2m11-3534-8

Université de Montréal

Propriétés spatiales des neurones auditifs du collicule supérieur dans un environnement bruyant

par
Alex Martin

Département de Psychologie
Falculté des arts et sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès Sciences (M.Sc.)
en psychologie

Mars, 2007

Faculté des études supérieures
Grade conféré
à compter du
Université de Montréal

© Alex Martin, 2007

BF
22
U54
2007
v.034

Université de Montréal

Direction des bibliothèques

AVIS

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

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

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

NOTICE

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

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

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

Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Propriétés spatiales des neurones auditifs du collicule supérieur dans un environnement bruyant

présenté par

Alex Martin

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Dr Franco Lepore, président-rapporteur

Dr Jean-Paul Guillemot, directeur de recherche

Dr Hugo Théoret, membre du jury

Faculté des études supérieures
Grade conféré
à compter du
2007 OCT 24
Université de Montréal

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS

Plusieurs études chez l'humain montrent que la localisation d'un son est possible même s'il est de même intensité que les bruits ambiants. D'autre part, les neurones auditifs du collicule supérieur (CS) 1- sont essentiels à l'analyse de la scène auditive, 2- possèdent des champs récepteurs sensibles à la position d'une source sonore et 3- forment une représentation topographique de l'espace auditif.

Le but de cette étude est d'évaluer l'effet d'un bruit de fond sur la sensibilité spatiale en azimut des neurones auditifs du CS.

Les enregistrements extra-cellulaires sont effectués dans les couches profondes du CS de rats Long Evans adultes et anesthésiés. Les stimuli auditifs (sons purs et bruits) sont présentés en champ libre à différentes positions en azimut dans une chambre insonorisée et partiellement anéchoïque.

Les résultats de cette recherche montrent que la vaste majorité (93.5%) des neurones auditifs du CS possèdent un champ récepteur restreint en azimut et répondent préférentiellement à une position bien définie. De plus, les résultats montrent que ces neurones sélectifs à la position répondent seulement aux stimuli sonores provenant d'un espace en azimut restreint et montrent la même position préférentielle en dépit de la présence d'un bruit de fond. Par ailleurs, lorsqu'un son pur est présenté en présence d'un bruit de fond, 13% des neurones montrent une diminution significative de leur taux de réponse, 16% des neurones montrent une augmentation significative de leur taux de réponse alors que 71% des neurones ne modifient pas significativement leur taux de réponse.

Mots clés: audition, localisation sonore, champ récepteur spatial, analyse de la scène auditive, électrophysiologie animale, collicule supérieur.

RÉSUMÉ EN ANGLAIS

It has been demonstrated that human listeners maintain relatively accurate sound localization judgements in noisy environment suggesting that the neural mechanisms for sound localization are fairly resistant to masker sounds. Moreover, numerous studies have shown that neurons in the deep layers of the superior colliculus (SC) 1- are essential to the auditory scene analysis, 2- have well-defined auditory receptive fields (RFs) that code for specific positions in space and 3- are organized to form an auditory space map.

The aim of the present study is to evaluate the effect of background noise on the positional sensitivity of auditory neurons in the deep layers of the SC. Extracellular recordings were carried out in the deep layers of the SC of anaesthetized adult Long Evans rats. Pure tone stimuli were presented at different azimuthal positions in free field in a sound attenuated room with and without Gaussian background noise presence.

As shown previously, most auditory neurons (93.5%) of the SC have a restricted azimuthal RF and respond optimally to positions in the contralateral hemispace. When stimulated in a noisy environment, all these neurons remain sensitive to sound positions and only a few (10.5%) change their optimal position by more than 15 degrees. Furthermore, we found three different patterns of response when neurons are stimulated in presence of background noise: 13% of the neurons show a significant drop of their response, 16% of the neurons show a significant facilitation of their response as 71% of SC neurons does not modify their response.

Key words: audition, sound localization, spatial receptive field, extracellular recording, auditory scene analysis, superior colliculus.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS ..... **III**

RÉSUMÉ EN ANGLAIS ..... **V**

TABLE DES MATIÈRES ..... **VII**

LISTE DES FIGURES ..... **X**

LISTE DES ABRÉVIATIONS ..... **XIII**

REMERCIEMENTS ..... **XV**

CHAPITRE 1 CONTEXTE THÉORIQUE ET HYPOTHÈSES **1**

Perception auditive et bruit de fond 2

Les voies auditives ascendantes 10

Le complexe olivaire supérieur 11

Les noyaux du lemnnisque latéral 12

Le collicule inférieur 13

Le corps genouillé médian 15

Le cortex auditif 16

Le collicule supérieur 18

Activité spontanée des neurones auditifs 21

Types de réponse lors de la stimulation auditive 22

Sensibilité spectrale des neurones auditifs 23

Sensibilité des neurones auditifs à l'intensité sonore 24

Latence de la réponse des neurones auditifs 25

Représentation de l'espace auditif 26

Mécanismes neuronaux de l'audition en présence de bruit de fond 31

Perception de l'intensité des signaux sonores 31

Perception temporelle des signaux sonores 32

Perception de la localisation des signaux sonores 33

Hypothèses 35

CHAPITRE 2 ARTICLE:

SOUND SOURCE DIRECTION IN BACKGROUND NOISE IN THE SUPERIOR COLLICULUS OF THE RAT 40

CHAPITRE 3 DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION 88

Activité spontanée 89

Types de réponse 89

Courbes du taux de réponse en fonction de l'intensité 90

Réponse des neurones auditifs du CS aux sons purs 92

Le champ récepteur et la position préférentielle des neurones du CS 92

L'implication fonctionnelle des neurones auditifs du CS 95

L'influence du bruit de fond sur l'étendue spatiale des champs récepteurs 96

L'influence du bruit de fond sur la position préférentielle 97

L'influence du bruit de fond sur le taux de réponse 98

Mécanismes des modifications du taux de réponse 98

L'implication fonctionnelle dans un environnement bruyant 100

Conclusion 103

RÉFÉRENCES 104

LISTE DES FIGURES

Contexte théorique et hypothèses :

Figure 1
Principales voies auditives ascendantes du rat.

Figure 2
Histogrammes peri-stimulus de la réponse de trois neurones auditifs du collicule supérieur lors de la présentation de bruits gaussiens.

Figure 3
Courbes de réponse en fonction de l'intensité sonore de deux neurones auditifs du collicule supérieur.

Figure 4
Représentations polaires du taux de réponse de trois neurones du collicule supérieur lors de la présentation d'un bruit à différentes positions en azimut.

Article Background noise and sound source direction in the superior colliculus of the rat :

Figure 1
Peri-stimulus time histograms and rate-intensity functions of two auditory collicular cells when stimulated with gaussian noise.

Figure 2
Frequency tuning curves of three collicular cells and distribution of cell's auditory best frequencies in the deep layers of the superior colliculus.

Figure 3
Responses of three collicular cells to gaussian noise and pure tone.

Figure 4
Peri-stimulus time histograms and rate-intensity functions of two collicular cells when stimulated with their best frequency in presence of background noise.

Figure 5
Positional tuning polar plots of four neurons when stimulated at their respective best frequency at 5 or 10 dB SPL higher than their best frequency intensity threshold in the presence of background noise at different azimuthal positions.

Figure 6
Distribution of the positional selectivity index of neurons when stimulated at their best frequency and distribution of the azimuthal optimal position of axial and hemifield receptive fields.

Figure 7
Positional tuning polar plots of four neurons in a quiet (filled dots) and in a noisy environment (empty squares).

Figure 8
Relationship between the optimal position in a quiet and a noisy environment for axial and hemifield positional tuned neurons.

LISTE DES ABRÉVIATIONS

Contexte théorique, hypothèses, discussion générale et conclusion :

AI	Aire auditive primaire
AII	Aire auditive secondaire
dB	Décibel
CI	Collicule inférieur
CS	Collicule supérieur
DIT	Différence interaurale de temps
DII	Différence interaurale d'intensité
Hz	Hertz

Article Background noise and sound source direction in the superior colliculus of the rat :

EEG	Electroencephalogram
imp./s	Impulse/second
PSTH	Peri-stimulus time histogram
RF	Receptive field
SC	Superior colliculus
SPL	Sound pressure level

REMERCIEMENTS

Je voudrais, en tout premier lieu, remercier mon directeur de mémoire, Monsieur le Professeur Jean-Paul Guillemot, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et pour m'avoir guidé avec patience dans mes premiers pas en recherche. Je lui suis très reconnaissant pour sa disponibilité illimitée ainsi que pour sa sollicitude. Avec sa rigueur et son perfectionnisme légendaires, il a su aller chercher le meilleur en moi et me donner une formation qui dépasse largement le cadre de cette maîtrise. Mes remerciements vont aussi à Monsieur le Professeur Franco Lepore qui m'a fait bénéficier de son expertise; ses commentaires et ses conseils ont été judicieux et toujours fort appréciés.

Durant ces années d'études, j'ai eu la chance de côtoyer plusieurs personnes au laboratoire de neuropsychologie sensorielle et au CERNEC. Faute de pouvoir toutes les nommer, je remercie chacune d'elles qui, de près ou de loin, ont contribué à ce que mon séjour à l'Université de Montréal ait été aussi agréable. Parmi ces personnes, je m'en voudrais de ne pas mentionner tout particulièrement Monsieur Étienne Vachon-Presseau pour son support, sa complicité et son amitié qui, je l'espère, se poursuivra longtemps.

Je suis immensément reconnaissant de la souplesse, l'enthousiasme et le soutien de mon amie : Karine Philibert. Sa confiance sans borne, son sourire et sa seule présence ont toujours su me rassurer et me rendre heureux même dans les moments les plus durs. J'espère pouvoir un jour te remercier pour ton support constant et pour ta compréhension.

Finalement, rien de ça n'aurait pu se faire sans l'amour et la confiance inconditionnels de mes parents. Vous avez toujours été pour moi un excellent exemple de persévérance et d'excellence. Un grand merci aussi à mon frère et ma sœur simplement parce que vous êtes là.

CHAPITRE 1

CONTEXTE THÉORIQUE ET HYPOTHÈSES

Plusieurs études chez l'humain montrent que la localisation d'un son est possible même s'il est de même intensité que les bruits ambiants. D'autre part, les neurones auditifs des couches profondes du collicule supérieur (CS) possèdent des champs récepteurs sensibles à la position d'une source sonore et se regroupent pour former une représentation topographique de l'espace auditif. Cependant, en dépit de ces études, les substrats neuronaux de la localisation sonore en présence de bruit de fond restent essentiellement inconnus.

Le but de cette étude est d'évaluer l'effet d'un bruit de fond sur la sensibilité à la position d'une source sonore en azimut des neurones auditifs des couches profondes du CS.

PERCEPTION AUDITIVE ET BRUIT DE FOND

Le système auditif permet aux mammifères d'acquérir une multitude d'informations sur les objets sonores qui les entourent. En effet, l'environnement est très riche en informations auditives puisque la plupart des actions et mouvements génèrent des sons ou des bruits. Les stimuli sonores ainsi créés se propagent dans l'air et parviennent à nos oreilles qui les captent. Ceci permet au système auditif de détecter et de discriminer la présence d'une proie ou d'un prédateur ou encore d'un partenaire sexuel et ainsi contribuer à assurer la survie de l'individu et de l'espèce. De plus, le système auditif assure les communications vocales chez plusieurs espèces. Finalement, pour l'humain et peut-être même pour certains animaux, le système auditif permet d'explorer des émotions musicales et des percepts d'ordre esthétique.

Dans la plupart des situations naturelles d'écoute, un ensemble de sons et de bruits provenant de différentes sources sonores parvient simultanément et successivement aux oreilles. Cet ensemble de sons et de bruits constitue une scène auditive. Face à une scène auditive complexe, le système auditif parvient à isoler et à identifier les différentes sources sonores présentes dans l'environnement. Par exemple, lors d'un concert, les sons de plusieurs instruments et le bruit de la foule se chevauchent. Malgré cela, il est possible d'identifier les sons produits par la trompette, le violon et chacun des autres instruments de l'orchestre. Les mécanismes sous-jacents à l'analyse de la scène auditive sont multiples et complexes puisque les récepteurs du système auditif n'encodent pas les stimuli sonores en fonction de leur source. Le système nerveux auditif doit donc regrouper et associer les différents sons et bruits à chacune de leur source sonore respective.

L'analyse de la scène auditive par le système nerveux central fait appel à deux voies de traitement des informations. Le premier processus a pour but de regrouper et de séparer les entrées auditives en fonction de leur source sonore selon les principes de la Gestalt. Ces principes permettent d'expliquer le regroupement des sons provenant d'une même source sonore selon leurs similarités spectrales, spatiales, temporelles et d'intensités. À l'opposé, lorsque deux sons ont des propriétés spectrales, spatiales, temporelles et d'intensités différentes, ils sont traités comme provenant de deux sources sonores différentes. Ainsi, deux sources sonores sont d'autant plus faciles à distinguer lorsqu'elles diffèrent l'une de l'autre par leur fréquence fondamentale (Bregman, 1990), leurs propriétés temporelles (Koehnke et Besing, 1996) et leur position dans l'espace (Peissig et Kollmeier, 1997). Ce processus est considéré primaire parce qu'il est basé sur des mécanismes indépendants de l'apprentissage et de l'attention (Bregman, 1990). Les

fluctuations d'intensités, le déplacement des sources sonores ainsi que les particularités physiques de l'environnement influencent aussi le triage des sources sonores (Bregman, 1990; Koehnke et Besing, 1996).

Le second processus de l'analyse de la scène auditive fait appel à la mémoire, à l'attention et à des mécanismes sensoriels non-auditifs afin de regrouper et de séparer les entrées auditives en fonction de leur source sonore. En effet, la mémoire et les mécanismes attentionnels permettent, en utilisant les connaissances auditives précédemment acquises, de prédire les fluctuations physiques, temporelles et spatiales des sons et ainsi de faciliter la poursuite de sources sonores dans l'espace et le temps. D'autres systèmes sensoriels, plus particulièrement la vision, permettent de regrouper et de séparer les entrées auditives en fonction de leur source sonore en associant les stimuli non-auditifs à une source sonore (Bregman, 1990). Par exemple, Schwartz *et al.* (2004) montrent que la lecture labiale facilite la perception de la parole, en particulier en situation d'écoute en présence de bruit de fond.

Les stimuli auditifs (les sons et les bruits) de notre environnement sont en fait des vibrations de molécules d'air. Les différentes caractéristiques de ces vibrations déterminent les propriétés perceptuelles spécifiques de ces stimuli auditifs. L'amplitude de la vibration est perceptuellement interprétée comme étant l'intensité du stimulus auditif. Plus l'amplitude de la vibration est importante, plus le stimulus auditif est perçu comme intense. L'intensité sonore est exprimée en décibel (dB), une unité logarithmique relative décrivant le rapport de la puissance par unité de surface du son sur la puissance par unité de surface de référence. D'autre part, la fréquence de la vibration sonore donne la hauteur du stimulus auditif. Ainsi, une vibration de basse fréquence donne la sensation d'un son grave alors qu'une vibration de haute fréquence procure la sensation d'un son

aigu. L'unité de mesure de la fréquence de vibration, le Hertz (Hz), est défini comme étant le nombre de cycles de vibration par seconde. L'étendue des fréquences sonores perçues par l'humain se situe entre 20 et 20 000 Hz alors que le rat perçoit des fréquences sonores se situant entre 500 et 56 000 Hz (Heffner et Heffner, 1985).

Les sons de l'environnement sont rarement composés d'une seule fréquence pure. Ils sont généralement composés d'oscillations périodiques de plusieurs fréquences centrées autour d'une ou de plusieurs fréquences. À l'opposé, les bruits sont composés de différentes fréquences aléatoires sans aucune périodicité.

Les humains comme tous les autres mammifères sont constamment exposés aux bruits. Pourtant, bien qu'ils les ignorent, les bruits affectent plusieurs facettes de leur vie. Par exemple, une exposition persistante à des bruits accroît les risques de maladies cardiovasculaires en augmentant le rythme cardiaque, la pression sanguine et la sécrétion d'hormones de stress (Ising *et al.*, 1999; Babisch, 2003). Évidemment, les bruits affectent aussi le système auditif. L'exposition fréquente à des bruits intenses endommage les cellules ciliées ce qui peut occasionner soit un acouphène ou même une surdité complète (Liberman et Kiang, 1978; Heffner et Harrington, 2002; Eggermont et Roberts, 2004). De plus, Chang et Merzenich (2003) montrent que l'exposition à un bruit continu de large spectre à une intensité modérée (70 dB SPL) dès le début du développement du système auditif chez le rat (P12) retarde le développement et l'organisation neuronale normale des aires auditives. Cependant, cet effet dommageable sur le développement du rat élevé en présence d'un bruit continu peut être annihilé en le stimulant avec des sons structurés dans un milieu silencieux permettant ainsi un développement tardif des aires auditives. Ce développement tardif des aires auditives peut s'effectuer bien que la période critique normale (entre P12 et P30) soit dépassée,

elle peut même débuter aussi tardivement que P90. Ces résultats montrent qu'un environnement bruyant continu retarde le début et la fin de la période critique lors du développement du système nerveux auditif.

De plus, la perception auditive est affectée par la présence de bruit de fond chez l'humain (Hawkins et Stevens, 1950; Richards, 1977; Phillips, 1987) comme chez les animaux (chat: Costalupes, 1983; oscine: Klump et Langemann, 1995). En effet, un signal sonore de faible intensité est audible pour l'humain dans un environnement silencieux mais cesse de l'être dans une ambiance bruyante (Buser et Imbert, 1987). Le bruit de fond constitue ainsi un masque contrecarrant la perception d'un signal sonore. Un masque auditif est un stimulus auditif, un son ou un bruit, qui nuit à la perception d'un signal sonore. L'effet d'un masque sur la perception d'un signal sonore dépend des propriétés spatiales, temporelles et spectrales du masque et du signal sonore. En effet, un masque de son pur nuit davantage à la perception d'un signal sonore de son pur lorsque la fréquence du masque avoisine celle du signal sonore (Buser et Imbert, 1987). La diminution de sensibilité à un son pur en présence d'un masque contenant toutes les fréquences dépend aussi de la fréquence du son pur. Le seuil de détection d'un signal sonore de son pur en présence d'un masque contenant toute les fréquences chez l'humain est de 4 dB SPL plus élevé lorsque la fréquence du signal sonore augmente d'une octave (Buser et Imbert, 1987; Leibold et Werner, 2006). Aussi, un masque de large spectre diminue la sensibilité de l'humain à un signal sonore lorsque le signal sonore est présenté entre 30 ms avant et 120 ms après la présentation du masque (Buser et Imbert, 1987). De plus, certaines études psychophysiques chez l'humain (Terhune et Turnbull, 1989; Saberi *et al.*, 1991) et le furet (Hine *et al.*, 1994) montrent que le fait

d'augmenter la distance entre une source sonore et un masque améliore la perception du signal sonore.

La détection d'un écart temporel entre deux signaux sonores est une mesure très utilisée pour étudier la sensibilité aux variations temporelles entre les stimuli sonores. La parole humaine ainsi que les vocalisations spécifiques aux espèces sont caractérisées par des modulations temporelles rapides (Rosen, 1992). Dreschler et Plomp (1985) ont démontré qu'une diminution de la sensibilité aux variations temporelles entre les stimuli sonores entraîne des troubles de la compréhension de la parole. Chez l'humain comme chez le rat, l'écart temporel minimum détecté entre deux signaux sonores de large spectre dans un environnement silencieux est d'environ 2 ms (Fitzgibbons et Wightman, 1982; Forrest et Green, 1987; Syka *et al.* 2002). Forrest et Green (1987) et Green et Forest (1989) ont étudié chez l'humain, l'influence d'un masque (bruit de fond de large spectre) sur la détection d'un écart temporel entre deux signaux sonores (bouffés de bruits d'une durée de 100 ms). Leurs résultats montrent que la présence d'un masque augmente l'écart temporel minimum détecté entre deux signaux sonores. Dans le même ordre d'idée, Dubno *et al.* (1984) et Stuart et Phillips (1996) ont montré que la présence de bruits de fond nuit à la perception de la parole.

Good et Gilkey (1996) ainsi que Lorenzi *et al.* (1999) ont étudié l'effet d'un masque (un bruit de fond continu) sur la localisation d'un signal sonore (un train de clics d'une durée de 275 ms) en champ libre chez des sujets humains. Leurs résultats montrent qu'un masque n'affecte pas la performance de la localisation d'un signal sonore lorsque la différence entre l'intensité du signal et l'intensité du masque est $\geq$ 8 dB SPL. Cependant, lorsque la différence entre l'intensité du signal et l'intensité du masque est < 8 dB SPL, une diminution subséquente de la différence entre l'intensité du signal

sonore et celle du masque provoque une diminution de la performance de la localisation sonore (Good et Gilkey, 1996; Lorenzi *et al.*, 1999). Les résultats de Good et Gilkey (1996) montrent que cette diminution de l'efficacité à indiquer la position d'un stimulus sonore est plus drastique dans l'axe avant-arrière que dans l'axe gauche-droite et que dans l'axe haut-bas. De plus, Lorenzi *et al.* (1999) ont montré qu'un masque sonore nuit plus à la localisation d'un signal sonore lorsqu'il est présenté orthogonalement à une des deux oreilles (-90° ou 90°) que lorsqu'il est présenté directement en face du sujet (0°). Aussi, selon les résultats de Lorenzi *et al.* (1999), un masque présenté orthogonalement à une des deux oreilles (-90° ou 90°) affecte significativement plus la localisation de signaux sonores de basses fréquences que la localisation de signaux sonores de hautes fréquences. Même si un masque nuit à la localisation sonore, les résultats de Good et Gilkey (1996) ainsi que ceux de Lorenzi *et al.* (1999) montrent que chez l'humain, la localisation en champ libre d'un stimulus sonore est possible même si ce stimulus sonore est moins intense que le masque. Dans le même ordre d'idée, les manchots empereurs sont capables de localiser et de retrouver leur progéniture à l'aide de communication vocale moins intense que les bruits conjugués du vent, des cris et du déplacement de milliers d'autres manchots (Aubin et Jouventin, 1998; Aubin et Jouventin, 2002; Aubin, 2004).

L'angle minimal détecté entre deux sources sonores (sons purs) chez l'humain est de 3° (Mills, 1958; Jacobsen, 1976; Hausler, 1983). Jacobsen (1976) a montré que la présence de bruits de fond n'affecte pas l'angle minimal détecté entre deux sons purs chez l'humain lorsque la différence entre l'intensité des sons purs et l'intensité du bruit de fond est $\geq$ 15 dB SPL. Cependant, lorsque la différence d'intensité entre le son pur et le bruit de fond est < 15 dB SPL, une diminution subséquente de la différence entre

l'intensité du signal sonore et celle du bruit de fond provoque une augmentation de l'angle minimal détecté (Jacobsen, 1976).

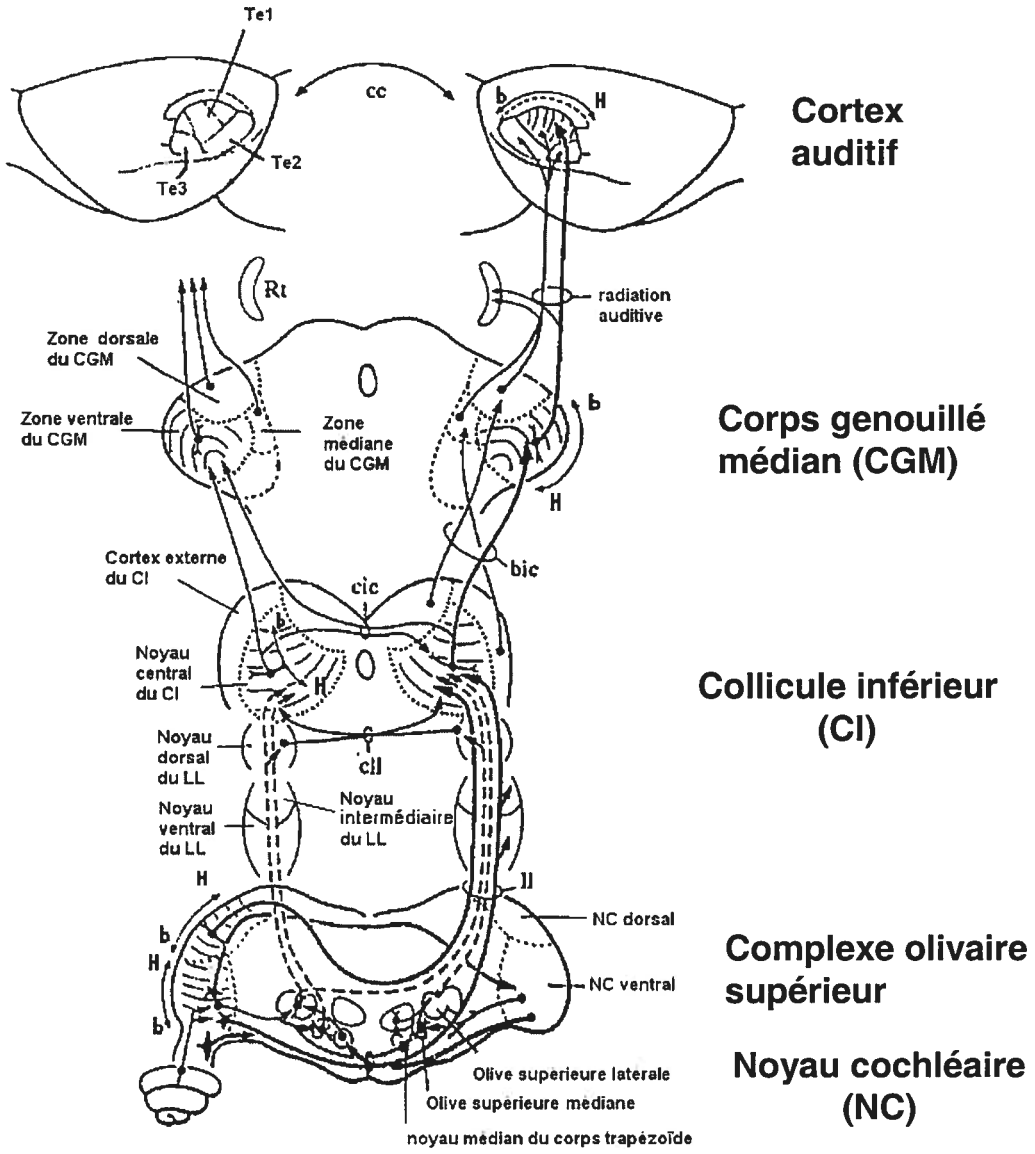


Figure 1. Principales voies auditives ascendantes du rat. (Modifié de Malmierca, 2003)

LES VOIES AUDITIVES ASCENDANTES

Les sons et les bruits transmis par voie aérienne jusqu'à l'oreille externe, parcourent le méat acoustique externe et font vibrer le tympan. Une série de trois osselets (le marteau, l'enclume et l'étrier) absorbe la faible énergie sonore captée par le tympan, l'amplifie et la concentre sur la fenêtre ovale. L'étrier, en faisant osciller mécaniquement la fenêtre ovale, déplace l'endolymphe et par le fait même la membrane basilaire. La partie basale de celle-ci vibre seulement lorsque la fréquence du signal sonore est élevée alors que l'apex de la membrane basilaire oscille lorsque les vibrations sont de basses fréquences. La vibration de la membrane basilaire amène les cellules ciliées à transformer l'énergie mécanique oscillatoire des sons en énergie bioélectrique. La position des cellules ciliées sur la membrane basilaire détermine la fréquence caractéristique de la cellule. La fréquence caractéristique d'une cellule est définie comme la plus haute fréquence sonore engendrant une réponse cellulaire à une intensité sonore liminaire. Les cellules ciliées sont donc organisées de façon tonotopique le long de la membrane basilaire.

Les cellules ciliées établissent des contacts synaptiques avec les neurones du ganglion spiral dont les axones forment le nerf auditif. Ces neurones, les premiers sur la voie auditive à émettre des potentiels d'action, fournissent l'intégralité de l'information auditive transmise au système nerveux. Chacun de ces axones ganglionnaires innervent le noyau cochléaire dorsal ipsilatéral ainsi que le noyau cochléaire ventral ipsilatéral. Les neurones de ces deux noyaux sont les premiers sites de traitement de l'information auditive provenant de la périphérie. Par la suite, deux voies auditives ascendantes émergent de ces noyaux cochléaires. La première voie est une projection bilatérale des

neurones du noyau cochléaire ventral vers les neurones des noyaux du complexe olivaire supérieur (Figure 1). La seconde voie émane des neurones du noyau cochléaire ventral ainsi que des neurones du noyau cochléaire dorsal qui projettent directement vers les neurones des noyaux du lemnisque latéral et vers ceux du collicule inférieur (CI) controlatéral (Figure 1). En plus de ces deux projections ascendantes, plusieurs connections relient les neurones du noyau cochléaire ventral et les neurones du noyau cochléaire dorsal ipsilatéral et controlatéral (Helfert *et al.*, 1991; Malmierca, 2003).

Le complexe olivaire supérieur

Les neurones du complexe olivaire supérieur reçoivent des projections des neurones du noyau cochléaire ventral ipsilatéral et controlatéral (Figure 1). Certains neurones du complexe olivaire supérieur reçoivent un input excitateur provenant de l'oreille ipsilatérale et de l'oreille controlatérale (EE) alors que d'autres neurones reçoivent un input excitateur provenant de l'oreille controlatérale mais reçoivent un input inhibiteur (EI) ou aucun input (EO) provenant de l'oreille ipsilatérale. Les neurones du complexe olivaire supérieur qui reçoivent un input binaural sont les premiers à traiter la disparité interaurale de temps (DIT) et d'intensité (DII) permettant la localisation sonore en azimut. La DIT et la DII sont les principaux indices physiques permettant de localiser en azimut les sources sonores de basses fréquences (≤ 3000 Hz) et de hautes fréquences (> 3000 Hz), respectivement (Yin et Chan, 1990; Joris et Yin, 1995; Delgutte *et al.*, 1999; King *et al.*, 2000). Le complexe olivaire supérieur des mammifères est constitué de trois noyaux majeurs : l'olive supérieure latérale, l'olive supérieure médiane et le noyau médian du corps trapézoïde (Malmierca, 2003). Les neurones de l'olive supérieure médiane et ceux de l'olive supérieure latérale sont

respectivement responsables de l'analyse primaire de la DIT et de la DII (Yin et Chan, 1990; Joris et Yin, 1995; Delgutte *et al.*, 1999; Tolin et Yin, 2002). La localisation sonore chez le rat dépend peu de la DIT parce que la distance entre les deux oreilles du rat est très petite et que peu de neurones chez le rat sont sensibles aux stimuli sonores de basses fréquences (Sally et Kelly, 1988; Kelly et Phillips, 1991). Par conséquent, le rapport du volume de l'olive supérieure latéral et du volume de l'olive supérieure médiane chez le rat est supérieur à celui du chat et celui des primates (Moore et Moore, 1971; Thompson et Schofield, 2000; Malmierca, 2003; Kulesza, sous presse). Les neurones de chacun des trois principaux noyaux du complexe olivaire supérieur sont organisés de façon tonotopique (Guinan *et al.*, 1972; Malmierca, 2003). De plus, ces noyaux sont entourés de plusieurs petits noyaux collectivement appelés noyaux périolivaires recevant aussi des afférences directes des neurones du noyau cochléaire ventral. Les axones des neurones des noyaux du complexe olivaire supérieur se dirigent principalement vers les neurones du CI ipsilatéral ainsi que vers ceux du noyau dorsal du lemnisque latéral ipsilatéral (Adams, 1979; Glendenning *et al.*, 1981). De surcroît, quelques fibres projettent au CI controlatéral ainsi qu'au noyau ventral et intermédiaire du lemnisque latéral ipsilatéral (Brunso-Bechtold *et al.*, 1981; Glendenning *et al.*, 1981). Ces projections du complexe olivaire supérieur semblent être similaires (Malmierca, 2003) chez l'ensemble des mammifères incluant le rat (Figure 1).

Les noyaux du lemnisque latéral

Le lemnisque latéral contient trois noyaux dénommés selon leur emplacement dans le lemnisque latéral; le noyau ventral, le noyau intermédiaire et le noyau dorsal (Figure 1). Chez le rat comme chez la plupart des mammifères, le noyau ventral et le

noyau intermédiaire du lemnisque latéral reçoivent surtout des projections controlatérales du noyau cochléaire ventral et du noyau cochléaire dorsal et projettent à leur tour exclusivement à des structures ipsilatérales (Glendenning, 1981; Malmierca et al., 1998). Pour sa part, le noyau dorsal du lemnisque latéral reçoit la majorité de ses inputs des neurones du complexe olivaire supérieur et projette bilatéralement (Brugge *et al.*, 1970; Glendenning *et al.*, 1981; Bajo *et al.*, 1998; Malmierca *et al.*, 1998). Autant chez le rat que chez les autres mammifères, la plupart (75% chez le rat) des neurones du noyau dorsal du lemnisque latéral sont binauraux de type EI (Brugge *et al.*, 1970; Bajo *et al.*, 1998; Kelly *et al.*, 1998). Tel que suggéré par les études neuro-anatomiques et neurophysiologiques, les neurones du noyau dorsal du lemnisque latéral sont impliqués dans la localisation sonore alors que les neurones du noyau ventral et intermédiaire du lemnisque latéral sont impliqués dans la discrimination temporelle des stimuli auditifs (Covey et Casseday, 1991; Kelly *et al.*, 1996; Batra, 2006). Par ailleurs, la vaste majorité des projections ascendantes des neurones des noyaux du lemnisque latéral se dirige vers le CI ipsilatéral (Adams, 1979; Faye-Lund et Osen, 1985). Cependant, chez le rat comme chez les autres mammifères, un nombre substantiel d'axones des neurones du noyau dorsal du lemnisque latéral traverse le CI pour aller faire synapse avec les neurones du corps genouillé médian ipsilatéral, du CI controlatéral, du noyau dorsal du lemnisque latéral controlatéral, du CS ipsilatéral et controlatéral (Adams, 1979; Druga et Syka, 1984; Tanaka *et al.*, 1985; Bajo *et al.*, 1993).

Le collicule inférieur

Bien que certaines fibres des noyaux du lemnisque latéral contournent le CI et projettent directement au CS ou au corps genouillé médian, la très vaste majorité des

fibres auditives ascendantes font des contacts synaptiques avec les neurones du CI; d'où le CI est généralement considéré comme un relais auditif obligatoire (Adams, 1979; Faye-Lund et Olsen, 1985). Les neurones du CI reçoivent des projections des neurones des noyaux cochléaires bilatéraux, des neurones du complexe olivaire supérieur ipsilatéral ainsi que des neurones des noyaux du lemnisque latéral ipsilatéral (Figure 1). De plus, le CI reçoit des projections des neurones du CI controlatéral (Coleman et Clerici, 1987) et est aussi, du moins chez le chat (Aitkin *et al.*, 1981; Tawil *et al.*, 1983; Mascetti et Strozzi, 1988) et le rat (Itaya et Van Hoesen, 1982; Tokunaga *et al.*, 1984), l'hôte d'entrées visuelles et somesthésiques. Ces inputs visuels proviennent des cellules ganglionnaires (Itaya et Van Hoesen, 1982; Paloff *et al.*, 1985), des neurones du CS (Tokunaga *et al.*, 1984; Doubell *et al.*, 2000) et des neurones des aires visuelles (Mascetti et Strozzi, 1988) alors que les entrées somesthésiques proviennent du noyau trigéminal (Tokunaga *et al.*, 1984; Li et Mizuno, 1997) et des couches profondes du CS (Tokunaga *et al.*, 1984). Le CI est formé d'un noyau central du CI, du cortex externe du CI et du brachium du CI (Helfert *et al.*, 1991; Paxinos et Watson, 2005). Les neurones du CI sont organisés de façon tonotopique. En effet, chez le rat, la région dorso-latérale du CI contient des neurones sensibles à une basse fréquence caractéristique alors que les neurones de la région ventro-médiale du CI sont sensibles à une haute fréquence caractéristique (Ryan *et al.*, 1988; Kelly *et al.*, 1991). Par ailleurs, le CI possède des neurones binauraux de type EO, EI et EE (Semple et Aitkin, 1979; Vischer *et al.*, 1997). Vischer *et al.* (1997) ont montré que la plupart des neurones binauraux du CI chez le rat sont de type EE. La majorité des neurones du CI projettent de façon tonotopique au corps genouillé médian (Figure 1) alors qu'une minorité établit des contacts synaptiques avec les neurones du CS (Druga et Syka, 1984; Ledoux *et al.*, 1987; Malmierca, 2003).

Le corps genouillé médian

Le corps genouillé médian est essentiellement un relais auditif thalamique entre le CI et les aires auditives (Figure 1) et il se subdivise en une zone dorsale, une zone ventrale et une zone médiane (Ledoux *et al.*, 1987; Ehret, 1997; Malmierca, 2003). La principale voie tecto-thalamo-corticale origine des neurones du noyau central du CI qui font des contacts synaptiques avec les neurones de la zone ventrale du corps genouillé médian. Puis, les neurones de la zone ventrale du corps genouillé médian, qui sont organisés tonotopiquement, projettent aux neurones de l'aire A1 (Sally et Kelly, 1988; Winer *et al.*, 1999). Plus spécifiquement, chez le rat, les neurones sensibles aux hautes fréquences situés dans la partie ventrale de la zone ventrale du corps genouillé médian envoient leurs inputs aux neurones de la partie rostrale de A1 alors que les neurones sensibles aux basses fréquences situés dans la partie dorsale de la zone ventrale du corps genouillé médian projettent aux neurones de la partie caudale de A1 (Sally et Kelly, 1988; Romanski et Ledoux, 1993; Winer *et al.*, 1999). L'architecture de cette projection a pour effet de préserver l'organisation tonotopique des neurones de la zone ventrale du corps genouillé médian au niveau des neurones de A1 (Rose et Woolsey, 1949; Sally et Kelly, 1988; Ehret, 1997; Winer *et al.*, 1999). Les neurones de la zone dorsale et médiane du corps genouillé médian ne sont pas organisés de façon tonotopique et sont, pour leur part, impliqués dans des circuits plus marginaux que les neurones de la zone ventrale du corps genouillé médian (Ledoux *et al.*, 1987; Romanski et Ledoux, 1993; Malmierca, 2003). Les neurones de la zone dorsale du corps genouillé médian reçoivent surtout des afférences des neurones du cortex dorsal du CI et projettent en majorité vers les neurones de la ceinture du cortex auditif, les aires Te2 et Te3 chez le rat (Roger et Arnault, 1989; Arnault et Roger, 1990; Winer *et al.*, 1999). D'autre part, les neurones de

la zone médiane du corps genouillé médian reçoivent quelques inputs de neurones des différentes subdivisions du CI en plus de recevoir des inputs visuels directement des cellules ganglionnaires (Roe *et al.*, 1993; Malmierca, 2003). La zone médiane du corps genouillé médian envoie des projections aux neurones des différentes aires auditives (Arnault et Roger, 1990; Helfert *et al.*, 1991).

Le cortex auditif

Les axones quittant le corps genouillé médian forment un faisceau: la radiation acoustique. Ces axones passent par le relais de la capsule interne et établissent des contacts synaptiques avec les neurones des aires auditives. Le cortex auditif varie beaucoup anatomiquement et fonctionnellement d'une espèce à l'autre. Chez le rat, le cortex auditif est situé sur la surface latérale du cortex (Paxinos et Watson, 2005). Il comprend une région centrale (A1 ou Te1) et une région entourant cette aire centrale appelée la ceinture du cortex auditif (Te2 et Te3). Les neurones des couches III et IV de A1 reçoivent presque la totalité des fibres provenant de la zone ventrale du corps genouillé médian. Cette projection thalamo-corticale est organisée afin de reproduire l'organisation tonotopique des neurones de la zone ventrale du corps genouillé médian (Sally et Kelly, 1988; Romanski et Ledoux, 1993; Winer *et al.*, 1999). Ainsi, les neurones de la partie postérieure de A1 répondent préférentiellement aux stimuli sonores de basses fréquences alors que ceux situés dans la partie antérieure de A1 répondent préférentiellement aux sons de hautes fréquences (Sally et Kelly, 1988; Schreiner, 1995; Ehret, 1997). Il est à noter que plus de 80% des neurones de A1 chez le rat ont une fréquence caractéristique supérieure à 8 kHz (Sally et Kelly, 1988).

De plus, il existe un regroupement des neurones binauraux EE et EI dans l'axe ventro-dorsale de A1. En effet, des ensembles de neurones EE alternent avec des ensembles de neurones EI tout le long des bandes d'isofréquence (Ehret, 1997). Les axones des neurones de A1 projettent aux différentes aires auditives ipsilatérales (Te2 et Te3) et controlatérales (A1, Te2 et Te3) (Arnault et Roger, 1990; Ruttgers *et al.*, 1990; Shi et Cassell, 1997). L'organisation et les connections des neurones de A1 chez le rat sont similaires à celles des autres mammifères. Fonctionnellement, chez plusieurs mammifères incluant le rat, l'ablation bilatérale de A1 n'entraîne pas une surdité complète (Oesterreich *et al.*, 1971; Kelly, 1980; Zatorre et Penhune, 2001). Cependant, l'aire A1 semble nécessaire pour la localisation sonore chez l'humain (Zatorre et Penhune, 2001), le singe (Heffner et Heffner, 1990), le chien (Heffner, 1978), le furet (Kavanagh et Kelly, 1987; Smith *et al.*, 2004) et le chat (Jenkins et Merzenich, 1984), alors qu'elle ne l'est pas chez le rat (Kelly, 1980). Kelly (1980) suggère que l'inefficacité à utiliser la DIT et le faible développement cortical chez le rat explique que leur cortex auditif ne soit pas impliqué dans la localisation sonore.

Contrairement à l'aire A1, la ceinture du cortex auditif du rat est morphologiquement et anatomiquement très différente de celle des autres mammifères. En effet, la ceinture du cortex auditif est composée de sept aires chez le singe, de six chez le chat et de seulement deux chez le rat (Te2 et Te3). Te2 est situé caudalement à A1 et reçoit la plupart de ces inputs des neurones de A1 et des neurones de la zone médiane et dorsale du corps genouillé médian. De plus, Te2 reçoit une quantité importante d'inputs visuels provenant du cortex péri-strié (Miller et Vogt, 1984; Shi et Cassell, 1997). Pour sa part, Te3 est situé ventro-rostralement à A1 et reçoit majoritairement des fibres de A1 et de la zone médiane du corps genouillé médian. Te2

et Te3 envoient des fibres au cortex piriforme, à l'amygdale, au gyrus cingulaire, au putamen et au noyau caudé (Arnault et Roger, 1990). Les propriétés et les fonctions de Te2 et de Te3 sont peu connues. Cependant, des études chez le chat (Stecker *et al.*, 2003; Stecker et Middlebrooks, 2003) et le primate (Rauschecker et Tian, 2000; Barrett et Hall, 2006) montrent que les neurones des aires dorso-caudales de la ceinture du cortex auditif sont impliqués dans la localisation sonore, ce qui pourrait être aussi le cas des neurones de l'aire Te2 du rat. À l'opposé, les neurones des aires antéro-ventrales de la ceinture du cortex auditif chez les primates (Rauschecker et Tian, 2000; Barrett et Hall, 2006), le chat (Tian et Rauschecker, 1994) et probablement ceux de l'aire Te3 du rat traitent surtout les aspects spectrotemporels des sons.

LE COLLICULE SUPÉRIEUR

Le CS est situé sur la partie dorsale du mésencéphale. Il reçoit des inputs de différentes modalités sensorielles et il est nécessaire à la coordination des mouvements oculaires. En fait, les neurones du CS sont impliqués dans la genèse des mouvements saccadiques directionnels, dans la poursuite visuelle d'un stimulus lumineux ainsi que dans le déclanchement des mouvements de la tête, des yeux et des pavillons d'oreilles vers la source de stimulation visuelle, somesthésique et auditive (Wurtz et Albano, 1980; Stein et Clamann, 1981; King, 2004).

Chez le rat comme chez les autres mammifères, le CS est anatomiquement subdivisé en sept couches cellulaires distinctes (King, 2004; Paxinos et Watson, 2005). Les couches superficielles incluent la couche zonale (I), la couche grise superficielle (II) et la couche optique (III). La proportion de cellules ganglionnaires rétiniennes projetant

au CS varie d'une espèce animale à l'autre. Chez le rat, plus de 80% des cellules ganglionnaires projettent au CS (Linden et Perry, 1983). De plus, les couches superficielles reçoivent de nombreuses afférences des cortex visuels (aires 17, 18 et 18a) qui projettent de façon à préserver l'organisation rétinotopique au niveau du CS (Serizawa *et al.*, 1994).

Les couches profondes du CS comprennent la couche grise intermédiaire (IV), la couche blanche intermédiaire (V), la couche grise profonde (VI) ainsi que la couche blanche profonde (VII).

Les neurones des couches profondes du CS du rat et de la plupart des mammifères reçoivent eux aussi des afférences visuelles provenant des cellules ganglionnaires rétiniennes, des neurones des cortex visuels (17, 18, 18a) ainsi que des neurones des couches superficielles du CS (Stein, 1981; Beckstead et Frankfurter, 1983; Linden et Perry, 1983; Cadusseau et Roger, 1985; Serizawa *et al.*, 1994; Hall et Lee, 1997; Isa *et al.*, 1998). De plus, au niveau des couches profondes du CS, l'organisation des neurones répondant aux stimuli visuels est telle que l'on y retrouve une carte rétinotopique de l'espace visuel. Ainsi, les neurones recevant des inputs des cellules ganglionnaires rétiniennes de l'oeil ipsilatéral (2 à 5% des cellules ganglionnaires rétiniennes chez le rat) sont situés dans la partie rostrale du CS alors que les neurones colliculaires recevant des inputs de l'hémirétine temporale de l'oeil controlatéral sont situés dans la partie caudale du CS (Siminoff *et al.*, 1966; Stein, 1981; Martin *et al.*, 1983; Stein et Meredith, 1993; King, 2004).

Les neurones des couches profondes du CS reçoivent aussi plusieurs afférences de nature somesthésique. En effet, les neurones situés dans la partie rostrale des couches profondes du rat reçoivent des projections massives des neurones du noyau trigéminal

controlatéral (Huerta *et al.*, 1983; Cadusseau et Roger, 1985). En revanche, les neurones de la partie caudale des couches profondes du CS reçoivent des inputs sensoriels provenant de neurones de plusieurs noyaux somesthésiques tels que le noyau gracile et le noyau cunéiforme controlatéraux (Edwards *et al.*, 1979; Cadusseau et Roger, 1985; Garcia del Cano *et al.*, 2004). Les neurones des couches profondes du CS du rat reçoivent aussi des afférences somesthésiques d'origine corticale provenant essentiellement des neurones de l'aire S1 (Wise et Jones, 1977; Kassel, 1982; Cadusseau et Roger, 1985). De plus, les neurones des couches profondes du CS sont organisés de façon à former une représentation somatotopique (Stein et Meredith, 1993; Garcia del Cano *et al.*, 2004; King, 2004). Cette représentation somatotopique couvre tout le corps mais elle comporte une importante magnification des régions céphaliques. En effet, chez le rat et le chat, la représentation de la tête occupe presque toute la partie rostrale du CS (Wise et Jones, 1977; Stein et Meredith, 1993; Garcia Del Cano, 2004). La représentation des membres antérieurs et postérieurs occupe la partie latéro-caudale des couches profondes du CS alors que la représentation du tronc et de la queue occupe la partie médio-caudale des couches profondes du CS (Wise et Jones, 1977; Stein et Meredith, 1993; Garcia Del Cano, 2004).

Les neurones des couches profondes du CS reçoivent également des afférences auditives. Les afférences auditives des couches profondes du CS proviennent principalement du cortex externe du CI, du noyau dorsal du lemnisque latéral, du noyau du brachium du CI, des noyaux périolivaires et du sagulum (chat : Edwards *et al.*, 1979; furet : King *et al.*, 1998; rat : Druga et syka, 1984; Cadusseau et Roger, 1985). De plus, les neurones auditifs des couches profondes du CS reçoivent des afférences corticales

provenant des neurones de la partie dorsale des aires auditives ipsilatérales (Druga et Syka, 1984).

Les couches profondes du CS du rat reçoivent aussi des afférences en provenance d'autres régions du système nerveux telles que l'hypothalamus, la substance noire, le corps genouillé latéral, l'amygdale ainsi que la formation réticulée. (Cadusseau et Roger, 1985; McHaffie *et al.*, 2005).

D'autre part, certains neurones des couches profondes du CS sont unimodaux répondant uniquement soit aux stimuli visuels, soit aux stimuli somesthésiques ou soit aux stimuli auditifs présentés dans leur champ récepteur (Stein et Meredith, 1993; Wallace *et al.*, 1996; Wallace et Stein, 1997; King, 2004). D'autres neurones des couches profondes du CS sont dits polymodaux car ils intègrent les inputs provenant de deux (visuel/auditif, auditif/somesthésique, ou visuel/somesthésique) ou de trois (visuel, auditif et somesthésique) modalités sensorielles. Le champ récepteur spatial de ces neurones polymodaux est sensiblement le même peu importe la modalité de la stimulation (Stein et Meredith, 1993; Wallace *et al.*, 1996; Wallace et Stein, 1997). De plus, ces neurones polymodaux peuvent montrer des interactions facilitatrices ou inhibitrices dépendant de la relation spatio-temporelle entre les différents types de stimuli (Stein et Meredith, 1993; Wallace *et al.*, 1996; Wallace et Stein, 1997).

Activité spontanée des neurones auditifs

Il n'existe pas de consensus concernant le taux de réponse spontanée des neurones auditifs du CS. En effet, l'étude de Wise et Irvine (1983) chez le chat anesthésié à l'aide d'un barbiturique ainsi que l'étude de Middlebrooks et Knudsen (1984) chez le chat anesthésié avec de la kétamine rapportent que les neurones auditifs

du CS ont peu ou pas de réponse spontanée tandis que les résultats d'Allon et Wollberg (1978) chez le singe non-anasthésié et de King et Hutchings (1987) chez le furet anesthésié au barbiturique montrent que tous les neurones auditifs du CS répondent spontanément.

Types de réponse lors de la stimulation auditive

Au niveau du nerf auditif les cellules ne répondent qu'à l'amorce de la stimulation auditive. Par contre, à partir du noyau cochléaire, les neurones répondent à la stimulation auditive de différentes façons (Pfeiffer, 1966). La majorité des neurones auditifs du CS répond de façon phasique aux stimuli auditifs (chat : King et Palmer, 1983; furet: King et Hutchings, 1987; rat :Gaese et Johnen, 2000). Tel qu'illustré à la Figure 3A, ce type de réponse est caractérisé par une réponse intense pendant quelques ms peu de temps après la stimulation sonore. Ce type de réponse est propice à la détection d'un stimulus auditif mais est incapable de coder la durée de la stimulation. À l'opposé, quelques neurones auditifs du CS répondent de façon soutenue tout au long de la stimulation auditive (Figure 3B). Par ailleurs, King et Hutchings (1987) rapportent que certains neurones auditifs du furet situés dans les couches profondes du CS montrent des réponses de type pause lors de la stimulation auditive. Les neurones de type pause répondent d'abord de manière phasique puis ils cessent de répondre durant quelques ms et leur réponse reprend par la suite (Figure 3C).

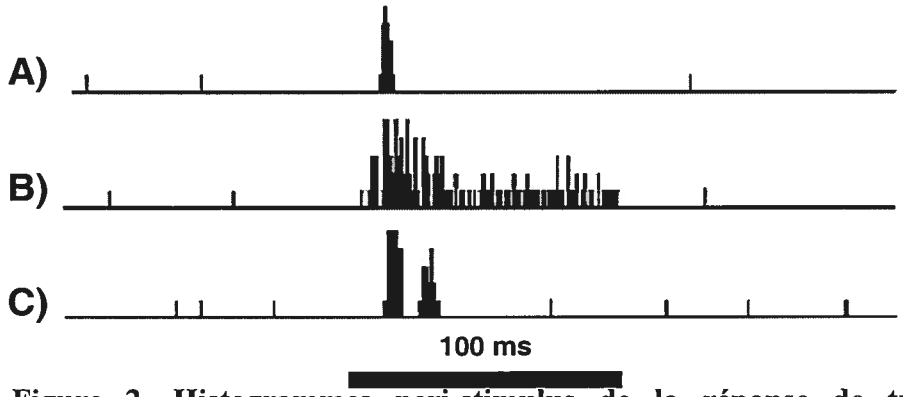


Figure 2. Histogrammes peri-stimulus de la réponse de trois neurones auditifs du collicule supérieur lors de la présentation de bruits gaussiens. Les neurones **A**, **B** et **C** montrent respectivement une réponse phasique, une réponse tonique et une réponse de type pause.

Sensibilité spectrale des neurones auditifs

Les courbes du taux de réponse en fonction des fréquences sonores des neurones auditifs des couches profondes du CS comportent habituellement plusieurs pics et sont pourvues d'une bande passante relativement large (King et Palmer, 1983; Hirsh *et al.*, 1985). Ainsi, chez le chat il est difficile d'identifier une seule fréquence caractéristique pour les neurones auditifs du CS (King et Palmer, 1983; Hirsh *et al.*, 1985). Ceci laisse supposer que la majorité des neurones auditifs du CS sont peu sélectifs aux fréquences sonores. Par ailleurs, contrairement aux neurones de la plupart des structures du système auditif, les neurones auditifs du CS ne sont pas organisés tonotopiquement (chat : Wize et Irvine, 1983; cochon d'inde :Carlile et Pettigrew, 1987). D'autre part, plusieurs études rapportent que les neurones auditifs du CS supérieur semblent mieux répondre aux bruits complexes qu'aux sons purs (souris: Dräger et Hubel, 1975; singe : Allon et Wollberg, 1978; Wallace *et al.*, 1996; chat :Wise et Irvine, 1983; King et Palmer, 1983; Midlebrooks et Knudsen, 1984).

Sensibilité des neurones auditifs à l'intensité sonore

Chez le chat les courbes illustrant le taux de réponse en fonction de l'intensité sonore des neurones du CS sont essentiellement de type monotone (King et Palmer, 1983; Hirsch *et al.*, 1985). Ce type de courbe se caractérise par une augmentation du taux de réponse neuronal (Figure 3A) au fur et à mesure que l'intensité de la stimulation sonore augmente (King et Palmer, 1983; Aitkin, 1991; Kelly *et al.*, 1998; Syka *et al.*, 2000). Cependant, certains neurones auditifs du CS du chat montrent des courbes de réponse à l'intensité sonore non-monotones (King et Palmer, 1983; Hirsch *et al.*, 1985). Celles-ci (Figure 3B) sont caractérisées par une augmentation du taux de réponse lorsque l'intensité de la stimulation sonore croît, puis, lorsque l'intensité sonore de la stimulation atteint un certain niveau, le taux de réponse décroît rapidement (Aitkin, 1991; Kelly *et al.*, 1998; Syka *et al.*, 2000).

Les seuils de détection des neurones auditifs du CS lors de la stimulation avec des bruits complexes avoisinent 25 dB SPL (cochon d'inde : King et Palmer, 1983; chat : Midlebrooks et Knudsen, 1984; rat : Gaese et Johnen, 2000). Selon Wise et Irvine (1983) et King et Palmer (1983), les seuils de détection lors de la présentation de la fréquence caractéristique des neurones auditifs du CS avoisinent 35 dB SPL chez le chat et le cochon d'inde. Cependant, le critère d'évaluation du seuil varie d'une étude à l'autre. Néanmoins, l'ensemble des études s'entend sur le fait que les seuils auditifs des neurones du CS sont légèrement plus élevés que ceux des neurones situés au niveau du CI et des différentes aires auditives (King et Palmer, 1983; Midlebrooks et Knudsen, 1984; Aitkin *et al.*, 1991; Gaese et Johnen, 2000; Syka *et al.*, 2000).

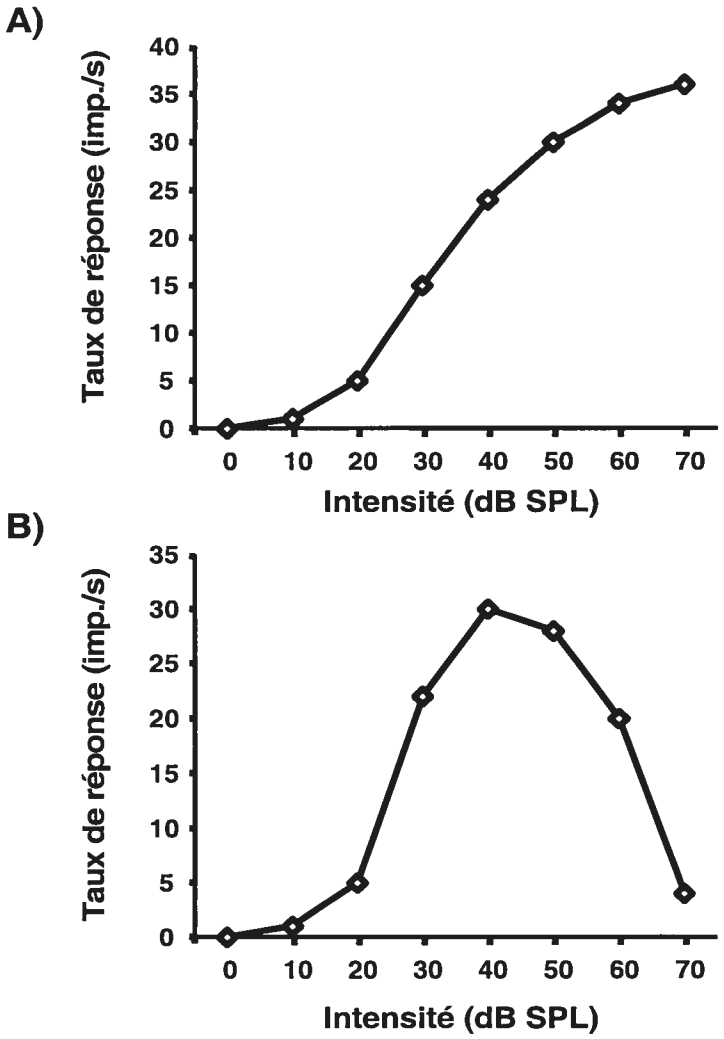


Figure 3. Courbes de réponse en fonction de l'intensité sonore de deux neurones auditifs du collicule supérieur. Le neurone **A** présente une courbe de réponse monotone alors que le neurone **B** présente une courbe de réponse non-monotone.

Latence de la réponse des neurones auditifs

Certaines études récentes suggèrent que les propriétés temporelles de la réponse neuronale sont un moyen de communication entre les neurones puisque la latence du premier potentiel d'action post-stimulation des neurones dépend de l'intensité (Covey et Casseday, 1991), de la fréquence (Heil *et al.*, 1992) et de la position du stimulus sonore (Eggermont, 1998; Furukawa et Middlebrooks, 2000; Stecker et Middlebrooks, 2003). Ces études montrent qu'en règle générale, la latence du premier potentiel d'action post-

stimulation est inversement reliée au taux de réponse du neurone. Ainsi, la latence du premier potentiel d'action diminue lorsqu'un neurone augmente son taux de réponse (Heil, 2004). D'autre part, Gaese et Johnen (2000) montrent que la latence de la réponse à un bruit gaussien de 75% des neurones auditifs du CS chez le rat se situe entre 15 et 40 ms. De plus, leurs résultats montrent que la latence de la première réponse varie en fonction de l'intensité ainsi que de la position spatiale du stimulus auditif. Les résultats de Gaese et Johnen (2000) appuient ainsi les résultats de Eggermont (1998), de Furukawa et Middlebrooks (2000) et de Stecker et Middlebrooks (2003) qui suggèrent que la latence de la réponse est suffisante pour coder la position d'une source sonore.

Représentation de l'espace auditif

La localisation d'une source sonore dans l'espace est l'une des principales fonctions du système auditif. Cependant, contrairement aux récepteurs visuels et somesthésiques, les récepteurs auditifs sont essentiellement sensibles aux fréquences des stimuli sonores et non pas à la position de la source sonore dans l'espace.

La représentation de l'espace auditif horizontal dans le système nerveux est essentiellement le résultat de processus computationnels basés sur le calcul d'indices de disparités binaurales. Deux types de disparités binaurales permettent de localiser une source sonore en azimut : la DIT et la DII. Chez les animaux pourvus d'une boîte crânienne suffisamment large tels que le chat et le singe, la DIT est le principal indice physique permettant de localiser en azimut les sources sonores de basses fréquences ($\leq$ 3000 Hz). Pour sa part, la DII est surtout utilisée pour localiser en azimut (Delgutte *et al.*, 1999; King *et al.*, 2000; Irvine *et al.*, 2001; McAlpine, 2005) des sources sonores de hautes fréquences (> 3000 Hz). Par ailleurs, les indices monauraux tels que les indices

spectraux sont utilisés pour localiser une source sonore dans le plan vertical (Fujiki *et al.*, 2002; Davis *et al.*, 2003). Ceci est démontré par les résultats de Slattery et Middlebrooks (1994) qui montrent que contrairement à la localisation sonore en azimut, la localisation sonore en élévation est peu affectée par l'occlusion d'une oreille.

La DIT varie selon la position spatiale en azimut de la source sonore. En effet, la DIT est nulle (0 µs) lorsque le stimulus sonore est situé en face ou à l'arrière d'un animal, c'est-à-dire à 0° ou à 180° respectivement dans le plan horizontal. Si la source se déplace dans le plan horizontal en s'éloignant de l'azimut 0° (ou de 180°), la DIT se manifeste et augmente progressivement pour atteindre son maximum (120 µs chez le rat) lorsque le stimulus est face à l'oreille droite ou gauche, donc à -90° ou 90° (Takahashi, 1989; McAlpine, 2005; Zhou *et al.*, 2005). De la même manière, l'intensité d'une source sonore n'est pas toujours identique lorsqu'elle parvient à chacune des deux oreilles créant ainsi une DII. Tout comme la DIT, cette DII varie en fonction de la position en azimut de la source sonore. Ainsi, la DII est nulle (0 dB SPL) lorsque la source sonore est située en face ou à l'arrière de l'animal (0° ou 180°) et augmente progressivement lorsque le stimulus auditif se déplace en azimut (Takahashi, 1989; Irvine *et al.*, 2001; McAlpine, 2005).

La DIT et la DII sont initialement traitées respectivement par les neurones binauraux du noyau de l'olive supérieure médiane et de l'olive supérieure latérale (Takahashi, 1989; King *et al.*, 2000; Irvine *et al.*, 2001; Tolin et Yin, 2002; Tolin, 2003; McAlpine, 2005). Pour sa part, l'analyse des indices spectraux est amorcée au niveau du noyau cochléaire dorsal et se poursuit également au niveau du CI (Yu et Young, 2000).

Par leur sensibilité aux divers indices de différences interaurales, plusieurs neurones des voies auditives sont aussi sensibles à la position d'un stimulus sonore

présenté en champ libre. En effet, ces neurones auditifs répondent seulement aux stimuli provenant d'un espace acoustique limité : le champ récepteur spatial du neurone. Les neurones impliqués dans l'analyse primaire des indices binauraux envoient directement et/ou indirectement des afférences aux neurones des structures de plus haut niveau comme ceux des noyaux du lemnisque latéral, du CI, du CS, du corps genouillé médian et du cortex auditif. Ainsi, une proportion variable de neurones dans chacune de ces structures sont sensibles à la DIT et à la DII et possèdent un champ récepteur spatial restreint en azimut.

Chez le rat, des déficits de localisation sonore ont été observés après la lésion soit du complexe olivaire supérieur (Kelly et Li, 1997), du lemnisque latéral (Kelly *et al.*, 1996), du CI (Zrull et Coleman, 1999) et du CS (Milner et Taylor, 1990). À l'opposé, la lésion du corps genouillé médian (Kelly et Judge, 1985) ainsi que des lésions des aires auditives (Kelly, 1980; Kelly et Kavanagh, 1986) n'ont aucun effet sur la localisation sonore bien que les aires auditives semblent nécessaires pour la localisation sonore chez l'humain (Zattore et Penhune, 2001), le singe (Heffner et Heffner, 1990), le chien (Heffner, 1978), le furet (Kavanagh et Kelly, 1987; Smith *et al.*, 2004) et le chat (Jenkins et Merzenich, 1984).

Au niveau des couches profondes du CS une représentation de l'espace auditif organisée topographiquement peut être mise en évidence chez la chouette (Knudsen et Konishi, 1978), la chauve-souris (Wong, 1984), le cochon d'inde (Palmer et King, 1982; King et Palmer, 1983), le chat (Middlebrooks et Knudsen, 1984), le singe (Wallace *et al.*, 1996) ainsi que chez le rat (Gaese et Johnen, 2000). En effet, les neurones répondant aux stimuli auditifs présentés en avant de l'animal dans l'hémi-espace auditif controlatéral occupent la partie rostrale des couches profondes du CS, alors que les

neurones répondant aux stimuli présentés latéralement sont situés dans la partie médiane du CS. Quant aux stimuli auditifs présentés dans la partie postérieure de l'hémi-espace auditif controlatéral, ils excitent les neurones situés dans la partie caudale du CS (Middlebrooks et Knudsen, 1984; Gaese et Johnen, 2000). Cette représentation topographique semble être exclusive au CS. Cependant, Schnupp et King (1997) ont aussi retrouvé chez le furet une organisation topographique au niveau du brachium du CI mais celle-ci est beaucoup plus grossière que celle trouvée au niveau du CS. D'autre part, il est important de souligner que le développement de cette représentation topographique de l'espace auditif dépend du niveau de maturation et de l'intégrité des afférences visuelles (King, 1999). Par ailleurs, à l'instar de la carte somesthésique, la carte de l'espace auditif du CS s'adaptent aux différents mouvements visuo-moteurs de la tête et des yeux afin d'être en registre avec la carte rétinotopique du CS (Jay et Sparks, 1984; King, 2004).

La majorité des neurones auditifs du CS chez la chouette, le cochon d'inde, le chat, le furet, le singe et le rat possèdent un champ récepteur spatial circonscrit en azimut et répondent optimalement à une position en azimut lors de la stimulation en champ libre avec un bruit (Knudsen et Konishi, 1978; King et Palmer, 1983; Jay et Sparks, 1984; Middlebrooks et Knudsen, 1984; King et Hutchings, 1987; Gaese et Johnen, 2000). De plus, King et Palmer (1983) ont montré chez le chat, la présence de champs récepteurs colliculaires très similaires lorsque stimulés avec un bruit ou un son pur. Chez le rat, les champs récepteurs des neurones auditifs du CS sont tous situés dans l'hémi-espace controlatéral et il y a une magnification des positions optimales situées vis-à-vis (-90°) l'oreille controlatérale (Gaese et Johnen, 2000). L'étendue des champs récepteurs en azimut des neurones du CS varie d'un neurone à l'autre. Certains neurones

du CS, dits axiaux, montrent une réponse auditive optimale à une position précise en azimut et leur champ récepteur est restreint à seulement quelques positions (Figure 4A). D'autres neurones auditifs du CS, dits hémichamps, possèdent un champ récepteur couvrant une partie importante de l'hémi-espace auditif controlatéral. Tel qu'illustré à la Figure 4B, même si ces neurones montrent une préférence pour détecter un son présenté à un endroit particulier de l'espace acoustique, ils montrent un taux de réponse neuronale similaire lorsque les stimuli sont présentés dans un espace relativement étendu. Par ailleurs, un certain nombre de neurones, dits omnidirectionnels, répondent indifféremment à la position de la source sonore en azimut (Figure 4C) et ce, aussi bien dans l'hémi-espace controlatéral qu'ipsilatéral (Middlebrooks et Knudsen, 1984).

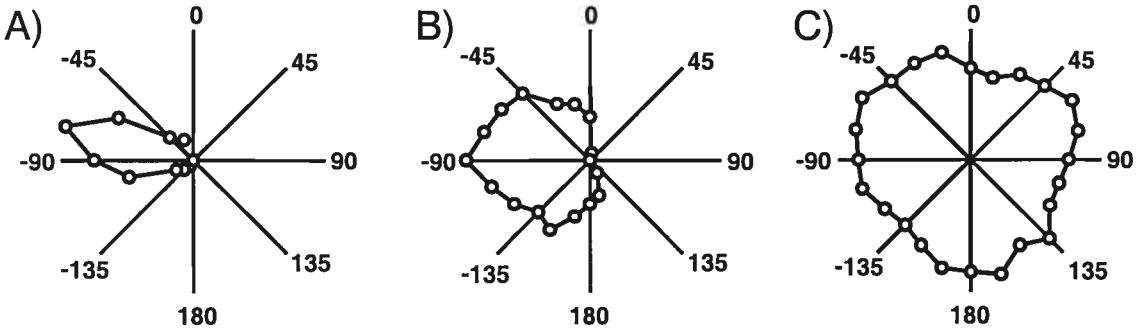


Figure 4. Représentations polaires du taux de réponse de trois neurones du collicule supérieur lors de la présentation d'un bruit à différentes positions en azimut. Le neurone **A** possède un champ récepteur axial alors que les neurones **B** et **C** possèdent respectivement des champs récepteurs de type hémichamp et omnidirectionnel.

MÉCANISMES NEURONAUX DE L'AUDITION EN PRÉSENCE DE BRUIT DE FOND

Perception de l'intensité des signaux sonores

Plusieurs études rapportent que l'augmentation de l'intensité du bruit de fond déplace la portion dynamique de la courbe du taux de réponse en fonction de l'intensité du signal sonore vers les intensités plus élevées (nerf auditif : Costalupes *et al.*, 1984; Gibson *et al.*, 1985, noyaux cochléaires : Gibson *et al.*, 1985, CI : Rees et Palmer, 1988; McFadden et Willot, 1994; Ramachandran *et al.*, 2000, cortex auditif : Phillips, 1985; Phillips et Cynader, 1985; Phillips et Hall, 1986; Furukawa et Middlebrooks, 2001). Ces études montrent aussi que pour un certain nombre de neurones, la présence d'un bruit de fond continu réduit significativement le taux de réponse maximal engendré par un signal sonore. Cette diminution du taux de réponse maximal est habituellement observée au niveau des neurones qui répondent préférentiellement aux bruits (chat: Costalupes *et al.*, 1984; cochon d'inde: Rees et Palmer, 1988; souris: Mcfadden et Willot, 1994). Ces études montrent que l'augmentation de l'intensité du bruit de fond a un effet similaire à la diminution de l'intensité du signal sonore; une assertion qui s'accorde bien avec les données des études psychophysiques chez l'humain (Hawkins et Stevens, 1950; Richards, 1977) et le chat (Costalupes, 1983) montrant que la détection d'un stimulus sonore exige une augmentation de l'intensité du signal sonore pour être perçu lorsque l'intensité du bruit de fond croît. De plus, les résultats de ces différentes études semblent montrer que plus le niveau de traitement est hiérarchiquement élevé dans le système auditif ascendant, moins la présence d'un bruit de fond diminue la réponse maximale et moins cette présence déplace la portion dynamique de la courbe de réponse en fonction de l'intensité sonore. Il est donc possible de supposer que plus l'information auditive est

traitée à des niveaux hiérarchiquement élevés, plus la réponse neuronale à un signal sonore est résistante à la présence d'un bruit de fond (Ramachandran *et al.*, 2000).

Perception temporelle des signaux sonores

Certaines études chez les oiseaux (Buchfellner *et al.*, 1989) et les souris (Walton *et al.*, 1997a; Wilson et Walton, 2002) montrent qu'il y a une relation directe entre l'écart temporel minimum entre deux sons qui est détecté par les neurones phasiques du CI d'une espèce et l'écart temporel minimum entre deux sons qui est détecté de façon comportementale chez cette même espèce. Selon Walton *et al.* (1997a), cet écart temporel minimum détecté est de 3 ms chez la souris. Par ailleurs, Walton *et al.* (1997b), Barsz *et al.* (2000), Wilson et Walton (2002) et Barsz *et al.* (2004) ont étudié l'influence d'un masque (un bruit à large spectre) sur l'écart temporel minimum détecté entre deux signaux identiques (bouffés de bruits) au niveau des neurones du CI de la souris. Les résultats de Walton *et al.* (1997b) et de Barsz *et al.* (2004) montrent qu'un masque d'une intensité de 10 dB SPL plus faible que l'intensité des signaux sonore ne modifie pas l'écart temporel minimum détecté par les neurones phasiques du CI. Cependant, lorsque la différence d'intensité entre le masque et les signaux est de 6 dB SPL, le tiers des neurones phasiques du CI sont incapables de détecter des écarts temporels de moins de 10 ms. Pour leur part, les neurones toniques du CI, bien que moins efficaces que les neurones phasiques, peuvent aussi détecter un écart temporel entre deux signaux sonores. L'écart temporel minimal moyen détecté entre deux signaux (65 dB SPL) par les neurones toniques de la souris dans un environnement silencieux est de 52.2 ms (Barsz *et al.*, 2000; Wilson et Walton, 2002). Paradoxalement, Wilson et Walton (2002) ont montré que les neurones toniques de la souris détectent des écarts temporels plus

courts en présence d'un masque. En effet, l'écart minimum détecté entre deux signaux (65 dB SPL) en présence d'un masque de 40 dB SPL et de 53 dB SPL pour les neurones toniques de la souris est en moyenne respectivement de 24 ms et de 12 ms.

Perception de la localisation des signaux sonores

Jiang *et al.* (1997a, b) ont étudié chez le cochon d'inde la courbe du taux de réponse des neurones du CI en fonction de l'intensité du signal sonore en écoute binaurale lorsque le bruit et le signal sont présentés avec la même phase aux deux oreilles et lorsque le bruit est présenté avec la même phase aux deux oreilles mais que la phase du signal est inversée à une des deux oreilles. Le système nerveux auditif analyse la différence de phase entre les deux oreilles comme étant une DIT. Ainsi, le bruit et le signal sont perceptuellement situés au même endroit lorsqu'ils sont présentés avec la même phase aux deux oreilles, mais sont perceptuellement situés à des endroits différents lorsque la phase du signal est inversée à une des deux oreilles (Jeffress, 1948; Licklider, 1948; Koehnke *et al.*, 1986). Jiang *et al.* (1997a, b) ont montré que les seuils de détection du signal sonore des neurones du CI lorsque le bruit et le signal sont présentés avec la même phase sont en moyenne inférieurs aux seuils de détection lorsque la phase du signal est inversée à une des deux oreilles. Dans le même ordre d'idée, Ratnam et Feng (1998) et Furukawa et Middlebrooks (2001) ont montré que le taux de réponse des neurones du CI de la grenouille et des neurones de A2 du chat lors de la présentation d'un signal sonore en champ libre en présence de bruit de fond diminue lorsque la distance entre le bruit de fond et la position du signal sonore diminue. Ces résultats sont en accord avec les études psychophysiques chez l'humain (Terhune et Turnbull, 1989;

Saberi *et al.*, 1991) et le furet (Hine *et al.*, 1994) qui montrent que l'augmentation de la distance entre une source sonore et un masque améliore la perception du signal sonore. Cependant, ces études psychophysiques (Terhune et Turnbull, 1989; Saberi *et al.*, 1991; Hine *et al.*, 1994) ainsi que des études utilisant des enregistrements unitaires (grenouille: Ratnam et Feng, 1998; chat: Furukawa et Middlebrooks, 2001) montrent qu'il est possible de différentier l'un de l'autre deux signaux sonores malgré le fait qu'ils soient physiquement situés au même endroit. Cette différentiation est possible grâce à l'utilisation des différences spectrales, des différences d'intensités ou des différences temporelles entre les deux signaux sonores. Ainsi, il est possible d'identifier et de suivre le décours temporel de plusieurs instruments de musique dans un orchestre; et ce, même si la mélodie est présentée par un seul haut-parleur qui ne fournit aucun indice permettant la localisation de chacun des instruments.

Brugge *et al.* (1998) ont étudié chez le chat l'influence de la présence d'un bruit de fond sur la sensibilité à la position des neurones de A1 à l'aide de stimuli présentés en écoute dichotique. Les stimuli auditifs utilisés simulaient un espace acoustique virtuel. Les résultats montrent que la présence continue d'un bruit de fond diffus tend à diminuer le taux de réponse et à augmenter la latence de la première réponse des neurones de A1 du chat; et ce, peu importe la position du signal sonore. De plus, ils observent que la présence d'un bruit de fond ne modifie pas la sensibilité à la position préférentielle des champs récepteurs auditifs des neurones de A1. En outre, les résultats de Furukawa et Middlebrooks (2001) montrent que la présence d'un bruit de fond réduit le taux de réponse évoqué par un signal sonore peu importe la position de ce signal pour les deux tiers des neurones de A2 du chat lors de la présentation d'un train de clic (80 ms) en champ libre. De plus, leurs résultats montrent qu'un réseau de neurones artificiels

entraîné à estimer la position d'un signal sonore en fonction du patron de réponse d'un neurone lors de la stimulation dans un environnement silencieux, est perturbé par la présence d'un bruit de fond et que celle-ci s'intensifie lors d'une diminution de la différence entre l'intensité du signal et l'intensité du bruit. Ces études concluent que l'augmentation de l'intensité du bruit de fond est équivalente à une diminution du signal sonore pour le code neuronal de la localisation sonore au niveau des aires auditives. Ces résultats sont en accord avec les différentes études neurophysiologiques effectuées chez le chat en présence de bruit de fond montrant que la présence de bruit de fond déplace la courbe de réponse vers des intensités sonores plus élevées (Phillips, 1985; Phillips et Cynader, 1985; Phillips et Hall, 1986). Ces résultats sont aussi en accord avec ceux d'études comportementales sur la localisation sonore dans un environnement bruyant chez l'humain qui montrent qu'une augmentation de l'intensité du bruit de fond diminue la performance de la localisation sonore (Good et Gilkey, 1996; Lorenzi *et al.*, 1999).

HYPOTHÈSES

De nombreuses études comportementales ont montré que la perturbation de la perception auditive en présence de bruits de fond s'accentue lorsque l'intensité du bruit de fond augmente. Cette perturbation dépend à la fois des caractéristiques physiques, spatiales et temporelles du bruit de fond et du signal sonore (Hawkins et Stevens, 1950; Costalupes, 1983; Buser et Imbert, 1987; Phillips, 1987; Bregman, 1990; Koehnke et Besing, 1996; Peissig et Kollmeier, 1997).

Les substrats neuronaux de l'identification de la position de la source sonore en milieu bruyant sont peu connus. En effet, seules les études de Brugge *et al.* (1998) et de

Furukawa et Middlebrooks (2001) ont examiné, chez le chat, l'influence d'un bruit de fond sur les substrats neuronaux de la localisation sonore. Cependant, ces travaux ont porté sur l'étude d'aires auditives très sensibles aux signaux auditifs mais peu sensibles à la position spatiale des stimuli auditifs. En effet, les aires auditives A1 et A2 sont dépourvues d'une représentation de l'espace auditif et la plupart des neurones de ces aires ont des champs récepteurs très étendus en azimut (Middlebrooks et Pettigrew, 1982; Middlebrooks *et al.*, 1998). De plus, Brugge *et al.* (1998) ont stimulé dans un espace virtuel en dépit du fait que Wenzel *et al.* (1993) et Hawley *et al.* (1999) aient montré que la localisation dans un espace virtuel est moins performante que la localisation en champ libre. Ces résultats suggèrent que certains indices de la localisation sonore en champ libre ne sont pas reproduits intégralement dans l'espace virtuel (Wenzel *et al.*, 1993; Hawley *et al.*,1999).

Par contre, le CS dispose de neurones auditifs ayant des champs récepteurs en azimut bien circonscrits et organisés de façon à former une carte topographique de l'espace auditif. Les résultats de Milner et Taylor (1990) montrent que les neurones du CS sont essentiels à l'orientation vers une source sonore chez le rat. De plus, la plupart des neurones auditifs des couches profondes du CS (cochon d'inde: King et Palmer, 1983; chat: Middlebrooks et Knudsen, 1984; furet: King et Hutchings, 1987; rat: Gaese et Johnen, 2000) sont sensibles à la position spatiale des stimuli sonores simples (fréquences pures) et des stimuli sonores complexes (bruits à large spectre).

Nous nous proposons donc d'évaluer l'effet d'un bruit gaussien sur la sensibilité des champs récepteurs des neurones auditifs des couches profondes du CS lors de la présentation en champ libre de la fréquence optimale du neurone. Celle-ci étant définie comme la fréquence sonore engendrant un taux de réponse cellulaire maximale lorsque

présentée à une intensité sonore de 65 dB SPL. L'utilisation, comme signal sonore, de la fréquence optimale à cette intensité favorise une réponse cellulaire robuste et constante.

Des études comportementales et neurophysiologiques ont démontré que le rapprochement spatial d'un masque et d'un signal sonore diminue la sensibilité à l'intensité du signal sonore (Terhune et Turnbull, 1989; Saberi *et al.*, 1991; Hine *et al.*, 1994; Jiang *et al.*, 1997a, b; Ratnam et Feng, 1998; Furukawa et Middlebrooks, 2001). Ainsi, le signal sonore sera présenté à la même position azimutale que celle du bruit de fond afin d'optimiser l'effet du bruit de fond sur la réponse cellulaire engendrée par le signal sonore.

Good et Gilkey (1996) et Lorenzi *et al.* (1999) ont montré chez l'humain qu'un bruit de fond continu n'affecte pas la performance de la localisation d'un signal sonore (un train de clics) lorsque la différence entre l'intensité du signal sonore et l'intensité du masque est $\geq$ 8 dB SPL. De plus, leurs résultats montrent que même si la présence d'un bruit de fond diminue la performance de la localisation sonore, il est tout de même possible de localiser un signal sonore lorsqu'il a la même intensité que le bruit ambiant. Ces résultats suggèrent que les mécanismes neuronaux de la localisation sonore sont plutôt résistants à la présence de bruits de fond. Les résultats de Brugge *et al.* (1998) et de Furukawa et Middlebrooks (2001) semblent aussi aller dans ce sens. En effet, Brugge *et al.* (1998) et Furukawa et Middlebrooks (2001) montrent que les neurones du cortex auditif du chat sont sensibles à la position d'une source sonore (clics) en dépit de la présence de bruit de fond (un bruit gaussien). De plus, Brugge *et al.* (1998) montrent que la présence de bruit de fond ne modifie pas la position préférentielle du champ récepteur des neurones de A1. Ces résultats nous permettent de prédire que la position préférentielle des champs récepteurs auditifs des neurones du CS ne sera pas modifiée

lors de la présentation d'un signal sonore en présence d'un bruit de fond. Aussi, nous ne prévoyons observer aucun changement sur la sélectivité spatiale des champs récepteurs en azimut des neurones du CS. Ces hypothèses sous-entendent que les mécanismes anatomo-physiologiques à l'origine de la sensibilité spatiale des neurones auditifs du CS sont résistants peu importe le type et le nombre de stimuli sonores présents dans l'environnement.

Plusieurs études neurophysiologiques sur la détection d'un signal sonore rapportent qu'une augmentation de l'intensité du bruit de fond déplace la portion dynamique de la courbe du taux de réponse en fonction de l'intensité des neurones vers des intensités sonores plus élevées. Ces études montrent aussi que la présence continue d'un bruit de fond réduit le taux de réponse maximal engendré par un signal sonore pour un certain nombre de neurones (Costalupes *et al.*, 1984; Gibson *et al.*, 1985; Rees et Palmer, 1988; Mcfadden et Willot, 1994). Globalement, ces études montrent que l'augmentation de l'intensité du bruit de fond a un effet similaire à la diminution de l'intensité du signal sonore; une assertion qui s'accorde bien avec les données des études psychophysiques montrant qu'un signal sonore doit augmenter son intensité pour être perçu lorsque l'intensité du bruit de fond augmente (Hawkins et Stevens, 1950; Richards, 1977; Costalupes, 1983). De la même manière, les résultats de Good et Gilkey (1996) et de Lorenzi *et al.* (1999) montrent que lorsque la différence entre l'intensité du signal sonore (un train de clics) et l'intensité du masque (un bruit gaussien) est < 8 dB SPL, une diminution subséquente de la différence entre l'intensité du signal sonore et celle du masque provoque une diminution de la performance de la localisation sonore. Au niveau neurophysiologique, Brugge *et al.* (1998) ont également démontré qu'une augmentation du bruit de fond est comparable à une baisse d'intensité du signal pour les

champs récepteurs des neurones de A1. À la lumière de ces résultats comportementaux et neurophysiologiques sur la détection et la localisation d'un signal sonore en présence de bruit de fond, nous postulons que le taux de réponse cellulaire sera diminué lors de la présentation d'un signal sonore en présence d'un bruit de fond.

CHAPITRE 2

ARTICLE:

SOUND SOURCE DIRECTION IN BACKGROUND NOISE IN THE SUPERIOR COLLICULUS OF THE RAT

Le 8 mars 2007

Alex Martin est inscrit au programme de maîtrise en science au département de Psychologie (2-220-1-3). Il est le premier auteur de l'article intitulé: «Sound source direction in background noise in the superior colliculus of the rat» qui sera envoyé à la revue Brain Research. Les co-signataires de cet article sont: Étienne Vachon-Presseau, Christine Pageau, Franco Lepore et Jean-Paul Guillemot. La contribution de Alex Martin pour la réalisation de cet article a été de 1- élaborer le projet de recherche, 2- élaborer les hypothèses, 3- réaliser les expériences, 4- effectuer les analyses et 5- rédiger les premières versions de l'article.

À titre de coauteur de l'article intitulé: «Sound source direction in background noise in the superior colliculus of the rat», je suis d'accord pour que Alex Martin inclue cet article dans son mémoire qui a pour titre: «Propriétés spatiales des neurones auditifs du collicule supérieur dans un environnement bruyant».

[redacted]

Alex Martin

[redacted]

Etienne Vachon Presseau

[redacted]

Christine Pageau

[redacted]

Dr Franco Lepore

[redacted]

Dr Jean-Paul Guillemot

SOUND SOURCE DIRECTION IN BACKGROUND NOISE IN THE SUPERIOR COLLICULUS OF THE RAT

Alex Martin[1], Étienne Vachon-Presseau[1], Christine Pageau[1], Franco Lepore[1] and Jean-Paul Guillemot[1,2]

[1] Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Département de Psychologie, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3J7

[2] Département de Kinanthropologie, Université du Québec à Montréal, C.P. 8888, Succ. Centre-Ville, Montréal, Québec, Canada, H3C 3P8

Correspondence and reprint request should be addressed to:

Jean-Paul Guillemot

Université du Québec à Montréal
Département de Kinanthropologie
C.P. 8888, Succ. Centre-Ville
H3C 3P8
Montréal, Qc, Canada

Telephone: (514) 343-7298
Fax: (514) 343-5787
[redacted]

Number of pages: 37
Number of figures:8

ABSTRACT

Human listeners maintain relatively accurate sound localization judgements in a noisy environment, suggesting that the neural mechanisms for sound localization are fairly resistant to masker sounds. Moreover, neurons in the deep layers of the superior colliculus (SC) have well-defined auditory receptive fields (RFs) that code for specific positions in space. The aim of the present study, therefore, was to evaluate the effect of background noise on the positional sensitivity of neurons in the deep layers of the SC. Extracellular recordings were carried out in anaesthetized adult Long Evans rats. A neuron's best frequency was presented at different azimuthal positions in free field with and without the presence of Gaussian background noise. Most neurons responded optimally to restricted azimuthal positions in the contralateral hemispace. When stimulated in a noisy environment, most of them remained sensitive to sound position and only a few changed their positional sensitivity by more than 15°. Furthermore, when stimulated in the presence of background noise, a limited proportion of neurons showed a significant drop in response, or a significant facilitation whereas the majority did not modify their response.

Section: sensory and motor systems

Key words: superior colliculus, sound localization, azimuth coding, background noise.

ABBREVIATIONS:

EEG: electroencephalogram

imp./s: impulse/second

PSTH: post-stimulus time histogram

RF: receptive field

SC: superior colliculus

SPL: sound pressure level

1. INTRODUCTION

The auditory system furnishes mammals with important information regarding their surrounding environment. It allows for the detection, identification and localization of a predator, a prey or a sexual partner, and it does so despite the presence of competing noise. This fact notwithstanding, most studies on auditory spatial localization and on its underlying neural mechanisms are carried out in a noiseless environment.

Psychophysical studies have shown that an increase in background noise produces corresponding increases in the threshold for the detection of an auditory signal in humans (Hawkins and Stevens, 1950) as well as in animals (Costalupes, 1983). Moreover, Good and Gilkey (1996) and Lorenzi et al. (1999) have shown that it does not affect sound localization in humans as long as the target signal intensity is $\geq$ 8 dB SPL over that of the background noise. When the signal is lower than or the same as the background noise, however, localization is less accurate. These results suggest that the neural mechanisms for sound localization are resistant to the presence of background noise.

The question of how neurons process auditory signals in a noisy environment was initially addressed by investigating the influence of continuous background noise on the neuron's rate-intensity function. These studies showed that as noise level increases, the rate-intensity function is displaced toward the higher intensities for most neurons at the level of the eight nerve (Costalupes et al., 1984; Gibson et al., 1985), the cochlear nucleus (Gibson, 1985), the inferior colliculus (McFadden and Willot, 1994; Ramachandran et al., 2000; Rees and Palmer, 1988) and the auditory cortex (Furukawa

and Middlebrooks, 2001; Phillips, 1985; Phillips and Cynader, 1985; Phillips and Hall, 1986). They also showed that the maximum firing rate of some neurons was reduced. This suggests that increased noise is somewhat equivalent to a decrease in the level of the signal. This is supported by psychophysical studies showing that an increase in background noise increases the threshold for the detection of an auditory signal (Costalupes, 1983; Hawkins and Stevens, 1950).

Studies of the neural mechanisms of sound localization in a noisy environment carried out on the auditory cortex also tend to support this conclusion. Thus, Brugge et al. (1998) looked at the spatial RF properties of A1 neurons of the cat in the presence of a spatially diffuse background noise using virtual-space auditory signals delivered by earphones. They found that the presence of noise did not change their optimal positional sensitivity but decreased the response rate independently of signal-source location. Furukawa and Middlebrooks (2001), using free field stimulation, also found that the presence of a continuous noise reduced response rate to auditory signals presented at different azimuthal position for two-thirds of A2 neurons. However, the studies were carried out in either A1 or A2, where neurons show poor sensitivity to sound location and leave open the question about the neural mechanisms of sound localization with or without accompanying noise.

The SC is involved in the control of orienting movements of the head, eyes and pinnae toward the source of visual, auditory and/or somesthetic stimuli (Henkel and Edwards, 1978; King, 2004; Moschovakis, A.K., 1996; Paré et al., 1994; Peck and Baro, 1997; Populin et al., 2004; Stein and Clamann, 1981; Wurtz and Albano, 1980). The neurons of the intermediate and deep layers also control motor functions and respond to these three types of stimuli occurring within their RFs (King, 2004; Stein and Meredith,

1993). The auditory azimuthal RFs of most SC neurons are restricted to small deviations from the optimal position (Gaese and Johnen, 2000; King and Palmer, 1983; King and Hutchings, 1987; Knudsen, 1982; Middlebrooks and Knudsen, 1984; Middlebrooks and Knudsen, 1987; Stein and Meredith, 1993). One distinctive feature of auditory neurons is that their azimuthal RF positions vary systematically with respect to electrode location within the SC (Gaese and Johnen, 2000; King and Hutchings, 1987; King, 2004; Middlebrooks and Knudsen, 1984; Stein and Meredith, 1993). It is in fact the only structure in the rat where an auditory space map is found, making its neurons essential for the analysis of the auditory environment, such that bilateral SC ablation eliminates orienting behaviour toward a sound source (Milner and Tyler, 1990).

The goal of the present study was to investigate the azimuthal RF properties of SC neurons in the presence of background noise. Psychophysical studies (Hine et al., 1994; Saberi et al., 1991; Terhune and Turnbull, 1989) as well as single unit and multi-unit recording studies have shown that the ability to detect auditory signals embedded in noise improves when the spatial separation between the noise and the signal increases (Jiang et al., 1997; Furuwaka and Middlebrooks, 2001; Ratnam and Feng, 1998). Accordingly, to maximize the effect of noise on neuronal responses to pure tones, we presented the latter and the background noise at the same azimuthal position.

2. RESULTS

2.1. Rate-intensity functions and thresholds in a quiet environment

When stimulated with Gaussian noise, most neurons (91%) responded monotonically to increases in intensity. Figure 1 A-D show the response of two neurons as intensity increases from 25-55 dB SPL. The post-stimulus time histograms (PSTH) and the rate-intensity function (Figure 1A and 1B) show that the response rate of neuron 117 increased monotonically. However, neuron 088 displayed a non-monotonic response (Figure 1C and 1D): it increased its response rate as the noise increased to 45 dB SPL, followed by a drastic decrease as intensity was raised to 55 dB SPL.

The threshold to Gaussian noise of the responsive neurons (n = 124) was also determined. The thresholds of neurons 117 and 088 (Figures 1B and 1D) are, respectively, 38 dB SPL and 35 dB SPL. However, as demonstrated in Figure 1A, the neuron did respond to the noise at an intensity of 35 dB SPL, which is less than its interpolated threshold (38 dB SPL). At 35 dB SPL, however, the response was only evoked six times out of ten trials, which is below our 70% criteria. This might in part explain why in the present study thresholds are relatively high (mean = 40.4 dB SPL; σ = 12.2 dB SPL). As shown in Figure 1E, only a few neurons (13.2 %) have a low threshold ($\leq$ 30 dB SPL) while more than one fifth (21%) have a threshold above 50 dB SPL.

----------Insert Figure 1----------

2.2. Types of response

A large proportion of neurons, 70.2%, were classified as phasic, while 25% had sustained responses and only 4.8% showed a pause-type response. The PSTHs of three neurons (Figures 1A, 3A and 4A) show phasic responses whereas some gave robust sustained responses (Figure 3C) and a few showed typical pause responses (Figure 3E).

2.3. Frequency tuning curves

The neurons' best frequencies ranged from 1.25-25 kHz and nearly half (44.6%) responded optimally to frequencies higher than 16 kHz whereas only a few (14.1%) had best frequencies below 8 kHz (Figure 2B). The frequency tuning curves of three neurons are presented in Figure 2A and show that they respond to a restricted range of frequencies and have an unmistakable best frequency. Thus, neuron 004 responded to low frequencies (1.25-4 kHz) and had a best frequency of 1.75 kHz, neuron 014 responded to frequencies between 5 and 12 kHz and its response was optimal at 10 kHz and neuron 110 responded to high frequencies with an optimal response at 22.5 kHz. Thirty-two neurons did not respond to pure tone bursts at any of the intensities tested.

----------Insert Figures 2 and 3----------

2.4. Response to Gaussian noise and pure-tone

Figure 3 shows the responses of three neurons stimulated with Gaussian noise (Figures 3A, 3C and 3E) and pure tones (Figures 3B, 3D and 3F) at the same intensity (neuron 110: 45 dB SPL, neuron 126: 55 dB SPL, neuron 059: 25 dB SPL). Neurons 110 and 059 exhibited the same discharge pattern whether the stimulus was noise or a tone. However, some had different discharge patterns when stimulated with either stimulus. As shown in Figures 3C and 3D, the sustained pattern of neuron 126 was characterized by a brisk discharge at the onset of noise burst, which was not present when stimulated with a tone. Neuron 110 (Figures 3A and 3B) had a lower response rate when stimulated with noise whereas neurons 126 and 059 responded more robustly to the latter. Of the 124 neurons that responded to Gaussian noise, 38.1% had a similar response rate when stimulated either with noise or a pure tone, a few (7.8%) had a significantly lower response rate than to tones whereas 28.3% had a significantly higher rate.

2.5. Rate-intensity functions and intensity thresholds to pure tones in the presence of background noise

Figures 4A and 4B show the PSTHs and rate-intensity functions of two neurons stimulated at their best frequency (neuron 012: 16 kHz, neuron 055: 10 kHz) at different intensities in the presence of background noise. Neuron 012 increased its response rate systematically as the pure tone intensity was raised from 25-55 dB SPL. Neuron 055 also increased its response rate as the intensity increased from 5 to 15 dB SPL and then saturated as it was raised above 20 dB SPL. These two neurons were classified as monotonic, representing the majority of neurons (90%). The others (10%)

responded non-monotonically to increasing pure tone intensities in presence of background noise.

----------Insert Figures 4 and 5----------

The threshold of neuron 012 (Figures 4A and 4B), when stimulated at its best frequency in the presence of background noise at 35 dB SPL which was 10 dB SPL higher than the noise. On the other hand, the threshold of neuron 055 (Figures 4C and 4D) was 15 dB SPL, 10 dB SPL lower than the intensity of background noise. Moreover, as can be seen in the PSTHs in Figure 4C, this neuron responded at its best frequency to an intensity of 10 dB SPL, but only for 50% of the trials (n = 10). Again, this attests to the fact that our 70% threshold criterion is rather severe for neurons that have a high spontaneous discharge rate. The mean threshold at the best frequency in the presence of background noise of neurons responding to pure tones was 40.7 dB SPL (σ = 14.5 dB SPL) and, as shown in Figure 4E, more than one third (36.8%) had a pure tone threshold in the presence of noise higher than 45 dB SPL. Nevertheless, a non negligible percentage of SC neurons (17.4 %) had their pure tone threshold lower or equal to the intensity (25 dB SPL) of the background noise.

2.6. Receptive field properties in a quiet environment

Three main classes of RFs sensitive to azimuthal position were identified. Figure 5 shows the positional tuning polar plots of four neurons when stimulated at their best frequencies (neuron 057: 12.5 kHz at 30 dB SPL, neuron 059: 16 kHz at 35 dB SPL, neuron 022: 15 kHz at 37 dB SPL, neuron 045: 20 kHz at 38 dB SPL) at different

azimuthal positions. An example of the first class is presented in Figure 5A. Neuron 057 responded equally well to pure tones at all azimuthal positions in both hemifields, showing less than 50% change from maximum rate. Therefore, this neuron was classified as omnidirectional, representing a minority (6.5%) of neurons.

----------Insert Figure 6----------

A second class, representing 93.5% of the neurons, was classified as spatially tuned, since their RFs were confined to the contralateral hemifield and were characterized by an optimal position. These tuned neurons were subdivided into two discrete populations on the basis of the extensiveness (positional selectivity index) of their RF. The first subclass had a positional selectivity index greater than 90°. Neuron 059 (Figure 5B) responded robustly at most lateral azimuthal positions, but its response rate diminished abruptly when the tone was presented in the ipsilateral hemifield. This neuron responded optimally at -90° and had a positional selectivity index of 159.3°. This type of RF was classified as hemifield and represents 46.5% of the tuned neurons.

----------Insert Figure 7----------

The second subclass responded only to a limited range of azimuthal positions in the contralateral hemifield. The positional selectivity index of these neurons was ≤ 90°. Neuron 022 is a typical example of this sub-class (Figure 5C) and shows a robust response when stimulated between -30° and -60°, with an optimal response at -45°; its

positional selectivity index was 78.6°. Finally, some neurons had very spatially restricted RFs (Figures 5D) and responded robustly only when the tones were presented in precise positions in the contralateral hemifield. The RF of neuron 045 had a positional selectivity index of 36.2 ° at -105°. The two latter are typical examples of tuned neurons classified as axial, representing 53.5 % of the total.

Although 11.7% of the position tuned neurons have quite a large RF (positional selectivity index >150°), more than half (55.8%) have a restricted (Figure 6A), positional selectivity indexes ranging from 61° to 120°. Only a few auditory neurons in the SC (5.8%) had a very narrow spatial RF (positional selectivity index $\leq$ 30°). In fact, the positional selectivity index (Figure 6A) of the tuned neurons varied from 11° to 180°, with a relatively large mean of 88.3° (σ = 39.0°). The indexes of the axial (mean = 59.3°, σ = 19.1°) and hemifield RFs (mean = 122.0°, σ = 27.4°) differ significantly (t (84) = 12.4, $p \leq 0.001$).

A large proportion of tuned neurons responded optimally to positions situated in the contralateral hemispace around -90° (Figure 6B). Effectively, 57.5% of the hemifield (n = 40) and 71.7% of the axial RFs (n = 46) had their optimal position situated between -75° and -105°. However, one fifth of either hemifield (20%) and or type neurons (21.7%) responded optimally in the anterior contralateral hemispace, that is, between -30° and -60°. While 22.5 % of the hemifield RFs were optimally situated in the posterior part (between -120° and -150°) of the contralateral hemispace, only 6.6% of the axial RFs were in this hemispace (Figure 6B). Despite this, there was no significant difference (χ^2 (8) = 10.28, $p > 0.05$) between the distribution of the preferential position of axial and hemifield RFs.

----------Insert Figures 8 and 9----------

2.7. Receptive fields' properties in noisy environment

Figure 7 shows the positional polar tuning of four neurons which were stimulated at their best frequencies at 5 or 10 dB SPL above threshold in the presence of background noise. The positional polar tuning of a hemifield neuron is presented in Figure 7A. In a quiet environment (filled dots), this neuron responded optimally at -120° when stimulated with a tone (18.5 kHz) presented at 40 dB SPL. The presence of background noise slightly decreased the response rate (empty squares) at most azimuthal positions without modifying its optimal position selectivity. Nevertheless, the RF of neuron 005 was more restricted (positional selectivity index: 96°) in a noisy environment than in a quiet environment (positional selectivity index: 135.8°). Figure 7B presents the positional polar tuning of a neuron with an axial RF that responded optimally at -105° when stimulated with tone (20 kHz) bursts presented at 40 dB SPL in a noisy and a quiet environment. The response rate of this neuron did not show significant increases at the optimal azimuthal position but its selectivity index was larger in the presence of noise (45.8°) than in a quiet environment (25°). As demonstrated by these two typical examples, most (70.9 %) tuned neurons (axial (n = 46): 76.1%; hemifield (n = 40): 65.0%) did not change their response rate in the presence of background noise when stimulated at their best frequency at optimal azimuthal position.

Conversely, the presence of background noise drastically decreased (1.3 standard deviation) the response rate of some tuned neuron (Figure 7C) when stimulated

with a tone (25 kHz) presented at 39 dB SPL. This neuron responded optimally at -105° and showed a larger positional selectivity index (97.4°) in a noisy environment than in a quiet one (71.5°). Neurons such as this one that showed a decrease of one standard deviation or more of their response rate in a noisy environment at their optimal azimuthal position were classified as inhibitory and represented 12.8 % of neurons (axial: 5 neurons; hemifield: 6 neurons). Finally, as presented in Figure 7D, some tuned neurons responded optimally at the same azimuthal position (-120°) and had a similar positional selectivity index (quiet: 82.3°; noisy: 72.8°) despite the addition of background noise. Neuron 032 increased its response rate significantly (1.2 standard deviations) when stimulated with a tone (16 kHz; 30 dB SPL) in the presence of noise. These neurons that showed an increase greater or equal to one standard deviation of their response rate in a noisy environment were classified as excitatory and represent 16.3% of neurons (axial: 6 neurons; hemifield: 8 neurons).

When tone bursts were presented in either a quiet or a noisy environment, the optimal positional sensitivity of most axial (67.4%) and hemifield (67.5%) neurons did not change. In only a few axial (4/46) and hemifield (5/40) neurons it changed by more than 15° in the presence of background noise (Figures 8A and 8B). In fact, the correlation between the optimal position in the presence and in the absence of noise was highly significant for axial ($r = 0.83$; $p \leq 0.001$) and hemifield neurons ($r = 0.86$; $p \leq 0.001$).

The presence of background noise did not modify a neuron's tuning properties (e.g., axial to omnidirectional or vice versa). As mentioned above, in a quiet environment, the mean spread (positional selectivity index) of axial and hemifield RFs differed significantly. There was also a significant difference (t (84) = 2.45, $p \leq 0.02$)

between the mean extent of the axial (mean: 82.9°, σ: 39.0°) and hemifield RFs (mean = 103.3°, σ = 38.0°) in a noisy environment. Also, the difference between the mean positional selectivity index of the axial RFs was significantly larger (t (45) = 3.91, $p \leq 0.001$) in a noisy environment (mean = 82.9°, σ = 39.0°) than in a quiet (mean = 59.3°, σ: 19.1°) one. The inverse was true for the hemifield RFs: the mean spread was significantly smaller (t (39) = 3.11, $p \leq 0.004$) in a noisy (mean = 103.3°, σ = 38.01°) than in a quiet (mean = 122.0°, σ = 27.4°) environment.

2.8. Spontaneous activity in a quiet and a noisy environment

Very few neurons had any spontaneous activity in either a quiet (15.1%) or a noisy (16.3%) environment. When comparing the spontaneous activity of inhibitory, excitatory and insensitive neurons in a quiet and a noisy environment, an ANOVA revealed a significant interaction effect (F (2, 83) = 6.72, p ≤ 0.01). Thus, the mean spontaneous activity of inhibitory neurons was significantly higher (t (10) = 2.55, $p \leq 0.05$) in a quiet (mean = 7.6 imp./s, σ = 8.6 imp./s) than in a noisy (mean = 2.9 imp./s, σ = 3.4 imp./s) environment. On the other hand, the mean spontaneous activity of excitatory neurons was significantly (t (13) = 2.20, $p \leq 0.05$) lower in a quiet (mean = 2.9 imp./s, σ = 2.3 imp./s) than in a noisy (mean = 4.9 imp./s, σ = 3.6 imp./s) environment. As for the positional insensitive neurons, it was not significantly different (t (60) = 1.51, $p > 0.05$) in either a quiet (mean = 5.6 imp./s, σ = 5.5 imp./s) or in a noisy (mean = 4.7 imp./s, σ = 5.4 imp./s) environment.

3. DISCUSSION

The purpose of this study was to investigate the azimuthal RF properties of SC neurons of rats in the presence of background noise. The results indicate that most neurons have well defined RFs restricted to only a few degrees around an optimal position when stimulated at their best frequency in either a quiet or a noisy environment. They also showed that the presence of background noise may change the tuning and the response rate at the preferred position, but not the optimal position per se.

3.1. Receptive field properties in a quiet environment

The results obtained show that most neurons of Long Evans rats respond optimally to a restricted azimuthal locations, an observation that is consistent with previous studies in the optic tectum of the barn owl (Knudsen and Konishi, 1978), and in the SC of the bat (an animal that uses echolocation) (Wong, 1984), the guinea pig (King and Palmer, 1983; Palmer and King, 1982), the cat (Middlebrooks and Knudsen, 1984), the monkey (Wallace et al., 1996) and the Sprague-Dawley rat (Gaese and Johnen, 2000). However, we found that neurons in the SC of rats have smaller RFs than those previously found by Gaese and Johnen (2000). Thus, our results contradict their arguments suggesting that the spatial tuning of auditory SC neurons is generally broader in rats than in cats, ferrets and guinea pigs. This discrepancy may be due to rat strain differences or because the current study used pure tones instead of broadband noise as the auditory stimulus. However, this is quite unlikely, since King and Palmer (1983) showed that the RF sizes tend to be wider when SC neurons are stimulated with pure tones than with broadband noise. We also found that the optimal positions were restricted to the contralateral hemifield, particularly around 90°. This finding is in

agreement with Gaese and Johnen (2000), but differs from studies that used other species. This discrepancy may be due to the fact that visual SC neurons in rats are more activated by lateral contralateral visual stimuli (Diao et al., 1983; Martin and Sefton, 1983; Siminoff et al., 1966) while visual SC neurons of most other mammals are more responsive to frontal contralateral stimuli (cats: Kadunce et al., 2001; guinea pig: King and Palmer, 1983; ferret: King and Hutchings, 1987; monkey: Wallace et al., 1996). Consequently, since the auditory space map is topographically aligned with the visual space map in the SC, the preference for lateral stimuli by neurons in the rats' SC shifts the optimal positions of auditory tuned neurons toward the interaural transverse plane. Omnidirectional neurons, on the other hand, seem completely insensitive to the cues that establish sharp RF borders (King and Palmer, 1983; Middlebrook and Knudsen, 1984), suggesting that they are not likely implicated in the orienting behaviour toward an auditory signal.

3.2. Receptive field properties in noisy environment

Our study demonstrates that the presence of background noise does not modify the essential positional RF properties of the neurons (e.g., tuned to omnidirectional or vice versa). They show instead that the presence of noise increases the positional selectivity index of axial neurons whereas it decreases this index for hemifield neurons. The increase of RF extent of axial neurons could explain the results of psychophysical studies showing a decrease of sound localization performance in the presence of noise (Good and Gilkey, 1996; Lorenzi et al., 1999). Brugge et al. (1998) also found that the presence of background noise decreased the spatial size of the RFs of A1 neurons. Both results imply that in a natural environment, where signal and

background noise are fluctuating, the spatial RFs of SC and A1 neurons are continuously expanding and contracting. If the neural code for sound localization relies exclusively on the size of the RF, then different calculations must take place to process the same signal location depending on the levels of background noise and signal.

The optimal position of tuned SC neurons did not change with the addition of background noise, as found for A1 neurons (Brugge et al., 1998) and SC neurons (Gaese and Johnen, 2000; King and Palmer, 1983; Middlebrooks and Knudsen, 1984). Moreover, our results and those found in other studies argue that the topographic map of SC auditory neurons and its coherency with the visual map are more robust than many other RF properties (Dräger and Hubel, 1975; King and Palmer, 1983; King and Hutchings, 1987; Knudsen and Konishi, 1978; Updyke, 1974; Wong, 1984).

3.3. Response rate in the presence of background noise

A number of studies have shown that the presence of background noise decreases the response rate of neurons to an auditory signal and have proposed that an increase in noise is largely equivalent to a decrease in the level of the signal (Brugge et al. 1998; Costalupes et al., 1984; Furukawa and Middlebrooks, 2001; Gibson et al., 1985; Phillips, 1985; Phillips and Cynader, 1985; Phillips and Hall, 1986; Phillips, 1987). Furthermore, all neurons in the study of Brugge et al. (1998) and most neurons described by Furukawa and Middlebrooks (2001) decreased their response rate independently of the signal location in the presence of background noise. Inhibitory neurons described in the current study display exactly this effect, decreasing their response rate to pure tone presentation in the presence of noise. However, for most SC neurons (70.9%), the background noise did not significantly modify their response rate

(insensitive neurons). Some neurons (16.3%) actually increased their response rate to an auditory signal in the presence of background noise (excitatory neurons), an effect that has also been reported by Furukawa and Middlebrooks (2001) in a similarly small proportion of neurons in A2. As also suggested by Furukawa and Middlebrooks (2001), it seems that the presence of the background noise increases the neural sensitivity of the excitatory neuron to an auditory signal, similar to an increase in the signal level.

The mean spontaneous activity of inhibitory neurons is significantly higher in a quiet environment than in a noisy environment, suggesting that these neurons are partially inhibited by the noise. By contrast, the mean spontaneous activity of excitatory neurons is significantly higher in the presence of noise than in its absence, suggesting that excitatory neurons fire more easily in the presence of background noise. These inhibitory and excitatory responses to the noise in the current study differ from the previous results showing that auditory cortical neurons display little or no sustained response to a continuous noise (Brugge et al. 1998; Furukawa and Middlebrooks, 2001; Phillips, 1985; Phillips and Cynader, 1985; Phillips and Hall, 1986). This difference may be due to structure discrepancy or because previous studies did not analyse the spontaneous discharge rate as precisely as in the present study. In fact, our analyses demonstrate that for some neurons, continuous background noise can affect a neuron's response rate for as long as 4.8 seconds after its onset.

3.4. Functional implications for sound localization in noisy environment

The SC integrates multiple sensory cues and is implicated in orienting the eyes, the ears and/or the head toward an object. Moving the gaze toward an auditory signal improves auditory perception of that signal (Jones and Kabanoff, 1975; Lewald

and Ehrensten, 1996; Reisberg et al., 1981; Rorden and Driver, 1999) and tactile perception of the auditory signal source, if applicable (Honore et al., 1989; Pierson et al. 1991). It also brings the visual fovea toward the sound emitting object, further contributing to object identification (Chelazzi et al., 1995; Goldberg and Bushnell, 1981; Hoffman and Subramaniam, 1995; Okita and Wei, 1993). Localizing a sound and orienting the head, the eyes and the pinnae toward the source of the signal is an important feat to survive in a noisy environment since it is the first step in localizing a prey or a predator. This necessitates that orienting-to-sound behaviour be reliable and resistant to the presence of background noise (Good and Gilkey, 1996; Lorenzi et al., 1999). Some studies have even shown that humans and penguins can localize a sound even if the background noise is louder than the signal (Aubin, 2004; Good and Gilkey, 1996; Lorenzi et al., 1999). These data could account for the results of this study showing that some SC neurons (17.2%) responded at their best frequency threshold to a pure tone intensity lower than that of the background noise. SC neurons are required to displace gaze and attention toward a new sound signal (King, 2004; Lomber et al., 2001; McHaffie, 2005), a requirement that remains crucial even in the presence of background noise.

4. EXPERIMENTAL PROCEDURES

4.1. Animals

Ten adult Long Evans rats (250-450 g) were used in this study. The animals came from a Université de Montréal approved supplier, were in good health, had no apparent malformations or pathologies and showed orienting responses toward sounds. Before the experiment, each animal was examined otoscopically to exclude ear obstruction and disease. All experimental procedures were approved by the Université de Montréal animal care committee and were in accordance with the guidelines of the Canadian Council on Animal Care and those proposed by the National Institutes of Health. Particular attempts were made to minimize both the suffering and the number of animals used for this study.

4.2. Surgery and recordings

Surgical anaesthesia was induced by an intra-peritoneal injection of pentobarbital (Somnotol: 65 mg/kg). Atropine sulphate (0.5 mg/kg) and dexamethasone sodium phosphate (15 mg/kg) were administered subcutaneously to respectively reduce bronchial secretions and reduce inflammation. During the surgery, the rat's head was immobilized in a stereotaxic frame. A brass bar (length: 15 mm; diameter: 2 mm) was fixed on the animal's skull anterior to bregma using small screws and dental acrylic. This made it possible to hold the rat in a stable position during the recording session without obstructing the auditory field. A craniotomy (3 X 6 mm) was performed over the right SC and the dura was pushed aside to allow electrode penetration. The incision was partially sutured and the scalp reattached so that the pinnae were maintained in their

physiological positions. All pressure points and incision sites were regularly (every hour) infused with Xylocaine (2%, Astra Pharma Inc., Mississauga Canada). After the surgery, a period of two hours was allowed before the recording session to permit the rat's heart and respiration rates to stabilize.

During the recording, the animal's body temperature was maintained at 37° ± 0.5°C with a thermostatically controlled electric blanket. During the experiment, the absence of reflexes was verified routinely. The EEG and the heart rate were constantly monitored to control the level of anesthesia. When necessary, an injection of a mixture of ketamine (30 mg/kg) and xylaine (3mg/kg) was administrated intra-muscularly to ensure that an adequate and stable level of anesthesia was maintained throughout experimentation.

Extra-cellular single-unit recordings were carried out in an electrically shielded, single-walled sound isolation chamber (2 x 2 x 2.24 m). The walls were covered with three inches of convoluted sound-absorbing foam (Illbruck, Minneapolis, MN) to suppress echoes. Recording was carried out with varnished tungsten microelectrodes (impedance 1-5 MΩ at 1000Hz) or glass microelectrodes filled with a 3 M NaCl solution (impedance 2-5 MΩ). The microelectrode was lowered perpendicularly in the SC and moved in small steps using a hydraulic microdrive (Anterior-Posterior: -5.2 to -7.9 mm; Lateral: 0 to 3.0 mm) at coordinates derived from Paxinos and Watson (2005). Action potentials were conventionally amplified, band-pass filtered (0.3-10 kHz), displayed on an oscilloscope and transferred to an audio monitor. The electrode was advanced until bursts of spike activity that were locked to the onset of auditory search stimuli were found. The search stimuli (tone and noise bursts, whistle and hand

claps) were presented in free field at the azimuthal position eliciting the most robust response (usually at azimuth: -90° and elevation: 10°). The extracellular single spikes were isolated from background activity by an on-line time-amplitude discriminator, transformed into square pulses, time stamped (precision: 50 μs) and stored into a PC computer for both on-line and off-line analysis.

4.3. Auditory stimulation

Free-field sound stimuli were presented with both ears open. Auditory stimuli (Gaussian noise and pure tone) were generated using a Tucker-Davis Technologies (TDT; Gainesville, FL) system. All auditory stimuli (duration: 90 ms, rise/fall: 5ms) were generated with 16-bit precision at a 100 kHz sampling rate. Pure tones (1-32 kHz) and noises (1-40 kHz) were presented at intensities which could be regulated by two independent attenuators (TDT, PA5). Gaussian noises were used as the background noise (duration: 5 s, rise/fall: 5ms) and were always presented at an intensity of 25 dB SPL. Auditory stimuli were amplified (TDT, ED1 model) and transmitted by two independent speakers (Beyer: DT 48), one for the signal (pure tones) and one for the background noise (Gaussian noise). The two speakers were attached to a robotic arm that permitted placement of the speakers at any location in azimuth at a distance of 57 cm from the nodal point of the animal's head. Since the two speakers were attached to the same vertical robotic arm, they were always at the same azimuthal position. The speaker emitting the signal was situated at 10° in elevation while the speaker for the background noise was 6° above. Speakers' location directly in front of the animal was

assigned a position of 0°. Positive azimuths indicated ipsilateral hemifield positions whereas negative azimuths represented contralateral hemifield positions.

The output of the acoustic system was calibrated with a sonometer (Bruel and Kjaër; model 2230) and a microphone (model 4191, 12.5 mm) located at the same position as the animal's head and facing the speakers. Intensities of auditory stimuli were expressed as the sound pressure level (SPL) relative to 20 μPa. The amplitude of the stimulus was constant within ± 2 dB SPL between 1 and 40 kHz.

4.4. Procedure and data analysis

The complete protocol was administered to 124 neurons. These neurons gave a robust and stable response to auditory complex stimuli such as whistle, claps, and Gaussian noise. No attempt was made to test if these neurons were also responsive to visual or somatosensory stimuli.

Upon isolating a neuron, auditory search stimuli (Gaussian noise or pure tone bursts at different frequencies and dB SPLs) were presented at a rate of 2/s. If a response to pure tone and/or Gaussian noise bursts at a specific collicular depth was not observed, the electrode depth was increased until a response could be elicited. Responses to noise and pure tone bursts were used to derive raster-displays and PSTHs. For this purpose, stimuli were presented 10 times with an interval of 2 s to avoid neuronal adaptation. The PSTHs were divided into 300 bins, each having a bin-width of 1 ms, from the spontaneous firing rate beginning 100 ms before stimulus presentation to 200 ms post-stimulus onset. All stimuli were first presented at the spatial position evoking the highest and most stable response rate as evaluated by ear, usually between -75° and -115 ° in

azimuth. Using these parameters, the responsiveness to static Gaussian noise bursts (duration: 90 ms, rise/fall: 5 ms) was evaluated. The response rate-intensity function was derived using Gaussian noise at different intensities by steps of 5 or 10 dB SPL using pseudo-random presentation. The responses were classified using the PSTHs that had the highest response rate when stimulated with the noise.

Auditory threshold was defined as the minimal Gaussian noise intensity (dB SPL) needed to evoke a response above the spontaneous activity on at least 7 of the 10 presentations. Thereafter, the frequency tuning curve of the neuron was determined (1-32 kHz, step: 1/3 or 1/6 octaves) in a quiet environment. The best frequency response was defined as the frequency that evoked the highest response rate. The frequency tuning curves were built at 65 dB SPL and used for pure tone stimulation (Gourevitch and Eggermont, 2007).

We then tested pure tone responsive neurons (n = 92) at their best frequency for different intensities in steps of 5 or 10 dB SPL in the presence of background noise (intensity: 25 dB SPL). From the neuron's response rate-intensity function, we determined threshold. This was defined as the minimal pure tone intensity (dB SPL) needed to evoke a response higher than spontaneous activity on at least 7 of the 10 presentations. The background noise stimulation consisted of continuous sound lasting 5 seconds in duration. We introduced the pure tone stimulation during last 100 ms of background noise so that the two stimuli terminated simultaneously. The azimuthal spatial position was chosen such that the highest and most stable response rate was evoked during the presentation of both stimuli.

Auditory spatial RFs were investigated in 92 neurons. For this purpose, we presented the neuron's best frequency at different azimuthal positions by steps of 15° in

the contralateral and ipsilateral hemifields pseudorandomly in both quiet and noisy environments. The neuron's best frequency intensity level was 5 or 10 dB SPL higher than the neuron's best frequency intensity threshold in the presence of background noise. Mechanical constraints did not permit measurement of azimuthal positions in the ipsilateral hemifield between 150° and 180°. Mean response rates were plotted as a function of sound source azimuth to obtain polar tuning curves. From these positional tuning curves, an optimal position was determined and defined as the tone position eliciting the highest response rate. To classify the auditory RF, a positional selectivity index was computed and defined as the spatial spread (bandwidth) of the receptive field within which sound positions elicited 50% of the maximal response rate both in quiet and noisy environments. The RF categories include axial (specific axis in space), hemifield (large bandwidth covering a hemifield at least 90° in width), and omnidirectional (responding to every position).

Spontaneous activity of tuned neurons at their optimal azimuthal position (n = 86) in a quiet and a noisy environment was then assessed. For this purpose, the spontaneous activity of each neuron was recorded. In the case of spontaneous activity in background noise, the stimulation consisted of 5 s of continuous noise. Spontaneous activity was collected from the 100 ms immediately preceding the pure tone onset.

We also compared the response rate and the discharge pattern of the neurons when stimulated at the same intensity with Gaussian noise at their best frequency. For comparison purposes, the difference between the response rate to Gaussian noise and pure tone was considered to be significant when the response rate to the noise was

higher or lower than one standard deviation of the response rate at the neuron's best frequency without noise.

4.5. Histology

Recording tracks were marked with small electrolytic lesions (5 μA for 10 s) carried out at the end of some penetrations. At the end of each recording session, which lasted up to ~ 24 h, the animal was deeply anaesthetized (130 mg/kg) with sodium pentobarbital (MTC Pharmaceuticals, Cambridge, Canada) and then transcardially perfused with isotonic saline (NaCl, 0.9%) followed by formalin (4%). The brain was then removed and coronal sections (50 μm) were cut on a freezing microtome. Every second slice was mounted and Nissl-stained. Electrophysiological criteria and histological verification confirmed that neuronal activity was recorded from neurons in the intermediate and deep layers of the SC.

Acknowledgements

This study was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) awarded to J.-P. Guillemot and F. Lepore and by a Canada Research Chair awarded to the latter. The authors are grateful to M.-E. Tremblay for technical assistance and to F. Guillemot for software design.

REFERENCES

1. Aubin, T., 2004. Penguins and their noisy world. An. Acad. Bras. Cienc. 76, 279-283.

2. Brugge, J.F., Reale, R.A., Hind, J.E., 1998. Spatial receptive fields of primary auditory cortical neurons in quiet and in the presence of continuous background noise. J. Neurophysiol. 80, 2417-2432.

3. Chelazzi, L., Biscaldi, M., Corbetta, M., Peru, A., Tassinari, G., Berlucchi, G., 1995. Oculomotor activity and visual spatial attention. Behav. Brain Res. 71, 81-88.

4. Costalupes, J.A., 1983. Broadband masking noise and behavioral pure tone thresholds in cats. J. Acoust. Soc. Am. 74, 758-764.

5. Costalupes, J.A., Young, E.D., Gibson, D.J., 1984. Effects of continuous noise backgrounds on rate response of auditory nerve fibers in cat. J. Neurophysiol. 51, 1326-1344.

6. Diao, Y.C., Wang, Y.K., Xiao, Y.M., 1983. Representation of the binocular visual field in the superior colliculus of the albino rat. Exp. Brain Res. 52, 67-72.

7. Dräger, U.C., Hubel, D.H., 1975. Responses to visual simulation and relationship between visual, auditory and somatosensory inputs in mouse superior colliculus. J. Neurophysiol. 38, 690-713.

8. Furukawa, S., Middlebrooks, J.C., 2001. Sensitivity of auditory cortical neurons to locations of signals and competing noise sources. J. Neurophysiol. 86, 226-240.

9. Gaese, B.H., Johnen, A., 2000. Coding for auditory space in the superior colliculus of the rat. Eur. J. Neurosci. 12, 1739-1752.

10. Gibson, D.J., Young, E.D., Costalupes, J.A., 1985. Similarity of dynamic range adjustment in auditory nerve and cochlear nuclei. J. Neurophysiol. 53, 940-958.

11. Goldberg, M.E., Bushnell, M.C., 1981. Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. II. Modulation in frontal eye fields specifically related to saccades. J. Neurophysiol. 46, 773-787.

12. Good, M.D., Gilkey, R.H., 1996. Sound localization in noise: the effect of signal-to-noise ratio. J. Acoust. Soc. Am. 99, 1108-1117.

13. Gourevitch, B., Eggermont, J.J., 2007. Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. J. Neurophysiol. 97,144-158.

14. Hawkins, J.E., Stevens, S.S., 1950. The masking of pure tones and of speech by white noise. J. Acoust. Soc. Am. 22, 6-13.

15. Henkel, C.K., Edwards, S.B., 1978. The superior colliculus control of pinna movements in the cat: possible anatomical connections. J. Comp. Neurol. 182, 763-776.

16. Hine, J.E., Martin, R.L., Moore, D.R., 1994. Free-field binaural unmasking in ferrets.
Behav. Neurosci. 108, 196-205.

17. Hoffman, J., Subramaniam, B., 1995. The role of visual attention in saccadic eye movements. Percept. Psychophys. 57, 787-795.

18. Honore, J., Bourdeaud'hui, M., Sparrow, L., 1989. Reduction of cutaneous reaction time by directing eyes towards the source of stimulation. Neuropsychologia 27, 367-371.

19. Jiang, D., McAlpine, D., Palmer, A.R., 1997. Detectability index measures of binaural masking level difference across populations of inferior colliculus neurons. J Neurosci. 17, 9331-9339.

20. Jones, B., Kabanoff, B., 1975. Eye movements in auditory space perception. Percept. and psychophys. 17, 241-245.

21. Kadunce, D.C., Vaughan, J.W., Wallace, M.T., Stein, B.E., 2001. The influence of visual and auditory receptive field organization on multisensory integration in the superior colliculus. Exp. Brain Res.139, 303-310.

22. King, A.J., Palmer, A.R., 1983. Neurons responsive to free-field auditory stimuli in guinea-pig superior colliculus: distribution and responses properties. J. Physiol. 342, 361-381.

23. King, A.J., Hutchings, M.E., 1987. Spatial response properties of acoustically responsive neurons in the superior colliculus of the ferret: a map of auditory space. J. Neurophysiol. 57, 596-624.

24. King, A.J., 2004. The superior colliculus. Curr. Biol. 14, 335-338.

25. Knudsen, E.I., Konishi, M., 1978. A neural map of auditory space in the owl. Science 200, 795-797.

26. Knudsen, E.I., 1982. Auditory and visual maps of space in the optic tectum of the owl. J. Neurosci. 2, 1177-1194.

27. Lewald, J., Ehrenstein, W.H., 1996. Auditory-visual shift in localization depending on gaze direction. NeuroReport 7, 1929-1932.

28. Lomber, S.G., Payne, B.R., Cornwell, P., 2001. Role of the superior colliculus in analyses of space: superficial and intermediate layer contributions to visual orienting, auditory orienting, and visuospatial discriminations during unilateral and bilateral deactivations. J. Comp. Neurol. 44, 44-57.

29. Lorenzi, C., Gatehouse, S., Lever, C., 1999. Sound localization in noise in normal-hearing listeners. J. Acoust. Soc. Am. 105, 1810-1820.

30. Martin, P.R., Sefton, A.J., Dreher, B., 1983. The retinal location and fate of ganglion neurons which project to the ipsilateral superior colliculus in neonatal albino and hooded rats. Neurosci. Lett. 41, 219-226.

31. McFadden, S.L., Willot, J.F., 1994. Responses of inferior colliculus neurons in C57BL/6J mice with and without sensorineural hearing loss: effects of changing azhimuthal location of a continuous noise masker on response to controlateral tones. Hear. Res. 78, 132-148.

32. McHaffie, J.G., Stanford, T.R., Stein, B.E., Coizet, V., Redgrave, P., 2005. Subcortical loops through the basal ganglia. Trends Neurosci. 28, 401-407.

33. Middlebrooks, J.C., Knudsen, E.I., 1984. A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. J. Neurosci. 4, 2621-2634.

34. Middlebrooks, J.C., Knudsen, E.I., 1987. Changes in external ear position modify the spatial tuning of auditory units in the cat's superior colliculus. J. Neurophysiol. 57, 672-687.

35. Middlebrooks, J.C., Pettigrew, J.D., 1981. Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by sensitivity to sound localization. J. Neurosci. 1, 107-120.

36. Middlebrooks, J.C., Xu, L., Eddins, A.C., Green, D.M., 1998. Codes for sound-source location in nontonotopic auditory cortex. J. Neurophysiol. 80, 863-881

37. Milner, A.D., Taylor, M.J., 1990. Auditory orienting and detection in rats following lesions of the superior colliculus. Behav. Brain Res. 37, 293-296.

38. Moschovakis, A.K., 1996. The superior colliculus and eye movement control. Curr. Opin. Neurobiol. 6, 811–816.

39. Okita, T., Wei, J.H., 1993. Effects of eye position on event-related potentials during auditory selective attention. Psychophysiology 30, 359-365.

40. Palmer, A.R., King, A.J., 1982. The representation of auditory space in the mammalian superior colliculus. Nature 299, 248-249.

41. Paré, M., Crommelinck, M., Guitton, D., 1994. Gaze shifts evoked by stimulation of the superior colliculus in the head-free cat conform to the motor map but also depend on stimulus strength and fixation activity. Exp. Brain Res. 101, 123–139.

42. Paximos, G., Watson, C., 2005. The Rat Brain in Stereotaxic Coordinates, 5th Ed, Elsevier Academic Press, Burlington, MA.

43. Peck, C.K., Baro, J.A., 1997. Discharge patterns of neurons in the rostral superior colliculus of cat: activity related to fixation of visual and auditory targets. Exp. Brain Res. 113, 291–302.

44. Phillips, D.P., 1985. Temporal response features of cat auditory cortex neurons contributing to sensitivity to tones delivered in the presence of continuous noise. Hear. Res. 19, 253-268.

45. Phillips, D.P., Cynader, M.S., 1985. Some neural mechanisms in the cat's auditory cortex underlying sensitivity to combined tone and wide-spectrum noise stimuli. Hear. Res. 18, 87-102.

46. Phillips, D.P., Hall, S.E., 1986. Spike-rate intensity functions of cat cortical neurons studied with combined tone-noise stimuli. J. Acoust. Soc. Am. 80, 177-187.

47. Phillips, D.P., 1987. Stimulus intensity and loudness recruitment: neural correlates. J. Acoust. Soc. Am. 82, 1-12.

48. Pierson, J.M., Bradshaw, J.L., Meyer, T.F., Howard, M.J., Bradshaw, J.A., 1991. Direction of gaze during vibrotactile choice reaction time tasks. Neuropsychologia 29, 925-928.

49. Populin L.C., Tollin, D.J., Yin, T.C., 2004. Effect of eye position on saccades and neuronal responses to acoustic stimuli in the superior colliculus of the behaving cat. J Neurophysiol. 92, 2151-2167.

50. Ramachandran, R., Davis, K.A., May, B.J., 2000. Rate representation of tones in noise in the inferior colliculus of decerebrate cats. J. Assoc. Res. Otolaryngol. 1, 144-160.

51. Ratnam, R., Feng, A.S., 1998. Detection of auditory signals by frog inferior collicular neurons in the presence of spatially separated noise. J. Neurophysiol. 80, 2848-2859.

52. Rees, A., Palmer, A.R., 1988. Rate-intensity functions and their modification by broadband noise for neurons in the guinea pig inferior colliculus. J. Acoust. Soc. Am. 83, 1488-1498.

53. Reisberg, D., Scheiber, R., Potemken, L., 1981. Eye position and the control of auditory attention. J. Exp. Psychol. Hum .Percept. Perform. 7, 318-323.

54. Rorden, C., Driver, J., 1999. Does auditory attention shift in the direction of an upcoming saccade? Neuropsychologia 37, 357-377.

55. Saberi, K., Dostal, L., Sadralodabai, T., Bull, V., Perrot, D.R., 1991. Free-field release from masking. J. Acoust. Soc. Am. 90, 1355-1370.

56. Siminoff, R., Schwassmann, H.O., Kruger, L., 1966. An electrophysiological study of the visual projection to the superior colliculus of the rat. J. Comp. Neurol. 127, 435-444.

57. Stein, B.E., Clamann, H.P., 1981. Control of pinna movements and sensorimotor register in cat superior colliculus. Brain Behav. Evol. 19, 180-192.

58. Stein, B.E., Meredith, M.A., 1993. The merging of the senses. MIT, Cambridge, MA.

59. Terhune, J.M., Turnbull, S.D., 1989. Masked threshold changes associated with angular separation of noise and signal sources. Scand. Audiol. 18, 85-89.

60. Updyke, B.V., 1974. Characteristics of unit responses in superior colliculus of the Cebus monkey. J. Neurophysiol. 37, 896-909.

61. Wallace, M.T., Wilkinson, L.K., Stein, B.E., 1996. Representation and integration of multiple sensory inputs in primate superior colliculus. J. Neurophysiol. 76, 1246-1266.

62. Wong, D., 1984. Spatial tuning of auditory neurons in the superior colliculus of the echolocating bat, Myotis lucifugus. Hear. Res. 16, 261-270.

63. Wurtz, R.H., Albano, J.E., 1980. Visual-motor function of the primate superior colliculus. Annu. Rev. Neurosci. 3, 189-226.

FIGURE LEGENDS

Figure 1. Peri-stimulus time histograms (A and C) and rate-intensity functions (B and D) of two auditory collicular neurons when stimulated with Gaussian noise. Distribution (E) of intensity thresholds to Gaussian noise.

Figure 2. Frequency tuning curves (A) of three collicular neurons and distribution (B) of neuron's best frequencies.

Figure 3. Responses of three neurons to Gaussian noise (A, C and E) and pure tone burst (B, D, and F). Neuron 110, neuron 126, neuron 059 were stimulated at their best frequency (neuron 110: 10 kHz, neuron 126: 15 kHz, neuron 059: 16 kHz) at an intensity of 45 dB SPL, 55 dB SPL and 25 dB SPL, respectively.

Figure 4. Post-stimulus time histograms (A and C) and rate-intensity functions (B and D) of two neurons when stimulated at their best frequency (neuron 012: 16 kHz, neuron 055: 10 kHz) in the presence of background noise. Distribution (E) of intensity thresholds of each neuron's best frequency in the presence of background noise.

Figure 5. Positional tuning polar plots of four neurons when stimulated at their respective best frequency (neuron 057: 12.5 kHz, neuron 059: 16 kHz, neuron 022: 15 kHz, neuron 045: 20 kHz) at 5 or 10 dB SPL higher than their best frequency intensity threshold in the presence of background noise (neuron 057: 30 dB SPL, neuron 059: 35 dB SPL, neuron 022: 37 dB SPL, neuron 045: 38 dB SPL) at different azimuthal

positions. Neuron 057 and neuron 059, respectively, show an omnidirectional and a hemifield receptive field. Neuron 022 and neuron 045 show axial receptive fields.

Figure 6. Distribution of the positional selectivity index (A) of neurons when stimulated at their best frequency and distribution of the azimuthal optimal position (B) of axial (black) and hemifield (hatched) receptive fields.

Figure 7. Positional tuning polar plots of four neurons in a quiet (filled dots) and in a noisy environment (empty squares). These neurons were stimulated with their respective best frequencies (neuron 005: 18.5 kHz, neuron 044: 20 kHz, neuron 027: 25 kHz, neuron 032: 16 kHz) at 5 or 10 dB SPL higher than their best frequency intensity thresholds in the presence of background noise (neuron 005: 40 dB SPL, neuron 044: 40 dB SPL, neuron 027: 39 dB SPL, neuron 032: 30 dB SPL) in a quiet and in a noisy environment. Neuron 005 and neuron 044 did not change significantly their response rate in the presence of background noise. Neuron 027 and neuron 032, respectively, decreased and increased significantly their response rate when stimulated in presence of background noise.

Figure 8. Relationship between the optimal position in a quiet and a noisy environment for axial (A) and hemifield (B) positional tuned neurons.

Figure 1

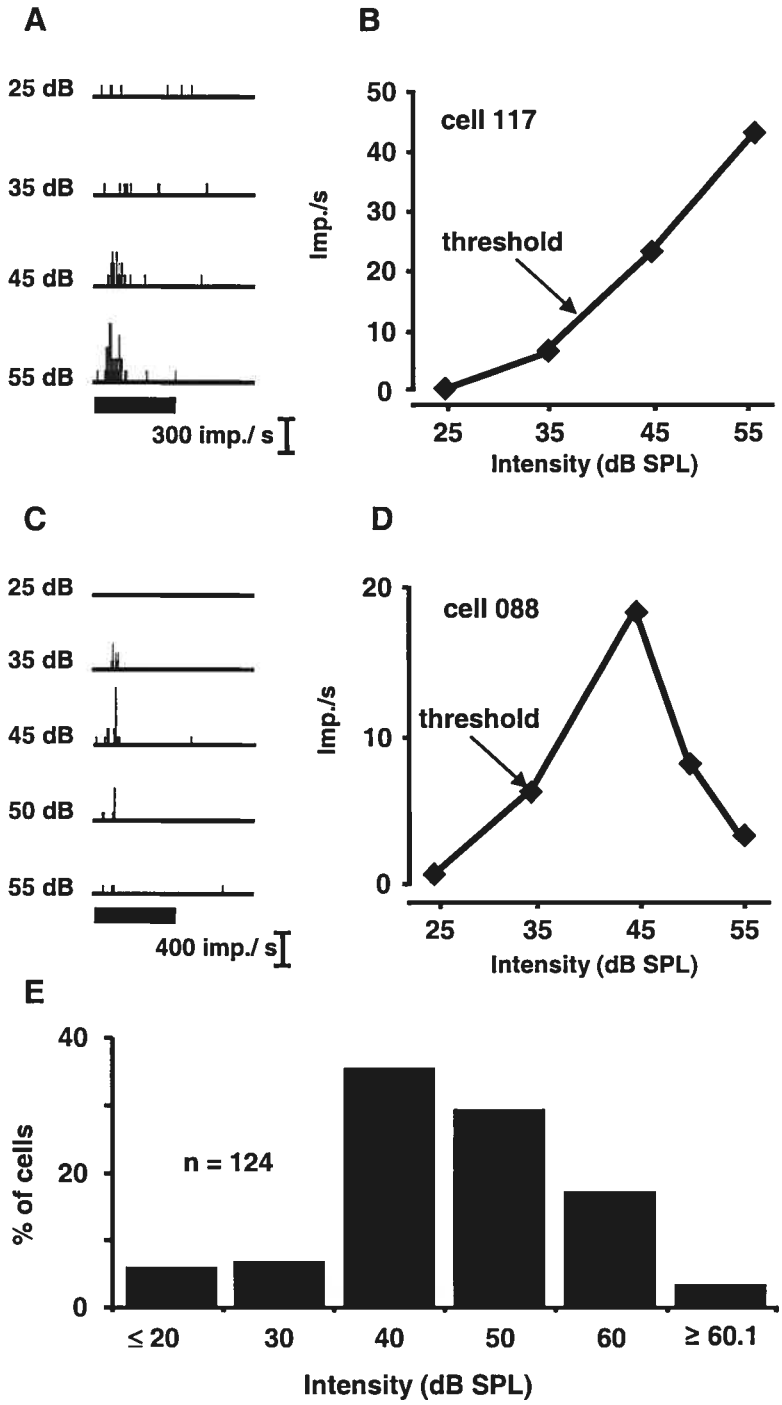

A
25 dB
35 dB
45 dB
55 dB
300 imp./ s
B
cell 117
threshold
Imp./s
50
40
30
20
10
0
25
35
45
55
Intensity (dB SPL)
C
25 dB
35 dB
45 dB
50 dB
55 dB
400 imp./ s
D
cell 088
threshold
Imp./s
20
10
0
25
35
45
55
Intensity (dB SPL)
E
% of cells
40
20
0
n = 124
≤ 20
30
40
50
60
≥ 60.1
Intensity (dB SPL)

Figure 2

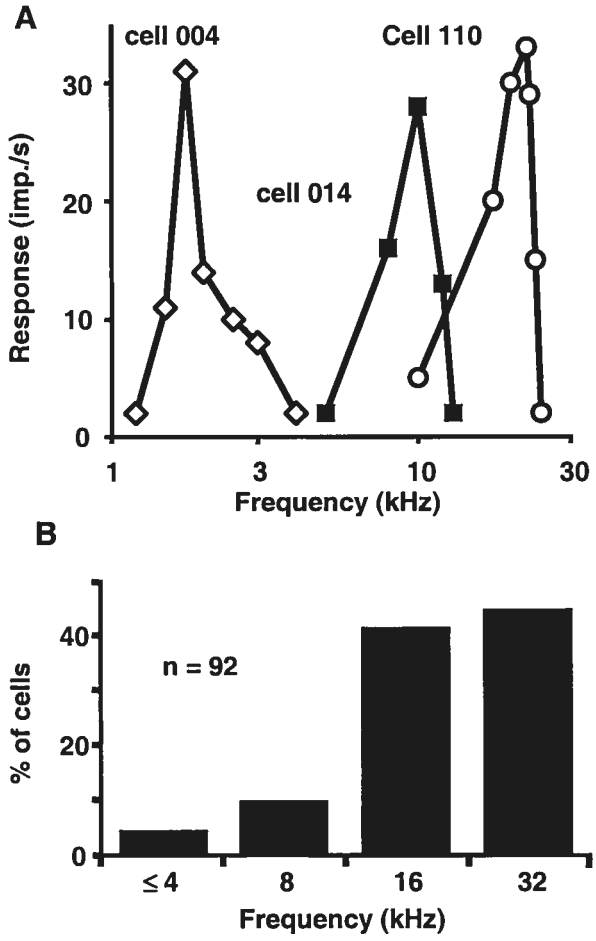

A
cell 004
Cell 110
cell 014
Response (imp./s)
30
20
10
0
1
3
10
30
Frequency (kHz)
B
n = 92
% of cells
40
20
0
≤ 4
8
16
32
Frequency (kHz)

Figure 3

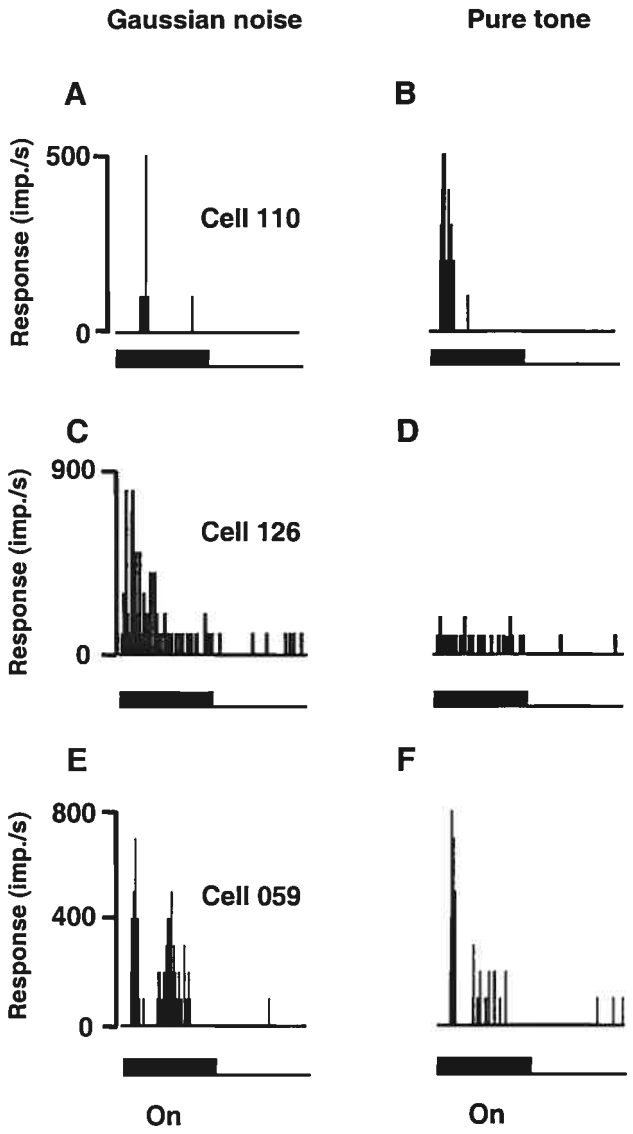

Gaussian noise
Pure tone
A
B
500
0
Response (imp./s)
Cell 110
C
D
900
0
Response (imp./s)
Cell 126
E
F
800
400
0
Response (imp./s)
Cell 059
On
On

Figure 4

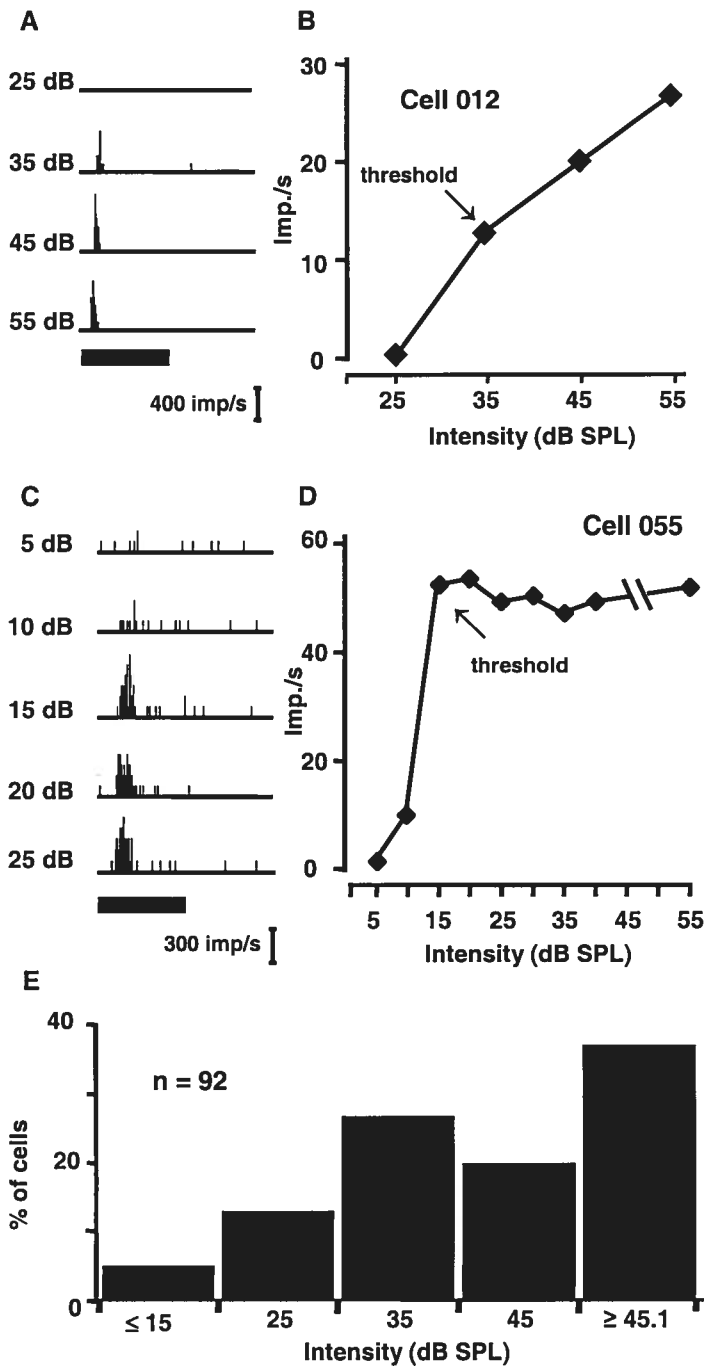

A
25 dB
35 dB
45 dB
55 dB
400 imp/s
B
Cell 012
threshold
Imp./s
30
20
10
0
25
35
45
55
Intensity (dB SPL)
C
5 dB
10 dB
15 dB
20 dB
25 dB
300 imp/s
D
Cell 055
threshold
Imp./s
60
40
20
0
5
15
25
35
45
55
Intensity (dB SPL)
E
n = 92
% of cells
40
20
0
≤ 15
25
35
45
≥ 45.1
Intensity (dB SPL)

Figure 5

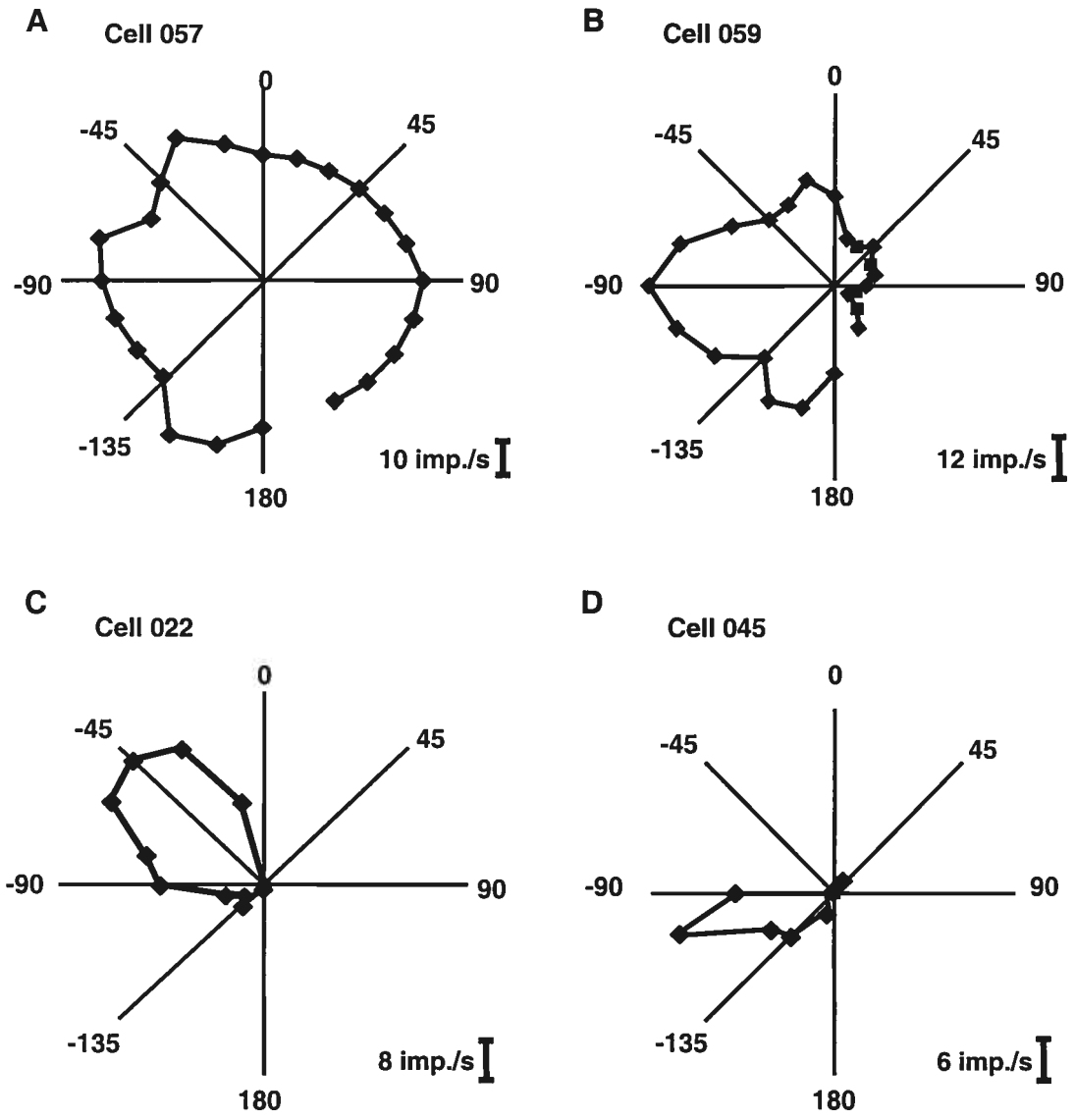

A
Cell 057
0
45
90
-45
-90
-135
180
10 imp./s
B
Cell 059
0
45
90
-45
-90
-135
180
12 imp./s
C
Cell 022
0
45
90
-45
-90
-135
180
8 imp./s
D
Cell 045
0
45
90
-45
-90
-135
180
6 imp./s

Figure 6

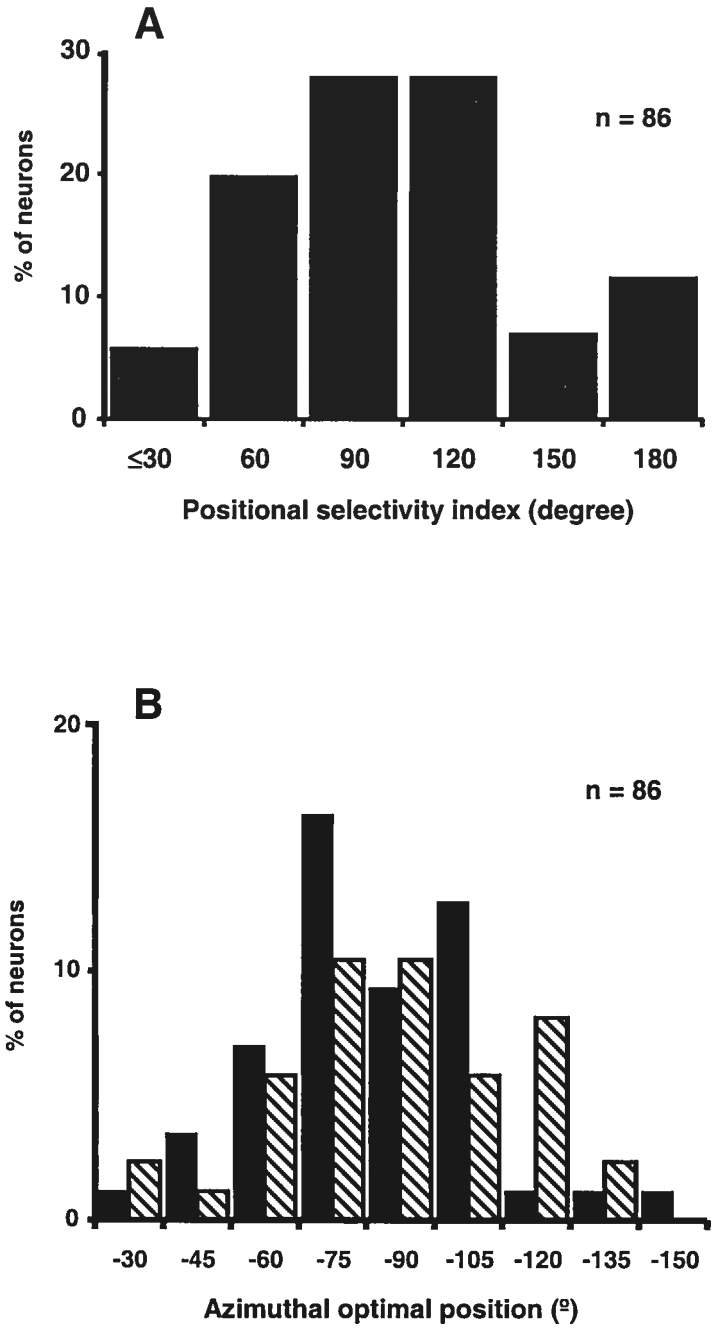

A
30
20
10
0
% of neurons
n = 86
≤30
60
90
120
150
180
Positional selectivity index (degree)
B
20
10
0
% of neurons
n = 86
-30
-45
-60
-75
-90
-105
-120
-135
-150
Azimuthal optimal position (º)

Figure 7

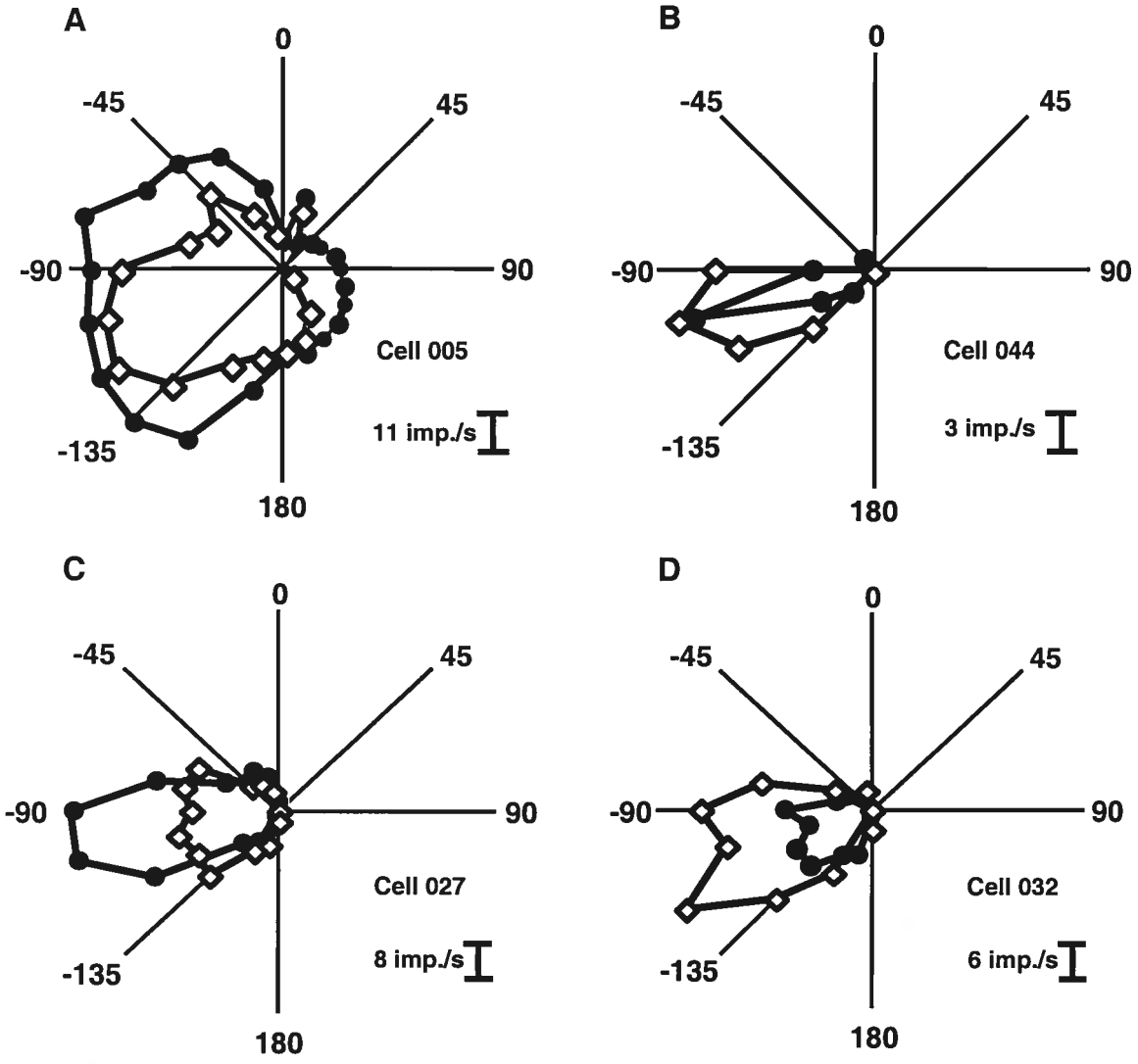
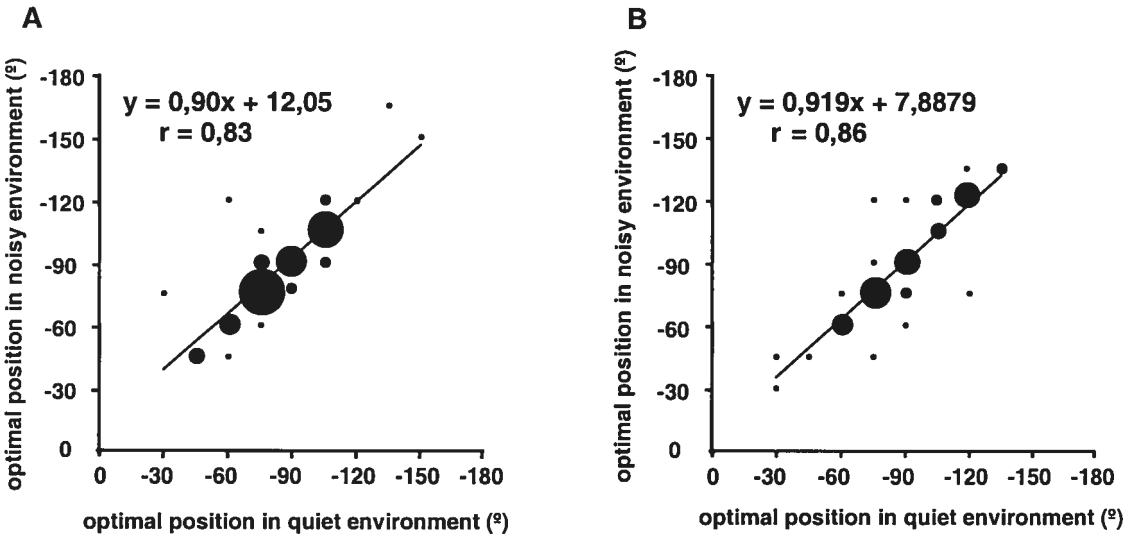

A
0
-45
45
-90
90
Cell 005
11 imp./s
-135
180
B
0
-45
45
-90
90
Cell 044
3 imp./s
-135
180
C
0
-45
45
-90
90
Cell 027
8 imp./s
-135
180
D
0
-45
45
-90
90
Cell 032
6 imp./s
-135
180

Figure 8


A
y = 0,90x + 12,05
r = 0,83
optimal position in noisy environment (º)
optimal position in quiet environment (º)
-180
-150
-120
-90
-60
-30
0
B
y = 0,919x + 7,8879
r = 0,86
optimal position in noisy environment (º)
optimal position in quiet environment (º)

CHAPITRE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

L'objectif principal de la présente étude est d'observer l'influence du bruit de fond sur la sensibilité à la position d'une source sonore en azimut des neurones auditifs des couches profondes du CS. De plus, nous avons aussi caractérisé les réponses des neurones auditifs du CS lors de la stimulation en champ libre avec des fréquences pures et un bruit gaussien.

Activité spontanée

Le taux d'activité spontanée des neurones auditifs du CS varie d'une étude à l'autre. Lors de la présente étude, où de faible dose de sodium pentobarbital, de kétamine et de xylazine ont été administrées, nous avons montré que la vaste majorité (84.9%) des neurones auditifs du CS chez le rat déchargent spontanément. Ces résultats sont comparables à ceux rapportés chez le furet anesthésié au barbiturique (King et Hutchings, 1987) et chez le singe non-anasthésié (Allon et Wollberg, 1978) montrant que tous les neurones auditifs du CS répondent spontanément. Cependant, les résultats de la présente étude contredisent les résultats de Horn et Hill (1966) chez le lapin anesthésié au pentobarbital, ceux de Wise et Irvine (1983) chez le chat anesthésié à l'aide d'un barbiturique et ceux de Middlebrooks et Knudsen (1984) chez le chat anesthésié avec de la kétamine, qui rapportent que les neurones auditifs du CS ont très peu ou pas d'activité spontanée.

Types de réponse

Lors de cette expérience tous les neurones auditifs montrent une réponse robuste lors de la stimulation sonore avec un bruit. De plus, nous avons décrit trois différents types de réponse lors de la stimulation des neurones des couches profondes du CS avec

un bruit gaussien. La présente étude montre que la vaste majorité (70.2%) des neurones auditifs du CS présente une réponse phasique lors de la présentation d'un bruit gaussien. Ces résultats sont conformes à ceux préalablement rapportés par plusieurs autres études chez le chat (King et Palmer, 1983; Wise et Irvine, 1983), le furet (King et Hutchings, 1987) et le rat (Gaese et Johnen, 2000) montrant qu'entre 61% et 100% des neurones auditifs du CS ont une réponse phasique. La constance des résultats entre les divers laboratoires et les diverses espèces suggère que pour la plupart, sinon pour tous les mammifères, la majorité des neurones du CS répondent de façon phasique. Les réponses phasiques sont propices à la détection d'un stimulus auditif mais sont incapables de coder la durée ou les composantes spectrales de la stimulation auditive. La présence prépondérante de neurones phasiques auditifs dans le CS sous-entend que les neurones auditifs du CS sont davantage impliqués dans la localisation et la détection de signaux sonores que dans leur analyse spectro-temporelle. De plus, à l'instar d'autres études sur les neurones auditifs du CS (King et Palmer, 1983; Wise et Irvine, 1983; King et Hutchings, 1987; Gaese et Johnen, 2000), nous avons observé quelques neurones du CS (25.0%) montrant une réponse tonique lors de la stimulation auditive. Par ailleurs, nous avons aussi décrit quelques neurones auditifs du CS (4.8%) ayant des réponses de type pause ce qui est conforme aux résultats de King et Hutchings (1987).

Courbes du taux de réponse en fonction de l'intensité

D'autre part, presque toutes les courbes illustrant le taux de réponse en fonction de l'intensité sonore observées au cours de la présente étude sont dites monotones. Ce résultat est en accord avec l'étude de King et Palmer (1983) chez le cochon d'inde ainsi qu'avec celle de Hirsch *et al.* (1985) chez le chat. Néanmoins, à l'instar de ces deux

études, nous avons aussi observé un petit groupe de neurones présentant des courbes de taux de réponse en fonction de l'intensité non-monotones. La faible proportion de neurones avec des courbes de taux de réponse en fonction de l'intensité sonore non-monotone suggère que les neurones auditifs du CS sont peu ou pas impliqués dans l'analyse de l'intensité des signaux sonores (Phillips, 1987).

Par ailleurs, la présente étude montre aussi que les neurones auditifs du CS ont des seuils de détection pour les bruits complexes (moyenne : 40.4 dB SPL) plus élevés que ceux rapportés par les études précédentes de King et Palmer (1983), de Midlebrooks et Knudsen (1984) et de Gaese et Johnen (2000) montrant que les seuils des neurones auditifs du CS varient entre 15 et 30 dB SPL. Cette différence de résultats provient fort probablement d'une différence dans le critère utilisé pour définir le seuil. Le seuil d'intensité sonore lors de la présente étude correspond à l'intensité minimale en dB SPL requis pour que le neurone évoque une réponse au-dessus de la réponse du niveau de base lors de 70% des présentations. Bien que le critère de 70% lors de 10 présentations soit tout juste supérieur à un écart type au-dessus du hasard (66%), il est suffisant pour réduire fortement les probabilités de confondre une activité aléatoire avec une réponse neuronale liminaire. Cependant, tel que montré au cours de cette étude, ce critère semble parfois trop sévère. Néanmoins, les résultats de cette étude et ceux des études précédentes s'accordent pour conclure que les seuils auditifs des neurones du CS (une structure polymodale) sont plus élevés que ceux des neurones situés dans des structures dont la modalité principale est auditive telles que le CI et les aires auditives (Middlebrooks et Pettigrew, 1982; King Palmer, 1983; Midlebrooks et Knudsen, 1984; Aitkin, 1991; Gaese et Johnen, 2000).

Réponse des neurones auditifs du CS aux sons purs

Plusieurs études affirment que les neurones du CS répondent préférentiellement aux stimuli de hautes fréquences (Dräger et Hubel, 1975; Wise et Irvine, 1983). D'autre part, plus de 80% des neurones de Te1 chez le rat ont une fréquence optimale supérieure à 8 kHz (Sally et Kelly, 1988). Lors de la présente étude, nous avons trouvé que la majorité des neurones auditifs du CS (85.9%) répondent optimalement à un son pur de haute fréquence ($\geq$ 8 kHz). Cependant, nous avons aussi observé quelques neurones ayant leur syntonisation spectrale limitée aux basses fréquences (< 8 kHz).

Par ailleurs, plusieurs études rapportent que les neurones auditifs du CS supérieur semblent mieux répondre aux bruits qu'aux sons purs (Dräger et Hubel, 1975; Allon et Wollberg, 1978; Wise et Irvine, 1983; King et Palmer, 1983; Midlebrooks et Knudsen, 1984; Wallace *et al.*, 1996). Bien que la plupart des neurones du CS répondent significativement mieux au bruit gaussien qu'à leur fréquence optimale, les résultats de cette étude montrent que plus de 45% des neurones du CS répondent de manière similaire ou significativement mieux lors de la stimulation avec leur fréquence optimale que lors de la stimulation avec un bruit gaussien.

Le champ récepteur et la position préférentielle des neurones du CS

Cette recherche a permis de démontrer que la vaste majorité (93.5%) des neurones auditifs des couches profondes du CS ont un champ récepteur en azimut restreint et répondent préférentiellement à une position bien définie dans l'hémi-espace acoustique controlatéral. Ces résultats sont congruents avec ceux préalablement décrits chez la chouette (Knudsen et Konishi, 1978), la chauve-souris (Wong, 1984), le cochon d'inde (Palmer et King, 1982; King et Palmer, 1983), le furet (King et Hutchings, 1987),

le chat (Middlebrooks et Knudsen, 1984), le singe (Wallace *et al.*, 1996) ainsi que le rat Sprague-Dawley (Gaese et Johnen, 2000).

Par contre, nos résultats montrent que les neurones du CS possèdent des champs récepteurs en azimut plus restreints que ceux décrits par Gaese et Johnen (2000). Conséquemment, la présente étude contredit la conclusion de Gaese et Johnen (2000) affirmant que les champs récepteurs des neurones auditifs du CS chez le rat sont généralement plus larges que ceux du chat (Middlebrooks et Knudsen, 1984), du furet (King et Hutchings, 1987) et du cochon d'Inde (King et Palmer, 1983). L'incompatibilité entre nos résultats et ceux de Gaese et Johnen (2000) peut provenir de la différence entre les espèces de rats étudiés, l'anesthésie ou encore du fait que nous avons stimulé avec des fréquences pures alors que Gaese et Johnen (2000) ont stimulé avec un bruit gaussien. Cependant, les deux derniers arguments semblent fortement improbables puisque l'anesthésie administrée lors de l'enregistrement de cette étude est la même que celle administrée par Gaese et Johnen (2000) et parce que King et Palmer (1983) révèlent que les champs récepteurs des neurones du CS sont généralement plus larges lorsqu'ils sont stimulés avec un son pur que lorsqu'ils sont stimulés avec un bruit gaussien.

De plus, à l'instar de Middlbrooks et Knudsen (1984), nous avons classifié les champs récepteurs des neurones auditifs du CS en trois groupes en fonction de leur étendue spatiale. Les champs récepteurs ayant un index de sélectivité à la position inférieur ou égal à 90° ont été classés comme étant des champs récepteurs axiaux alors que ceux ayant un index de sélectivité à la position supérieur à 90° ont été classés comme étant des champs récepteurs hémichamps. À l'opposé, les champs récepteurs des neurones répondants aux stimuli auditifs peu importe la position de la source sonore en

azimut ont été classés comme étant des champs récepteurs omnidirectionnels. Nous dénombrons une proportion de neurones dans chacun des groupes grandement similaire à celle décrite par Middlebrooks et Knudsen (1984). De plus, bien que seulement la présente étude et celle de Middlebrooks et Knudsen (1984) aient classé les champs récepteurs en ces trois groupes, des champs récepteurs des neurones auditifs du CS très similaires à ceux observés lors de cette expérience ont été décrits chez le furet (King et Palmer, 1983) et chez le cochon d'Inde (King et Hutchings, 1987).

D'autre part, nous avons montré que les positions préférentielles des neurones du CS chez le rat sont toutes situées dans l'hémi-espace controlatéral et qu'il y a une magnification de ces positions préférentielles aux environs de -90°. Ces résultats sont congruents avec ceux rapportés par Gaese et Jonhen (2000) mais ne semblent pas s'appliquer aux autres mammifères (Palmer et King, 1982; King et Palmer, 1983; Middlebrooks et Knudsen; 1984; Wallace *et al.*, 1996; King et Hutchings, 1987). Ces particularités des champs récepteurs des neurones du CS chez le rat semblent attribuables au fait que les yeux du rat sont situés sur la partie latérale de la tête et que les neurones visuels du CS chez le rat répondent préférentiellement aux stimuli visuels latéraux dans l'hémi-espace controlatéral. Ainsi, puisque la carte topographique auditive du CS est alignée avec la carte visuelle du CS, la préférence des neurones visuels du CS du rat pour les stimuli visuels latéraux engendre un déplacement latéral des champs récepteurs auditifs contrairement à ce qui est observé chez le chat et le singe.

Wise et Irvine (1983) ont montré que 80% des neurones auditifs du CS chez le chat sont excités lors de la stimulation monaurale uniquement lorsque l'oreille controlatérale est stimulée (EO). Ces neurones EO peuvent être facilités (EO/F), inhibés

(EO/I) ou insensibles (EO/O) lors de la stimulation binaurale. Lors de la stimulation en champs libre, les neurones EO ont leur champ récepteur dans l'hémi-espace controlatéral et leur position préférentielle à proximité de -90°. Les autres neurones du CS sont soit excités par la stimulation monaurale à chacune des deux oreilles (EE) ou pas excités peu importe l'oreille stimulée (OO). Ces neurones OO sont cependant excités lorsque la stimulation parvient aux deux oreilles et montrent un champ récepteur à l'avant de l'animal lors de la stimulation en champ libre. Par ailleurs, cette étude démontre que les neurones axiaux et hémichamps du CS chez le rat ne répondent pas ou répondent très peu lorsque les stimuli sont présentés dans l'hémi-espace ipsilatéral et ont leur position préférentielle aux environs de -90°. Ceci suggère que la vaste majorité des neurones du CS chez le rat reçoivent un input excitateur provenant de l'oreille controlatérale et un input inhibiteur ou aucun input provenant de l'oreille ipsilatérale.

L'implication fonctionnelle des neurones auditifs du CS

Une ablation bilatérale du CS chez le rat ainsi que chez d'autres mammifères annihile l'orientation vers une source sonore (Milner et Taylor, 1990; Lomber *et al.*, 2001; Burnett *et al.*, 2004). En conséquence, les neurones du CS dotés de champs récepteurs axiaux ou hémichamps jouent un rôle crucial pour la localisation sonore et l'orientation vers une source sonore. Les neurones présentant des champs récepteurs axiaux répondent restrictivement à seulement quelques positions dans l'hémi-espace controlatéral et peuvent détecter précisément l'origine d'un stimulus sonore. D'autre part, les neurones ayant des champs récepteurs hémichamps sont plutôt propices pour la latéralisation d'un stimulus sonore puisque leur champ récepteur occupe souvent tout l'espace controlatéral et n'envahit pas, ou très peu, l'hémi-espace ipsilatéral. Cependant,

il est important de souligner que la localisation et l'orientation vers une source sonore ne dépend pas de l'implication de quelques neurones spécifiques mais reposent plutôt sur la réponse de l'ensemble des neurones axiaux et hémichamps du CS ainsi que des neurones d'autres structures (Furukawa et Middlebrooks, 2000; Stecker et Middlebrooks, 2003). Contrairement aux neurones axiaux et hémichamps, les neurones omnidirectionnels semblent complètement insensibles aux indices engendrant des champs récepteurs restreints et ne semblent aucunement impliqués dans la localisation ou l'orientation vers un stimulus sonore.

L'influence du bruit de fond sur l'étendue spatiale des champs récepteurs

Les données recueillies lors de la présente étude montrent que les neurones du CS sont capables de répondre aux stimuli sonores provenant d'un espace restreint en azimut en dépit de la présence d'un bruit de fond. Cependant, nous avons montré que la présence d'un bruit de fond augmente significativement l'étendue spatiale des champs récepteurs axiaux des neurones du CS alors qu'elle diminue l'étendue spatiale des champs récepteurs hémichamps des neurones du CS. L'élargissement des champs récepteurs axiaux pourrait expliquer les résultats de Jacobsen (1976) montrant que la présence d'un bruit de fond augmente l'angle minimal détecté ainsi que ceux de Good et Gilkey (1996) et de Lorenzi *et al.* (1999) montrant que la présence d'un bruit de fond, lorsque la différence entre l'intensité du signal sonore et l'intensité du bruit de fond est faible, diminue la performance de la localisation sonore. Par contre, les résultats décrits par les études comportementales ne semblent pas pouvoir s'expliquer par la diminution de l'étendue spatiale des champs récepteurs hémichamps. Brugge *et al.* (1998) ont montré que la présence d'un bruit de fond a pour effet de diminuer l'étendue spatiale des

champs récepteurs des neurones de A1. Ainsi, les résultats de notre étude et ceux de Brugge *et al.* (1998) révèlent que l'étendue des champs récepteurs des neurones du CS et celle des champs récepteurs des neurones de A1 dépendent de l'intensité du signal sonore ainsi que de celui du bruit de fond.

L'influence du bruit de fond sur la position préférentielle

Par ailleurs, la présente étude montre que la présence d'un bruit de fond ne modifie pas la position préférentielle des champs récepteurs axiaux et hémichamps des neurones auditifs du CS. De même, Brugge *et al.* (1998) ont aussi observé que la présence d'un bruit de fond diffus ne modifie pas la position préférentielle des champs récepteurs auditifs des neurones de A1.

D'autre part, les études précédentes ont démontré que les positions préférentielles des champs récepteurs des neurones auditifs du CS forment une carte topographique de l'espace auditif et qu'elles sont alignées avec les positions préférentielles des champs récepteurs visuels et somesthésiques dans le CS. Ceci laisse donc supposer que le code neuronal du CS nécessaire pour la localisation sonore et pour l'orientation vers un stimulus auditif repose davantage sur la présence d'une position préférentielle que sur l'intégralité spatiale des champs récepteurs axiaux et hémichamps (Updyke, 1974; Dräger et Hubel, 1975; Knudsen et Konishi, 1978; King et Palmer, 1983; Middlebrooks et Knudsen, 1984; Wong, 1984; King et Hutchings, 1987). Puisque les neurones du CS ayant des champs récepteurs axiaux et hémichamps sont spécialisés et nécessaires pour la localisation sonore et pour l'orientation vers un stimulus sonore, l'immuabilité de la position préférentielle des champs récepteurs de ces neurones en présence d'un bruit de fond est une caractéristique importante permettant la localisation sonore en milieux

bruyants.

L'influence du bruit de fond sur le taux de réponse

Plusieurs études montrent que la présence d'un bruit de fond diminue le taux de réponse engendré par un stimulus auditif et affirment qu'une augmentation de l'intensité du bruit de fond est sensiblement équivalente à une diminution de l'intensité du signal sonore (Phillips, 1985; Phillips et Cynader, 1985; Phillips et Hall, 1986 Phillips, 1987; Brugge *et al.* 1998; Furukawa et Middlebrooks, 2001). De même, les neurones inhibés décrient lors de la présente étude diminuent significativement leur taux de réponse à leur position optimale lors de la stimulation sonore en présence d'un bruit de fond. Cependant, nous montrons que la présence d'un bruit de fond ne diminue pas significativement le taux de réponse de la plupart des neurones du CS lorsque stimulés avec un son pur à la position optimale. Effectivement, la majorité (71%) des neurones du CS ne modifient pas leur taux de réponse en présence d'un bruit de fond (neurones insensibles) alors que certains neurones (16%) augmentent significativement leur taux de réponse dans un environnement bruyant (neurones excités). Ce dernier type de neurones a préalablement été décrit par Furukawa et Middlebrooks (2001) lors d'une étude au niveau des neurones de l'aire A2 du chat. À l'instar de la conclusion de Furukawa et Middlebrooks (2001), il semble que les neurones excités augmentent leur sensibilité aux signaux sonores en présence d'un bruit de fond.

Mécanismes des modifications du taux de réponse

Plusieurs études, concernant différents niveaux de traitement du système auditif ascendant, rapportent qu'une augmentation de l'intensité du bruit de fond déplace la

portion dynamique de la courbe du taux de réponse en fonction de l'intensité vers les intensités sonores plus élevées. Ces études montrent aussi qu'elle réduit la réponse maximale engendrée par un signal sonore pour quelques neurones (Costalupes *et al.*, 1984; Gibson *et al.*, 1985; Rees et Palmer, 1988; McFadden et Willot, 1994; Ramachandran *et al.*, 2000; Phillips, 1985; Phillips et Cynader, 1985; Phillips et Hall, 1986; Furukawa et Middlebrooks, 2001). Une augmentation de l'intensité du bruit de fond engendre ainsi une diminution du taux de réponse lors de la présentation d'un signal sonore. C'est le même type de relation qui, nous présumons, explique la diminution du taux de réponse pour les neurones inhibés.

D'autre part, nous avons montré que la réponse spontanée des neurones inhibés dans un environnement silencieux est significativement plus élevée que dans un environnement bruyant. Ceci laisse présager que la présence d'un bruit de fond continu inhibe la réponse de ces neurones. Par conséquent, cette inhibition causée par le bruit de fond entraînerait les neurones inhibés à répondre de façon moins robuste lors de la présentation d'un signal sonore en présence d'un bruit de fond.

Par ailleurs, nous avons montré que la réponse spontanée dans un environnement bruyant des neurones excités est significativement plus élevée que leur réponse spontanée dans un environnement silencieux. Ce résultat suggère que les neurones excités ont une réponse excitatrice soutenue au bruit de fond et sont ainsi plus aptes à répondre à un stimulus sonore en présence d'un bruit de fond. Cette facilitation de la réponse est probablement provoquée par une dépolarisation constante des neurones excités provenant d'inputs excitateurs ou d'une diminution d'inputs inhibiteurs pendant la durée de la présentation du bruit de fond. Ainsi, cette dépolarisation en présence d'un bruit de fond explique les résultats de la présente étude montrant que le taux de réponse

des neurones excités lors de la stimulation sonore est significativement supérieur en présence d'un bruit de fond que dans un environnement silencieux.

Nous suggérons que l'effet excitateur, inhibiteur ou immuable du bruit de fond sur le taux de réponse des neurones auditifs du CS est expliqué par l'ensemble des inputs excitateurs et inhibiteurs qu'ils reçoivent. Ainsi, les neurones insensibles au bruit de fond peuvent maintenir leur taux de réponse en présence d'un bruit de fond si la présence d'un bruit de fond atténue de manière analogue les inputs inhibiteurs et excitateurs de ces neurones. De la même manière, le bruit de fond diminue le taux de réponse des neurones inhibés lors de la stimulation sonore en atténuant davantage les inputs excitateurs que les inputs inhibiteurs de ces neurones. À l'opposé, pour les neurones excités, le bruit de fond atténue davantage les inputs inhibiteurs que les inputs excitateurs permettant à ces neurones de répondre plus robustement lors de la stimulation auditive en présence qu'en absence d'un bruit de fond.

L'implication fonctionnelle dans un environnement bruyant

Bien que la présence d'un bruit de fond ait pour effet de diminuer la performance de la localisation sonore, la localisation sonore est étonnamment très résistante à la présence de celui-ci. En effet Good et Gilkey (1996) ainsi que de Lorenzi *et al.* (1999) ont montré que chez l'humain, la localisation en champ libre d'un train de clic est possible même si le train de clic est moins intense que le bruit de fond. De même, Aubin et Jouventin (1998), Aubin et Jouventin (2002) et Aubin (2004) ont montré que les manchots empereurs sont capables de localiser et de retrouver leur progéniture à l'aide de communications vocales moins intenses que les bruits conjugués générés par le vent et les autres manchots. Ces résultats surprenants sont justifiés par le fait que la

localisation sonore est nécessaire pour la survie des mammifères et qu'elle doit être accomplie en dépit du chevauchement de plusieurs sources sonores. Localiser un stimulus sonore pour tourner sa tête et son regard en direction de la source émettrice du stimulus auditif permet d'extraire et d'analyser davantage d'informations sur la source émettrice. En effet, déplacer le champ visuel vers un signal sonore améliore la perception auditive du signal sonore (Jones et Kabanoff, 1975; Reisberg *et al.*, 1981; Lewald et Ehrenstein, 1996; Rorden et Driver, 1999). De plus, si la source émettrice du stimulus sonore fournit des informations pouvant être traitées par le système visuel et le système somatosensoriel, diriger le champ visuel vers la source émettrice améliore à la fois la perception somatosensorielle (Honoré *et al.*, 1989; Pierson *et al.* 1991) et visuelle de la source émettrice (Okita et Wei, 1993; Chelazzi *et al.*, 1995; Hoffman et Subramaniam, 1995), ce qui va aussi accroître l'acquisition d'informations sur la source émettrice. De plus, de récentes études affirment que le CS ainsi que d'autres structures impliqués dans le déplacement visuel sont aussi impliqués dans le déplacement de l'attention (Kustov et Robinson, 1996; Shipp, 2004; Ignashchenkova *et al.*, 2004; McHaffie *et al.*, 2005). Par exemple, plusieurs études ont montré que la réponse neuronale lors de la présentation d'un stimulus visuel est plus robuste avant l'avènement d'une saccade destinée à proximité du stimulus visuel qu'avant une saccade s'éloignant du stimulus visuel (Fischer et Boch, 1981; Hoffman et Subramaniam, 1995; Moore *et al.*, 1998). Ainsi, les neurones du CS jouent un rôle fondamental dans l'acquisition d'informations sur la source émettrice d'un stimulus sonore. Nos résultats montrent que les neurones auditifs du tectum des mammifères ont évolué pour faire face à un environnement bruyant. En effet, nous avons montré que 17.2% des neurones du CS ont un seuil pour la fréquence optimale en présence d'un bruit de fond à une intensité

inférieure ou égale à celle du bruit de fond. De plus, les résultats de la présente étude montrent que la plupart des neurones du CS ne modifient pas leur position préférentielle en présence d'un bruit de fond. Aussi, la présence d'un bruit de fond ne modifie pas le taux de réponse de la vaste majorité des neurones auditifs du CS lors de la stimulation avec un son pur et améliore la sensibilité à un son pur pour quelques neurones. Ces résultats mettent donc en lumière une partie des bases biologiques expliquant que la localisation ainsi que l'acquisition d'informations sur une source sonore soit efficace en dépit de la présence de bruit de fond (Good et Gilkey, 1996; Good *et al.*, 1997; Lorenzi *et al.*, 1999; Aubin et Jouventin, 1998; Aubin et Jouventin, 2002).

Les mécanismes sous-jacents à l'analyse de la scène auditive sont multiples et complexes puisque les récepteurs du système auditif n'encodent pas les stimuli sonores en fonction de leur source. En présence d'une scène auditive complexe, le système nerveux auditif regroupe et associe les différents sons et bruits à chacune de leurs sources sonores respectives selon les principes de la Gestalt. Ainsi, les sons sont regroupés selon leurs similarités spectrales, spatiales, temporelles et d'intensités. Lors de cette étude nous présentons aux neurones auditifs du CS une scène auditive composée d'un bruit gaussien et d'un son pur provenant de la même position en azimut. Les résultats montrent que les neurones auditifs du collicule supérieur répondent à un son pur en dépit de la présence d'un bruit de fond. Par conséquent, les neurones du CS parviennent à distinguer les deux différentes sources (le bruit et le son pur) de la scène auditive complexe présentée en utilisant les différences spectrales, temporelles et d'intensités entre les deux sources sonores. Ces résultats mettent donc en lumière une partie des mécanismes sous-jacents à l'analyse de la scène auditive.

Conclusion

Les résultats de cette recherche montrent que plus de 90% des neurones auditifs des couches profondes du CS ont un champ récepteur restreint en azimut et répondent préférentiellement à une position bien définie lorsqu'ils sont stimulés en champ libre avec une fréquence pure. De plus, nos résultats montrent que ces neurones sélectifs à la position sont aussi capables de répondre restrictivement aux stimuli sonores provenant d'un espace restreint en azimut et montrent la même position préférentielle en dépit de la présence d'un bruit de fond. Par ailleurs, lorsqu'un son pur est présenté en présence d'un bruit de fond, 13% des neurones montrent une diminution significative de leur taux de réponse, 16% des neurones montrent une augmentation significative de leur taux de réponse alors que 71% des neurones ne modifient pas significativement leur taux de réponse.

Lors d'expériences futures, il serait intéressant de déterminer les mécanismes responsables du maintien et des modifications du taux de réponse des neurones auditifs du CS en présence d'un bruit de fond. Ainsi, des études neuropharmacologiques permettant d'observer les modifications des réponses d'un neurone lors de l'administration d'antagoniste des récepteurs GABAergiques ou glutamaergiques en présence et en absence d'un bruit de fond pourraient permettre de mieux comprendre les effets excitateurs, inhibiteurs et immuables de la présence d'un bruit de fond sur le taux de réponse des neurones auditifs du CS.

RÉFÉRENCES

Adams, J.C. (1979). Ascending projections to the inferior colliculus. J. Comp. Neurol. 183, 519-538.

Aitkin, L.M., Kenyon, C.E. et Philpott, P. (1981). The representation of the auditory and somatosensory systems in the external nucleus of the cat inferior colliculus. J. Comp. Neurol. 196, 25-40.

Aitkin, L.L. (1991). Rate-level functions of neurons in the inferior colliculus of cats measured with the use of free-field sound stimuli. J. Neurophysiol. 65, 383-92.

Allon, N. et Wollberg, Z. (1978). Responses of cells in the superior colliculus of the squirrel monkey to auditory stimuli. Brain Res. 159, 321-330.

Arnault, P. et Roger, M. (1990). Ventral temporal cortex in the rat: connections of secondary auditory areas Te2 and Te3. J. Comp. Neurol. 302, 110-123.

Aubin, T. et Jouventin, P. (1998). Cocktail-party effect in king penguin colonies. Proc. R. Soc. Lond. 265, 1665-1673.

Aubin, T. et Jouventin, P. (2002). Localization of an acoustic signal in a noisy environment: the display call of the king penguin (Aptenodytes patagonicus). J. Exp. Biol. 205, 3793-3798.

Aubin, T. (2004). Penguins and their noisy world. An. Acad. Bras. Cienc. 76, 279-283.

Babisch, W. (2003). Stress hormones in the research on cardiovascular effects of noise. Noise Health 5, 1-11.

Bacon, S.P., Opie, J.M. et Montoya, D.Y. (1998). The effects of hearing loss and noise masking on the masking release for speech in temporally complex backgrounds. J. Speech Lang. Hear. Res. 41, 549-563.

Bajo, V.M., Merchan, M.A., Lopez, D.E. et Rouiller, E.M. (1993). Neuronal morphology and efferent projections of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus in the rat. J. Comp. Neurol. 334, 241-262.

Bajo, V.M., Villa, A.E., de Ribaupierre, F. et Rouiller, E.M. (1998). Discharge properties of single neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of the rat. Brain Res. Bull. 47, 595-610.

Barrett, D.J. et Hall, D.A. (2006). Response preferences for "what" and "where" in human non-primary auditory cortex. Neuroimage 32, 968-977.

Barsz, K., Wilson, W.W. et Walton, J.P. (2000). Background noise differentially effects temporal coding by tonic units in the mouse inferior colliculus. Hear. Res. 150, 149-160.

Barsz, K., Ison, J.R., Allen, P.D. et Walton, J.P. (2004). Behavioral and Single-Unit IC Responses of CBA Mice to Partially Filled Gaps in Noise. Ass. Res. Otolaryn. 331.

Batra, R. (2006). Responses of neurons in the ventral nucleus of the lateral lemniscus to sinusoidally amplitude modulated tones. J. Neurophysiol. 96, 2388-2398.

Beckstead, R.M. et Frankfurter, A. (1983). A direct projection from the retina to the intermediate gray layer of the superior colliculus demonstrated by anterograde transport of horseradish peroxidase in monkey, cat and rat. Exp. Brain Res. 52, 261-268.

Bregman, A.S. (1990). Auditory Scene Analysis: The perceptual Organisation of Sound. MIT press, Cambridge.

Brown, G.J. et Cooke, M.P. (1994). Computational auditory scene analysis. Computer Speech and Language 8, 297-336.

Brugge, J.F., Anderson, D.J. et Aitkin, L.M. (1970). Responses of neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation. J. Neurophysiol. 33, 441-458.

Brugge, J.F., Reale, R.A. et Hind, J.E. (1998). Spatial receptive fields of primary auditory cortical neurons in quiet and in the presence of continuous background noise. J. Neurophysiol. 80, 2417-2432.

Brunso-Bechtold, J.K., Thompson, G.C. et Masterton R.B. (1981). HRP study of the organization of auditory afferents ascending to the central nucleus of inferior colliculus in cat. J. Comp. Neurol. 197, 705-722.

Buchfellner, E., Leppelsack, H.J., Klump, G.M. et Hfiusler, U. (1989). Gap detection in the starling (Sturnus vulgaris) II. Coding of gaps by forebrain neurons. J. Comp. Physiol. 164, 539–549.

Burnett, L.R., Stein, B.E., Chaponis, D. et Wallace, M.T. (2004). Superior colliculus lesions preferentially disrupt multisensory orientation. Neuroscience 124, 535-547.

Buser, P. et Imbert, M. (1987). Audition : Neurophysiologie fonctionnelle III. Herman, Paris.

Cadusseau, J. et Roger, M. (1985). Afferent projections to the superior colliculus in the rat, with special attention to the deep layers. J. Hirnforsch. 26, 667-681.

Carlile, S. et Pettigrew, A.G. (1987). Distribution of frequency sensitivity in the superior colliculus of the guinea pig. Hear. Res. 31, 123-136.

Chang, E.F. et Merzenich, M.M. (2003). Environmental noise retards auditory cortical development. Science 300, 498-502.

Chelazzi, L., Biscaldi, M., Corbetta, M., Peru, A., Tassinari, G. et Berlucchi, G. (1995). Oculomotor activity and visual spatial attention. Behav. Brain Res. 71, 81-88.

Coleman, J.R. et Clerici, W.J. (1987). Sources of projections to subdivisions of the inferior colliculus in the rat. J. Comp. Neurol. 262, 215-226.

Costalupes, J.A. (1983). Broadband masking noise and behavioral pure tone thresholds in cats. J. Acoust. Soc. Am. 74, 758-764.

Costalupes, J.A., Young, E.D. et Gibson, D.J. (1984). Effects of continuous noise backgrounds on rate response of auditory nerve fibers in cat. J. Neurophysiol. 51, 1326-1344.

Covey, E. et Casseday, J.H. (1991). The monaural nuclei of the lateral lemniscus in an echolocating bat: parallel pathways for analyzing temporal features of sound. J. Neurosci. 11, 3456-3470.

Davis, K.A., Ramachandran, R. et May, B.J. (2003). Auditory processing of spectral cues for sound localization in the inferior colliculus. J. Assoc. Res. Otolaryngol. 4, 148-163.

Delgutte, B., Joris, P.X., Litovsky, R.Y. et Yin, T.C. (1999). Receptive fields and binaural interactions for virtual-space stimuli in the cat inferior colliculus. J. Neurophysiol. 81, 2833-2851.

Diao, Y.C., Wang, Y.K. et Xiao, Y.M. (1983). Representation of the binocular visual field in the superior colliculus of the albino rat. Exp. Brain Res. 52, 67-72.

Doubell, T.P., Baron, J., Skaliora, I. et King, A.J. (2000). Topographical projection from the superior colliculus to the nucleus of the brachium of the inferior colliculus in the ferret: convergence of visual and auditory information. Eur. J. Neurosci. 12, 4290-4308.

Dräger, U.C. et Hubel, D.H. (1975). Responses to visual simulation and relationship between visual, auditory and somatosensory inputs in mouse superior colliculus. J. Neurophysiol. 38, 690-713.

Dreschler, W.A. et Plomp, R. (1985). Relations between psychophysical data and speech perception for hearing-impaired subjects. J. Acoust. Soc. Am. 78, 1261-1270.

Druga, R. et Syka, J. (1984). Projections from auditory structures to the superior colliculus in the rat. Neurosci. Lett. 45, 247-252.

Dubno, J.R., Dirks, D.D. et Morgan, D.E. (1984). Effects of age and mild hearing loss on speech recognition in noise. J. Acoust. Soc. Am. 76, 87-96.

Edwards, S.B., Ginsburgh, C.L., Henkel, C.K. et Stein, B.E. (1979). Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat. J. Comp. Neurol. 184, 309-329.

Eggermont, J.J. (1998). Azimuth coding in primary auditory cortex of the cat. II. Relative latency and interspike interval representation. J. Neurophysiol. 80, 2151-2161.

Eggermont, J.J. et Roberts, L.E. (2004). The neuroscience of tinnitus. Trends Neurosci. 27, 676-82.

Ehret, G. (1997). The auditory cortex. J. Comp. Physiol. 181, 547-557.

Eisenberg, L.S., Dirks, D.D. et Bell, T.S. (1995). Speech recognition in amplitude-modulated noise of listeners with normal and listeners with impaired hearing. J. Speech Hear. Res. 38, 222-233.

Faye-Lund, H. et Osen, K.K. (1985). Anatomy of the inferior colliculus in rat. Anat. Embryol. 171, 1-20.

Festen, J.M. et Plomp, R. (1990). Effects of fluctuating noise and interfering speech on the speech-reception threshold for impaired and normal hearing. J. Acoust. Soc. Am. 88, 1725-1736.

Fischer, B. et Boch, R. (1981). Enhanced activation of neurons in prelunate cortex before visually guided saccades of trained rhesus monkeys. Exp. Brain Res. 44, 129-137.

Fitzgibbons, P.J. et Wightman, F.L. (1982). Gap detection in normal and hearing-impaired listeners. J. Acoust. Soc. Am. 72, 761-765.

Forrest, T.G. et Green, D.M. (1987). Detection of partially filled gaps in noise and the temporal modulation transfer function. J. Acoust. Soc. Am. 82, 1933-1943.

Fujiki, N., Riederer, K., Jousmäki, V., Mäkelä, J. et Hari, R. (2002). Human cortical representation of virtual auditory space: differences between sound azimuth and elevation. Eur. J. Neurosci. 16, 2207-2213.

Furukawa, S. et Middlebrooks, J.C. (2000). Coding of sound-source location by ensembles of cortical neurons. J. Neurosci. 20, 1216-1228.

Furukawa, S. et Middlebrooks, J.C. (2001). Sensitivity of auditory cortical neurons to locations of signals and competing noise sources. J. Neurophysiol. 86, 226-240.

Gaese, B.H. et Johnen, A. (2000). Coding for auditory space in the superior colliculus of the rat. Eur. J. Neurosci. 12, 1739-1752.

Garcia Del Cano, G., Uria, I., Gerrikagoitia, I. et Martinez-Millan, L. (2004). Connection from the dorsal column nuclei to the superior colliculus in the rat: topographical organization and somatotopic specific plasticity in response to neonatal enucleation. J. Comp. Neurol. 468, 410-424.

Gibson, D.J., Young, E.D. et Costalupes, J.A. (1985). Similarity of dynamic range adjustment in auditory nerve and cochlear nuclei. J. Neurophysiol. 53, 940-958.

Glendenning, K.K., Brunso-Bechtold, J.K., Thompson, G.C. et Masterton, R.B. (1981). Ascending auditory afferents to the nuclei of the lateral lemniscus. J. Comp. Neurol. 197, 673-703.

Goldberg, M.E. et Bushnell, M.C. (1981). Behavioral enhancement of visual responses in monkey cerebral cortex. II. Modulation in frontal eye fields specifically related to saccades. J. Neurophysiol. 46, 773-787.

Good, M.D. et Gilkey, R.H. (1996). Sound localization in noise: the effect of signal-to-noise ratio. J. Acoust. Soc. Am. 99, 1108-1117.

Gourevitch, B. et Eggermont, J.J. (2007). Spatial representation of neural responses to natural and altered conspecific vocalizations in cat auditory cortex. J. Neurophysiol. 97,144-158.

Green, D.M. et Forrest, T.G. (1989). Temporal gaps in noise and sinusoids. J. Acoust. Soc. Am. 86, 961-970.

Guinan, J.J., Guinan, S.S. et Noris, B.E. (1972). Single auditory units in the superior olivary complex, I: responses to sound and classification based on physiological properties. Int. J. Neurosci. 4, 101–120.

Hall, W.C. et Lee, P. (1997). Interlaminar connections of the superior colliculus in the tree shrew. III: The optic layer. Vis. Neurosci. 14, 647-661.

Hausler, R., Colburn, S. et Marr, E. (1983). Sound localization in subjects with impaired hearing. Acta Otolaryngol. Suppl. 400, 1-62.

Hawkins, J.E. et Stevens, S.S. (1950). The masking of pure tones and of speech by white noise. J. Acoust. Soc. Am. 22, 6-13.

Hawley, M.L., Litovsky, R.Y. et Colburn, H.S. (1999). Speech intelligibility and localization in a multi-source environment. J. Acoust. Soc. Am. 105, 3436-3448.

Heffner, H. (1978). Effect of auditory cortex ablation on localization and discrimination of brief sounds. J. Neurophysiol. 41, 963-976.

Heffner, H.E. et Heffner, R.S. (1985). Hearing in two cricetid rodents: wood rat (Neotoma floridana) and grasshopper mouse (Onychomys leucogaster). J. Comp. Psychol. 99, 275-288.

Heffner, H.E. et Heffner, R.S. (1990). Effect of bilateral auditory cortex lesions on sound localization in Japanese macaques. J. Neurophysiol. 64, 915-931.

Heffner, H.E. et Harrington, I.A. (2002). Tinnitus in hamsters following exposure to intense sound. Hear. Res. 170, 83-95.

Heil, P., Rajan, R. et Irvine, D.R. (1992). Sensitivity of neurons in cat primary auditory cortex to tones and frequency-modulated stimuli. I: Effects of variation of stimulus parameters. Hear. Res. 63, 108-134.

Heil, P. (2004). First-spike latency of auditory neurons revisited. Curr. Opin. Neurobiol. 14, 461-467.

Helfert, R.H., Snead, C.R. et Altschuler, R.A. (1991). The ascending auditory pathways. Dans De Altschuler, R.A., Bobbin, R.P., Hoffman, D.W., Clopton, B.M. Neurobiology of Hearing: The Auditory System. Raven Press, New York.

Henkel, C.K. et Edwards, S.B. (1978). The superior colliculus control of pinna movements in the cat: possible anatomical connections. J. Comp. Neurol. 182, 763-776.

Hine, J.E., Martin, R.L. et Moore, D.R. (1994). Free-field binaural unmasking in ferrets. Behav. Neurosci. 108, 196-205.

Hirsch, J.A., Chan, J.C. et Yin, T.C. (1985). Responses of neurons in the cat's superior colliculus to acoustic stimuli. I. Monaural and binaural response properties. J. Neurophysiol. 53, 726-745.

Hoffman, J. et Subramaniam, B. (1995). The role of visual attention in saccadic eye movements. Percept. Psychophys. 57, 787-795.

Honoré, J., Bourdeaud'hui, M. et Sparrow, L. (1989). Reduction of cutaneous reaction time by directing eyes towards the source of stimulation. Neuropsychologia 27, 367-371.

Horn, G. et Hill, R.M. (1966). Responsiveness to sensory stimulation of units in the superior colliculus and subjacent tectotegmental regions of the rabbit. Exp. Neurol. 14, 199-223.

Huerta, M.F., Frankfurter, A. et Harting, J.K. (1983). Studies of the principal sensory and spinal trigeminal nuclei of the rat: projections to the superior colliculus, inferior olive, and cerebellum. J. Comp. Neurol. 220, 147-167.

Ignashchenkova, A., Dicke, P.W., Haarmeier, T. et Thier, P. (2004). Neuron-specific contribution of the superior colliculus to overt and covert shifts of attention. Nat. Neurosci. 7, 56-64.

Irvine, D.R., Park, V.N. et McCormick, L. (2001). Mechanisms underlying the sensitivity of neurons in the lateral superior olive to interaural intensity differences. J. Neurophysiol. 86, 2647-2666.

Isa, T., Endo, T. et Saito, Y. (1998). The visuo-motor pathway in the local circuit of the rat superior colliculus. J. Neurosci. 18, 8496-8504.

Ising, H., Babisch, W. et Kruppa, B. (1999). Noise-induced endocrine effects and cardiovascular risk. Noise Health 1, 37-48.

Itaya, S.K. et Van Hoesen, G.W. (1982). Retinal innervation of the inferior colliculus in rat and monkey. Brain Res. 233, 45-52.

Jacobsen, T. (1976). Localization in noise. Technical University of Denmark Acoustics Laboratory, Denmark.

Jay, M.F. et Sparks, D.L. (1984). Auditory receptive fields in primate superior colliculus shift with changes in eye position. Nature 309, 345-347.

Jeffress, L.A. (1948). A place theory of sound localization. J. Comp. Physiol. Psychol. 61, 468-486.

Jenkins, W.M. et Merzenich, M.M. (1984). Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior. J. Neurophysiol. 52, 819-847.

Jiang, D., McAlpine, D. et Palmer, A.R. (1997a). Detectability index measures of binaural masking level difference across populations of inferior colliculus neurons. J. Neurosci. 17, 9331-9339.

Jiang, D., McAlpine, D. et Palmer, A.R. (1997b). Responses of neurons in the inferior colliculus to binaural masking level difference stimuli measured by rate-versus-level functions. J. Neurophysiol. 77, 3085-3106.

Jones, B. et Kabanoff, B. (1975). Eye movements in auditory space perception. Percept. and psychophys. 17, 241-245.

Joris, P.X. et Yin, T.C. (1995). Envelope coding in the lateral superior olive. I. Sensitivity to interaural time differences. J. Neurophysiol. 73, 1043-1062.

Kadunce, D.C., Vaughan, J.W., Wallace, M.T. et Stein, B.E. (2001). The influence of visual and auditory receptive field organization on multisensory integration in the superior colliculus. Exp. Brain Res. 139, 303-310.

Kassel, J. (1982). Somatotopic organization of SI corticotectal projections in rats. Brain Res. 231, 247-255.

Kavanagh, G.L. et Kelly, J.B. (1987). Contribution of auditory cortex to sound localization by the ferret (Mustela putorius). J. Neurophysiol. 57, 1746-1766.

Kelly, J.B. (1980). Effects of auditory cortical lesions on sound localization by the rat. J. Neurophysiol. 44, 1161-1174.

Kelly, J.B. et Judge, P.W. (1985). Effects of medial geniculate lesions on sound localization by the rat. J. Neurophysiol. 53, 361-372.

Kelly, J.B. et Kavanagh, G.L. (1986). Effects of auditory cortical lesions on pure-tone sound localization by the albino rat. Behav. Neurosci. 100, 569-575.

Kelly, J.B., Glenn, S.L. et Beaver, C.J. (1991). Sound frequency and binaural response properties of single neurons in rat inferior colliculus. Hear. Res. 56, 273-280.

Kelly, J.B. et Phillips, D.P. (1991). Coding of interaural time differences of transients in auditory cortex of Rattus norvegicus: implications for the evolution of mammalian sound localization. Hear. Res. 55, 39-44.

Kelly, J.B., Li, L. et Van Adel, B. (1996). Sound localization after kainic acid lesions of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus in the albino rat. Behav. Neurosci. 110, 1445-1455.

Kelly, J.B. et Li, L. (1997). Two sources of inhibition affecting binaural evoked responses in the rat's inferior colliculus: the dorsal nucleus of the lateral lemniscus and the superior olivary complex. Hear. Res. 104, 112-126.

Kelly, J.B., Buckthought, A.D. et Kidd, S.A. (1998). Monaural and binaural response properties of single neurons in the rat's dorsal nucleus of the lateral lemniscus. Hear. Res. 122, 25-40.

King, A.J. et Palmer, A.R. (1983). Cells responsive to free-field auditory stimuli in guinea-pig superior colliculus: distribution and responses properties. J. Physiol. 342, 361-381.

King, A.J. et Hutchings, M.E. (1987). Spatial response properties of acoustically responsive neurons in the superior colliculus of the ferret: a map of auditory space. J. Neurophysiol. 57, 596-624.

King, A.J., Jiang, Z.D. et Moore, D.R. (1998). Auditory brainstem projections to the ferret superior colliculus: anatomical contribution to the neural coding of sound azimuth. J. Comp. Neurol. 390, 342-365.

King, A.J. (1999). Sensory experience and the formation of a computational map of auditory space in the brain. Bioessays 21, 900-911.

King, A.J., Parson, C.H. et Moore, D.R. (2000). Plasticity in the neural coding of auditory space in the mammalian brain. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 11821-11828.

King, A.J. (2004). The superior colliculus. Curr. Biol. 14, 335-338.

Klump, G.M. et Langemann, U. (1995). Comodulation masking release in a songbird. Hear. Res. 87, 157-164.

Knudsen, E.I. et Konishi, M. (1978). A neural map of auditory space in the owl. Science 200, 795-797.

Knudsen, E.I. (1982). Auditory and visual maps of space in the optic tectum of the owl. J. Neurosci. 2, 1177-1194.

Koehnke, J., Colburn, H.S. et Durlach, N.I. (1986). Performance in several binaural interaction experiments. J. Acoust. Soc. Am. 79, 1558-1562.

Koehnke, J. et Besing, J.M. (1996). A procedure for testing speech intelligibility in a virtual listening environment. Ear Hear. 17, 211-217.

Kulesza, R.J. (sous presse). Cytoarchitecture of the human superior olivary complex: Medial and lateral superior olive. Hear. Res.

Kustov, A.A. et Robinson, D.L. (1996). Shared neural control of attentional shifts and eye movements. Nature 384, 74-77.

Ledoux, J.E., Ruggiero, D.A., Forest, R., Stornetta, R. et Reis, D.J. (1987). Topographic organization of convergent projections to the thalamus from the inferior colliculus and spinal cord in the rat. J. Comp. Neurol. 264, 123-146.

Leibold, L.J. et Werner, L.A. (2006). Effect of masker-frequency variability on the detection performance of infants and adults. J. Acoust. Soc. Am. 119, 3960-3970.

Lewald, J. et Ehrenstein, W.H. (1996). Auditory-visual shift in localization depending on gaze direction. NeuroReport 7, 1929-1932.

Li, H. et Mizuno, N. (1997). Single neurons in the spinal trigeminal and dorsal column nuclei project to both the cochlear nucleus and the inferior colliculus by way of axon collaterals: a fluorescent retrograde double-labeling study in the rat. Neurosci. Res. 29, 135-142.

Liberman, M.C. et Kiang, N.Y. (1978). Acoustic trauma in cats. Cochlear pathology and auditory-nerve activity. Acta Otolaryngol. Suppl. 358, 1-63.

Licklider, J.C.R. (1948). The influence of interaural phase relations upon the masking of speech by white noise. J. Acoust. Soc. Am. 20, 150-159.

Linden, R. et Perry, V.H. (1983). Massive retinotectal projection in rats. Brain Res. 272, 145-149.

Lomber, S.G., Payne, B.R. et Cornwell, P. (2001). Role of the superior colliculus in analyses of space: superficial and intermediate layer contributions to visual orienting, auditory orienting, and visuospatial discriminations during unilateral and bilateral deactivations. J. Comp. Neurol. 44, 44-57.

Lorenzi, C., Gatehouse, S. et Lever, C. (1999). Sound localization in noise in normal-hearing listeners. J. Acoust. Soc. Am. 105, 1810-1820.

Malmierca, M.S., Leergaard, T.B., Bajo, V.M., Bjaalie, J.G. et Merchan, M.A. (1998). Anatomic evidence of a three-dimensional mosaic pattern of tonotopic organization in the ventral complex of the lateral lemniscus in cat. J. Neurosci. 18, 10603-10618.

Malmierca, M.S. (2003). The structure and physiology of the rat auditory system: an overview. Int. Rev. Neurobiol. 56, 147-211.

Martin, P.R., Sefton, A.J. et Dreher, B. (1983). The retinal location and fate of ganglion cells which project to the ipsilateral superior colliculus in neonatal albino and hooded rats. Neurosci. Lett. 41, 219-226.

Masceti, G.G. et Strozzi, L. (1988). Visual cells in the inferior colliculus of the cat. Brain Res. 442, 387-390.

McAlpine, D. (2005). Creating a sense of auditory space. J. Physiol. 566, 21-28.

McFadden, S.L. et Willot, J.F. (1994). Responses of inferior colliculus neurons in C57BL/6J mice with and without sensorineural hearing loss: effects of changing

azhimuthal location of a continuous noise masker on response to controlateral tones. Hear. Res. 78, 132-148.

McHaffie, J.G., Stanford, T.R., Stein, B.E., Coizet, V. et Redgrave, P. (2005). Subcortical loops through the basal ganglia. Trends Neurosci. 28, 401-407.

Middlebrooks, J.C. et Pettigrew, J.D. (1982). Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by sensitivity to sound location. J. Neurosci. 1, 107-120.

Middlebrooks, J.C. et Knudsen, E.I. (1984). A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. J. Neurosci. 4, 2621-2634.

Middlebrooks, J.C. et Knudsen, E.I. (1987). Changes in external ear position modify the spatial tuning of auditory units in the cat's superior colliculus. J. Neurophysiol. 57, 672-687.

Middlebrooks, J.C., Xu, L., Eddins, A.C. et Green, D.M. (1998). Codes for sound-source location in nontonotopic auditory cortex. J. Neurophysiol. 80, 863-881.

Miller, M.W. et Vogt, B.A. (1984). Direct connections of rat visual cortex with sensory, motor, and association cortices. J. Comp. Neurol. 226, 184-202.

Mills, A.W. (1958). On the minimum audible angle. J. Acoust. Soc. Am. 30, 237-246.

Milner, A.D. et Taylor, M.J. (1990). Auditory orienting and detection in rats following lesions of the superior colliculus. Behav. Brain Res. 37, 293-296.

Moore, J.K. et Moore, R.Y. (1971). Comparative study of the superior olivary complex in the primate brain. Folia Primatol. 16, 35-51.

Moore, T., Tolias, A.S. et Schiller, P.H. (1998).Visual representations during saccadic eye movements. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 95, 8981-8984.

Moschovakis, A.K. (1996). The superior colliculus and eye movement control. Curr. Opin. Neurobiol. 6, 811–816.

Oesterreich, R.E., Strominger, N.L. et Neff, W.D. (1971). Neural structures mediating differential sound intensity discrimination in the cat. Brain Res. 27, 251-270.

Okita, T. et Wei, J.H. (1993). Effects of eye position on event-related potentials during auditory selective attention. Psychophysiology 30, 359-365.

Palmer, A.R. et King, A.J. (1982). The representation of auditory space in the mammalian superior colliculus. Nature 299, 248-249.

Paloff, A.M., Usunoff, K.G., Hinova-Palova, D.V. et Ivanov, D.P. (1985). Retinal innervation of the inferior colliculus in adult cats: electron microscopic observations. Neurosci. Lett. 54, 339-344.

Paré, M., Crommelinck, M. et Guitton, D. (1994). Gaze shifts evoked by stimulation of the superior colliculus in the head-free cat conform to the motor map but also depend on stimulus strength and fixation activity. Exp. Brain Res. 101, 123–139.

Paxinos, G. et Watson, C. (2005). The Rat Brain in Stereotaxic Coordinates. Elsevier Academic Press, Burlington.

Peck, C.K. et Baro, J.A. (1997). Discharge patterns of neurons in the rostral superior colliculus of cat: activity related to fixation of visual and auditory targets. Exp. Brain Res. 113, 291–302.

Peissig, J. et Kollmeier, B. (1997). Directivity of binaural noise reduction in spatial multiple noise-source arrangements for normal and impaired listeners. J. Acoust. Soc. Am. 101, 1660-1670.

Pfeiffer, R.R. (1966). Classification of response patterns of spike discharge for units in the cochlear nucleus: Tone burst stimulation. Exp. Brain Res. 1, 220-235.

Phillips, D.P. (1985). Temporal response features of cat auditory cortex neurons contributing to sensitivity to tones delivered in the presence of continuous noise. Hear. Res. 19, 253-268.

Phillips, D.P. et Cynader, M.S. (1985). Some neural mechanisms in the cat's auditory cortex underlying sensitivity to combined tone and wide-spectrum noise stimuli. Hear. Res. 18, 87-102.

Phillips, D.P. et Hall, S.E. (1986). Spike-rate intensity functions of cat cortical neurons studied with combined tone-noise stimuli. J. Acoust. Soc. Am. 80, 177-187.

Phillips, D.P. (1987). Stimulus intensity and loudness recruitment: neural correlates. J. Acoust. Soc. Am. 82, 1-12.

Pierson, J.M., Bradshaw, J.L., Meyer, T.F., Howard, M.J. et Bradshaw, J.A. (1991). Direction of gaze during vibrotactile choice reaction time tasks. Neuropsychologia 29, 925-928.

Ramachandran, R., Davis, K.A. et May, B.J. (2000). Rate representation of tones in noise in the inferior colliculus of decerebrate cats. J. Assoc. Res. Otolaryngol. 1, 144-160.

Ratnam, R. et Feng, A.S. (1998). Detection of auditory signals by frog inferior collicular neurons in the presence of spatially separated noise. J. Neurophysiol. 80, 2848-2859.

Rauschecker, J.P. et Tian, B. (2000). Mechanisms and streams for processing of "what" and "where" in auditory cortex. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 11800-11806.

Rees, A. et Palmer, A.R. (1988). Rate-intensity functions and their modification by broadband noise for neurons in the guinea pig inferior colliculus. J. Acoust. Soc. Am. 83, 1488-1498.

Reisberg, D., Scheiber, R. et Potemken, L. (1981). Eye position and the control of auditory attention. J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform. 7, 318-323.

Richards, A.M. (1977). Loudness perception for short-duration tones in masking noise. J. Speech Hear. Res. 20, 684-693.

Roe, A.W., Garraghty, P.E., Esguerra, M. et Sur, M. (1993). Experimentally induced visual projections to the auditory thalamus in ferrets: evidence for a W cell pathway. J. Comp. Neurol. 334, 263-280.

Roger, M. et Arnault, P. (1989). Anatomical study of the connections of the primary auditory area in the rat. J. Comp. Neurol. 287, 339-356.

Romanski, L.M. et Ledoux, J.E. (1993). Organization of rodent auditory cortex: anterograde transport of PHA-L from MGv to temporal neocortex. Cereb. Cortex. 3, 499-514.

Rorden, C. et Driver, J. (1999). Does auditory attention shift in the direction of an upcoming saccade? Neuropsychologia 37, 357-377.

Rose, J.E. et Woolsey, C.N. (1949). The relations of thalamic connections, cellular structure and evocable electrical activity in the auditory region of the cat. J. Comp. Neurol. 91, 441-466.

Rosen, S. (1992). Temporal information in speech: acoustic, auditory and linguistic aspects. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci. 336, 367-373.

Ruttgers, K. Aschoff, A. et Friauf, E. (1990). Commissural connections between the auditory cortices of the rat. Brain Res. 509, 71-79.

Ryan, A.F., Furlow, Z., Woolf, N.K. et Keithley, E.M. (1988). The spatial representation of frequency in the rat dorsal cochlear nucleus and inferior colliculus. Hear. Res. 36, 181-189.

Saberi, K., Dostal, L., Sadralodabai, T., Bull, V. et Perrot, D.R. (1991). Free-field release from masking. J. Acoust. Soc. Am. 90, 1355-1370.

Sally, S.L. et Kelly, K.L. (1988). Organization of auditory cortex in the albino rat: sound frequency. J. Neurophysiol. 59, 1627-1638.

Schnupp, J.W. et King, A.J. (1997). Coding for auditory space in the nucleus of the brachium of the inferior colliculus in the ferret. J. Neurophysiol. 78, 2717-2731.

Schreiner, C. (1995). Order and disorder in auditory cortical maps. Curr. Opin. Neurobiol. 5, 489-496.

Schwartz, J.L., Berthommier, F. et Savariaux, C. (2004). Seeing to hear better: evidence for early audio-visual interactions in speech identification. Cognition 93, 69-78.

Semple, M.N. et Aitkin, L.M. (1979). Representation of sound frequency and laterality by units in central nucleus of cat inferior colliculus. J. Neurophysiol. 42, 1626-1639.

Serizawa, M., McHaffie, J.G., Hoshino, K. et Norita, M. (1994). Corticostriatal and corticotectal projections from visual cortical areas 17, 18 and 18a in the pigmented rat. Arch. Histol. Cytol. 57, 493-507.

Shi, C.J. et Cassell, M.D. (1997). Cortical, thalamic, and amygdaloid projections of rat temporal cortex. J. Comp. Neurol. 382, 153-175.

Shipp, S.S. (2004). The brain circuitry of attention. Trends Cogn. Sci. 8, 223-230.

Siminoff, R., Schwassmann, H.O. et Kruger, L. (1966). An electrophysiological study of the visual projection to the superior colliculus of the rat. J. Comp. Neurol. 127, 435-444.

Slattery, W.H. et Middlebrooks, J.C. (1994). Monaural sound localization: acute versus chronic unilateral impairment. Hear. Res. 75, 38-46.

Smith, A.L., Parsons, C.H., Lanyon, R.G., Bizley, J.K., Akerman, C.J., Baker, G.E. Dempster, A.C., Thompson, I.D. et King, A.J. (2004). An investigation of the role of auditory cortex in sound localization using muscimol-releasing Elvax. Eur. J. Neurosci. 19, 3059-3072.

Stecker, G.C., Mickey, B.J., Macpherson, E.A. et Middlebrooks, J.C. (2003). Spatial sensitivity in field PAF of cat auditory cortex. J. Neurophysiol. 89, 2889-2903.

Stecker, G.C. et Middlebrooks, J.C. (2003). Distributed coding of sound locations in the auditory cortex. Biol. Cybern. 89, 341-349.

Stein, B.E. (1981). Organization of the rodent superior colliculus: some comparisons with other mammals. Behav. Brain Res. 3, 175-188.

Stein, B.E. et Clamann, H.P. (1981). Control of pinna movements and sensorimotor register in cat superior colliculus. Brain Behav. Evol. 19, 180-192.

Stein, B.E. et Meredith, M.A. (1993). The merging of the senses. MIT press, Cambridge.

Stuart, A. et Phillips, D.P. (1996). Word recognition in continuous and interrupted broadband noise by young normal-hearing, older normal-hearing, and presbyacusic listeners. Ear Hear. 17, 478-489.

Syka, J., Popelar, J., Kvasnak, E. et Astl, J. (2000). Response properties of neurons in the central nucleus and external and dorsal cortices of the inferior colliculus in guinea pig. Exp. Brain Res. 133, 254-266.

Syka, J., Rybalko, N., Malzelova, J. et Druga, R. (2002). Gap detection threshold in the rat before and after auditory cortex ablation. Hear. Res. 172, 151-159.

Takahashi, G.A. (1989). The neural coding of auditory space. J. Exp. Biol. 146, 307-322.

Takahashi, G.A. et Bacon, S.P. (1992). Modulation detection, modulation masking, and speech understanding in noise in the elderly. J. Speech Hear. Res. 35, 1410-1421.

Tanaka, K., Otani, K., Tokunaga, A. et Sugita, S. (1985). The organization of neurons in the nucleus of the lateral lemniscus projecting to the superior and inferior colliculi in the rat. Brain Res. 341, 252-260.

Tawil, R.N., Saade, N.E., Bitar, M. et Jabbur, S.J. (1983). Polysensory interactions on single neurons of cat inferior colliculus. Brain Res. 269, 149-152.

Terhune, J.M. et Turnbull, S.D. (1989). Masked threshold changes associated with angular separation of noise and signal sources. Scand. Audiol. 18, 85-89.

Thompson, A.M. et Schofield, B.R. (2000). Afferent projections of the superior olivary complex. Microsc. Res. Tech. 51, 330-354.

Tian, B. et Rauschecker, J.P. (1994). Processing of frequency-modulated sounds in the cat's anterior auditory field. J. Neurophysiol. 71, 1959-1975.

Tokunaga, A., Sugita, S. et Otani, K. (1984). Auditory and non-auditory subcortical afferents to the inferior colliculus in the rat. J. Hirnforsch. 25, 461-472.

Tolin, D.J. et Yin, T.C. (2002). The coding of spatial location by single units in the lateral superior olive of the cat. I. Spatial receptive fields in azimuth. J. Neurosci. 22, 1454-1467.

Tolin, D.J. (2003). The lateral superior olive: a functional role in sound source localization. Neuroscientist 9, 127-143.

Updyke, B.V. (1974). Characteristics of unit responses in superior colliculus of the Cebus monkey. J. Neurophysiol. 37, 896-909.

Vischer, M.W., Bajo, V.M., Zhang, J.S., Calciati, E., Haenggeli, C.A. et Rouiller, E.M. (1997). Single unit activity in the inferior colliculus of the rat elicited by electrical stimulation of the cochlea. Audiology 36, 202-227.

Wallace, M.T., Wilkinson, L.K. et Stein, B.E. (1996). Representation and integration of multiple sensory inputs in primate superior colliculus. J. Neurophysiol. 76, 1246-1266.

Wallace, M.T. et Stein, B.E. (1997). Development of multisensory neurons and multisensory integration in cat superior colliculus. J. Neurosci. 17, 2429-2444.

Walton, J.P., Frisina, R.D., Ison, J.R. et O'Neil, W.E. (1997a). Neural correlates of behavioral gap detection in the inferior colliculus of the young CBA mouse. J. Comp. Physiol. 181, 161-176.

Walton, J.P., Barsz, K., Wilson, W.W., Lynch-Armour, M. et Frisina, R.D., (1997b). Aging and sensorineural hearing loss affect the neural processing of temporal gaps in ongoing sound. Soc. Neurosci. 23, 2069.

Wenzel, E.M., Arruda, M., Kistler, D.J. et Wightman, F.L. (1993). Localization using nonindividualized head-related transfer functions. J. Acoust. Soc. Am. 94, 111-123.

Wilson, W.W. et Walton, J.P. (2002). Background noise improves gap detection in tonically inhibited inferior colliculus neurons. J. Neurophysiol. 87, 240-249.

Winer, J.A., Sally, S.L., Larue, D.T. et Kelly, J.B. (1999). Origins of medial geniculate body projections to physiologically defined zones of rat primary auditory cortex. Hear. Res. 130, 42-61.

Wise, S.P. et Jones, E.G. (1977). Somatotopic and columnar organization in the corticotectal projection of the rat somatic sensory cortex. Brain Res. 133, 223-235.

Wise, L.Z. et Irvine, I. (1983). Auditory response properties of neurons in deep layers of cat superior colliculus. J. Neurophysiol. 49, 674-685.

Wong, D. (1984). Spatial tuning of auditory neurons in the superior colliculus of the echolocating bat, Myotis lucifugus. Hear. Res. 16, 261-270.

Wurtz, R.H. et Albano, J.E. (1980). Visual-motor function of the primate superior colliculus. Annu. Rev. Neurosci. 3, 189-226.

Yin, T.C. et Chan, J.C. (1990). Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat. J. Neurophysiol. 64, 465-488.

Yu, J.J. et Young, E.D. (2000). Linear and nonlinear pathways of spectral information transmission in the cochlear nucleus. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 11780-11786.

Zatorre, R.J. et Penhune, V.B. (2001). Spatial localization after excision of human auditory cortex. J. Neurosci. 21, 6321-6328.

Zhou, Y., Carney, L.H. et Colburn, H.S. (2005). A model for interaural time difference sensitivity in the medial superior olive: interaction of excitatory and inhibitory synaptic inputs, channel dynamics, and cellular morphology. J. Neurosci. 25, 3046-3058.

Zrull, M.C. et Coleman, J.R. (1999). Spatial Sound Detection and the Role of the Inferior Colliculus in the Long-Evans Rat. Acta Otolaryngol. 119, 326-332.