tous ces résultats peuvent être appréhendés comme un effet du principe d'efficacité inverse à l'échelle des participants. Dans leur expérience, ils ont montré qu'une stimulation auditive qui ne donne aucune information sur la tâche visuelle à effectuer permet d'augmenter le seuil de détection visuel chez les personnes myopes (Caclin et al., 2011). Une récente expérience menée par Albouy et al. (2015) confirme ce principe pour une population saine et plus intéressant encore, l'étend à la difficulté de la tâche. Dans leur expérience, ils montrent que l'efficacité multisensorielle est dépendante de la performance unimodale des participants mais aussi de la difficulté de la tâche. Ils ont testé des participants sains et des participants amusiques, trouble attribué principalement à une déficience dans le traitement de la parole. Tous les participants effectuaient deux tâches, une de détection audio-visuelle simple et une de détection audio-visuelle lors d'un discours. Les auteurs ont manipulé le niveau de difficulté de cette deuxième tâche en jouant sur la hauteur des sons du discours. Les résultats montrent que les deux groupes de participants bénéficient de l'intégration multisensorielle pour améliorer leurs capacités de traitement du discours. En outre, la difficulté de la tâche module cet effet de bénéfice : plus la tâche est difficile, meilleur est le bénéfice.

Ce dernier résultat liant la difficulté de la tâche au bénéfice multisensoriel est intéressant pour nos propres résultats. Le ralentissement de la cadence augmentant la variabilité de la marche pourrait être envisagé comme une augmentation de la difficulté de la tâche. Ainsi, nous pourrions formuler une hypothèse d'extension du principe d'efficacité inverse à l'échelle sensorimotrice. Nous noterons d'ailleurs, que Zelic et al. (2016) ont formulé une hypothèse similaire d'extension du principe d'efficacité inverse à l'échelle du comportement. Cependant cette hypothèse n'a pas été confirmée par les résultats expérimentaux.

Nous choisirons de ne pas utiliser la terminologie d'extension du principe d'efficacité inverse à l'échelle sensorimotrice car l'apparition du bénéfice ne dépend pas de la performance en condition unimodale. Nos résultats montrent que celui-ci semble dépendre de la stabilité intrinsèque du système sensorimoteur. Ainsi nous proposerons une hypothèse de compensation sensorimotrice. En ralentissant la cadence de marche le système se retrouve en dehors de sa zone de stabilité privilégiée, ce qui potentialiserait l'utilisation des informations externes. Pour bien comprendre cet effet, il est important de considérer les stimuli multimodaux dans les tâches de synchronisation sensorimotrices comme des indices, des guides, des références pour le mouvement en cours. Ainsi, lorsque le système sensorimoteur se retrouve dans une situation où il est en dehors de sa zone de stabilité privilégiée, il va utiliser et mettre à profit toute l'aide extérieure qu'il peut utiliser. Dans le cas d'une marche stable, les informations externes n'étant pas utiles, il n'y a pas de bénéfice multisensoriel. Dans le cas d'une marche moins stable, le système sensorimoteur compense alors la perte de stabilité intrinsèque en potentialisant l'effet des informations externes. L'effet du bénéfice multisensoriel sur le système sensorimoteur est alors envisagé en termes de nécessité. Sans analogie mais de manière similaire à l'augmentation de la difficulté de la tâche qui augmente l'effet de bénéfice multisensoriel (Albouy et al., 2015), l'augmentation de la variabilité de la marche déterminerait le bénéfice. Il serait intéressant de tester différents niveaux de stabilité de marche pour évaluer si le bénéfice est proportionnel aux différences de stabilité. Nous remarquerons néanmoins que dans nos deux conditions les résultats montrent un bénéfice multisensoriel sur les variables de synchronisation. Cet effet a été déjà rapporté dans la littérature (Armstrong & Issartel, 2014; Blais et al., 2015; Roy et al., 2017; Varlet et al., 2012; Wright & Elliott, 2014). Ces résultats suggèrent ainsi que les variables de synchronisation seraient plus sensibles que les variables motrices aux effets d'intégration multisensorielle.

Maintenant que nous avons formulé cette hypothèse de compensation sensorimotrice nous allons discuter de son possible transfert en condition naturelle de marche variable, i.e. personnes âgées. Nous considérerons ensuite l'intérêt des protocoles de synchronisation sensorimotrice en rééducation clinique.

### 7.2.2. Perspectives : vieillissement et rééducation clinique

Dans notre dernière étude (chapitre 6) nous avons artificiellement manipulé la variabilité de la marche en réduisant la cadence de marche des participants. Il pourrait être intéressant d'évaluer cet effet en condition naturelle. Avec l'avancée en âge, la marche devient plus variable comparativement à la marche de participants jeunes (Malatesta et al., 2003). Ainsi, il serait intéressant de comparer les effets de l'âge sur cette hypothèse de compensation du système sensorimoteur en condition d'intégration multisensorielle. L'hypothèse serait que les participants âgés bénéficieraient d'avantage de l'intégration multisensorielle que les participants jeunes, du fait de leur variabilité de marche plus grande que celle des jeunes. Cette hypothèse de potentialisation du bénéfice multisensoriel avec l'avancée en âge a déjà été rapportée dans quelques études récentes, majoritairement lors des comportements de détection pour la paire audio-visuelle. Le bénéfice audio-visuel est plus grand pour les participants âgés que pour les jeunes, lors d'une tâche de temps de réaction de saccades oculaires (Diederich, Colonius, & Schomburg, 2008). De plus, le bénéfice audio-visuel lors de temps de réaction unimanuel est lui aussi plus grand pour les participants âgés que pour les participants jeunes (Diaconescu, Hasher, & McIntosh, 2013; Laurienti et al., 2006). Enfin une étude testant les trois paires sensorielles, audio-visuelle, audio-tactile et visuo-tactile rapporte un bénéfice multisensoriel sur les temps de réaction pour les participants jeunes et âgés, avec un effet de bénéfice plus important pour les participants âgés (Mahoney, Li, Oh-Park, Verghese, & Holtzer, 2011). Les mécanismes explicatifs de cet effet d'amélioration multisensorielle avec l'avancée en âge sont encore en débat aujourd'hui (Freiherr, Lundström, Habel, & Reetz, 2013; Mozolic, Hugenschmidt, Peiffer, & Laurienti, 2012). Tester cette hypothèse de compensation sensorimotrice sur la marche de la personne âgée avec des stimuli audio-tactiles permettrait d'étendre cet effet de potentialisation aux comportements rythmiques et pour la paire audio-tactile. En outre cette étude permettrait d'enrichir les connaissances en termes de mécanismes explicatifs sous-jacents à l'effet de potentialisation.

Parallèlement à l'intérêt de tester les effets de compensation sensorimotrice avec l'avancée en âge, l'utilité de nos résultats expérimentaux pour la rééducation clinique est directement

applicable. Depuis plus d'une vingtaine d'année maintenant, les tâches de synchronisation sensorimotrices sont utilisées pour améliorer les paramètres spatio-temporels de la marche. De nombreuses études rapportent cet effet d'amélioration dans les cas d'accidents vasculaires cérébraux (Thaut et al., 2007; Thaut, McIntosh, & Rice, 1997), de paralysie cérébrale (Kim, Kwak, Park, & Cho, 2012) ou encore de sclérose en plaques (Conklyn et al., 2010). Cet effet d'amélioration grâce aux métronomes auditifs a été particulièrement étudié dans la maladie de Parkinson, les études rapportant des bénéfices en particulier sur la vitesse de marche et la longueur de pas (Dalla Bella et al., 2015; Ford, Malone, Nyikos, Yelisetty, & Bickel, 2010; Lim et al., 2005b, 2010; Nieuwboer et al., 2007; Rochester, Burn, Woods, Godwin, & Nieuwboer, 2009; Wittwer et al., 2013). Certaines études ont aussi testé l'effet d'un métronome visuel, les résultats rapportent une plus grande efficacité du métronome auditif par rapport au métronome visuel pour améliorer la marche chez les patients parkinsoniens (pour une revue de la question voir Spaulding et al., 2013). Toutefois, peu d'études se sont intéressées au métronome tactile alors que les résultats semblent indiquer une amélioration de la longueur de pas (Ivkovic et al., 2016; van Wegen et al., 2006). Considérons maintenant l'effet d'intégration multisensorielle : à notre connaissance une seule étude testant la paire audio-visuelle rapporte un effet de bénéfice multisensoriel sur la vitesse de marche, la cadence et la longueur de pas chez les patients parkinsoniens (Suteerawattananon et al., 2004). A ce jour, la paire audio-tactile n'a jamais été testée, une seule étude clinique semble indiquer un effet d'amélioration lors de la combinaison d'informations visuelles, auditives et tactiles (Marchese et al., 2000). Considérant les résultats de nos expériences ainsi que la littérature présentée, l'utilisation de la paire audio-tactile pour améliorer les paramètres spatiotemporels de la marche chez les patients parkinsoniens semble pertinente.



## Conclusion

Nous retiendrons principalement de ce travail l'identification des effets de deux déterminants de l'intégration multisensorielle sur le mouvement en cours : la cohérence temporelle et la stabilité du système sensorimoteur, i.e. stabilité intrinsèque de la marche. Nos résultats permettent de généraliser le principe de cohérence temporelle et mécanismes associés aux comportements rythmiques et de révéler les capacités adaptatives du système sensorimoteur qui obéit à une stratégie de compensation.

L'objectif était d'apporter une meilleure compréhension des effets d'intégration multisensorielle sur les comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous montrons ainsi que les comportements rythmiques obéissent aux mêmes principes que les comportements de discrimination temporelle ou de détection. Nos résultats montrent que le principe de cohérence temporelle et les effets des mécanismes associés s'étendent aux comportements rythmiques pour la paire audio-tactile. Nos résultats rapportent, et ce pour la première fois, un bénéfice multisensoriel sur la marche de participants jeunes.

La nouveauté de nos résultats réside dans la formulation d'une hypothèse de compensation sensorimotrice. Cette hypothèse souligne l'utilisation adaptée des informations multisensorielles par le système sensorimoteur qui compense la diminution de stabilité intrinsèque de la marche par une plus grande et/ou meilleure utilisation des informations externes, audio-tactiles. Nos résultats suggèrent que le système sensorimoteur utilise les informations extérieures en fonction de ses besoins et pas seulement sur la base de leur disponibilité. Nous suggérons ainsi qu'il n'existe ni principe, ni invariance comportementale qui ne soient régis de manière prioritaire par autre chose que la nécessité.



## REFERENCES

- Alais, D., Newell, F. N., & Mamassian, P. (2010). Multisensory Processing in Review: from Physiology to Behaviour. *Seeing and Perceiving*, 23(1), 3–38.  
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0011283>
- Albouy, P., Lévêque, Y., Hyde, K. L., Bouchet, P., Tillmann, B., & Caclin, A. (2015). Boosting pitch encoding with audiovisual interactions in congenital amusia. *Neuropsychologia*, 67, 111–120. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2014.12.006>
- Ammirante, P., Patel, A. D., & Russo, F. A. (2016). Synchronizing to auditory and tactile metronomes: a test of the auditory-motor enhancement hypothesis. *Psychonomic Bulletin & Review*, under revj, 0–34. <http://doi.org/10.3758/s13423-016-1067-9>
- Armstrong, A., & Issartel, J. (2014). Sensorimotor synchronization with audio-visual stimuli: limited multisensory integration. *Experimental Brain Research*, 232(11), 3453–63.  
<http://doi.org/10.1007/s00221-014-4031-9>
- Aschersleben, G. (2002). Temporal control of movements in sensorimotor synchronization. *Brain and Cognition*, 48(1), 66–79. <http://doi.org/10.1006/brcg.2001.1304>
- Aschersleben, G., & Bertelson, P. (2003). Temporal ventriloquism: crossmodal interaction on the time dimension. 2. Evidence from sensorimotor synchronization. *International Journal of Psychophysiology*, 50, 157–163. <http://doi.org/10.1016/S0167-8760>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Computation*, 1406.5823. Retrieved from <http://arxiv.org/abs/1406.5823>
- Battaglia, P. W., Jacobs, R. a, & Aslin, R. N. (2003). Bayesian integration of visual and auditory signals for spatial localization. *Journal of the Optical Society of America A*, 20(7), 1391.  
<http://doi.org/10.1364/JOSAA.20.001391>
- Bayes, T. (1763). An Essay towards solving a Problem in the Doctrine of Chances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 53, 370–418.
- Beauchamp, M. S. (2005). See me, hear me, touch me: multisensory integration in lateral occipital-temporal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(2), 145–153.  
<http://doi.org/10.1016/j.conb.2005.03.011>
- Beek, P. J., Peper, C. E., & Stegeman, D. F. (1995). Dynamical models of movement coordination. *Human Movement Science*, 14(4–5), 573–608.  
[http://doi.org/10.1016/0167-9457\(95\)00028-5](http://doi.org/10.1016/0167-9457(95)00028-5)

- Bell, A. H., Meredith, M. A., Van Opstal, A. J., & Munoz, D. P. (2005). Crossmodal integration in the primate superior colliculus underlying the preparation and initiation of saccadic eye movements. *Journal of Neurophysiology*, *93*(6), 3659–3673.  
<http://doi.org/10.1152/jn.01214.2004>
- Benedetto, A., Spinelli, D., & Morrone, M. C. (2016). Rhythmic modulation of visual contrast discrimination triggered by action. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, *283*(1831), 3536–3544. <http://doi.org/10.1098/rspb.2016.0692>
- Bialunska, A., Dalla Bella, S., & Jaskowski, P. (2011). Increasing stimulus intensity does not affect sensorimotor synchronization. *Psychological Research*, *75*(1), 43–53.  
<http://doi.org/10.1007/s00426-010-0282-7>
- Bizley, J. K., Nodal, F. R., Bajo, V. M., Nelken, I., & King, A. J. (2007). Physiological and anatomical evidence for multisensory interactions in auditory cortex. *Cerebral Cortex*, *17*(9), 2172–2189. <http://doi.org/10.1093/cercor/bhl128>
- Blais, M., Albaret, J.-M., & Tallet, J. (2015). Is there a link between sensorimotor coordination and inter-manual coordination? Differential effects of auditory and/or visual rhythmic stimulations. *Experimental Brain Research*, *233*(11), 3261–3269.  
<http://doi.org/10.1007/s00221-015-4394-6>
- Blais, M., Martin, E., Albaret, J.-M., & Tallet, J. (2014). Preservation of perceptual integration improves temporal stability of bimanual coordination in the elderly: An evidence of age-related brain plasticity. *Behavioural Brain Research*, *275*, 34–42.  
<http://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.08.043>
- Bogacz, R., Brown, E., Moehlis, J., Holmes, P., & Cohen, J. D. (2006). The physics of optimal decision making: A formal analysis of models of performance in two-alternative forced-choice tasks. *Psychological Review*, *113*(4), 700–765. <http://doi.org/10.1037/0033-295X.113.4.700>
- Bolognini, N., Convento, S., Rossetti, A., & Merabet, L. B. (2013). Multisensory processing after a brain damage: Clues on post-injury crossmodal plasticity from neuropsychology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *37*(3), 269–278.  
<http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.12.006>
- Bolognini, N., Frassinetti, F., Serino, A., & Làdavas, E. (2005). “Acoustical vision” of below threshold stimuli: Interaction among spatially converging audiovisual inputs. *Experimental Brain Research*, *160*(3), 273–282. <http://doi.org/10.1007/s00221-004->

2005-z

- Bresciani, J. P., Ernst, M. O., Drewing, K., Bouyer, G., Maury, V., & Kheddar, A. (2005). Feeling what you hear: Auditory signals can modulate tactile tap perception. *Experimental Brain Research*, *162*(2), 172–180. <http://doi.org/10.1007/s00221-004-2128-2>
- Brochard, R., Touzalin, P., Després, O., & Dufour, A. (2008). Evidence of beat perception via purely tactile stimulation. *Brain Research*, *1223*, 59–64. <http://doi.org/10.1016/j.brainres.2008.05.050>
- Bruijn, S. M., Meijer, O. G., Beek, P. J., & Dieën, J. H. Van. (2013). Assessing the stability of human locomotion : a review of current measures. *Journal of the Royal Society, Interface/ the Royal Society*, *10*(83). <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2012.0999>
- Bruijn, S. M., van Dieën, J. H., Meijer, O. G., & Beek, P. J. (2009). Statistical precision and sensitivity of measures of dynamic gait stability. *Journal of Neuroscience Methods*, *178*(2), 327–333. <http://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2008.12.015>
- Byblow, W. D., Carson, R. G., & Goodman, D. (1994). Expressions of asymmetries and anchoring in bimanual coordination. *Human Movement Science*, *13*, 3–28.
- Caclin, A., Bouchet, P., Djoulah, F., Pirat, E., Pernier, J., & Giard, M. H. (2011). Auditory enhancement of visual perception at threshold depends on visual abilities. *Brain Research*, *1396*, 35–44. <http://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.04.016>
- Carver, F. W., Fuchs, A., Jantzen, K. J., & Kelso, J. A. S. (2002). Spatiotemporal analysis of the neuromagnetic response to rhythmic auditory stimulation: Rate dependence and transient to steady-state transition. *Clinical Neurophysiology*, *113*(12), 1921–1931. [http://doi.org/10.1016/S1388-2457\(02\)00299-7](http://doi.org/10.1016/S1388-2457(02)00299-7)
- Chen, H. Y., Wing, A. M., & Pratt, D. (2006). The synchronisation of lower limb responses with a variable metronome : The effect of biomechanical constraints on timing. *Gait Posture*, *23*(3), 307–314. <http://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2005.04.001>
- Chen, J. L., Penhune, V. B., & Zatorre, R. J. (2008a). Listening to musical rhythms recruits motor regions of the brain. *Cerebral Cortex*, *18*(12), 2844–2854. <http://doi.org/10.1093/cercor/bhn042>
- Chen, J. L., Penhune, V. B., & Zatorre, R. J. (2008b). Moving on time: brain network for auditory-motor synchronization is modulated by rhythm complexity and musical training. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *20*(2), 226–239.

- <http://doi.org/10.1162/jocn.2008.20018>
- Chen, J. L., Zatorre, R. J., & Penhune, V. B. (2006). Interactions between auditory and dorsal premotor cortex during synchronization to musical rhythms. *NeuroImage*, *32*(4), 1771–1781. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.04.207>
- Colonus, H., & Diederich, A. (2004). Multisensory interaction in saccadic reaction time: a time-window-of-integration model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*(6), 1000–1009. <http://doi.org/10.1162/0898929041502733>
- Colonus, H., & Diederich, A. (2010). The optimal time window of visual-auditory integration: a reaction time analysis. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *4*(11). <http://doi.org/10.3389/fnint.2010.00011>
- Colonus, H., Diederich, A., & Steenken, R. (2009). Time-window-of-integration (TWIN) model for saccadic reaction time: effect of auditory masker level on visual-auditory spatial interaction in elevation. *Brain Topography*, *21*(3–4), 177–84. <http://doi.org/10.1007/s10548-009-0091-8>
- Conklyn, D., Stough, D., Novak, E., Paczak, S., Chemali, K., & Bethoux, F. (2010). A Home-Based Walking Program Using Rhythmic Auditory Stimulation Improves Gait Performance in Patients With Multiple Sclerosis: A Pilot Study. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *24*(9), 835–842. <http://doi.org/10.1177/1545968310372139>
- Cybulska-Klosowicz, A., Meftah, E. M., Raby, M., Lemieux, M. L., & Chapman, C. E. (2011). A critical speed for gating of tactile detection during voluntary movement. *Experimental Brain Research*, *210*(2), 291–301. <http://doi.org/10.1007/s00221-011-2632-0>
- Dalla Bella, S., Benoit, C. E., Farrugia, N., Schwartz, M., & Kotz, S. A. (2015). Effects of musically cued gait training in Parkinson's disease: Beyond a motor benefit. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1337*(1), 77–85. <http://doi.org/10.1111/nyas.12651>
- Dalla Bella, S., Farrugia, N., Benoit, C., Begel, V., Verga, L., Harding, E., & Kotz, S. (2016). BAASTA : Battery for the Assessment of Auditory Sensorimotor and Timing Abilities. *Behavior Research Methods*. <http://doi.org/10.1016/j.rehab.2015.07.177>
- Dhamala, M., Assisi, C. G., Jirsa, V. K., Steinberg, F. L., & Scott Kelso, J. A. (2007). Multisensory integration for timing engages different brain networks. *NeuroImage*, *34*(2), 764–773. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.07.044>
- Diaconescu, A. O., Hasher, L., & McIntosh, A. R. (2013). Visual dominance and multisensory integration changes with age. *NeuroImage*, *65*, 152–166.

<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.09.057>

- Di Luca, M., Machulla, T.-K., & Ernst, M. O. (2009). Recalibration of multisensory simultaneity: cross-modal transfer coincides with a change in perceptual latency. *Journal of Vision*, 9(12), 7.1-16. <http://doi.org/10.1167/9.12.7>
- Diederich, A. (1995). Intersensory facilitation of reaction time: Evaluation of counter and diffusion coactivation models. *Journal of Mathematical Psychology*, 39, 197–215. <http://doi.org/10.1006/jmps.1995.1020>
- Diederich, A., & Colonius, H. (2004). Bimodal and trimodal multisensory enhancement: effects of stimulus onset and intensity on reaction time. *Perception & Psychophysics*, 66(8), 1388–1404. <http://doi.org/10.3758/BF03195006>
- Diederich, A., & Colonius, H. (2007a). Modeling spatial effects in visual-tactile saccadic reaction time. *Perception & Psychophysics*, 69(1), 56–67. <http://doi.org/10.3758/BF03194453>
- Diederich, A., & Colonius, H. (2007b). Why two “Distractors” are better than one: Modeling the effect of non-target auditory and tactile stimuli on visual saccadic reaction time. *Experimental Brain Research*, 179(1), 43–54. <http://doi.org/10.1007/s00221-006-0768-0>
- Diederich, A., & Colonius, H. (2009). Crossmodal interaction in speeded responses: time window of integration model. In M. Raab (Ed.), *Progress in Brain Research* (Vol. 174, pp. 119–135). Elsevier. [http://doi.org/10.1016/S0079-6123\(09\)01311-9](http://doi.org/10.1016/S0079-6123(09)01311-9)
- Diederich, A., & Colonius, H. (2015). The Time Window of Multisensory Integration : Relating Reaction Times and Judgments of Temporal Order. *Psychological Review*, 122(2), 232–241. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1037/a0038696>
- Diederich, A., Colonius, H., & Schomburg, A. (2008). Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model. *Neuropsychologia*, 46(10), 2556–2562. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.03.026>
- Diedrich, F. J., & Warren, W. H. (1995). Why change gaits? Dynamics of the walk-run transition. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 21(1), 183–202. <http://doi.org/10.1037/0096-1523.21.1.183>
- Diedrichsen, J., Shadmehr, R., & Ivry, R. B. (2010). The coordination of movement: optimal feedback control and beyond. *Trends in Cognitive Sciences*, 14(1), 31–39. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2009.11.004>

- Dingwell, J. B., Cusumano, J. P., Sternad, D., & Cavanagh, P. R. (2000). Slower speeds in patients with diabetic neuropathy. *Journal of Biomechanics*, *33*, 1269–1277.  
[http://doi.org/10.1016/S0021-9290\(00\)00092-0](http://doi.org/10.1016/S0021-9290(00)00092-0)
- Dingwell, J., & Marin, L. (2006). Kinematic variability and local dynamic stability of upper body motions when walking at different speeds. *Journal of Biomechanics*, *39*(3), 444–452. <http://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2004.12.014>
- Drake, C., Jones, M. R., & Baruch, C. (2000). *The development of rhythmic attending in auditory sequences: Attunement, referent period, focal attending*. *Cognition* (Vol. 77).  
[http://doi.org/10.1016/S0010-0277\(00\)00106-2](http://doi.org/10.1016/S0010-0277(00)00106-2)
- Driver, J., & Noesselt, T. (2008). Multisensory Interplay Reveals Crossmodal Influences on “Sensory-Specific” Brain Regions, Neural Responses, and Judgments. *Neuron*, *57*(1), 11–23. <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.12.013>
- Elliott, M. T., Wing, A. M., & Welchman, A. E. (2010). Multisensory cues improve sensorimotor synchronisation. *European Journal of Neuroscience*, *31*(10), 1828–1835.  
<http://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2010.07205.x>
- Elliott, M. T., Wing, A. M., & Welchman, A. E. (2011). The effect of ageing on multisensory integration for the control of movement timing. *Experimental Brain Research*, *213*(2–3), 291–298. <http://doi.org/10.1007/s00221-011-2740-x>
- Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, *415*(6870), 429–433.  
<http://doi.org/10.1038/415429a>
- Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, *8*(4), 162–169. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2004.02.002>
- Fain, G. L. (2003). *Sensory Transduction* (Sinauer As). Massachusetts: Inc. Publishers Sunderland.
- Fink, P. W., Foo, P., Jirsa, V. K., & Kelso, J. S. (2000). Local and global stabilization of coordination by sensory information. *Experimental Brain Research*, *134*(1), 9–20.  
<http://doi.org/10.1007/s002210000439>
- Ford, M. P., Malone, L. A., Nyikos, I., Yelisetty, R., & Bickel, C. S. (2010). Gait training with progressive external auditory cueing in persons with Parkinson’s disease. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, *91*(8), 1255–1261.  
<http://doi.org/10.1016/j.apmr.2010.04.012>



- Fraisse, P. (1980). Les synchronisations sensori-motrices aux rythmes [The sensorimotor synchronization of rhythms]. In J. Requin (Ed.), *Anticipations et comportements* (pp. 233–257). Paris: Centre National.
- Frassinetti, F., Bolognini, N., Bottari, D., Bonora, A., & Làdavas, E. (2005). Audiovisual integration in patients with visual deficit. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *17*(9), 1442–1452. <http://doi.org/10.1162/0898929054985446>
- Freiherr, J., Lundström, J. N., Habel, U., & Reetz, K. (2013). Multisensory integration mechanisms during aging. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, 863. <http://doi.org/10.3389/fnhum.2013.00863>
- Frissen, I., Ziat, M., Campion, G., Hayward, V., & Guastavino, C. (2012). The effects of voluntary movements on auditory-haptic and haptic-haptic temporal order judgments. *Acta Psychologica*, *141*, 140–148. <http://doi.org/10.1016/j.actpsy.2012.07.010>
- Fujisaki, W., & Nishida, S. (2009). Audio-tactile superiority over visuo-tactile and audio-visual combinations in the temporal resolution of synchrony perception. *Experimental Brain Research*, *198*, 245–259. <http://doi.org/10.1007/s00221-009-1870-x>
- Fujisaki, W., Shimojo, S., Kashino, M., & Nishida, S. (2004). Recalibration of audiovisual simultaneity. *Nature Neuroscience*, *7*(7), 773–778. <http://doi.org/10.1167/3.9.34>
- Gan, L., Huang, Y., Zhou, L., Qian, C., & Wu, X. (2015). Synchronization to a bouncing ball with a realistic motion trajectory. *Scientific Reports*, *5*(1), 11974. <http://doi.org/10.1038/srep11974>
- Gates, D. H., & Dingwell, J. B. (2009). Comparison of different state space definitions for local dynamic stability analyses. *Journal of Biomechanics*, *42*(9), 1345–1349. <http://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2009.03.015>
- Ghazanfar, A., & Schroeder, C. E. (2006). Is neocortex essentially multisensory? *Trends in Cognitive Sciences*, *10*(6), 278–285. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2006.04.008>
- Giard, M. H., & Peronnet, F. (1999). Auditory-Visual Integration during Multimodal Object Recognition in Humans: A Behavioral and Electrophysiological Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *11*(5), 473–490. <http://doi.org/10.1162/089892999563544>
- Gibson, J. (1986). *The ecological approach to visual perception*. (Taylor & Francis Group, Ed.) (Psychology). New York.
- Giraud, A. L., Kleinschmidt, A., Poeppel, D., Lund, T. E., Frackowiak, R. S. J., & Laufs, H. (2007). Endogenous Cortical Rhythms Determine Cerebral Specialization for Speech Perception

- and Production. *Neuron*, 56(6), 1127–1134.  
<http://doi.org/10.1016/j.neuron.2007.09.038>
- Glass, L. (2001). Rhythmic processes in physiology. *Nature*, 410(6825), 277–284.
- Grahn, J. A. (2012). See what I hear? Beat perception in auditory and visual rhythms. *Experimental Brain Research*, 220(1), 51–61. <http://doi.org/10.1007/s00221-012-3114-8>
- Grahn, J. A., & Brett, M. (2007). Rhythm and Beat Perception in Motor Areas of the Brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19(5), 893–906.  
<http://doi.org/doi/10.1162/jocn.1996.8.1.29>
- Hairston, W., Laurienti, P., Mishra, G., Burdette, J., & Wallace, M. (2003). Multisensory enhancement of localization under conditions of induced myopia. *Experimental Brain Research*, 152, 404–408.
- Haken, H. (1988). *Information and self-organization: A macroscopic approach to complex systems*. (Springer).
- Haken, H., Kelso, J. A. S., & Bunz, H. (1985). A theoretical model of phase transitions in human hand movements. *Biological Cybernetics*, 51, 347–356.  
<http://doi.org/10.1007/BF00336922>
- Hanson, J. V. M., Heron, J., & Whitaker, D. (2008). Recalibration of perceived time across sensory modalities. *Experimental Brain Research*, 185(2), 347–352.  
<http://doi.org/10.1007/s00221-008-1282-3>
- Harrar, V., & Harris, L. R. (2005). Simultaneity constancy: detecting events with touch and vision. *Experimental Brain Research*, 166(3–4), 465–473.  
<http://doi.org/10.1007/s00221-005-2386-7>
- Harrar, V., & Harris, L. R. (2008). The effect of exposure to asynchronous audio, visual, and tactile stimulus combinations on the perception of simultaneity. *Experimental Brain Research*, 186(4), 517–524. <http://doi.org/10.1007/s00221-007-1253-0>
- Harris, L., Harrar, V., Jaekl, P., & Kopinska, A. (2009). Mechanisms of simultaneity constancy. In R. Nijhawan & B. Khurana (Eds.), *Space and Time in Perception and Action* (pp. 232–253). Cambridge: Cambridge University Press.
- Hershenson, M. (1962). Reaction time as a measure of intersensory facilitation. *Journal of Experimental Psychology*, 63(3), 289.
- Hirsh, I., & Sherrick, C. (1961). Perceived order in different sense modalities. *Journal of*

- Experimental Psychology*, 62(5), 423–432.
- Hove, M. J., Fairhurst, M. T., Kotz, S. A., & Keller, P. E. (2013). Synchronizing with auditory and visual rhythms: An fMRI assessment of modality differences and modality appropriateness. *NeuroImage*, 67, 313–321.  
<http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2012.11.032>
- Howard, I. S., Ingram, J. N., Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2009). Statistics of natural movements are reflected in motor errors. *Journal of Neurophysiology*, 102(3), 1902–1910. <http://doi.org/10.1152/jn.00013.2009>
- Hoyt, D. F., & Taylor, R. (1981). Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature*, 292, 239–240.
- Huang, J., Gamble, D., Sarnlertsophon, K., Wang, X., & Hsiao, S. (2012). Integration of auditory and tactile inputs in musical meter perception. *PLoS ONE*, 7(10), 1–11.  
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0048496>
- Hughes, H. C., Reuter-Lorenz, P. a, Nozawa, G., & Fendrich, R. (1994). Visual-auditory interactions in sensorimotor processing: saccades versus manual responses. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 20(1), 131–153.  
<http://doi.org/10.1037/0096-1523.20.1.131>
- Iversen, J. R., Patel, A. D., Nicodemus, B., & Emmorey, K. (2015). Synchronization to auditory and visual rhythms in hearing and deaf individuals. *Cognition*, 134, 232–244.  
<http://doi.org/10.1016/j.cognition.2014.10.018>
- Ivkovic, V., Fisher, S., & Paloski, W. H. (2016). Smartphone-based tactile cueing improves motor performance in Parkinson's disease. *Parkinsonism and Related Disorders*, 22, 42–47. <http://doi.org/10.1016/j.parkreldis.2015.11.006>
- Johansson, R., & Vallbo, A. (1979). Tactile sensibility in the human hand: relative and absolute densities of four types of mechanoreceptive units in glabrous skin. *The Journal of Physiology*, 286, 283–300.
- Johansson, R., & Vallbo, A. (1983). Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand. *Trends in Neurosciences*, 6, 27–32. [http://doi.org/10.1016/0166-2236\(83\)90011-5](http://doi.org/10.1016/0166-2236(83)90011-5)
- Jones, M., & Dzhafarov, E. N. (2014). Unfalsifiability and mutual translatability of major modelingschemes for choice reaction time. *Psychological Review*, 121(1), 1–32.
- Kang, H. G., & Dingwell, J. B. (2009). Dynamics and stability of muscle activations during walking in healthy young and older adults. *Journal of Biomechanics*, 42(14), 2231–2237.

- <http://doi.org/10.1016/j.jbiomech.2009.06.038>
- Kato, M., & Konishi, Y. (2006). Auditory dominance in the error correction process: A synchronized tapping study. *Brain Research, 1084*(1), 115–122.  
<http://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.02.019>
- Kayser, C., Petkov, C. I., Augath, M., & Logothetis, N. K. (2005). Integration of touch and sound in auditory cortex. *Neuron, 48*(2), 373–384.  
<http://doi.org/10.1016/j.neuron.2005.09.018>
- Kelso, J. A. S. (1984). Phase transitions and critical behavior in human bimanual coordination. *American Journal of Physiology, 15*, 1000–1004.
- Kelso, J. A. S. (1995). *Dynamic patterns: the self-organization of brain and behavior*. Cambridge: MIT Press.
- Kelso, J. A. S., Delcolle, J. D., & Schönner, G. (1990). Action-perception as a pattern formation process. In M. Jeannerod (Ed.), *Attention and performance XIII* (pp. 139–169). Erlbaum, Hillsdale.
- Kelso, J. a, Fink, P. W., DeLaplain, C. R., & Carson, R. G. (2001). Haptic information stabilizes and destabilizes coordination dynamics. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society, 268*(1472), 1207–1213. <http://doi.org/10.1098/rspb.2001.1620>
- Kelso, J. a S., Fink, P. W., DeLaplain, C. R., & Carson, R. G. (2001). Haptic information stabilizes and destabilizes coordination dynamics. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society, 268*(1472), 1207–1213. <http://doi.org/10.1098/rspb.2001.1620>
- Kim, S. J., Kwak, E. E., Park, E. S., & Cho, S.-R. (2012). Differential effects of rhythmic auditory stimulation and neurodevelopmental treatment/Bobath on gait patterns in adults with cerebral palsy: a randomized controlled trial. *Clinical Rehabilitation, 26*(10), 904–914.  
<http://doi.org/10.1177/0269215511434648>
- King, A. J., & Palmer, A. R. (1985). Integration of visual and auditory information in bimodal neurones in the guinea-pig superior colliculus. *Experimental Brain Research, 60*(3), 492–500. <http://doi.org/10.1007/BF00236934>
- Kitagawa, N., & Spence, C. (2006). Audiotactile multisensory interactions in human information processing. *Japanese Psychological Research, 48*(3), 158–173.  
<http://doi.org/10.1111/j.1468-5884.2006.00317.x>
- Kitagawa, N., Zampini, M., & Spence, C. (2005). Audiotactile interactions in near and far space. *Experimental Brain Research, 166*(3–4), 528–537.

- <http://doi.org/10.1007/s00221-005-2393-8>
- Kolers, P. A., & Brewster, J. M. (1985). Rhythms and responses. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 11(2), 150–167.  
<http://doi.org/10.1037/0096-1523.11.2.150>
- Kotz, S. A., & Gunter, T. C. (2015). Can rhythmic auditory cuing remediate language-related deficits in Parkinson's disease? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1337(1), 62–68. <http://doi.org/10.1111/nyas.12657>
- Lagarde, J., & Kelso, J. A. S. (2006). Binding of movement, sound and touch: multimodal coordination dynamics. *Experimental Brain Research*, 173(4), 673–688.  
<http://doi.org/10.1007/s00221-006-0410-1>
- Lagarde, J., Zelic, G., & Mottet, D. (2012). Segregated audio-tactile events destabilize the bimanual coordination of distinct rhythms. *Experimental Brain Research*, 219(3), 409–419. <http://doi.org/10.1007/s00221-012-3103-y>
- Lagarde, J., Zelic, G., & Mottet, D. (2012). Segregated audio – tactile events destabilize the bimanual coordination of distinct rhythms. <http://doi.org/10.1007/s00221-012-3103-y>
- Lakatos, P., Chen, C. M., O'Connell, M. N., Mills, A., & Schroeder, C. E. (2007). Neuronal Oscillations and Multisensory Interaction in Primary Auditory Cortex. *Neuron*, 53(2), 279–292. <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.12.011>
- Lange, K., & Röder, B. (2006). Orienting attention to points in time improves stimulus processing both within and across modalities. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(5), 715–729. <http://doi.org/10.1162/jocn.2006.18.5.715>
- Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Maldjian, J. a, & Wallace, M. T. (2006). Enhanced multisensory integration in older adults. *Neurobiology of Aging*, 27(8), 1155–63.  
<http://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2005.05.024>
- Leise, T., & Cohen, A. (2007). Nonlinear Oscillators at Our Fingertips. *American Mathematical Monthly*, 114(1), 14–28.
- Lestienne, R. (2001). Spike timing, synchronization and information processing on the sensory side of the central nervous system. *Progress in Neurobiology*, 65(6), 545–591.  
[http://doi.org/10.1016/S0301-0082\(01\)00019-3](http://doi.org/10.1016/S0301-0082(01)00019-3)
- Lim, I., van Wegen, E., de Goede, C., Deutekom, M., Nieuwboer, A., Willems, A., ... Kwakkel, G. (2005). Effects of external rhythmical cueing on gait in patients with Parkinson's disease : a systematic review. *Clinical Rehabilitation*, 19(19), 695–713.

- Lim, I., van Wegen, E., Jones, D., Rochester, L., Nieuwboer, A., Willems, A. M., ... Kwakkel, G. (2010). Does cueing training improve physical activity in patients with Parkinson's disease? *Neurorehabilitation & Neural Repair*, *24*(5), 469–477.  
<http://doi.org/http://dx.doi.org/10.1177/1545968309356294>
- Linares, D., Cos, I., & Roseboom, W. (2016). Adaptation for multisensory relative timing. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *8*, 35–41.  
<http://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.01.005>
- Lukas, S., Philipp, A. M., & Koch, I. (2014). Crossmodal attention switching: Auditory dominance in temporal discrimination tasks. *Acta Psychologica*, *153*, 139–146.  
<http://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.10.003>
- Macefield, G., Gandevia, S. C., & Burke, D. (1989). Conduction velocities of muscle and cutaneous afferents in the upper and lower limbs of human subjects. *Brain*, *112*(6), 1519–1532. <http://doi.org/10.1093/brain/112.6.1519>
- Mahoney, J. R., Li, P. C. C., Oh-Park, M., Verghese, J., & Holtzer, R. (2011). Multisensory integration across the senses in young and old adults. *Brain Research*, *1426*, 43–53.  
<http://doi.org/10.1016/j.brainres.2011.09.017>
- Malatesta, D., Simar, D., Dauvilliers, Y., Candau, R., Borrani, F., Prefaut, C., & Caillaud, C. (2003). Energy cost of walking and gait instability in healthy 65- and 80-yr-olds. *Journal of Applied Physiology*, *95*(6), 2248–2256.  
<http://doi.org/10.1152/jappphysiol.01106.2002>
- Mancini, M., King, L., Salarian, A., Holmstrom, L., McNames, J., & Horak, F. B. (2011). Mobility Lab to Assess Balance and Gait with Synchronized Body-worn Sensors. *Journal of Bioengineering & Biomedical Science, Suppl 1*, 7. <http://doi.org/10.4172/2155-9538.S1-007>
- Marchese, R., Diverio, M., Zucchi, F., Lentino, C., & Abbruzzese, G. (2000). The role of sensory cues in the rehabilitation of parkinsonian patients: a comparison of two physical therapy protocols. *Movement Disorders*, *15*(5), 879–83. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11009194>
- Mégevand, P., Molholm, S., Nayak, A., & Foxe, J. J. (2013). Recalibration of the multisensory temporal window of integration results from changing task demands. *PloS One*, *8*(8), e71608. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0071608>
- Meredith, M. A., Nemitz, J., & Stein, B. (1987). Determinants of multisensory integration in

- superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *The Journal of Neuroscience*, 7(10), 3215–29. <http://doi.org/citeulike-article-id:409430>
- Meredith, M. A., & Stein, B. (1986). Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*, 56(3), 640–662. <http://doi.org/citeulike-article-id:844215>
- Meredith, M. A., & Stein, B. E. (1996). Spatial determinants of multisensory integration in cat superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*, 75(5), 1843–1857.
- Miller, J. (1982). Divided attention: Evidence for coactivation with redundant signals. *Cognitive Psychology*, 14(2), 274–279.
- Miller, J., & Schwarz, W. (2006). Dissociations between reaction times and temporal order judgments: a diffusion model approach. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 32(2), 394–412. <http://doi.org/10.1037/0096-1523.32.2.394>
- Morris, M., Huxham, F., McGinley, J., & Iansek, R. (2001). Gait disorders and gait rehabilitation in Parkinson's disease. *Advance Neurology*, 87, 347–361.
- Morrone, M. C., Ross, J., & Burr, D. (2005). Saccadic eye movements cause compression of time as well as space. *Nat Neurosci*, 8(7), 950–954. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1038/nn1488>
- Mozolic, J., Hugenschmidt, C., Peiffer, A., & Laurienti, P. (2012). Chapter 20 Multisensory Integration and Aging. In M. Murray & M. Wallace (Eds.), *The Neural Bases of Multisensory Processes* (Boca Raton).
- Müller, K., Aschersleben, G., Schmitz, F., Schnitzler, A., Freund, H.-J., Prinz, W., & Freund, A. S. H. (2008). Inter- versus intramodal integration in sensorimotor synchronization: a combined behavioral and magnetoencephalographic study. *Experimental Brain Research*, 185(2), 309–18. <http://doi.org/10.1007/s00221-007-1155-1>
- Murray, M. M., Molholm, S., Michel, C. M., Heslenfeld, D. J., Ritter, W., Javitt, D. C., ... Foxe, J. J. (2005). Grabbing your ear: Rapid auditory-somatosensory multisensory interactions in low-level sensory cortices are not constrained by stimulus alignment. *Cerebral Cortex*, 15(7), 963–974. <http://doi.org/10.1093/cercor/bhh197>
- Murray, M., Molholm, S., Michel, C., Heslenfeld, D., Ritter, W., Javitt, D., ... Foxe, J. (2005). Grabbing your ear: Rapid auditory-somatosensory multisensory interactions in low-level sensory cortices are not constrained by stimulus alignment. *Cerebral Cortex*, 15(7), 963–



974. <http://doi.org/10.1093/cercor/bhh197>
- Nangini, C., Ross, B., Tam, F., & Graham, S. J. (2006). Magnetoencephalographic study of vibrotactile evoked transient and steady-state responses in human somatosensory cortex. *NeuroImage*, *33*(1), 252–262. <http://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.05.045>
- Navarra, J., Soto-Faraco, S., & Spence, C. (2007). Adaptation to audiotactile asynchrony. *Neuroscience Letters*, *413*(1), 72–76. <http://doi.org/10.1016/j.neulet.2006.11.027>
- Navarra, J., Soto-Faraco, S., & Spence, C. (2014). Discriminating speech rhythms in audition, vision, and touch. *Acta Psychologica*, *151*, 197–205. <http://doi.org/10.1016/j.actpsy.2014.05.021>
- Navarra, J., Vatakis, A., Zampini, M., Soto-Faraco, S., Humphreys, W., & Spence, C. (2005). Exposure to asynchronous audiovisual speech extends the temporal window for audiovisual integration. *Cognitive Brain Research*, *25*(2), 499–507. <http://doi.org/10.1016/j.cogbrainres.2005.07.009>
- Nicolas, S. (1997). On the speed of different senses and nerve transmission by Hirsch (1862). *Psychological Research*, *59*(4), 261–8. <http://doi.org/10.1007/BF00439303>
- Nieuwboer, A., Kwakkel, G., Rochester, L., Jones, D., van Wegen, E., Willems, A. M., ... Lim, I. (2007). Cueing training in the home improves gait-related mobility in Parkinson's disease: the RESCUE trial. *Journal Of Neurology, Neurosurgery, And Psychiatry*, *78*(2), 134–140. <http://doi.org/10.1136/jnnp.200X.097923>
- Occelli, V., Spence, C., & Zampini, M. (2008). Audiotactile temporal order judgments in sighted and blind individuals. *Neuropsychologia*, *46*, 2845–2850. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.05.023>
- Occelli, V., Spence, C., & Zampini, M. (2011). Audiotactile interactions in temporal perception. *Psychonomic Bulletin & Review*, *18*(3), 429–454. <http://doi.org/10.3758/s13423-011-0070-4>
- Osedelets, V. (1968). R<sub>C</sub>A multiplicative ergodic theorem. Lyapunov characteristic numbers for dynamical systems. *Transactions of the Moscow Mathematical Society*, *19*, 197–231.
- Otto, T. U., Dassy, B., & Mamassian, P. (2013). Principles of multisensory behavior. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *33*(17), 7463–74. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4678-12.2013>
- Paillard, J. (1949). Quelques données psychophysiologiques relatives au déclenchement de la commande motrice [Some psychophysiological data relating to the triggering of motor



- commands]. *L'Année Psychologique*, 48, 28–47.
- Parise, C., & Ernst, M. (2016). Correlation detection as a general mechanism for multisensory integration. *Nature Communications*, 7. <http://doi.org/doi:10.1038/ncomms11543>
- Patel, A. D., Iversen, J. R., Chen, Y., & Repp, B. (2005). The Influence of Metricity and Modality on Synchronization with a Beat. *Experimental Brain Research*, 163, 226–238. [http://doi.org/10.1016/0022-460X\(90\)90652-G](http://doi.org/10.1016/0022-460X(90)90652-G)
- Phillips-Silver, J., & Trainor, L. J. (2005). Feeling the Beat: Movement Influences Infant Rhythm Perception. *Science (New York, N.Y.)*, 308(5727), 1430. <http://doi.org/10.1126/science.1110922>
- Phillips-Silver, J., & Trainor, L. J. (2007). Hearing what the body feels: Auditory encoding of rhythmic movement. *Cognition*, 105(3), 533–546. <http://doi.org/10.1016/j.cognition.2006.11.006>
- Powers, A. R., Hillock, A. R., & Wallace, M. T. (2009). Perceptual Training Narrows the Temporal Window of Multisensory Binding. *Journal of Neuroscience*, 29(39), 12265–12274. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3501-09.2009>
- Purves, D., Augustine, G., Fitzpatrick, D., Katz, L., Lamantia, S., & McNamara, J. (1997). *Neuroscience* (Sinauer As). Sunderland, MA.
- Raab, D. (1962). Statistical facilitation of simple reaction time. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, 43, 574–590. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- R core Team. (2013). R: A language and environment for statistical computing. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Repp, B. H. (2005). Sensorimotor synchronization: a review of the tapping literature. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12(6), 969–992. <http://doi.org/10.3758/BF03206433>
- Repp, B. H., & Penel, A. (2002). Auditory dominance in temporal processing: new evidence from synchronization with simultaneous visual and auditory sequences. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 28(5), 1085–1099. <http://doi.org/10.1037/0096-1523.28.5.1085>
- Repp, B. H., & Penel, A. (2004). Rhythmic movement is attracted more strongly to auditory than to visual rhythms. *Psychological Research*, 68, 252–270. <http://doi.org/10.1007/s00426-003-0143-8>
- Repp, B. H., & Su, Y.-H. (2013). Sensorimotor synchronization: a review of recent research (2006–2012). *Psychonomic Bulletin & Review*, 20(3), 403–52.

<http://doi.org/10.3758/s13423-012-0371-2>

- Rochester, L., Burn, D. J., Woods, G., Godwin, J., & Nieuwboer, A. (2009). Does auditory rhythmical cueing improve Gait in people with Parkinson's disease and cognitive impairment? A feasibility study. *Movement Disorders, 24*(6), 839–845.  
<http://doi.org/10.1002/mds.22400>
- Ronsse, R., Miall, R. C., & Swinnen, S. P. (2009). Multisensory Integration in Dynamical Behaviors: Maximum Likelihood Estimation across Bimanual Skill Learning. *Journal of Neuroscience, 29*(26), 8419–8428. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5734-08.2009>
- Rosenstein, M. T., Collins, J. J., & De Luca, C. J. (1993). A practical method for calculating largest Lyapunov exponents from small data sets. *Physica D, 65*(617), 117.
- Rouger, J., Lagleyre, S., Fraysse, B., Deneve, S., Deguine, O., & Barone, P. (2007). Evidence that cochlear-implanted deaf patients are better multisensory integrators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104*(17), 7295–300. <http://doi.org/10.1073/pnas.0609419104>
- Rowland, B. A., Quessy, S., Stanford, T. R., & Stein, B. E. (2007). Multisensory Integration Shortens Physiological Response Latencies. *Journal of Neuroscience, 27*(22), 5879–5884. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4986-06.2007>
- Roy, C., Dalla Bella, S., & Lagarde, J. (2017). To bridge or not to bridge the multisensory time gap: bimanual coordination to sound and touch with temporal lags. *Experimental Brain Research, 235*(1), 135–151. <http://doi.org/10.1007/s00221-016-4776-4>
- Schöner, G., Haken, H., & Kelso, J. (1986). A stochastic theory of phase transitions in human hand movement. *Biological Cybernetics, 53*(4), 247–257.  
<http://doi.org/10.1007/BF00336995>
- Schöner, G., & Kelso, J. (1988a). A Synergetic Theory of Environmentally-Specified and Learned Patterns of Movement Coordination II. Component Oscillator Dynamics. *Biological Cybernetics, 58*, 81–89.
- Schöner, G., & Kelso, J. A. S. (1988b). A synergic Theory of Environmentally-Specified and Learned Patterns of Movement Coordination I. Relative Phase Dynamics. *Biological Cybernetics, 58*, 71–80.
- Schöner, G., Zanone, P., & Kelso, J. (1992). Learning as Change of Coordination Dynamics: Theory and Experiment. *Journal of Motor Behavior, 24*(1), 29–48.
- Schroeder, C. E., Lakatos, P., Kajikawa, Y., Partan, S., & Puce, A. (2008). Neural oscillations

- and visual amplification of speech. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(3), 106–113.  
<http://doi.org/10.1016/j.tics.2008.01.002>. Neuronal
- Sejdić, E., Fu, Y., Pak, A., Fairley, J. A., & Chau, T. (2012). The Effects of Rhythmic Sensory Cues on the Temporal Dynamics of Human Gait. *PLoS ONE*, 7(8).  
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0043104>
- Serino, A., Farnè, A., Rinaldesi, M. L., Haggard, P., & Làdavas, E. (2007). Can vision of the body ameliorate impaired somatosensory function? *Neuropsychologia*, 45(5), 1101–1107. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.09.013>
- Shams, L., Kamitani, Y., & Shimojo, S. (2000). What You See Is What You Hear. *Nature*, 408(December), 788. <http://doi.org/10.1038/35048669>
- Shams, L., & Seitz, A. R. (2008). Benefits of multisensory learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(11), 411–417. <http://doi.org/10.1016/j.tics.2008.07.006>
- Shergill, S. S., Bays, P. M., Frith, C. D., & Wolpert, D. M. (2003). Two Eyes for an Eye: The Neuroscience of Force Escalation. *Science*, 301(5630), 187–187.  
<http://doi.org/10.1126/science.1085327>
- Singer, J. D., & Willet, J. B. (2003). *Applied Longitudinal Data Analysis: Modeling Change and Event Occurrence*. Oxford University Press.
- Soto-Faraco, S., & Deco, G. (2009). Multisensory contributions to the perception of vibrotactile events. *Behavioural Brain Research*, 196(2), 145–154.  
<http://doi.org/10.1016/j.bbr.2008.09.018>
- Sowiński, J., & Dalla Bella, S. (2013). Poor synchronization to the beat may result from deficient auditory-motor mapping. *Neuropsychologia*, 51(10), 1952–1963.  
<http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2013.06.027>
- Spaulding, S. J., Barber, B., Colby, M., Cormack, B., Mick, T., & Jenkins, M. E. (2013). Cueing and Gait Improvement Among People With Parkinson's Disease: A Meta-Analysis. *Archives of Physical Medicine and Rehabilitation*, 94(3), 562–570.  
<http://doi.org/10.1016/j.apmr.2012.10.026>
- Spence, C., & Parise, C. (2010). Prior-entry: A review. *Consciousness and Cognition*, 19(1), 364–379. <http://doi.org/10.1016/j.concog.2009.12.001>
- Spence, C., Shore, D. I., & Klein, R. (2001). Multisensory Prior ENtry. *Journal of Experimental Psychology*, 130(4), 799–832.
- Spence, C., & Squire, S. (2003). Multisensory Integration: Maintaining the Perception of

- Synchrony. *Current Biology*, 13(13), 519–521. [http://doi.org/10.1016/S0960-9822\(03\)00445-7](http://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00445-7)
- Sperdin, H. F., Cappe, C., & Murray, M. M. (2010). The behavioral relevance of multisensory neural response interactions. *Frontiers in Neuroscience*, 4(MAY), 9–18. <http://doi.org/10.3389/neuro.01.009.2010>
- Stein, B. E., & Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. MIT Press.
- Stein, B. E., & Stanford, T. R. (2008). Multisensory integration: current issues from the perspective of the single neuron. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(4), 255–66. <http://doi.org/10.1038/nrn2331>
- Stein, B. E., Stanford, T. R., Ramachandran, R., Perrault Jr, T. J., & Rowland, B. A. (2009). Challenges in Quantifying Multisensory Integration: Alternative Criteria, Models, and Inverse Effectiveness. *Experimental Brain Research*, 198(2–3), 113–126. <http://doi.org/10.1007/s00221-009-1880-8>
- Stetson, C., Cui, X., Montague, P. R., & Eagleman, D. M. (2006). Motor-Sensory Recalibration Leads to an Illusory Reversal of Action and Sensation. *Neuron*, 51(5), 651–659. <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2006.08.006>
- Stevenson, R. A., Zemtsov, R. K., & Wallace, M. T. (2012). Individual Differences in the Multisensory Temporal Bonding Window Predict Susceptibility to Audiovisual Illusions. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 38(6), 1517–1529. <http://doi.org/10.1037/a0027339>. Individual
- Stone, J. V., Hunkin, N. M., Porrill, J., Wood, R., Keeler, V., Beanland, M., ... Porter, N. R. (2001). When is now ? Perception of simultaneity, (September 2000). <http://doi.org/10.1098/rspb.2000.1326>
- Sugita, Y., & Suzuki, Y. (2003). Implicit estimation of sound-arrival time. *Nature*, 421(February), 911.
- Suteerawattananon, M., Morris, G. S., Etnyre, B. R., Jankovic, J., & Protas, E. J. (2004). Effects of visual and auditory cues on gait in individuals with Parkinson's disease. *Journal of the Neurological Sciences*, 219(1–2), 63–69. <http://doi.org/10.1016/j.jns.2003.12.007>
- Swinnen, S. P. (2002). Intermanual Coordination: From Behavioural Principles To Neural-Network Interactions. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(5), 348–359. <http://doi.org/10.1038/nrn807>
- Tajadura-jiménez, A., Kitagawa, N., Väljamäe, A., Zampini, M., Murray, M. M., & Spence, C.

- (2009). Auditory-somatosensory multisensory interactions are spatially modulated by stimulated body surface and acoustic spectra. *Neuropsychologia*, *47*(1), 195–203. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2008.07.025>
- Tanner, J., Wilson, P., & Swets, J. (1954). A decision-making theory of visual detection. *Psychological Review*, *61*(6), 401–409.
- Teramoto, W., Nozoe, Y., & Sekiyama, K. (2013). Audiotactile interactions beyond the space and body parts around the head. *Experimental Brain Research*, *228*(4), 427–436. <http://doi.org/10.1007/s00221-013-3574-5>
- Terrier, P., & Dériaz, O. (2012). Persistent and anti-persistent pattern in stride-to-stride variability of treadmill walking: influence of rhythmic auditory cueing. *Human Movement Science*, *31*(6), 1585–97. <http://doi.org/10.1016/j.humov.2012.05.004>
- Thakur, B., Mukherjee, A., Sen, A., & Banerjee, A. (2016). A dynamical framework to relate perceptual variability with multisensory information processing. *Scientific Reports*, *6*, 1–13. <http://doi.org/10.1038/srep31280>
- Thaut, M. H., Leins, A. K., Rice, R. R., Argstatter, H., Kenyon, G. P., McIntosh, G. C., ... Fetter, M. (2007). Rhythmic Auditory Stimulation Improves Gait More Than NDT/Bobath Training in Near-Ambulatory Patients Early Poststroke: A Single-Blind, Randomized Trial. *Neurorehabilitation and Neural Repair*, *21*(5), 455–459. <http://doi.org/10.1177/1545968307300523>
- Thaut, M., McIntosh, G., & Rice, R. (1997). Rhythmic facilitation of gait training in hemiparetic stroke rehabilitation. *Journal of the Neurological Science*, *151*, 207–212. [http://doi.org/10.1016/s0022-510x\(97\)00146-9](http://doi.org/10.1016/s0022-510x(97)00146-9)
- Tierney, A., & Kraus, N. (2013). The Ability to Move to a Beat Is Linked to the Consistency of Neural Responses to Sound. *Journal of Neuroscience*, *33*(38), 14981–14988. <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0612-13.2013>
- Todd, J. W. (1912). Reaction to multiple stimuli. *Archive of Psychology*, *25*, 1–65.
- Todorov, E., & Jordan, M. I. (2002). Optimal feedback control as theory of motor coordination. *Nature Neuroscience*, *5*, 1226–1235. <http://doi.org/10.1038/nn963>
- Turvey, M. T. (1990). Coordination. *American Psychologist*, *45*(8), 938–953. <http://doi.org/org/10.1037/0003-066X.45.8.938>
- Van der Burg, E., Orchard-Mills, E., & Alais, D. (2014). Rapid temporal recalibration is unique to audiovisual stimuli. *Experimental Brain Research*, *233*(1), 53–59.

- <http://doi.org/10.1007/s00221-014-4085-8>
- van Wegen, E., de Goede, C., Lim, I., Rietberg, M., Nieuwboer, A., Willems, A., ... Kwakkel, G. (2006). The effect of rhythmic somatosensory cueing on gait in patients with Parkinson's disease. *Journal of the Neurological Sciences*, 248(1–2), 210–214. <http://doi.org/10.1016/j.jns.2006.05.034>
- Varlet, M., Marin, L., Issartel, J., Schmidt, R. C., & Bardy, B. G. (2012). Continuity of Visual and Auditory Rhythms Influences Sensorimotor Coordination. *PLoS ONE*, 7(9), e44082. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0044082>
- Von Békésy, G. (1960). *Experiments in Hearing* (McGraw-Hill). New-York.
- Voss, M., Ingram, J. N., Haggard, P., & Wolpert, D. M. (2006). Sensorimotor attenuation by central motor command signals in the absence of movement. *Nature Neuroscience*, 9(1), 26–27. <http://doi.org/10.1038/nn1592>
- Vroomen, J., & Keetels, M. (2010). Perception of intersensory synchrony: A tutorial review. *Attention, Perception & Psychophysics*, 72(4), 871–884. <http://doi.org/10.3758/APP.72.4.871>
- Weinstein, S. (1968). Intensive and extensive aspects of tactile sensitivity as a function of body part, sex and laterality. In D. Kenshal (Ed.), *The skin senses*. Springfield, IL : Thomas.
- Welch, R. B., & Warren, D. H. (1980). Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psychological Bulletin*, 88(3), 638–667. <http://doi.org/10.1037/0033-2909.88.3.638>
- Welch, R. B., & Warren, D. H. (1986). Intersensory interactions. In K. R. Boff, L. Kauffman, & T. J. P (Eds.), *Handbook of Perception and Human Performance. Volume 1 : Sensory processes and perception*. New York: John Wiley.
- Williams, S. R., Shenasa, J., & Chapman, C. E. (2002). Time course and magnitude of movement-related gating of tactile detection in humans. I. Importance of stimulus location. *Journal of Neurophysiology*, 84, 1968–1979. <http://doi.org/10.1152/jn.00527.2001>
- Wilson, C., Reed, C., & Braida, L. (2010). Integration of auditory and vibrotactile stimuli: Effects of frequency. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 127(5), 3044. <http://doi.org/10.1121/1.3365318>
- Wilson, E. C., Reed, C. M., & Braida, L. D. (2009). Integration of auditory and vibrotactile



- stimuli: effects of phase and stimulus-onset asynchrony. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 126(4), 1960–1974.
- Wilson, E. C., Reed, C. M., & Braida, L. D. (2010). Integration of auditory and vibrotactile stimuli: Effects of frequency. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 127(5), 3044. <http://doi.org/10.1121/1.3365318>
- Wilson, E. C., Reed, C. M., & Braida, L. D. (2010). Integration of auditory and vibrotactile stimuli: Effects of frequency. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 127(5), 3044. <http://doi.org/10.1121/1.3365318>
- Wing, A. M., Dumas, M., & Welchman, A. E. (2010). Combining multisensory temporal information for movement synchronisation. *Experimental Brain Research*, 200, 277–282. <http://doi.org/10.1007/s00221-009-2134-5>
- Wittwer, J. E., Webster, K. E., & Hill, K. (2013). Music and metronome cues produce different effects on gait spatiotemporal measures but not gait variability in healthy older adults. *Gait & Posture*, 37(2), 219–22. <http://doi.org/10.1016/j.gaitpost.2012.07.006>
- Wright, R. L., & Elliott, M. T. (2014). Stepping to phase-perturbed metronome cues: multisensory advantage in movement synchrony but not correction. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8(September), 1–7. <http://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00724>
- Zamm, A., Wellman, C., & Palmer, C. (2016). Endogenous Rhythms Influence Interpersonal Synchrony. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 42(5), 611–616. <http://doi.org/10.1037/xhp0000201>
- Zampini, M., Brown, T., Shore, D. I., Maravita, A., Röder, B., Spence, C., ... Spence, C. (2005). Audiotactile temporal order judgments. *Acta Psychologica*, 118, 277–291. <http://doi.org/10.1016/j.actpsy.2004.10.017>
- Zampini, M., Shore, D. I., & Spence, C. (2003). Audiovisual temporal order judgments. *Experimental Brain Research*, 152(2), 198–210. <http://doi.org/10.1007/s00221-003-1536-z>
- Zampini, M., Torresan, D., Spence, C., & Murray, M. M. (2007). Auditory-somatosensory multisensory interactions in front and rear space. *Neuropsychologia*, 45(8), 1869–1877. <http://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2006.12.004>
- Zanone, P.-G. G., Monno, A., Temprado, J., & Laurent, M. (2001). Shared dynamics of attentional cost and pattern stability. *Human Movement Science*, 20(6), 765–789. [http://doi.org/10.1016/S0167-9457\(01\)00055-0](http://doi.org/10.1016/S0167-9457(01)00055-0)

- Zatorre, R. J., Chen, J. L., & Penhune, V. B. (2007). When the brain plays music: auditory-motor interactions in music perception and production. *Nature Reviews. Neuroscience*, 8(7), 547–558. <http://doi.org/10.1038/nrn2152>
- Zelic, G., Mottet, D., & Lagarde, J. (2012). Behavioral Impact of Unisensory and Multisensory Audio-Tactile Events: Pros and Cons for Interlimb Coordination in Juggling. *PLoS ONE*, 7(2), e32308. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0032308>
- Zelic, G., Mottet, D., & Lagarde, J. (2016). Perceptuo-motor compatibility governs multisensory integration in bimanual coordination dynamics. *Experimental Brain Research*, 234(2), 463–474. <http://doi.org/10.1007/s00221-015-4476-5>





## Résumé

### Effet de la stimulation rythmique audio-tactile sur les mouvements de coordination

Notre capacité à intégrer des informations venant de nos différents sens est fondamentale pour produire et réguler les mouvements de notre corps. L'objectif général de cette thèse est d'étudier les effets des déterminants de l'intégration multisensorielle sur nos comportements sensorimoteurs rythmiques. Les effets de l'intégration multisensorielle sur ce type de comportements sont peu connus car peu étudiés. Ces comportements caractérisent pourtant la majorité de nos activités quotidiennes comme marcher, écrire ou encore lors de la pratique d'activités sportives. Jusqu'à présent les processus multisensoriels ont été étudiés principalement dans le cadre de nos capacités de discrimination et de détection, révélant notamment la nécessaire synchronie temporelle entre les modalités pour leur intégration. Les conséquences de cette cohérence temporelle et des mécanismes associés n'ont jamais été testées sur les comportements sensorimoteurs rythmiques. Nous chercherons donc à généraliser leurs effets sur ces comportements. Par ailleurs, la littérature rapporte que les caractéristiques du mouvement modifient le traitement des informations sensorielles et semblent également influencer l'intégration multisensorielle. Nous testerons ainsi l'effet des caractéristiques de stabilité du système sensorimoteur, i.e. stabilité intrinsèque de la marche, sur l'intégration multisensorielle.

Les deux contributions de cette thèse sont les suivantes : (1) Les comportements rythmiques obéissent aux mêmes principes que les comportements de discrimination temporelle ou de détection. Nos résultats généralisent les effets de cohérence temporelle et montrent pour la première fois l'effet de bénéfice multisensoriel sur la marche. (2) Nous formulons une hypothèse novatrice de compensation sensorimotrice, qui souligne l'utilisation adaptée des informations multisensorielles par le système sensorimoteur. Ce dernier compense la diminution de stabilité intrinsèque de la marche par une plus grande et/ou meilleure utilisation des informations externes audio-tactiles.

Mots clés : Stimulation rythmique, audio-tactile, mouvement de coordination, synchronie temporelle

## Abstract

### Effect of audio-tactile rhythmic stimulation on the coordination of movements

Our ability to merge information coming from several senses is crucial to produce and regulate our body movements. The main objective of this thesis is to study the effects of multisensory integration factors on our sensorimotor rhythmic behaviours. The multisensory integration effects on these behaviours are not well understood, being seldom studied. However, those behaviours characterize most of our daily activities such as walking, writing or doing sports. So far, multisensory processes have essentially been studied with regard to our discrimination and detection skills, highlighting the necessity of a temporal synchrony between senses for their integration. The consequences of this temporal coherence and the associated mechanisms have never been tested on sensorimotor rhythmic behaviours. Thus, we will extend their effects to these behaviours. Besides, literature shows that the movements' features modify the processing of sensory information and can influence multisensory integration. We will test the effects of the stability of the sensorimotor system, i.e. intrinsic stability of gait, on the multisensory integration.

The two main contributions of the thesis are the following ones: (1) Rhythmic behaviours obey the same principles as temporal discrimination and detection behaviours. Our results generalize the effects of temporal coherence and show for the first time a multisensory benefit on gait. (2) We suggest a novel sensorimotor compensatory assumption, highlighting the adaptive use of multisensory information by the sensorimotor system, which compensates the decrease of the intrinsic stability of the gait with a larger and/or better use of external audio-tactile information.

Keywords: rhythmic stimulation, audio-tactile, coordination movements, temporal synchrony