

Université de Montréal

Implications fonctionnelles du collicule inférieur chez l'humain

par
François Champoux

Département des Sciences Biomédicales
Faculté de Médecine

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de docteur
en sciences biomédicales
option audiologie

Décembre 2008

© François Champoux, 2008

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :

Implications fonctionnelles du collicule inférieur chez l'humain

présentée par :
François Champoux

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

David McFarland, président-rapporteur
Jean-Pierre Gagné, directeur de recherche
Franco Lepore, co-directeur
Tony Leroux, membre du jury
Claude Alain, examinateur externe
Sylvie Hébert, représentant du doyen de la FES

Résumé

Le rôle du collicule inférieur dans les divers processus auditif demeure à ce jour méconnu chez l'humain. À l'aide d'évaluations comportementales et électrophysiologiques, le but des études consiste à examiner l'intégrité fonctionnelle du système nerveux auditif chez une personne ayant une lésion unilatérale du collicule inférieur. Les résultats de ces études suggèrent que le collicule inférieur n'est pas impliqué dans la détection de sons purs, la reconnaissance de la parole dans le silence et l'interaction binaurale. Cependant, ces données suggèrent que le collicule inférieur est impliqué dans la reconnaissance de mots dans le bruit présentés monauralement, la discrimination de la fréquence, la reconnaissance de la durée, la séparation binaurale, l'intégration binaurale, la localisation de sources sonores et, finalement, l'intégration multisensorielle de la parole.

Mots-clés : Collicule inférieur; lésion unilatérale; évaluation comportementale; évaluation électrophysiologique; processus auditif; intégration multisensorielle.

Abstract

The role of the inferior colliculus in human auditory processing is still poorly understood. We report the results obtained from a 12-year-old boy who suffered a very circumscribed lesion at the level of the right inferior colliculus without additional neurological damage. The child underwent an extensive battery of psychophysical and electrophysiological tests. Results revealed that tonal detection thresholds, speech recognition in the absence of competing auditory input and performance on binaural interaction tasks were unimpaired. However, the pattern of results suggests that auditory functions such as the recognition of low-redundancy speech presented monaurally, frequency discrimination, the recognition of tone-duration patterns, binaural separation, binaural integration, sound-source localization in space as well as multisensory integration depend on the integrity of the bilateral auditory pathways at the level of the inferior colliculus.

Keywords : Inferior colliculus; unilateral lesion; psychophysical assessments; electrophysiological assessment; auditory processing; multisensory integration.

Table des matières

Résumé	iii
Abstract.....	iv
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures.....	viii
Abréviations	xiv
Remerciements	xvi
Chapitre I : Introduction	1
1. Le système auditif central.....	1
2. Les processus auditifs centraux	6
2.1. Processus unisensoriels	6
2.2. Processus d'intégration audio-visuelle	8
3. L'évaluation des processus auditifs et audio-visuels.....	9
3.1. Évaluations comportementales.....	11
3.2. Évaluations électrophysiologiques.....	21
4. Études lésionnelles de structures auditives chez l'humain	23
4.1. Explorations des processus auditifs	24
4.2. Explorations du processus d'intégration audio-visuelle	28
5. Connaissances actuelles de l'implication fonctionnelle du collicule inférieur chez l'humain.....	29
5.1. Analyses comportementales.....	32
5.2. Analyses électrophysiologiques.....	34
5.3. Les questions non résolues	35
6. Atteinte unilatérale du collicule inférieur chez l'humain : le cas FX	36
7. Objectif général de la recherche.....	38
Chapitre II : Articles publiés.....	40
Article I.....	40
Article II.....	79

Article III.....	99
Chapitre III : Discussion	121
1. Analyse comportementale des habiletés perceptuelles auditives	122
1.1 Fonction auditive périphérique.....	122
1.2. Interaction binaurale	123
1.3. Reconnaissance de la parole dans le bruit présentée monauralement.	123
1.4. Écoute dichotique	124
1.5. Localisation de sources sonores en champ libre	125
1.6. Reconnaissance de la fréquence et de la durée	127
2. Analyse électrophysiologique de la perception de la fréquence	129
3. Analyse comportementale des capacités d'intégration multisensorielle	133
4. Avancement des connaissances	139
Chapitre IV : Conclusion	142
Bibliographie	144
Annexe	I
Annexe A - Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX.....	I
Annexe B - Potentiels évoqués auditifs de longues latences obtenus chez FX..	III
Annexe C - Article Paiement, Champoux et coll., (2009)	V
Annexe D - Curriculum Vitæ.....	XXXIV

Liste des tableaux

Chapitre I : Introduction

Tableau 1 : Représentation des différents tests évaluant les processus auditifs les plus couramment utilisés dans la pratique audiologique.

Tableau 2 : Patron général de réponse aux différentes évaluations auditives en fonction du lieu de lésions unilatérales au niveau des structures du système auditif.

Chapitre III : Discussion

Tableau 3 : Patron général de réponse aux différentes évaluations auditives en fonction du lieu de lésions unilatérales au niveau des structures du système auditif.

Annexe A

Tableau 4 : Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX

Annexe B

Tableau 5 : Potentiels évoqués auditifs de longues latences obtenus chez FX

Liste des figures

Chapitre I : Introduction

Figure 1 : Schématisation succincte et simplifiée des voies auditives afférentes en réponse à une stimulation monaurale à l'oreille gauche. Les principales structures auditives sont représentées, de la partie inférieure du tronc cérébral (noyaux cochléaires, noyaux de l'olive supérieure et noyaux du lemnisque latéral), de la partie supérieure du tronc cérébral (colliculi inférieurs et corps genouillés médians) jusqu'au cortex auditif.

Figure 2 : Schématisation imagée du « Synthetic-Sentence Identification in Ipsilateral Competing Message ». Cette épreuve vise l'évaluation des capacités de reconnaissance de la parole dans le bruit présentée monauralement. Le participant doit identifier des phrases qui lui sont présentées à une oreille (en noir) avec un message compétitif (discours continu) présenté à la même oreille (en gris). Le message compétitif est présenté à différents rapports signal/bruit (S/B : -10, 0 et 10 dB).

Figure 3 : Schématisation imagée du « Synthetic-Sentence Identification in Controlateral Competing Message ». Cette épreuve vise l'évaluation des capacités de séparation binaurale. Le participant doit identifier des phrases qui lui sont présentées à une oreille (en noir) avec un message compétitif (discours continu) présenté à l'oreille controlatérale (en gris). Le message compétitif est présenté à différents rapports signal/bruit (S/B : -20, -30 et -40 dB).

Figure 4 : Schématisation imagée du « Staggered Spondaic Word ». Dans cette épreuve, visant l'évaluation des capacités d'intégration binaurale, chaque oreille reçoit un message différent en condition non compétitive (en noir) et compétitive

(en gris). À chaque stimulation, quatre mots sont présentés. Quarante stimulations auditives différentes constituées de quatre mots sont présentées. Le participant doit répéter tous les mots présentés dans le bon ordre.

Figure 5 : Schématisation imagée du « Pitch-Pattern Sequence test ». Des sons purs d'une fréquence de 880 Hz et 1430 Hz sont présentés successivement de manière différente (A, C). Le participant doit dire que le son est « haut » lorsqu'il s'agit d'un son de haute fréquence ou qu'il est « bas » lorsqu'il s'agit d'un son de basse fréquence (B, D).

Figure 6 : Schématisation imagée du « Duration-Pattern Sequence test ». Des sons purs de fréquences identiques, mais de durées différentes (soit de 200 ms ou de 100 ms) sont présentés successivement de manière différente (A, C). Le participant doit dire que le son est « long » lorsqu'il est d'une durée plus grande et dire que le son est « court » lorsque le signal sonore est d'une durée plus petite (B, D).

Figure 7 : Schématisation imagée du « Masking level difference ». Un son pur de 500 Hz (onde du bas) et un bruit sont présentés simultanément aux deux oreilles. Les signaux sonores peuvent être en phase aux deux oreilles (A) ou l'un des signaux sonores peut être d'une phase différente d'une oreille par rapport à l'autre (B). Lorsque les signaux sonores ne sont pas en phase (B), la détection du son pur devrait normalement être plus facile. Cette épreuve permet d'évaluer les capacités d'interaction binaurale basée sur la phase des signaux sonores présentés binauralement.

Figure 8 : Schématisation possible des voies auditives afférentes suite à une lésion unilatérale située au niveau du collicule inférieur droit, en réponse à une

stimulation auditive à l'oreille gauche. Une telle lésion supprimerait les afférences auditives vers le corps genouillé ainsi que vers le cortex auditif ipsilatéral à la lésion colliculaire (lignes pointillées).

Figure 9: Les images provenant de la résonance magnétique de FX révèlent une lésion unilatérale circonscrite au collicule inférieur droit (flèche blanche). Coupe coronale (A), sagittale (B) et axiale (C). R = Droite, L = Gauche.

Chapitre II: Article 1

Figure 1: Coronal (a), saggital (b) and axial (c) MRIs showing a restricted lesion of the right inferior colliculus (arrow). R = right, L = left.

Figure 2: FX's (a) audiogram and (b) performances on the Phonetically Balanced Word Recognition Test. O = right ear, X = left ear.

Figure 3: FX's performance on the Masking Level Difference Test. FX's scores (light columns) are compared to normative data (dark columns).

Figure 4: FX's performances on the Frequency and the Duration Pattern Sequence Tests, using either a verbal (V) or a hummed (H) response. Right ear = dark columns; left ear = light columns.

Figure 5: FX's performances on the sentence identification tasks. On the monaural task (SSI-ICM), the competing verbal message was presented in the same ear at S/N ratios of +10, 0 and -10 dB relative to the target sentences. In the dichotic condition (SSI-CCM), the competing message was presented in the ear

contralateral to the target sentences at S/N ratios of -20, -30 and -40 dB. Right ear = dark columns; left ear = light columns.

Figure 6: FX's performance on the Staggered Spondaic Word test. The subject's scores (dark columns) on the four test conditions (RNC: right non-competing; RC: right competing; LC: left competing; LNC: left non-competing) are compared to normative data (light columns).

Figure 7: Polar plots of FX's performance on the sound-source identification task. The data are plotted as a function of the position of the 13 loudspeakers, which spanned 180° horizontally in front of the subject's head. The percentage of identification errors is displayed as a function of the position of the loudspeaker. Gray area denotes the hemifield contralateral to the site of the lesion. Scale bars = 25%.

Chapitre II : Article 2

Figure 1: Sagittal (A) and axial (B) MRI showing the circumscribed lesion of the right inferior colliculus (arrow). R = right, L = left.

Figure 2: Grand average of the MMN waveforms (event related potentials for the standard stimuli minus event related potentials for the deviant stimuli) recorded from electrodes: F3, Fz and F4 for the control subjects (panels A and B) and for FX (panels C and D). The topographies are for waveforms obtained approximately 200 ms after stimulus onset. Data are shown separately for the left ear stimulation (right panels) and the right ear stimulation (left panels). Negative polarities are down and positive polarities are up.

Figure 3: Mean MMN latencies (panels A and B) and amplitudes (panels C and D) for controls (light columns) and FX (dark columns) as a function of right ear stimulation (panels A and C) and left ear stimulation (panels B and D). * = one standard deviation from the mean; ** = two standard deviations from the mean.

Chapitre II : Article 3

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

Figure 2: (A) Schematic representation of the experimental setup. The area in black drawn on the participant's stylized head represents the site of FX's lesion at the level of the right inferior colliculus. (B) Performance for the incongruent stimuli. Dashed lines represent values two standard deviations above the mean for the control group, indicating abnormal audio-visual speech integration.

Figure 1 : Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX. Les réponses ont été recueillies à l'aide du système Nicolet Compass (ABR system, Naus medical, Inc, San Carlos, CA) et en utilisant une procédure standard (stimulus: clic de 1msec; intensité: 80 dBHL; présentation: monaurale; vitesse de présentation: 11.1 Hz; nombre de stimulation : 2000.

Annexe A

Figure 1 : Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX. Les réponses ont été recueillies à l'aide du système Nicolet Compass (ABR system, Naus medical, Inc, San Carlos, CA) et en utilisant une procédure standard

(stimulus: clic de 1 msec; intensité: 80 dBHL; présentation: monaurale; vitesse de présentation: 11.1 Hz; nombre de stimulations: 2000.

Annexe B

Figure 1 : Potentiels évoqués auditifs de longues latences obtenus chez FX. Les réponses ont été recueillies en utilisant la même procédure que celle décrite dans l'article II (Champoux et coll., 2007b) et ce, à l'aide d'un son pur de 560 Hz. Ces réponses sont représentatives de l'ensemble des réponses retrouvées à l'hémisphère gauche (HG) et à l'hémisphère droit (HD) suite à une stimulation auditive à l'oreille droite et à l'oreille gauche.

Annexe C

Figure 1: Sagittal (A) and axial (B) MRI of FX's brain showing the small lesion restricted to the right inferior colliculus (arrows). R = right, L = left.

Figure 2: Activation patterns in response to binaural stimulation in a representative neurologically intact control subject (upper panel) and FX (lower panel).

Figure 3: Proportion of cortical activation found in the right hemisphere (RH) and in the left hemisphere (LH) in response to binaural stimulus presentation in neurologically intact individuals (black bars) and FX (white bars). * = two standard deviations from the mean.

Abréviations

DPOE: Distortion Production Otoacoustic Emissions; DPS: Duration Pattern Sequence; FPS: Frequency Pattern Sequence; IC: Inferior Colliculus; MLD: Masking Level Difference; MMN: Mismatch Negativity; MSI: Multisensory Integration; SSI-CCM: Synthetic-Sentence Identification in Contralateral Competing Message; SSI-ICM: Synthetic-Sentence Identification in Ipsilateral Competing Message; S/N: signal-to-noise; SSW: Staggered Spondaic Word; SC: Superior Colliculus.

*À la volonté de ma conjointe,
À la sensibilité de ma mère, à son courage,
À la force de mon père,
À la résistance de mon frère.*

Remerciements

Je tiens tout d'abord à exprimer ma reconnaissance à mon directeur de thèse, M. Franco Lepore pour son expertise, sa confiance et sa patience inébranlable, et pour m'avoir encouragé à persister durant toute la durée de mes études supérieures. Franco a cru en moi à des moments où personne ne l'aurait fait. Sans nul doute, cette rencontre a changé ma vie pour le mieux.

Ma gratitude va également à mon autre directeur, M. Jean-Pierre Gagné, pour ses conseils judicieux, son expertise, son agréable compagnie, son aide précieuse et sa grande disponibilité durant mes études doctorales. Du début à la fin, je n'ai jamais regretté ce choix de direction.

Même s'ils ont été impliqués que de manière indirecte à mon doctorat, je tiens à remercier tout spécialement deux personnes clés de mon parcours académique. Sans la présence du professeur Jean-Paul Guillemot, je n'aurais probablement jamais appris à faire de la recherche et donc, jamais entrepris des études supérieures. Merci Jean-Paul pour ta fermeté et tout ce temps dédié à m'apprendre sans rien exiger d'autre que mon épanouissement. Je tiens aussi à remercier sincèrement le professeur Hugo Théoret pour nos précieux échanges sur le plan scientifique, son aide, sa grande disponibilité, sa franchise, son honnêteté et pour son amitié.

Je voudrais aussi remercier Mme Maryse Lassonde et M. Benoît Bacon pour leur support soutenu et leur expertise partagée sur de nombreux projets. Un gros merci aux Zebra, aux membres du Centre de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale et Cognition, particulièrement Suzanne, Mimeault, Maria, Christine, Vachon et Mathieu, pour leur amitié, leur support et leurs encouragements. Un remerciement plus particulier s'adresse aussi à mon

collaborateur Philippe Paiement, pour son assistance et son irremplaçable amitié. De plus, je tiens à remercier particulièrement mon entourage personnel et ma famille pour leur compréhension et pour m'avoir supporté au maximum de leurs possibilités pendant ces longues années d'études supérieures.

Un parcours moins orthodoxe oblige aussi des remerciements moins conventionnels. Sans l'aide d'un certain nombre de personnes, je ne serais jamais parvenu jusqu'à ce stade. Par conséquent, j'aimerais remercier S. Gabrielle et Janine Latour, pour avoir été là, tout simplement. Merci à Robert et Jocelyn pour les prêts. Merci à Danic et Karine pour le gîte. Merci au sympathique dynamiteur pour la nourriture. Merci à Guy de m'avoir donné les moyens de travailler pendant mes études. Merci aux gars de l'entrepôt de nuit pour leurs encouragements durant mes quarts de travail avant les matins d'exams. Merci à Ninon et M. Mailly pour les tours de force administratifs. Finalement, je tiens à remercier profondément ma conjointe Marie-Soleil pour son support, son aide, sa patience, son amour et son amitié, de la maîtrise au doctorat.

À vous tous qui avez fait des sacrifices pour moi ou qui avez tout simplement cru en moi, j'espère profondément avoir été à la hauteur de votre vertu.

Chapitre I : Introduction

Les études rapportées dans cette thèse révèlent quel est le patron de réponse observé chez une personne ayant une lésion très circonscrite au niveau du collicule inférieur à diverses tâches unisensorielles et à une tâche d'intégration multisensorielle. Le manuscrit est constitué de quatre chapitres principaux. Le système auditif central, les processus auditifs centraux et les évaluations des processus auditifs et audio-visuels seront décrits sommairement dans les trois premières parties du premier chapitre. Aussi, dans la quatrième et cinquième section de ce chapitre, un recensement des études lésionnelles de structures auditives chez l'humain, incluant le collicule inférieur, sera effectué. Dans la dernière section du premier chapitre, le cas rare d'un jeune garçon de 12 ans sera aussi présenté. Un examen a révélé que cet individu était atteint d'une lésion hémorragique très circonscrite au collicule inférieur droit. Les études constituant cette thèse portent sur ce cas unique et sont exposées au chapitre II de ce manuscrit. Finalement, la portée de ces résultats est discutée dans les derniers chapitres de cette thèse.

1. Le système auditif central

Dans l'optique de percevoir, de traiter et de localiser l'information sonore, le système auditif doit être capable d'effectuer certaines opérations complexes. Ces opérations sont effectuées à divers niveaux du système auditif. Les connaissances concernant le rôle fonctionnel de chacune des structures qui composent le

système auditif sont essentielles au travail des audiologistes. En autres, de telles informations permettent à ces spécialistes de la santé auditive *i)* d'accélérer le processus diagnostique, *ii)* d'établir une réadaptation individualisée et correctement orientée et finalement, *iii)* de compenser les incapacités ou les déficits auditifs en utilisant des approches appropriées à la réadaptation.

Entre la cochlée et le cortex cérébral, les divers événements auditifs sont traités par une série de structures qui constituent les voies ascendantes. Ces structures du système auditif central sont les noyaux cochléaires, le complexe olivaire supérieur, le lemnisque latéral, les colliculi inférieurs et les corps genouillés médiants. Chacune d'elles a été authentifiée à maintes reprises chez l'animal et chez l'humain (pour un résumé exhaustif des voies auditives, voir Syka et Aitkin, 1988; Winer et Schreiner, 2005; Musiek et Chermak, 2007).

Les différents relais de la voie auditive sont présentés à la figure 1. En bref, à partir de la cochlée, les cellules ciliées font synapses avec les neurones du ganglion spinal dont les axones forment le nerf auditif. Un premier relais de la voie auditive centrale est alors constitué de ces axones qui projettent vers le noyau cochléaire, à la fois dans la partie antéroventrale, postéroventrale et dorsale. Les axones du noyau cochléaire projettent à leur tour à un deuxième relais majeur du tronc cérébral, le complexe olivaire supérieur. Ce dernier est constitué du noyau

latéral et médian de l'olive supérieure, du corps trapézoïde, des noyaux périolivaires dorsal, dorsolatéral, ventromédian et dorsomédian. De ce relais, les fibres de ces noyaux projettent quant à eux aux noyaux du lemnisque latéral, pour rejoindre le collicule inférieur.

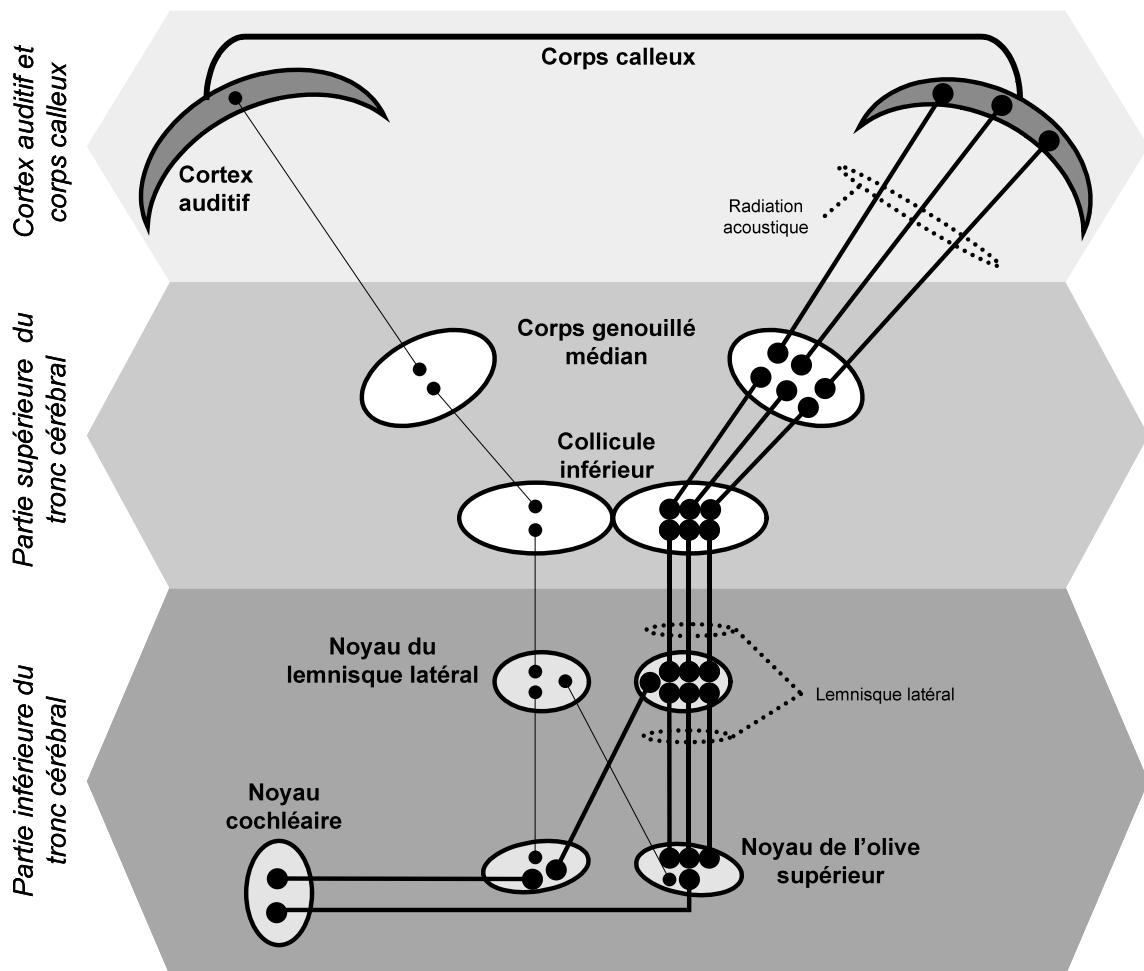


Figure 1 : Schématisation succincte et simplifiée des voies auditives afférentes en réponse à une stimulation monaurale à l'oreille gauche. Les principales structures auditives sont représentées, de la partie inférieure du tronc cérébral (noyaux cochléaires, noyaux de l'olive supérieure et noyaux du lemnisque latéral), de la partie supérieure du tronc cérébral (colliculi inférieurs et corps genouillés médians) jusqu'au cortex auditif.

La région centrale du collicule inférieur reçoit des afférences auditives alors que la partie dorsale reçoit des entrées multisensorielles. La partie centrale du collicule inférieur est innervée par les fibres controlatérales des noyaux cochléaires, du complexe olivaire ipsilatéral et controlatéral et du noyau du lemnisque latéral ipsilatéral et controlatéral. Le collicule inférieur est un relais obligatoire vers les niveaux hiérarchiques supérieurs du traitement de l'information auditive. Ainsi, les cellules répondant à une stimulation monaurale (c.-à-d. une stimulation provenant d'une seule oreille) sont sensibles à de nombreuses propriétés sonores, incluant l'analyse de la fréquence et de l'intensité alors que celles répondant à une stimulation binaurale (c.-à-d. une stimulation provenant des deux oreilles), répondent, quant à elles, à la différence interaurale de temps et d'intensité. Du collicule inférieur, les fibres projettent l'information auditive, surtout ipsilatéralement, aux neurones du corps genouillé médian. Enfin, de cette structure, l'information auditive est acheminée vers le cortex auditif ipsilatéralement. À ce niveau, l'information auditive peut aussi être projetée d'un hémisphère à l'autre via les fibres du corps calleux. C'est ce que l'on nomme le « transfert interhémisphérique » de l'information auditive. Il est à noter que de nombreuses autres connexions translatérales existent à divers niveaux du système auditif. Parmi les plus importantes, le corps trapézoïde relie le noyau cochléaire antéroventral au complexe de l'olive supérieur, alors que la commissure de Probst

et la commissure du collicule inférieur assurent les échanges translatéraux entre les noyaux du lemnisque latéral et les colliculi inférieurs respectivement.

Aux voies ascendantes décrites ci-dessus (voir figure 1) qui caractérisent le système auditif, s'ajoutent des influx provenant des voies efférentes (voir Huffman et Henson, 1990; Roberts et Meredith, 1992; Helfert et Aschoff, 1997; Sahley, Musiek et Nodat, 1997). Ces efférences sont massives et suivent le trajet inverse. À l'exception du noyau cochléaire et du corps genouillé médian, toutes les structures qui composent le système auditif possèdent des fibres efférentes projetant à divers niveaux. Brièvement, les cellules du cortex auditif acheminent de l'information aux corps genouillés médiants et aux colliculi inférieurs qui, à leur tour, projettent l'information auditive aux noyaux du lemnisque latéral, au complexe olivaire supérieur et aux noyaux cochléaires. Les noyaux du lemnisque latéral, quant à eux, projettent l'information auditive aux noyaux cochléaires. Un dernier réseau de voies descendantes, aussi connu sous le nom des voies efférentes olivocochléaire (Helfert et Aschoff, 1997), relie le complexe olivaire supérieur et les cellules ciliées de la cochlée. Tout comme dans le cas des voies ascendantes du système auditif, aucune connexion efférente ne contourne le collicule inférieur. Cette structure demeure par conséquent un passage obligé des voies descendantes à partir du cortex auditif jusqu'aux cellules ciliées de la cochlée.

Bien que l'organisation anatomique du système auditif soit bien connue depuis déjà un bon nombre d'années, le rôle fonctionnel de ses structures dans les divers processus de traitements auditifs demeure à ce jour méconnu. Avant de récapituler l'état des connaissances actuelles sur l'implication fonctionnelle des diverses structures auditives, il convient de décrire sommairement les divers processus auditifs centraux.

2. Les processus auditifs centraux

2.1. Processus unisensoriels

Depuis les vingt dernières années, différentes terminologies ont été utilisées pour définir les divers processus auditifs. Schow et coll. (2000) ont proposé quatre grandes catégories de processus auditifs : (i) la capacité d'écoute de la parole dans le bruit présentée monauralement, (ii) la reconnaissance des patrons temporels, (iii) l'interaction binaurale et (iv) l'écoute dichotique. Depuis, cette terminologie semble avoir fait consensus. Ces processus de traitement de l'information auditive, de même que les tests couramment utilisés afin d'évaluer ces processus, ont été exposés à maintes reprises (pour un résumé, voir Bellis, 2003; Musiek et Chermak, 2007).

En bref, la première catégorie de processus auditifs, soit *la capacité d'écoute de la parole dans le bruit présentée monauralement*, réfère à la capacité d'un individu d'utiliser la redondance intrinsèque et extrinsèque du message pour compléter des portions manquantes d'un signal auditif.

La deuxième catégorie, la *reconnaissance des patrons de fréquences*, concerne la perception des sons à travers le temps. Il peut s'agir de détecter et de reconnaître en fréquence (c.-à-d. la reconnaissance de la fréquence) ou en durée (c.-à-d. la reconnaissance de la durée) plusieurs sons présentés successivement.

Le processus auditif nommé *interaction binaurale*, quant à lui, réfère à la façon dont les entrées provenant des deux oreilles travaillent ensemble, soit la façon dont l'information parvenant aux deux oreilles lors d'une expérience sous écouteurs (c.-à-d. la latéralisation) ou en champ libre (c.-à-d. la localisation).

Finalement, l'*écoute dichotique* réfère à la capacité à traiter une information auditive présentée à une oreille alors qu'une information auditive différente est présentée simultanément à l'autre oreille. Plus spécifiquement, on parlera de *séparation binaurale* lorsque le système auditif traite de façon séparée les messages provenant respectivement des deux oreilles. À l'opposé, on appelle

intégration binaurale la capacité que possède le système auditif à faire une synthèse de l'information qui parvient à l'une et l'autre des oreilles.

2.2. Processus d'intégration audio-visuelle

Dans la vie courante, l'habileté à intégrer ou à ségrégner adéquatement les différentes entrées auditives, somatosensorielles et visuelles est cruciale. En effet, la perception unisensorielle aussi bien que multisensorielle est essentielle à la compréhension de notre environnement. Par exemple, l'aptitude à combiner efficacement les images visuelles produites par le mouvement des lèvres et de la bouche, avec les propriétés acoustiques qui leur sont associées, détermine en grande partie notre disposition à comprendre efficacement la parole dans les situations d'écoute les plus complexes (MacDonald et McGurk, 1978). Cette habileté est particulièrement importante si l'on considère que la majorité de notre compréhension de la parole dans la vie courante survient dans un environnement multisensoriel.

Lorsque les informations provenant des systèmes visuel et auditif ne correspondent pas, l'interaction entre ces modalités peut mener à certaines illusions perceptuelles. Ces illusions permettent d'examiner les capacités d'intégration multisensorielle chez des individus ayant des acuités auditives et

visuelles dans les limites de la normale. Dans l'évaluation classique des processus auditifs décrits par Schow et coll. (2000), l'habileté du système à combiner efficacement l'information auditive et visuelle, quoique pourtant cruciale, a été négligée. Musiek et Chemak (2007) ont récemment suggéré que les processus d'intégration multisensorielle devraient s'ajouter à la liste des processus devant être évalués dans la pratique courante des audiologistes. Les auteurs expriment aussi l'urgence de développer des examens permettant d'évaluer efficacement ces processus dans les diverses populations cliniques, de même que d'établir les structures unisensorielles et multisensorielles impliquées dans ce processus complexe.

3. L'évaluation des processus auditifs et audio-visuels

L'intégrité des divers processus de traitement de l'information auditive ou audio-visuelle peut être évaluée à l'aide de méthodes comportementales ou électrophysiologiques. Une quantité non négligeable d'évaluations peut être effectuée (voir Bellis, 2003). Dans la prochaine section, les évaluations les plus couramment utilisées (voir Tableau 1) seront discutées de façon succincte. Les lecteurs sont référés directement aux articles constituant cette thèse pour une description plus détaillée de ces évaluations.

Tableau 1 : Représentation des différents tests évaluant les processus auditifs les plus couramment utilisés dans la pratique audiologique

Écoute dichotique		Patrons temporels	
Processus auditifs	Évaluations	Processus auditifs	Évaluations
Intégration binaurale	Staggered Spondaic Word (SSW)	Reconnaissance de la fréquence	Pitch-Pattern Sequence test (PPS)
Séparation binaurale	Synthetic-Sentence Identification in Controlateral Competing Message (SSI-CCM)	Reconnaissance de la durée	Duration-Pattern Sequence test (DPS)
Interaction binaurale		Écoute de la parole dans le bruit présenté monauralement	
Processus auditif	Évaluations	Processus auditifs	Évaluations
Interaction binaurale (basée sur la différence interaurale de phase)	Masking Level Difference (MLD)	Séparation figure/fond	Discrimination de mots dans le bruit
Interaction binaurale (basée sur les différences interaurales de temps et d'intensité)	Localisation en champ libre sur le plan horizontal	Séparation figure/fond	Synthetic-Sentence Identification in Ipsilateral Competing Message (SSI-ICM)

Source : adapté de Bellis TJ. Assessment and management of central auditory processing disorders in the educational setting: From science to Practice. New-York: Singular; 2003.

3.1. Évaluations comportementales

L'évaluation des processus d'écoute de la parole dans le bruit présentée monauralement (ou séparation figure/fond) se fait généralement à l'aide d'un test de « *Reconnaissance de mots dans le bruit* » et du « *Synthetic-Sentence Identification in Ipsilateral Competing Message* » (SSI-ICM: Jerger et Jerger, 1974, 1975).

Les processus liés à la reconnaissance des patrons sonores sont généralement évalués à l'aide du « *Frequency Pattern Sequence* » (FPS: Pinheiro et Patcek, 1971) et du « *Duration Pattern Sequence* » (DPS: Pinheiro et Musiek, 1985). L'interaction binaurale, quant à elle, peut être évaluée à l'aide du « *Masking Level Difference* » (MLD : Hirsh, 1948; Licklider, 1948) et de la « *Localisation de source sonore en champ libre* ». L'intégrité des processus d'écoute dichotiques est, quant à elle, estimée à l'aide du « *Staggered Spondaic Word* » (SSW : Katz, 1968) dans l'évaluation de l'intégration binaurale et du « *Synthetic-Sentence Identification in Controlateral Competing Message* » (SSI-CCM: Jerger et Jerger, 1974, 1975) dans l'évaluation de la séparation binaurale. Mis à part les processus auditifs représentés au Tableau 1, les processus d'intégration audio-visuelle peuvent être évalués de diverses façons. Parmi celles-ci, l'illusion audio-visuelle la plus connue est incontestablement « *l'effet McGurk* ».

3.1.1. La reconnaissance de mots dans le bruit

La reconnaissance de mots dans le bruit est une épreuve d'écoute compétitive monaurale. Des mots monosyllabiques sont présentés à un niveau sonore jugé confortable en compétition avec du bruit blanc d'un niveau sonore similaire présenté simultanément à la même oreille. Lors de cette épreuve, le participant doit simplement tenter de répéter les mots présentés.

3.1.2. Le Synthetic Sentence Identification

Le « *Synthetic Sentence Identification* » (SSI: Jerger et Jerger, 1974, 1975) est une épreuve pouvant être utilisée afin d'évaluer des processus d'écoute monaurale aussi bien que binaurale (voir Figures 2 et 3). Une adaptation québécoise de ce test est disponible (Normandin, 1990). Dans cette épreuve, dix différentes phrases synthétiques sont présentées aux participants. Ces phrases sont d'abord mémorisées et peuvent ensuite être présentées avec un récit compétitif dans la même oreille (SSI-ICM : voir Figure 2), sous trois différents rapports signal/bruit (+10, 0 et -10 dB).

Aussi, ces mêmes phrases peuvent être utilisées afin d'évaluer les capacités de séparation binaurale.

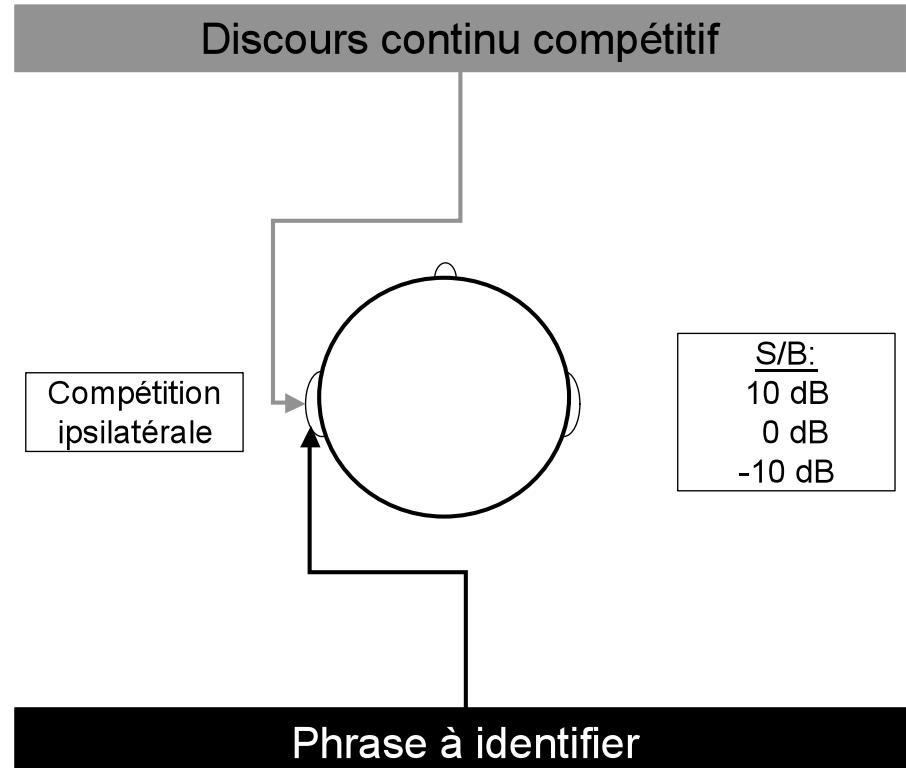


Figure 2 : Schématisation imagée du « *Synthetic-Sentence Identification in Ipsilateral Competing Message* ». Cette épreuve vise l'évaluation des capacités de reconnaissance de la parole dans le bruit présentée monauralement. Le participant doit identifier des phrases qui lui sont présentées à une oreille (en noir) avec un message compétitif (discours continu) présenté à la même oreille (en gris). Le message compétitif est présenté à différents rapports signal/bruit (S/B : -10, 0 et 10 dB).

Dans ce cas, le message compétitif est simplement présenté à l'oreille contralatérale (SSI-CCM : voir Figure 3). Le participant doit alors identifier la phrase synthétique en la répétant verbalement. Dans cette condition, les dix phrases sont toutefois présentées sous trois rapports signal/bruit, soit -20, -30 et -40 dB.

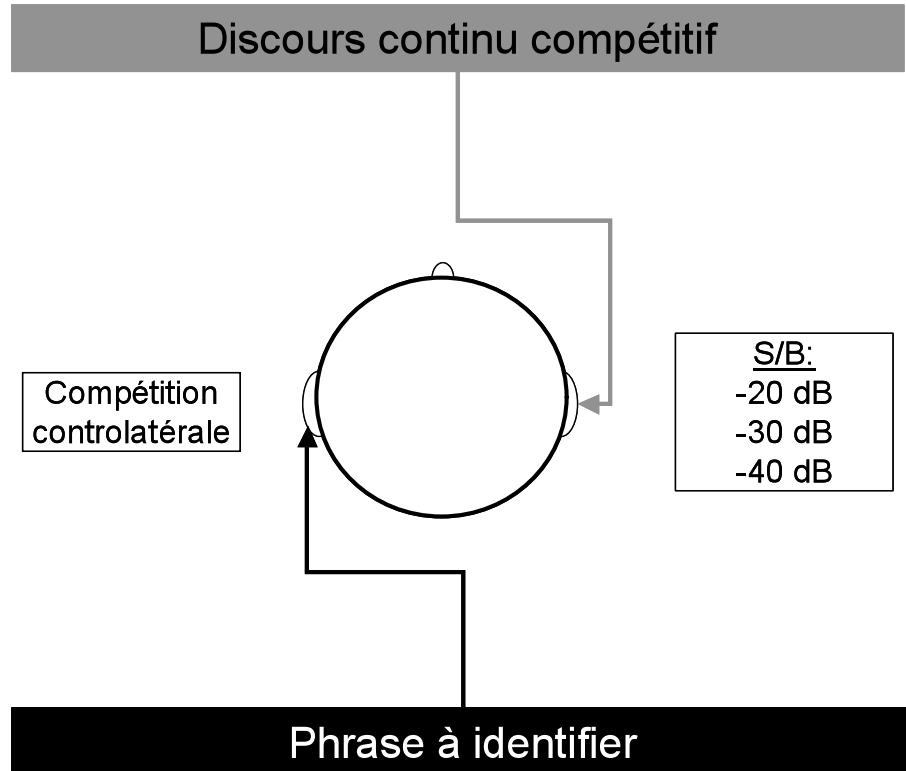


Figure 3 : Schématisation imagée du « *Synthetic-Sentence Identification in Controlateral Competing Message* ». Cette épreuve vise l'évaluation des capacités de séparation binaurale. Le participant doit identifier des phrases qui lui sont présentées à une oreille (en noir) avec un message compétitif (discours continu) présenté à l'oreille controlatérale (en gris). Le message compétitif est présenté à différents rapports signal/bruit (S/B : -20, -30 et -40 dB).

3.1.3. Le Staggered Spondaic Word

Le « *Staggered Spondaic Word* » (SSW: Katz, 1968) est une épreuve d'écoute compétitive dichotique utilisant un message verbal présenté à un niveau sonore jugé confortable (voir Figure 4). Une adaptation québécoise de ce test est aussi offerte (Normandin, 1990). Dans cette épreuve, chaque oreille reçoit un

message différent en condition compétitive et non compétitive. À chaque stimulation, quatre mots sont présentés. Quarante stimulations différentes composent l'épreuve. Lors de cette évaluation, le participant doit simplement répéter tous les mots présentés à chaque stimulation, et ce, dans le bon ordre.

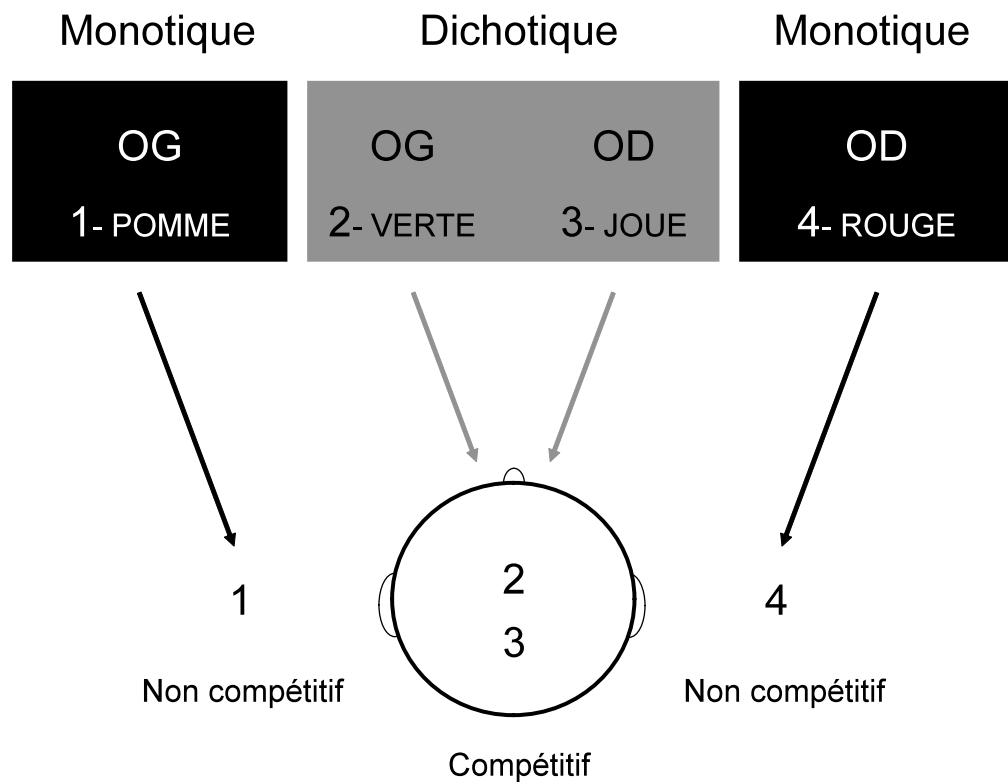


Figure 4 : Schématisation imagée du « *Staggered Spondaic Word* ». Dans cette épreuve, visant l'évaluation des capacités d'intégration binaurale, chaque oreille reçoit un message différent en condition non compétitif (en noir) et compétitif (en gris). À chaque stimulation, quatre mots sont présentés. Quarante stimulations auditives différentes constituées de quatre mots sont présentées. Le participant doit répéter tous les mots présentés dans le bon ordre.

3.1.4. Le Pitch-Pattern Sequence test

Le « *Pitch-Pattern Sequence test* » (PPS : Pinheiro et Patcek, 1971) consiste en la présentation de deux sons purs de 880 Hz et 1430 Hz (voir Figure 5) présentés en séquences différentes.

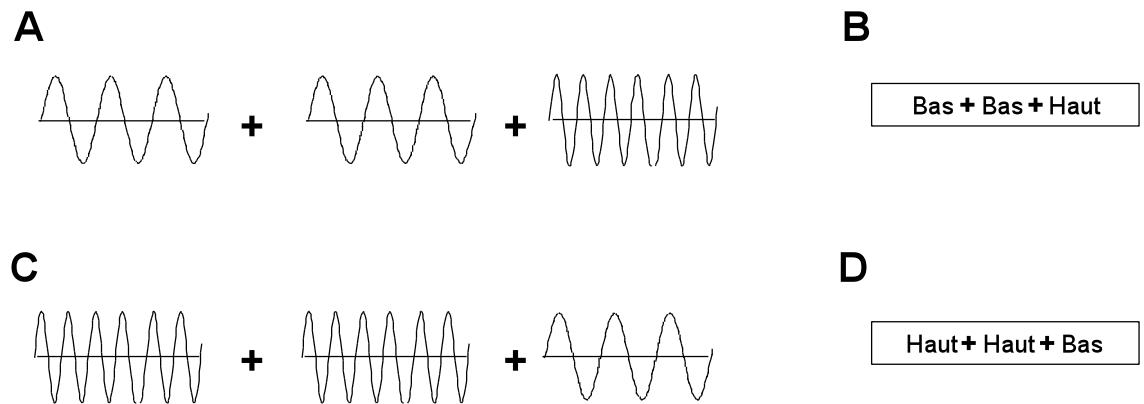


Figure 5 : Schématisation imagée du « *Pitch-Pattern Sequence test* ». Des sons purs d'une fréquence de 880 Hz et 1430 Hz sont présentés successivement de manière différente (A, C). Le participant doit dire que le son est « haut » lorsqu'il s'agit d'un son de haute fréquence ou qu'il est « bas » lorsqu'il s'agit d'un son de basse fréquence (B, D).

En effet, chaque séquence du test est constituée de trois événements sonores : deux sons purs de basse fréquence et d'un son pur de haute fréquence (pour un exemple de combinaison, voir Figure 5A) ou d'un son pur de basse fréquence et de deux sons purs de haute fréquence (pour un exemple de combinaison, voir Figure 5C). Les sons purs sont d'une durée identique. Des séries de 50 séquences différentes sont utilisées. Un intervalle de 6 secondes sépare chacune des séquences. Dans cette tâche de reconnaissance de la

fréquence, il est demandé au participant d'écouter et d'attendre la fin de chacune des séquences avant de donner une réponse. Dans un premier temps, le participant doit essayer de reproduire la série de sons. Dans un second temps, le participant doit indiquer que le son est « haut » lorsqu'il s'agit d'un son de haute fréquence ou qu'il est « bas » lorsqu'il s'agit d'un son de basse fréquence (Figure 5B et 5D). Une période d'essais de 10 séquences est allouée à des fins de pratique.

3.1.5. Le Duration-Pattern Sequence test

Le « *Duration-Pattern Sequence test* » (DPS: Pinheiro et Musiek, 1985) est fabriqué à l'aide de sons purs de 1000 Hz. Chaque séquence du test est constituée de trois sons : deux sons purs de 200 ms et d'un son pur de 100 ms (pour un exemple de combinaison, voir Figure 6A) ou d'un son pur de 200 ms et de deux sons purs de 100 ms (pour un exemple de combinaison, voir Figure 6C). Les trois sons purs sont séparés d'un intervalle de 200 ms. Des séries de 50 séquences différentes sont utilisées. Un intervalle de 6 secondes sépare chacune des séquences. Les stimuli auditifs sont présentés à un niveau jugé confortable par le participant. La procédure du DPS est similaire à celle du PPS. En effet, le participant doit dire que le son est « long » lorsqu'il est d'une durée plus grande et indiquer que le son est « court » lorsque le signal sonore est d'une durée plus petite (voir Figure 6B et 6D).

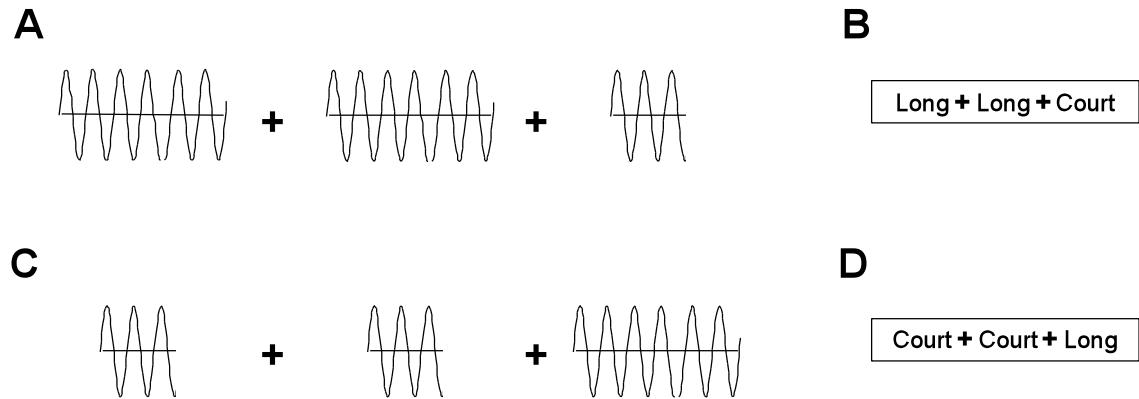


Figure 6 : Schématisation imagée du « *Duration-Pattern Sequence test* ». Des sons purs de fréquences identiques, mais de durées différentes (soit de 200 ms ou de 100 ms) sont présentés successivement de manière différente (A, C). Le participant doit dire que le son est « long » lorsqu'il est d'une durée plus grande et dire que le son est « court » lorsque le signal sonore est d'une durée plus petite (B, D).

3.1.6. Le Masking Level Difference

Lors de l'épreuve du « *Masking Level Difference* » (MLD: Hirsh, 1948; Licklider, 1948) ou de « *démasquage binaural* », l'audiomètre est utilisé pour générer les stimuli et pour contrôler leur intensité (voir Figure 7). La fréquence de présentation des stimuli est contrôlée manuellement par l'expérimentateur. Ce test se fait sous deux conditions différentes. La première condition consiste en un son pur (500 Hz) et un bruit blanc présentés en phase bilatéralement (Figure 7A). Dans la seconde condition, la phase du signal à l'une des oreilles est déphasée de 180° par rapport à l'autre oreille (Figure 7B). Lors de l'évaluation, le participant doit détecter la présence du son pur en présence du bruit blanc, et ce, pour les deux conditions d'écoute (voir Figure 7). La situation d'écoute où le signal n'est pas en

phase aux deux oreilles doit normalement mener à une meilleure détection du signal comparativement à la première situation d'écoute. C'est cette amélioration des capacités de détection d'un signal sonore, basée sur la phase du signal auditif, dans le bruit que l'on nomme « démasquage binaural ».

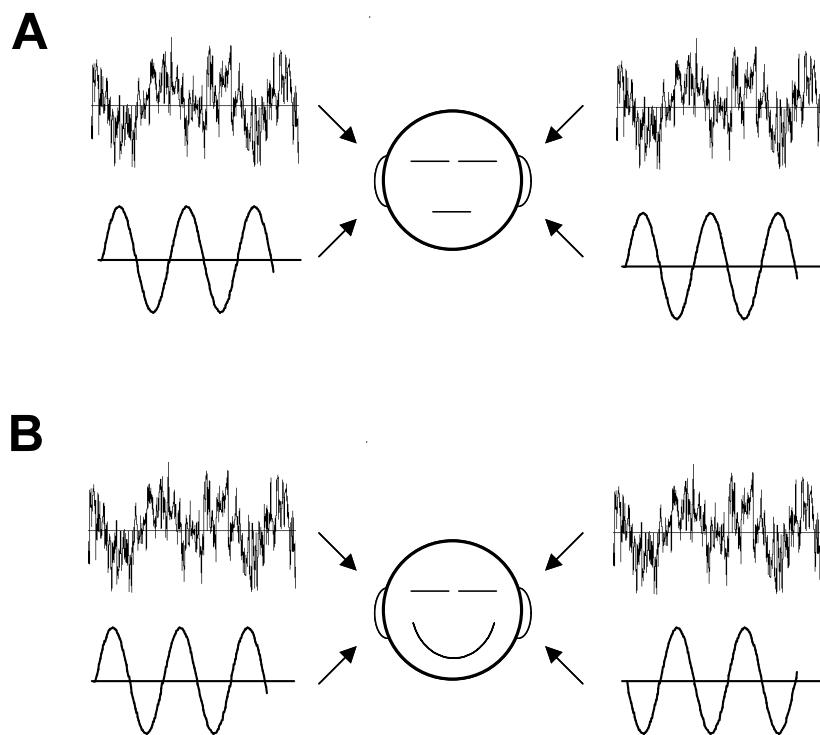


Figure 7 : Schématisation imagée du « *Masking level difference* ». Un son pur de 500 Hz (onde du bas) et un bruit sont présentés simultanément aux deux oreilles. Les signaux sonores peuvent être en phase aux deux oreilles (A) ou l'un des signaux sonores peut être d'une phase différente d'une oreille par rapport à l'autre (B). Lorsque les signaux sonores ne sont pas en phase (B), la détection du son pur devrait normalement être plus facile. Cette épreuve permet d'évaluer les capacités d'interaction binaurale basée sur la phase des signaux sonores présentés binauralement.

3.1.7. La localisation sonore

Une autre épreuve peut aussi être utilisée pour déterminer les capacités d'interaction binaurale, mais cette fois basée sur les différences interaurales de temps et d'intensité, soit la localisation de source sonore en champ libre. Il n'existe toujours pas de procédure standard afin d'évaluer ce processus d'interaction binaurale (Musiek et Chermak, 2007). Dans la majorité des évaluations pouvant être répertoriées, il est simplement préconisé de disposer des haut-parleurs sur un arc de cercle sur le plan horizontal ou vertical. Les stimuli, d'une durée et d'une intensité fixes, sont habituellement conçus et contrôlés à partir d'un générateur de son ou de bruit. Le participant est alors placé devant les haut-parleurs disposés à un intervalle de quinze ou trente degrés. Les sons ou les bruits sont alors présentés à chacun des emplacements. Après chacune des présentations, le participant doit indiquer la provenance de la stimulation sonore.

3.1.8. L'intégration audio-visuelle

Parmi les illusions audio-visuelles les plus connues, on distingue « l'effet McGurk », lequel concerne des stimuli verbaux (McGurk et McDonald, 1976). Dans cette perception illusoire, le stimulus visuel incongruent (mouvement de lèvres) engendre un biais avec la perception auditive de la parole. Par exemple, lors d'une stimulation auditive /ba/ superposée simultanément avec le stimulus

visuel /ga/, le percept /da/ sera rapporté par la plupart des participants ayant une audition et une acuité visuelle dans les limites de la normale.

Cette mesure de l'intégration multisensorielle de la parole est réalisée à l'aide de listes des deux différentes syllabes enregistrées préalablement. Afin de concevoir cette tâche, le visage d'une personne énonçant les syllabes décrites ci-dessus doit préalablement être enregistré et filmé. Les stimuli auditifs sont alors couplés aux stimuli visuels de sorte que lors de certaines stimulations, les stimuli auditifs et visuels correspondent, alors qu'à d'autres moments, ils ne correspondent pas. Lors de l'épreuve, le participant est informé de la tâche. Il doit simplement indiquer ce qui est perçu. Les stimuli sont transmis à un niveau sonore jugé confortable en champ libre.

3.2. Évaluations électrophysiologiques

L'intégrité des voies auditives est depuis longtemps étudiée à l'aide de techniques électrophysiologiques. Les potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral sont couramment utilisés dans le milieu clinique, particulièrement lors de l'évaluation de l'intégrité des structures auditives du tronc cérébral (Starr et Hamilton 1976; Walser et coll., 1982; Davis et coll., 1985; Chiappa 1990; Fisher et Bertrand, 1993). Les générateurs neuronaux sous-jacents à ces potentiels ont été

largement étudiés (Hashimoto et coll., 1981; Hashimoto 1986; Curio et Oplep 1988). Ces évaluations ne permettent cependant pas de déterminer le rôle fonctionnel des structures dans les divers processus auditifs ou audio-visuels. Plus récemment, un marqueur électrophysiologique de la représentation auditive a été proposé : la « *mismatch-negativity* » ou « *négativité de discordance* » (MMN : Naatanen, 2000). La MMN est un potentiel évoqué auditif suscité par une altération dans la chaîne de présentation des stimuli. Ce changement entraîne une augmentation de la négativité de l'onde autour de la latence du complexe N1-P2 des potentiels évoqués auditifs. Ainsi, lorsque l'on soustrait les potentiels évoqués lors des présentations dites « standards » (c.-à-d. le stimulus auditif présenté fréquemment au participant) des présentations auditives « atypiques » (c.-à-d. le stimulus auditif présenté rarement au participant), on obtient une onde négative autour du complexe N1-P2, soit aux environs de 180 ms. C'est cette onde négative que l'on nomme la MMN.

La MMN est obtenue passivement (Naatanen et coll., 1993). Les principaux générateurs auditifs de la MMN prennent leurs sources au niveau frontal, au niveau sous-cortical et au niveau des cortex auditifs primaires et secondaires (Halgren, Marinkovic et Chauvel, 1998; Kropotov et coll., 2000; Naatanen, 2000; Deouell, 1998). Il est désormais reconnu que les informations concernant l'amplitude, l'emplacement et les caractéristiques temporelles de cette réponse

électrophysiologique provenant de chacun des hémisphères cérébraux peuvent fournir une appréciation de la condition des processus auditifs centraux chez l'humain (Cone-Wesson et Wunderlich, 2003).

4. Études lésionnelles de structures auditives chez l'humain

Des lésions situées à divers niveaux du système auditif central peuvent perturber les processus de traitement de l'information auditive de manière très divergente. De telles lésions, plus ou moins circonscrites, nous permettent par conséquent de mesurer l'importance des structures atteintes dans ces divers processus auditifs. Dans le passé, de nombreux chercheurs ont utilisé des méthodes chirurgicales chez l'animal afin d'étudier les effets comportementaux de l'ablation de structures cérébrales (e.g., Heffner et Masterton, 1975; Jenkins et Masterton, 1982; Whitfield, 1978). Chez l'humain, la plupart de nos connaissances sur les processus de traitement auditif émanent de recherches faites à partir de cas uniques. Ainsi, les performances d'un individu aux diverses tâches décrites auparavant peuvent être reliées à la position et la taille de lésions préalablement identifiées. Ces évaluations permettent de déterminer le rôle fonctionnel des divers relais dans chacun de processus auditifs ou audio-visuels.

4.1. Explorations des processus auditifs

La validité des évaluations auditives (c.-à-d. la spécificité et la sensibilité de ces évaluations) discutées dans les sections précédentes est basée principalement sur le rapport clinique de patients atteints de lésions à divers niveaux du système auditif central (Musiek et Chermak, 2007). Par exemple, il est connu depuis déjà longtemps que des lésions corticales entraînent un déficit aux évaluations de la reconnaissance de la parole dans le bruit présenté monauralement et aux tests d'écoute dichotique, principalement à l'oreille contralatérale à la lésion (Bellis, 2003; Musiek et Chermak, 2007). De manière analogue, et ce, depuis les trente dernières années, de nombreux chercheurs ont tenté de faire le rapprochement entre les divers processus et les lésions, plus ou moins circonscrites, au niveau du tronc cérébral.

Récemment, Musiek et Chermak (2007) ont tenté de faire une récapitulation exhaustive du patron général de réponse aux différentes évaluations auditives mentionnées précédemment chez des individus cérébrolésés. Le résumé de ces résultats est illustré au Tableau 2. Comme le montre ce recensement, le patron de réponse suite à une lésion spécifique est indéterminé pour certains niveaux du système auditif central. En effet, peu d'études ont été effectuées chez des sujets ayant des lésions circonscrites à chacun des différents niveaux du système auditif.

Les résultats de ces études fournissent quand même un point de départ sur le rôle fonctionnel des structures corticales et sous-corticales concernant les divers processus de traitement de l'information auditive. Aussi, ces résultats permettent de dresser un tableau sommaire des effets de lésions unilatérales au niveau de ces structures. Le patron général de réponse attendu aux différentes évaluations auditives est décrit en fonction de quatre emplacements de lésions unilatérales au sein du système auditif central :

- (i) les lésions dans la partie inférieure du tronc cérébral (de la cochlée au lemnisque latéral);
- (ii) les lésions dans la partie supérieure du tronc cérébral (du collicule inférieur au corps genouillé médian);
- (iii) les lésions limitées au cortex auditif;
- (iv) les lésions de la structure responsable du transfert interhémisphérique, le corps calleux.

Les lésions regroupées dans la partie inférieure du tronc cérébral, du cortex auditif ou du corps calleux semblent donner des patrons de réponses distincts et constants. En effet, il semble que des lésions dans la partie inférieure du tronc cérébral amènent un déficit ipsilateral dans la plupart des tâches auditives.

Tableau 2 : Patron général de réponse aux différentes évaluations auditives en fonction du lieu de lésions unilatérales au niveau des structures du système auditif

Processus auditif	Tronc cérébral (partie inférieure)	Tronc cérébral (partie supérieure)	Cortex auditif	Transfert interhémisphérique
Parole dans le bruit présenté monauralement	Déficit ipsilatéral	?	Déficit controlatéral	Pas de déficit
Patrons temporels	Déficit ipsilatéral	?	Déficit bilatéral	Déficit bilatéral
Interaction binaurale (basée sur la différence de phase)	Déficit binaural	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit
Interaction binaurale (basée sur les différences interaurales de temps et d'intensité)	Déficit binaural	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit
Écoute dichotique	Déficit ipsilatéral	?	Déficit bilatéral ou controlatéral	Déficit bilatéral ou controlatéral

Source : Traduction libre tirée de Musiek et Chermak (2007). Handbook of (central) auditory processing disorder : Auditory neuroscience and diagnosis, Volume 1. Adapté du Tableau 7-1, page 172.

Au contraire, une lésion au niveau des aires temporales semble causer un déficit controlatéral. Les effets de lésions au niveau de la partie supérieure du tronc cérébral semblent toutefois plus incertains. En effet, l'analyse exhaustive fait par Musiek et Chermak (2007) ne semble pas démontrer de patrons de réponse constant. Des lésions à ce niveau ne semblent parfois pas entraîner de déficit auditif alors que dans d'autres cas, un déficit est observé en situation d'écoute aussi bien controlatérale, ipsilatérale que binaurale. De plus, lorsque l'on compare les différents cas répertoriés, le patron de réponse ne semble suggérer qu'une probabilité modérée à faible de déficit auditif dans chacune des évaluations mentionnées ci-dessus. Le fait que les structures auditives situées à ce niveau ne soient pas essentielles à la fonctionnalité des différents processus auditifs interpelle, par le fait même, l'implication réelle de ces structures auditives. L'état sommaire des résultats découle du fait qu'il est rare d'obtenir des résultats provenant d'un individu atteint de lésions ou d'hémorragies circonscrites qui ne sont pas accompagnées par d'autres dysfonctions comportementales sévères ou d'autres difficultés d'ordre neurologique. Ce fait est d'autant plus probant pour des lésions situées à un niveau sous-cortical. Conséquemment, en réponse aux évaluations auditives discutées précédemment, le patron de réponse chez des individus atteints de telles lésions a peu été documenté, notamment au niveau de la partie supérieure du tronc cérébral.

4.2. Explorations du processus d'intégration audio-visuelle

Plusieurs sites corticaux et sous-corticaux sont impliqués dans l'intégration multisensorielle. À l'aide de techniques d'imagerie et d'électrophysiologie, il a été établi que ces régions d'intégration multisensorielle mettaient en jeu les amygdales, le collicule supérieur, l'hippocampe, l'insula/claustrum, le thalamus, le sillon temporal supérieur, le cortex pariétal occipital, le sillon intrapariétal et des régions frontales (voir Calvert et coll., 2001).

Ettlinger et Wilson (1999) ont observé que des lésions cérébrales situées à un haut niveau hiérarchique dans le système nerveux central n'avaient pas d'effet prédictible sur les capacités d'intégration multisensorielle. Étant donné cet état de fait, un processus rapide de l'intégration multisensorielle, à un plus bas niveau hiérarchique, a été proposé. Foxe et Schroeder (2005) ont suggéré l'existence d'un processus de traitement plus rapide permettant une analyse de base de la scène audio-visuelle. En effet, certaines structures du tronc cérébral ont été associées à l'intégration multisensorielle. À de nombreuses reprises, il a été établi que le collicule supérieur est impliqué dans l'intégration audio-visuelle de stimuli non verbaux (voir Meredith et Stein, 1983). De façon plus surprenante, il a récemment été suggéré que des interactions audio-visuelles concernant les stimuli verbaux puissent survenir à tel niveau d'analyse de l'information audio-visuelle. Musacchia et coll., (2006) ont démontré, à l'aide de l'effet McGurk, que des mouvements de

lèvres cohérents avaient effectivement une influence sur la morphologie des potentiels évoqués auditifs au niveau du tronc cérébral. En effet, les potentiels évoqués auditifs retrouvés dans cette étude suggèrent que la nature de ces interactions audio-visuelles survient avant l'activation du noyau thalamique. Ceci laisse croire que les tubercules quadrijumeaux sont les candidats les plus probables de ces interactions audio-visuelles. L'implication de ces structures auditives de bas niveau hiérarchique pourrait donc être plus importante que ce qu'on aurait cru de prime abord. Malheureusement, même si les générateurs de ces potentiels ont été étudiés chez les individus ayant une audition dans les limites de la normale, ils ont été rarement observés chez des individus atteints d'une lésion circonscrite, particulièrement dans les régions sous-corticales auditives mentionnées ci-dessus.

5. Connaissances actuelles de l'implication fonctionnelle du collicule inférieur chez l'humain

Au niveau du mésencéphale, les effets d'une lésion unilatérale circonscrite sur les processus comportementaux auditifs demeurent méconnus. Malgré son rôle central dans le système auditif, et malgré plus de 2000 recherches faites chez l'animal (voir Winer et Schreiner, 2005), le collicule inférieur est l'un des relais de l'information auditive ayant été le moins étudié chez l'humain en ce qui concerne les différents processus discutés à la section 2.

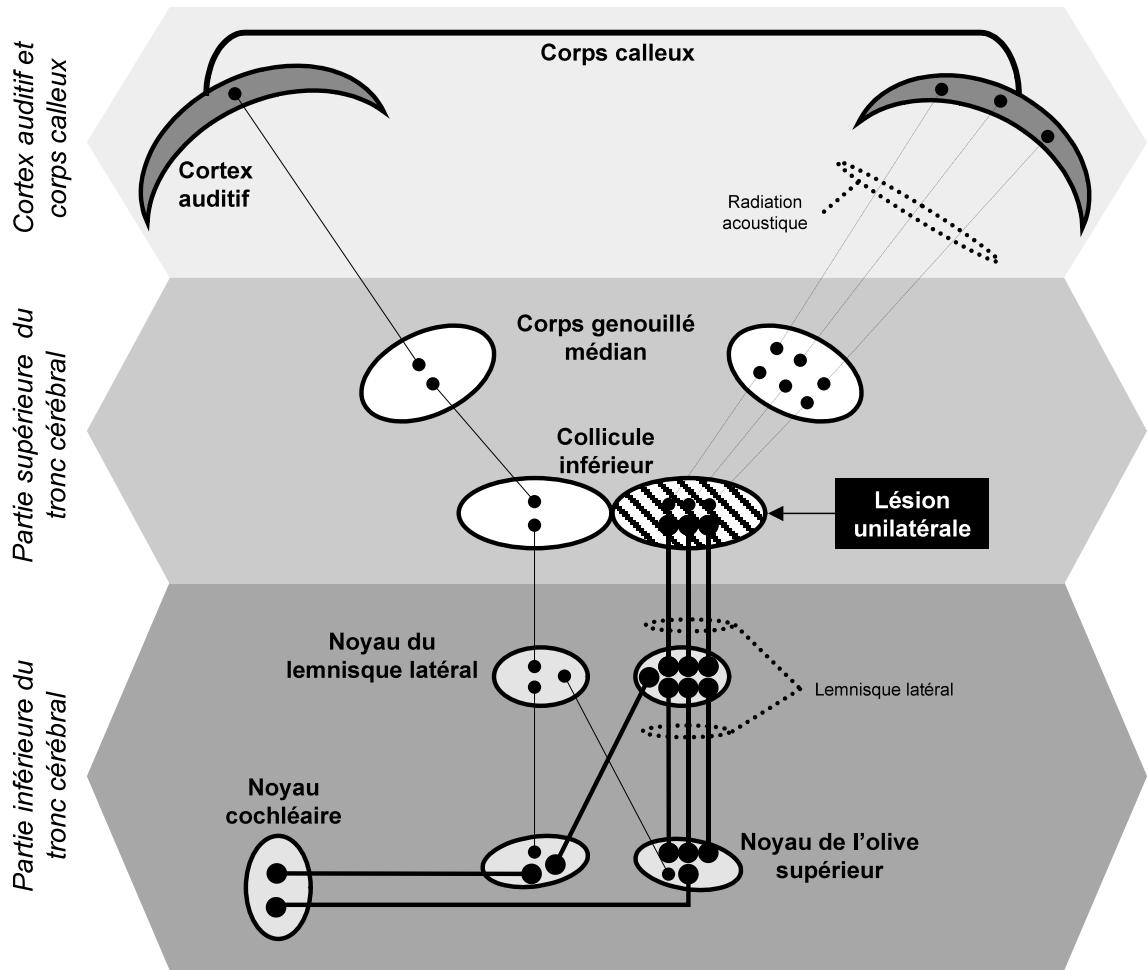


Figure 8 : Schématisation possible des voies auditives afférentes suite à une lésion unilatérale située au niveau du collicule inférieur droit, en réponse à une stimulation auditive à l'oreille gauche. Une telle lésion supprimerait les afférences auditives vers le corps genouillé ainsi que vers le cortex auditif ipsilateral à la lésion colliculaire (lignes pointillées).

Comme il a été discuté dans la première section de cette thèse, les colliculi inférieurs sont des relais anatomiques sous-corticaux vers lesquels toutes les voies auditives ascendantes convergent avant d'atteindre les corps genouillés médians puis les aires corticales auditives. Ainsi, ces relais anatomiques sont

essentiels à l'intégrité fonctionnelle du système nerveux auditif lors du traitement des informations sonores. Par conséquent, considérant les connaissances actuelles au niveau du système auditif chez l'humain discutées à la section 1, une lésion unilatérale supprimerait les afférences auditives vers le corps genouillé ainsi que vers le cortex auditif ipsilateral à la lésion (voir Figure 8).

Dans les processus du traitement auditif, la plupart de nos suppositions sur le rôle fonctionnel du collicule inférieur sont basées sur des résultats obtenus auprès de personnes atteintes de nombreuses lésions corticales, incluant le collicule inférieur. Une lésion complète et bilatérale au niveau du collicule inférieur entraîne une surdité centrale complète (Musiek et coll. 2004). De telles lésions, empêchant même la détection de signaux sonores, sont donc peu instructives dans l'identification du rôle fonctionnel de structures auditives dans chacun des processus auditifs. Puisque l'individu ne peut détecter les signaux sonores, il devient impossible d'évaluer les capacités de discrimination, de reconnaissance ou d'identification des signaux sonores.

Les lésions unilatérales permettent une analyse plus approfondie puisqu'elles ne résultent pas en une absence complète de perception auditive. De telles lésions sont toutefois très inhabituelles, surtout au niveau du mésencéphale. Peu d'individus atteints de lésions au niveau du collicule inférieur peuvent être

répertoriés et pour la plupart de ces individus, les lésions se sont retrouvées être peu circonscrites. En effet, ces lésions impliquent bel et bien le collicule inférieur, mais aussi d'autres régions sous-corticales avoisinantes. Ces études seront discutées sommairement dans les prochains paragraphes.

5.1. Analyses comportementales

Les premières études abordant les capacités auditives résiduelles dans le cas de sujets atteints d'une lésion unilatérale du collicule inférieur ont suggéré que l'intégrité des processus auditifs responsables de la détection tonale et vocale dans le silence était maintenue à la suite d'un examen audiométrique périphérique (Musiek et coll., 1994a; Bognar et coll., 1994; Litovsky et coll., 2002). À l'inverse de ces résultats, une étude rapporte qu'il est possible de retrouver un déficit de reconnaissance de la parole dans le silence à l'oreille controlatérale à une lésion colliculaire unilatérale (Fischer et coll., 1995). Ces derniers résultats ont toutefois été rapportés chez seulement une personne atteinte d'une lésion très diffuse, incluant d'autres structures auditives.

La capacité de démasquage binaurale s'est révélée être dans les limites de la normale chez d'autres individus atteints de lésions unilatérales diffuses, incluant le collicule inférieur (Lynn et coll., 1981; Litovsky et coll., 2002). Paradoxalement, le participant cité dans l'une de ces études a rapporté des difficultés de perception

dans le bruit dans la plupart des situations d'écoute quotidienne (Litovsky et coll., 2002). Malheureusement, les capacités de reconnaissance de la parole dans le bruit n'ont été évaluées que dans une situation d'écoute binaurale. Les capacités d'écoute de la parole dans le bruit présentée monauralement n'ont jamais été étudiées chez une telle population clinique.

Les données en situation d'écoute dichotique sont partielles et contradictoires. Musiek et coll. (1994a) rapportent qu'une lésion incluant le collicule inférieur gauche entraîne une performance anormale bilatéralement. Fischer et coll. (1995), quant à eux, ont observé une réduction de performance à l'oreille controlatérale à la lésion. Par ailleurs, les études de Bognard et coll. (1994) indiquent une réduction de performance à l'oreille ipsilatérale.

Finalement, les capacités de localisation d'une source sonore n'ont été étudiées qu'à une seule occasion chez un participant atteint d'une lésion unilatérale incluant le collicule inférieur (Litovsky et coll., 2002). Les résultats de cette étude indiquent un déficit à localiser les sources sonores dans l'hémichamp auditif controlatéral à la lésion sous-corticale. Malheureusement, le participant décrit dans cette étude était atteint d'une lésion unilatérale incluant à la fois le collicule inférieur et le lemnisque latéral. Il est donc difficile d'établir le rôle exact du collicule inférieur dans la localisation d'une source sonore à partir de tels résultats.

5.2. Analyses électrophysiologiques

Comme il a été discuté auparavant, l'intégrité des structures auditives, incluant le collicule inférieur, est depuis longtemps évaluée à l'aide de techniques électrophysiologiques diverses. En effet, les générateurs neuronaux sous-jacents aux potentiels évoqués du tronc cérébral ont été largement étudiés (Hashimoto et coll., 1981; Hashimoto 1986; Curio et Oplep 1988). Aussi, des études ont démontré que les composantes des potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral étaient évoquées avec une onde V relativement petite en amplitude et prolongée en latency bilatéralement chez un patient atteint d'une hémorragie incluant partiellement le collicule inférieur (Johkura et coll., 1998). Cette réduction en amplitude a aussi été rapportée après une stimulation de l'oreille gauche chez un patient atteint d'une hémorragie incluant le collicule inférieur droit (Litovsky et coll., 2002). Aussi, Fischer et ses collaborateurs (1995) ont démontré qu'une lésion affectant le collicule inférieur et le corps genouillé médian réduisait l'amplitude de l'onde V et augmentait l'intervalle entre l'onde I et V. Chez ce même patient, il a aussi été démontré que les potentiels évoqués auditifs de latences longues étaient asymétriques avec une réduction marquée du complexe N1-P2 à l'hémisphère ipsilatéral à la lésion. Toutefois, les évaluations électrophysiologiques permettant de déterminer le rôle fonctionnel des structures auditives dans les divers processus auditifs ou audio-visuels, tel que la MMN, n'ont jamais été étudiées chez des individus atteints d'une lésion circonscrite au niveau du tronc cérébral.

5.3. Les questions non résolues

À ce jour, les performances auditives, chez un individu atteint d'une lésion incluant le CI unilatéralement, n'ont pas été étudiées lors de tâches concernant (1) la capacité d'écoute de la parole dans le bruit présentée monauralement (2) la reconnaissance de patrons temporels de sons de fréquences différentes (3) la reconnaissance de patrons temporels de sons de durée différente (4) la séparation binaurale, (5) l'intégration binaurale et (6) l'intégration multisensorielle. De plus, parmi les résultats auparavant obtenus chez des individus ayant une lésion du collicule inférieur, aucune étude ne fait mention d'une lésion circonscrite au collicule inférieur unilatéralement. À ce jour, le patron de réponse comportemental résultant d'une telle lésion demeure inexploré. Le rôle fonctionnel de cette structure chez l'humain est par conséquent incertain. La présente thèse rapporte des résultats obtenus auprès d'un sujet atteint d'une lésion unilatérale très circonscrite du collicule inférieur. À notre connaissance, ce type de lésion est très rare et n'a pas fait l'objet d'étude visant à décrire l'effet de ce type de lésion sur l'audition.

6. Atteinte unilatérale du collicule inférieur chez l'humain : le cas FX

Les études ciblent un jeune garçon de 12 ans (FX). Les parents de l'enfant ont demandé une consultation en neurologie suite à une perte de conscience subite et inexplicable survenue à l'âge de 9 ans. De plus, suite à cet évanouissement, les parents ont remarqué chez leur fils la présence d'un strabisme divergent temporaire de l'œil droit. Aucune autre anomalie n'a été rapportée. FX n'a pas rapporté avoir des troubles de la vision suite à son évanouissement. Un examen approfondi effectué à l'hôpital Sainte-Justine de Montréal par le Dr Mercier, neurologue, a révélé que FX était atteint d'une lésion hémorragique très circonscrite au collicule inférieur droit (voir Figure 9). Aucun trouble de la fonction visuelle n'a été rapporté, mis à part une très faible myopie.

Des résultats préliminaires en électrophysiologie tendent à confirmer une hémorragie très circonscrite au collicule inférieur droit chez FX (voir Annexe A et Annexe B). En effet, ces résultats sont en accord avec ceux obtenus précédemment chez des individus atteints de lésions similaires (Litovsky et coll., 2002; Fisher et coll., 1995). On retrouve des potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral normaux chez FX avec une onde V prolongée en latence suite à une stimulation à l'oreille controlatérale à la lésion (voir Annexe A). De même, les

potentiels évoqués auditifs de latences longues sont asymétriques. On note une augmentation significative de la latency de l'onde N1 à l'hémisphère droit uniquement (hémisphère ipsilateral à la lésion) suite à une stimulation auditive à l'oreille gauche, de même qu'à l'oreille droite (voir Annexe B).

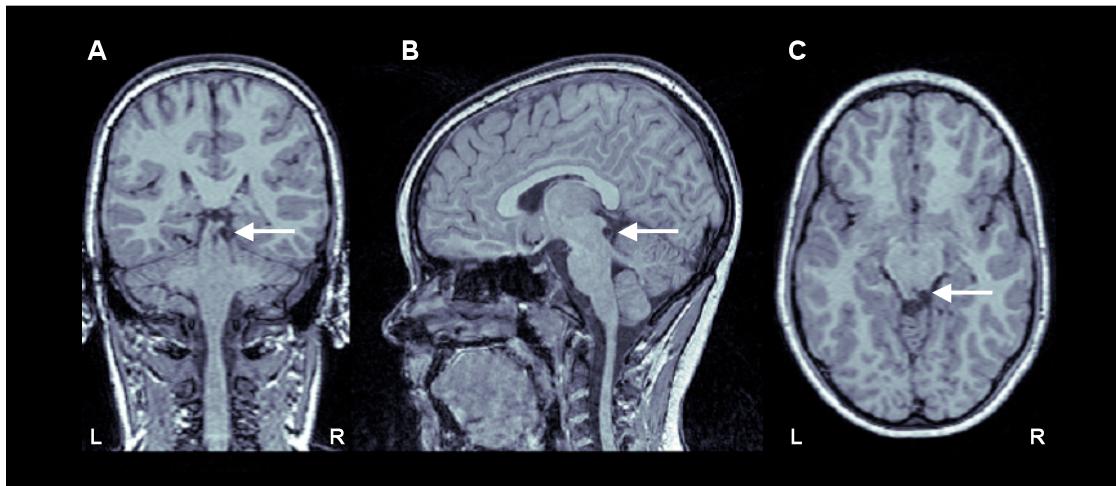


Figure 9: Les images provenant de la résonance magnétique de FX révèlent une lésion unilatérale circonscrite au collicule inférieur droit (flèche blanche). Coupe coronale (A), sagittale (B) et axiale (C). R = Droite, L = Gauche.

Depuis l'apparition de la lésion, FX n'a pas rapporté de problème auditif, que ce soit au niveau de la détection de la discrimination, de la reconnaissance ou de l'identification des sons de parole ou des sons environnementaux. Il n'a jamais rapporté de problème d'écoute ou de localisation. FX ne rapporte pas non plus être gêné par le bruit. L'entourage de FX rapporte qu'il est hautement fonctionnel

dans son milieu social. À l'école, il est extrêmement performant. Le dossier médical de FX suggère qu'il n'a pas d'autre trouble neurologique associé à la lésion mésencéphalique.

7. Objectif général de la recherche

L'objectif général de la recherche est d'établir les différentes implications fonctionnelles du collicule inférieur dans les processus de traitement de l'information auditive chez l'humain.

Les études ont pour but d'établir quel est le patron de réponse d'une personne privée spécifiquement d'un seul collicule à diverses tâches auditives et audio-visuelles, particulièrement celles utilisées le plus couramment dans le milieu audiological.

Plus spécifiquement, le premier but est de confirmer les résultats auparavant entretenus chez des individus ayant des lésions multiples ou diffuses incluant le collicule inférieur (c.-à-d. vérifier l'intégrité des processus responsables de la détection de signaux sonores dans le silence et de l'interaction binaurale).

Le deuxième volet de l'étude est d'établir, à l'aide de méthodes comportementales et électrophysiologiques, les conséquences d'une lésion unilatérale circonscrite du collicule inférieur sur les processus auditifs qui n'ont, jusqu'à ce jour, jamais été évaluées chez des individus atteints de lésions incluant le collicule inférieur (c.-à-d. la reconnaissance de la parole dans le bruit présenté monauralement, la discrimination de la fréquence, la reconnaissance de patrons temporels de fréquence, la reconnaissance de patrons temporels de durée, la séparation binaurale et l'intégration binaurale).

Finalement, le troisième volet de l'étude est d'étudier l'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans l'intégration audio-visuelle de la parole à l'aide de l'illusion multisensorielle la mieux reconnue, l'effet McGurk.

Conjointement, ces résultats constituent un point de départ servant à documenter le rôle fonctionnel de cette structure auditive primordiale chez l'humain.

Chapitre II : Articles publiés

Article I

Champoux F, Paiement P, Mercier C, Lepore F, Lassonde M, Gagné JP (2007a).
Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus. Eur
J Neurosci, 25: 291-7.

Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus

Champoux F.¹⁻³, Paiement P.¹⁻², Mercier C.⁴, Lepore F.¹⁻²⁻⁴, Lassonde M.¹⁻²⁻⁴ and Gagné J.-P.¹⁻³

¹Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

²Département de Psychologie, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

³École d'Orthophonie et d'Audiologie, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

⁴Hôpital Ste-Justine de Montréal, Montréal, Québec, Canada

Correspondence should be addressed to:

Jean-Pierre Gagné, PhD
École d'Orthophonie et d'Audiologie
Université de Montréal
C.P. 6128, succursale centre-ville
Montréal (Québec) H3C 3J7
Tel: (514) 343-7458
Fax: (514) 343-2115
e-mail: jean-pierre.gagne@umontreal.ca

ABSTRACT

The role of the inferior colliculus (IC) in human auditory processing is still poorly understood. We report here the results obtained with a 12-year-old boy (FX) who suffered a very circumscribed lesion of the right IC without additional neurological damage. The child underwent an extensive battery of psychophysical hearing tests. Results revealed normal peripheral auditory functioning, bilaterally. Furthermore, masking level differences and frequency pattern recognition were normal for each ear. When the right ear was stimulated, behavioral tests assessing central auditory processing yielded normal results. However, when the left ear was stimulated, speech-recognition in the presence of a competing ipsilateral signal and duration-pattern recognition were impaired. Similarly, performance on two dichotic speech-recognition tests was poor when the target stimulus was presented in the left, and the competing signal in the right ear. Finally sound-source localization in space was deficient for speakers located on the side contralateral to the lesion. The pattern of results suggests that auditory functions such as recognition of low-redundancy speech presented monaurally, recognition of tone-duration patterns, binaural separation and integration, as well as sound-source localization in space depend on the integrity of the bilateral auditory pathways at the IC level.

Keywords: Psychophysical assessments; case study; unilateral lesion.

INTRODUCTION

In order to perceive complex sounds, the auditory system must fuse and segregate auditory signals. Numerous studies have attempted to understand the underlying mechanisms, on the one hand, by establishing associations among structures and/or physiological mechanisms with performance (e.g., Cariani & Delgutte, 1996; Litovsky & Yin, 1998; Furst *et al.*, 2000) and, on the other, by examining in animals how ablation of a structure affects behavior (e.g., Heffner & Masterton, 1975; Jenkins & Masterton, 1982; Whitfield, 1979).

In humans, the principal drawback of the lesion approach, derived from case studies, is that the lesion is rarely circumscribed to only affect auditory processing. This is particularly true of the inferior colliculi (IC), midbrain obligatory relays in auditory signal transmission. Studies in animals (see Winer & Schreiner, 2005 for review) are tenuous because the findings, especially for higher-level functions such as speech, are not transferable to humans.

In humans, bilateral lesions of IC resulted in central deafness (Musiek *et al.* 2004) or auditory agnosia (Johkura *et al.* (1998), while partial lesions (Hoistad & Hain, 2003) were inconclusive. Unilateral lesions further allow the assessment of precise dissociations in auditory functions between the lesioned and intact side in the same subject. Some did not show any changes in pure tone detection or speech recognition in silence (Musiek *et al.*, 1994a; Bognar *et al.*, 1994; Litovsky *et al.*, 2002) following an IC lesion, while one reported a severe to profound deficit in

speech recognition following a diffuse unilateral lesion when stimuli were presented to the contralateral ear (Fischer *et al.*, 1995).

Release from masking and speech perception in noise, tested binaurally, were unimpaired following diffuse lesions that included IC (Lynn *et al.*, 1981; Litovsky *et al.* (2002). Paradoxically, the subject in the Litovsky *et al.* (2002) study reported having difficulties with speech perception in noisy environments in his daily life. In fact, the monaural pathway, which drives mainly contralateral IC (Oliver *et al.*, 1997) is involved in the improvement of signal-to-noise ratio through filtering or critical-bands selection (Fletcher, 1940; Zerlin, 1986; Burrows & Barry 1990) suggesting that IC is involved in speech perception in noise.

Data on dichotic integration are also somewhat inconsistent. Musiek *et al.* (1994a) reported that a lesion affecting mostly left IC resulted in abnormal performance bilaterally. Fischer *et al.* (1995), however, observed reduced performance for the contralateral ear while Bognard *et al.* (1994) reported poorer performance in the ipsilateral one.

Finally, sound localization, following a unilateral IC lesion that included the rostral lateral lemniscus, was shown to be impaired, predominantly on the contralateral side (Litovsky *et al.*, 2002).

In summary, no general auditory pattern has been unequivocally related to IC. These inconsistencies may be attributable to accompanying diffuse midbrain lesions or to differences in tasks used across studies. Moreover, performance on tasks involving monaural recognition of low-redundancy speech stimuli, frequency and duration pattern-recognition for tonal stimuli and binaural separation of stimuli have not been studied in individuals with circumscribed unilateral IC lesion.

Here, we report data derived from psychophysical experiments carried out monaurally and binaurally in a high-functioning individual who sustained a circumscribed hemorrhage in the right IC.

METHODS

Subject

FX is a 12-year-old francophone boy who at the age of nine suffered a traumatic hemorrhagic lesion that was strictly limited to the right IC (see Figure 1). The child did not spontaneously complain of hearing loss. Furthermore, he did not report difficulties recognizing speech, music, or environmental sounds nor did he report any problem localizing sounds in space. According to his medical file, the neurological examination was within normal limits.

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

Procedure

All perceptual tests were carried out in a standardized audiometric sound attenuated chamber. The stimuli were presented via earphones (TDH 39). Except for the sound-source localization task, a calibrated clinical audiometer (GSI-10) was used to generate the test stimuli.

To test the integrity of peripheral pathways, we measured distortion product otoacoustic emissions, acoustic immittance, pure-tone and speech detection thresholds. Psychophysical tests included speech recognition in silence as well as six tests commonly used to evaluate general auditory processing abilities: binaural interaction, pattern-recognition and temporal sequencing (frequency and duration), monaural separation/closure, binaural separation and binaural integration (Bellis, 2003). In addition, the subject completed a sound-source localization task. The test battery was administered on two different days in order to maintain the subject's motivation and to minimize the effects of fatigue.

Where applicable, the results obtained from FX were compared to established normative data. Furthermore, prior to testing FX, two neurologically

intact subjects with normal hearing completed the test battery. This was done to insure that the equipment was functioning properly. The results of both subjects were within normal limits.

1. Peripheral audiological functioning

Distortion product otoacoustic emissions (Vivo 200 DPS VivoScan v1.1) were measured in both ears at 1.5, 2, 3, 4 and 6 kHz. Acoustic immitance was also administrated bilaterally. More specifically, acoustic reflexes were measured at three test frequencies (500, 1000, and 2000 Hz) using both ipsi- and contralateral stimulation. Pure-tone detection thresholds were evaluated independently in each ear at 0.25, 0.5, 1, 2, 4 and 8 kHz. Speech reception thresholds were obtained using a list of French bi-syllabic words.

2. General auditory functioning

2.1. Speech perception in silence. The speech recognition task consisted of phonetically balanced French words (PB-words). The stimuli were presented monaurally at a conversational level (50 dB HL) without any competing signal. Twenty-five words were presented to each ear. The subject was asked to listen and repeat what he had heard.

2.2. Binaural interaction. To assess binaural interaction, the Masking Level Difference (MLD) test was administered (Hirsh, 1948; Licklider, 1948). This test comprises three conditions. In the first condition, a 500 Hz pure-tone signal and a white noise masking signal are presented bilaterally. The pure tones and the masking noises (condition: SoNo) are presented in phase relative to each other. In the second condition, the two pure tones are presented at 180° out of phase while the masking noises remain in phase (condition: S π No). Finally, in the third condition, the two pure tones are presented in phase whereas the two masking noises are presented at 180° out of phase (condition: SoN π). The MLD is defined as the difference in the binaural detection threshold between the condition SoNo, where the tones and the noises are presented in-phase bilaterally, and the S π No and SoN π conditions in which the relative phase of the signal or the masking noise presented to the two ears have been altered (i.e. SoNo - S π No; SoNo - SoN π). When the relative phase of either the signal or the noise is altered, a 'release from masking' normally occurs.

The results obtained from FX were compared to the normative values that have been reported by investigators who have used a GSI-10 audiometer to measure the MLD (Harris *et al.*, 1992). According to these authors, a MLD of less than $10.1 \text{ dB} \pm 2.6 \text{ dB}$ in the S π No condition, or a value of less than $13.7 \text{ dB} \pm 2.8 \text{ dB}$ in the SoN π condition, would indicate poor release from masking.

2.3. Tone-pattern recognition. Two tasks were administrated monaurally: the Frequency Pattern Sequence test (FPS: Pinheiro & Patcek, 1971) and the Duration Pattern Sequence test (DPS: Pinheiro & Musiek, 1985).

In the FPS test, two pure tones (a low-pitched tone of 880 Hz and a high-pitched tone of 1122 Hz) were used to create tonal sequences consisting of three tones each (e.g., low - low - high). Sixty tonal patterns were presented in each ear. After each trial, the subject had to identify the tonal pattern using either a verbal or a hummed response. According to normative data, recognition scores below 78% correct responses (i.e., two SD below the mean) are indicative of an abnormally low performance (Musiek, 1994b).

The DPS test consisted of the presentation of three 1000 Hz tonal pulses of a duration of 500 ms (long tone) or 250 ms (short tone). A total of thirty tonal patterns were presented to each ear. After each trial, the subject was asked to verbally identify the tonal pattern that was presented (e.g., short – long – short). According to established norms, a recognition score below 73% correct responses (i.e., two SD below the mean) is considered to be abnormally low (Musiek, 1994b).

2.4. Monaural separation/closure ability was tested by means of a recognition task consisting of low-redundancy speech stimuli presented monaurally. The French-Canadian version (Normandin, 1990) of the Synthetic-Sentence Identification in Ipsilateral Competing Message (SSI-ICM: Jerger and Jerger, 1974) was used to obtain monaural speech recognition scores in the presence of a competing speech signal channeled to the same ear. This test consists of presenting meaningful, continuous competing discourse and 10 episodic nonsense target sentences. The subject is asked to ignore the continuous discourse and to repeat the target sentence. The competing verbal message is presented at three different signal-to-noise (S/N) ratios: +10, 0 and -10 dB. Based on French-Canadian norms, scores below 83% correct responses (i.e., two SD below the group mean) at a S/N ratio of -10 dB are considered to be abnormal.

2.5. Dichotic listening ability: The ability to process an auditory message in one ear while ignoring a different message simultaneously received in the opposite ear (i.e. binaural separation), was evaluated by means of the French-Canadian version (Normandin, 1990) of the Synthetic-Sentence Identification in Contralateral Competing Message test (SSI-CCM: Jerger & Jerger, 1974, 1975). The stimuli and procedure are the same as those used in the SSI-ICM test described above. However, in the SSI-CCM test, the continuous discourse is channeled to one ear while the target sentence is channeled to the other ear. The competing stimulus is

presented at various S/N ratios relative to the target stimulus. Adults with normal auditory abilities tend to obtain close to 100% correct recognition scores even at a high S/N ratio (i.e. -40 dB) (Jerger and Jerger, 1974, 1975). However, because large differences can be found among individuals, Bellis (2003) found that it is more informative to compare the performance of both ears within subjects than to analyze the absolute performance of each ear against some standard measure.

A second dichotic speech test was administered to evaluate the subject's ability to process information presented simultaneously to both ears (i.e. binaural integration). The French-Canadian version (Normandin, 1990) of the Staggered Spondaic Word test (SSW: Katz, 1968) was used. In this test, two spondaic words are separately presented to each ear in such a manner that the last half of the first spondee and the first half of the second spondee are received simultaneously. Word errors are scored for four different listening conditions, each comprising 40 trials: left and right ear in competing and non-competing modes referring to the presentation of the same or a different word to the ears. The results are scored according to "order" effect, pertaining to errors on the first or second syllable of the spondee, and "ear" effect, referring to errors that occur when the target stimulus is presented in the right vs. the left ear.

2.6. Sound-source localization in space: This task was administered to test the subject's ability to localize a sound-source on the horizontal plane. The apparatus consisted of 13 loudspeakers (Radio Shack Minimum 7, matched for level) that were positioned horizontally at 15° intervals on a perimeter spanning 180° in the frontal hemifield. The subject was sitting comfortably in a chair facing the 13 loudspeakers, which were positioned in a semi-circle in front of him at a distance of 72cm from the nodal point of the head. The chair was adjusted so that the loudspeakers were at the subject's ear level. Each loudspeaker was identified by a number. The testing chamber was well-lit, and the subject was aware of the location of the 13 loudspeakers.

The test stimulus was a 100 ms broadband noise, delivered at 60 dB SPL and calibrated at a position corresponding to the center of the subject's head. A Tucker-Davis Technologies (TDT) System-II was used to generate the stimuli. The output of the sound generating equipment was fed through a 16-bit DAC to programmable filters, amplified (TEAC), and presented to the loudspeakers through 13 independent channels. The inter-stimulus interval was fixed at 5 sec. After each trial, the subject was asked to report verbally, by calling out the number of the loudspeaker, from which loudspeaker the noise had been presented. Fifty-two trials (4 presentations from each of the 13 loudspeakers) were administered.

RESULTS

1. Peripheral audiological functioning

Otoscopic examination revealed normal eardrum appearance bilaterally. Similarly, acoustic immittance measurements were within normal limits bilaterally. Specifically, the tympanograms showed normal compliance, volume and pressure, bilaterally. Furthermore, acoustic reflexes were normal at all three test frequencies suggesting that the lower neural relays of the auditory system functioned normally. Distortion production otoacoustic emissions were present and within normal limits in both ears, at all frequencies tested: 1.5, 2, 3, 4 and 6 kHz.

Pure-tone detection thresholds, at octave frequencies ranging from 250 to 8000 kHz, were also well within normal limits in both ears (see Figure 2a). The same was true for speech reception thresholds (0 dB HL). Taken together, the results of the routine audiometric test battery indicate normal functioning of the peripheral auditory system.

----- Insert Figure 2 -----

2. General audiological functioning

2.1. Speech recognition in silence: The subject's performance on the PB-word recognition tasks presented at a conversational level (50 dB HL) without masking noise was perfect for each ear (see Figure 2b).

2.2. Binaural interaction: The results obtained on the MLD test are displayed in Figure 3. As can be seen, FX showed no significant difference with respect to controls as regards release of masking, although his performance was somewhat above average, in both the SoNπ condition (12.5 dB) and the SπNo condition (15 dB).

----- Insert Figure 3 -----

2.3. Frequency and duration tone pattern recognition: The subject's mean score on the two pattern recognition tests are summarized in Figure 4.

On the FPS test, FX obtained perfect scores bilaterally. These performance levels were independent of the response mode (hummed or spoken).

In contrast, the responses obtained on the DPS test were less than optimal, especially for stimuli presented to the left ear. There was a difference of 30 percentage points between left ear (43.3%) and right ear (73.3%), favoring the latter.

----- Insert Figure 4 -----

2.4. Monaural separation/closure: The subject's mean scores obtained on the SSI-ICM test are displayed in Figure 5. FX performed normally in all conditions where the test stimuli were channeled to the right ear. In contrast, his performance decreased considerably when the stimuli were presented to the left ear. It may be recalled that FX obtained perfect scores in each ear on the monaural word recognition tasks in the absence of a competing stimulus (see audiometric test, Figure 2).

On the SSI-ICM test, significant differences in performance were observed between each ear at all three S/N ratios tested. Even at the most favourable S/N ratio, an ear difference of 60 percentage points was observed when the test sentences were presented in the right ear.

----- Insert Figure 5 -----

2.5. Dichotic listening ability: Differences between left and the right ear performance were also observed on the SSI-CCM test (Figure 5). In this test, FX obtained perfect scores in both ears at a low S/N ratio (-20 dB). A decrease of 10 dB in the S/N ratio resulted in a mild advantage (10 percentage points) for the right ear. This right ear advantage increased significantly (40 percentage points) with an increasing S/N ratio (-40 dB).

The results obtained on the SSW test are shown in Figure 6. The percent error rate in this figure is plotted as a function of the four test conditions: right-ear non-competing (RNC), right-ear competing (RC), left-ear competing (LC), and left-ear non-competing (LNC). FX's result (dark bars) are compared to age norms (white bars). It can be seen that FX made significantly more errors (2 SD below the group mean) in the left than in the right ear in both stimulus conditions, attesting once more to a right ear advantage. Ear effect (more errors when words begin with the right ear) or order effect (more errors on the second word) were not significant.

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

2.6. Sound-source localization in space: Figure 7 illustrates FX's performance on the sound-source localization task. In this figure, the subject's responses are plotted as a function of the spatial location of the sound-source in the horizontal plane. The percentage of errors is displayed as a function of the position of the loudspeakers that represent the sound-source. As shown, FX was very accurate in localizing sound sources in the right frontal hemifield (0° to 90°). His accuracy, however, decreased considerably when the sound sources were located in the left hemifield. In the latter condition, he made twice as many errors (error rate: left: 45.83%; right: 20.83%). The error rate was highest (exceeding 60%) for sound sources located at 60° in the left hemifield. The data of the two control subjects, tested to ensure that the equipment was functioning properly, are not shown because their performance was close to perfect at every location.

----- Insert figure 7 -----

DISCUSSION

To assess the role of the IC in human auditory processing, a battery of auditory tests was administered to a 12-year-old boy (FX) who presented a circumscribed lesion of the right IC without additional neural damage. Since the neuro-maturation of this section of the auditory system of a 12-year-old is nearly complete (Bellis, 2003), it can be assumed that the results obtained from FX apply to an adult population. Indeed, the pattern of functions that were spared is consistent with that found in normal adults, whereas his errors are comparable to those displayed by adult patients who have sustained a lesion of the central auditory nervous system (see Bellis, 2003 for review). For a more detailed discussion, the results are regrouped according to the functions tested.

Peripheral audiological functioning

Tonal detection thresholds and speech recognition in the absence of competing auditory input were normal for both ears. The results are consistent with those obtained in other case studies (Musiek *et al.*, 1994a; Bognar *et al.*, 1994; Litovsky *et al.*, 2002) but they are at odds with the findings of Fisher *et al.* (1995) who observed a decrement of speech recognition in the ear contralateral to a unilateral lesion of the IC which was, however, more diffuse.

Binaural interaction

Consistent with the findings of Litovsky *et al.* (2002) and Lynn *et al.* (1981), who reported unimpaired performance on binaural interaction tasks in patients with upper midbrain lesion, FX's results on the MLD task indicated normal release from masking in all conditions. Our results confirm that a circumscribed lesion limited to the IC, an upper midbrain structure, does not affect this auditory function.

Frequency and duration pattern recognition

FX was perfectly able to perform the FPS test regardless of the response mode (verbal or hummed). This result suggests that a lesion of the IC does not disrupt frequency pattern–perception.

In contrast, duration pattern-recognition was found to be deficient. FX showed a marked decrement in performance when the stimuli were presented to the left ear (i.e., the ear contralateral to the lesion) as compared to the right ear.

In recent work conducted with animals, the IC monaural pathway has been associated with pattern-recognition (Oertel & Wickesberg, 2002) and sound-duration selectivity (Casseday *et al.*, 2002). Given that FX's performance in the FPS task suggests that pattern-recognition capabilities were spared, results in the

DPS task tend to confirm more specifically a role for the IC in duration selectivity. To our knowledge, such a finding has never been reported in humans.

Monaural separation/closure

While FX's ability to detect pure-tones and speech presented in quiet was normal, his performance was clearly deficient when the speech stimuli were embedded in competing sounds. In the SSI-ICM test, FX had great difficulty separating the speech signals. Again, he performed more poorly when the signals were presented in the left than in the right ear. These results support the notion that critical-band properties emerge at the level of the IC (Zerlin 1986; Burrows & Barry 1990). The observation that reducing the redundancy of the speech stimuli presented monaurally had a deleterious effect on FX's performance when the signal was presented to the ear contralateral to the lesion suggests that the IC plays a role in monaural processing of separation/closure tasks.

Dichotic listening abilities

Similar results were obtained in the dichotic condition where the competing signal was presented in the ear contralateral to the one that received the target stimulus (e.g., in the SSI-CCM test at a S/N ratio = -40 dB). Again, there was a drop in performance with left ear presentations. Our findings suggest that binaural

separation may require, to some extent, the integrity of the IC. More specifically, they indicate that a unilateral lesion of the IC results in a deficit in the ear contralateral to the lesion.

In the SSW task, FX showed a significant decrement in performance when a competing message was presented in the right ear and the target signal was presented in the left ear (i.e., 'LC condition', shown in figure 6). This finding indicates that the IC also participates in binaural integration of speech. This observation is in agreement with previous data that related poor performance in the ear contralateral to an IC lesion (Fischer *et al.*, 1995).

Sound-source localization in space

FX's ability to locate a sound-source on the horizontal plane was impaired. This was more marked when the stimuli were presented in the hemifield contralateral to the lesioned side. These results are congruent with findings in animals (i.e., Kelly & Kavanagh, 1994; Kelly *et al.*, 1996; Jenkins & Masterton, 1982) as well as with observations in a human subject with unilateral midbrain lesions including the IC (Litovsky *et al.*, 2002), thus confirming the role of the IC in sound-source localization in space.

CONCLUSION

The aim of the present study was to gain a better understanding of the role of the IC in human auditory processing. The pattern of results obtained from our subject suggests that the integrity of the IC is critical for the processing of monaural low-redundancy speech, duration pattern-recognition of tonal sequences, binaural separation, binaural integration and sound-source localization in space. The results are consistent with, and extend previous findings by showing that a circumscribed unilateral lesion of the IC is associated with impaired high-level auditory processing in the ear contralateral to the lesion.

Our findings also confirm that the IC is not involved in peripheral auditory processing. Tonal detection thresholds, frequency pattern-recognition and masking level differences were normal, bilaterally, as was speech recognition in the absence of competing auditory input.

Although the lack of deficits in these functions could arguably be attributed to some form of neural reorganization that may have taken place in the time between the insult and the testing session, the pattern of results is consistent with expectations based on previous work in this area.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) awarded to J.P. Gagné, M. Lassonde and F. Lepore and to the Canada Research Chairs awarded to the latter two. We also want to thank H.C. Sauerwein for her thorough revision of the text and valuable comments.

REFERENCES

- Bellis TJ. (2003) *Assessment and management of central auditory processing disorders in the educational setting: From science to Practice*. Singular, New-York.
- Bognar, L., Fischer, C., Turjman, F., Michel, F., Villanyi, E., Mottolese, C., Guyotat, J. & Lapras, C. (1994) Tectal plate gliomas. Part I: Microsurgery of the tectal plate gliomas. *Acta Neurochir. (Wien)*, **126**, 76-83.
- Burrows, D.L. & Barry, S.J. (1990) Electrophysiological evidence for the critical band in humans: middle-latency responses. *J. Acoust. Soc. Am.*, **88**, 180-4.
- Cariani, P.A. & Delgutte, B. (1996) Neural correlates of the pitch of complex tones. II. Pitch shift, pitch ambiguity, phase invariance, pitch circularity, rate pitch, and the dominance region for pitch. *J. Neurophysiol.*, **76**, 1717-34.
- Casseday, J.H., Fremouw, T. & Covey, E. (2002) The inferior colliculus: hub of the auditory system. In: Oertel, D., Fay, R.R. & Popper, A.N. (eds), *Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. Springer-Verlag, New-York, pp. 207-37.
- Fischer, C., Bognar, L., Turjman, F. & Lapras, C. (1995) Auditory evoked potentials in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus and medial geniculate body. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.*, **96**, 261-7.

Fletcher, H. (1940) Auditory pattern. *Reviews of Modern Physics*, **12**, 47-65.

Furst, M., Aharonson, V., Levine, R.A., Fullerton, B.C., Tadmor, R., Pratt, H., Polyakov, A. & Korczyn, A.D. (2000) Sound lateralization and interaural discrimination. Effects of brainstem infarcts and multiple sclerosis lesions. *Hear Res.*, **143**, 29-42.

Harris, R.W., Brey, R.H., Miller, R.W. & Channell, R.W. (1992) Influence of masker bandwidth on binaural masking level differences. *Audiology*; **31**, 196-204.

Heffner, H. & Masterton, B. (1975) Contribution of auditory cortex to sound localization in the monkey (*Macaca mulatta*). *J. Neurophysiol.*, **38**, 1340-58.

Hirsh, I.J. (1948) The influence of interaural phase on interaural summation and inhibition. *J. Acous. Soc. Am.*, **20**, 536-44.

Hoistad, D.L. & Hain, T.C. (2003) Central hearing loss with a bilateral inferior colliculus lesion. *Audiol. Neurotol.*, **8**, 111-3.

Jenkins, W.M. & Masterton, R.B. (1982) Sound localization: effects of unilateral lesions in central auditory system. *J. Neurophysiol.*, **47**, 987-1016.

Jerger, J. & Jerger, S. (1975) Clinical validity of central auditory tests. *Scand. Audiol.*, **4**, 147-63.

Jerger, J. & Jerger, S. (1974) Auditory findings in brain stem disorders. *Arch. Otolaryngol.*, **99**, 342-50.

Johkura, K., Matsumoto, S., Hasegawa, O. & Kuroiwa, Y. (1988) Defective auditory recognition after small hemorrhage in the inferior colliculi. *J. Neurol. Sci.*, **161**, 91-6.

Katz, J. (1968) The SSW test: an interim report. *J. Speech Hear. Disord.*, **33**: 132-46.

Kelly, J.B., Li, L. & 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**, 1445-55.

Kelly, J.B. & Kavanagh, G.L. (1994) Sound localization after unilateral lesions of inferior colliculus in the ferret (*Mustela putorius*). *J. Neurophysiol.*, **71**, 1078-87.

Licklider, J.C.R. (1948) The influence of interaural phase relations upon the masking of speech by white noise. *J. Acous. Soc. Am.*, **20**, 150-9.

Litovsky, R.Y., Fligor, B.J. & Tramo, M.J. (2002) Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hear. Res.*, 165: 177-88.

Litovsky, R.Y. & Yin, T.C. (1998) Physiological studies of the precedence effect in the inferior colliculus of the cat. II. Neural mechanisms. *J. Neurophysiol.*, 80: 1302-16.

Lynn, G.E., Gilroy, J., Taylor, P.C. & Leiser, R.P. (1981) Binaural masking-level differences in neurological disorders. *Arch. Otolaryngol.*, **107**, 357-62.

Musiek, F.E., Charette, L., Morse, D. & Baran, J.A. (2004) Central deafness associated with a midbrain lesion. *J. Am. Acad. Audiol.*, **15**, 133-51.

Musiek, F.E., Baran, J. & Pinheiro, M. (1994a) *Neuroaudiology: Case Studies*. Singular Publishing Group, San Diego.

Musiek, F.E. (1994b) Frequency (pitch) and duration pattern tests. *J. Am. Acad. Audiol.*, **5**, 265-8.

Normandin, N. (1990) *Centre d'audiologie du Québec*. Canada.

Oertel, D. & Wickesberg, R.E. (2002) Ascending pathways through ventral nuclei of the lateral lemniscus and their possible role in pattern recognition in natural sounds. In: Oertel, D., Fay, R.R. & Popper, A.N. (eds), *Integrative Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. Springer-Verlag, New-York, pp. 207-37.

Oliver, D.L., Beckius, G.E., Bishop, D.C. & Kuwada, S. Simultaneous anterograde labeling of axonal layers from lateral superior olive and dorsal cochlear nucleus in the inferior colliculus of cat. *J. Comp. Neurol.* **382**, 215-29.

Pinheiro, M.L. & Musiek, F.E. (1995) Sequencing and temporal ordering in the auditory system. In: Pinheiro, M.L. & Musiek, F.E. (eds) *Assessment of central auditory dysfunction: Foundations and clinical correlates*. Williams & Williams, Baltimore, pp. 219-38.

Pinheiro, M.L. & Ptacek, P.H. (1971) Reversals in the perception of noise and tone patterns. *J. Acoust. Soc. Am.*, **49**, 1778-83.

Whitfield, I.C. (1979) Auditory cortical lesions and the precedence effect in a four-choice situation. *J. Physiol.*, **289**, 81.

Winer, J.A. & Schreiner, C.E. (2005) *The inferior colliculus*. Springer, New-York.

Zerlin, S. (1986) Electrophysiological evidence for the critical band in humans. *J. Acoust. Soc. Am.*, **79**, 1612-16.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Coronal (a), saggital (b) and axial (c) MRIs showing a restricted lesion of the right inferior colliculus (arrow). R = right, L = left.

Figure 2: FX's (a) audiogram and (b) performance on the Phonetically Balanced Word Recognition Test. O = right ear, X = left ear.

Figure 3: FX's performance on the Masking Level Difference Test. FX's scores (light columns) are compared to normative data (dark columns).

Figure 4: FX's performance on the Frequency and the Duration Pattern Sequence Tests, using either a verbal (V) or a hummed (H) response. Right ear = dark columns; left ear = light columns.

Figure 5: FX's performance on the sentence identification tasks. On the monaural task (SSI-ICM), the competing verbal message was presented in the same ear at S/N ratios of +10, 0 and -10 dB relative to the target sentences. In the dichotic condition (SSI-CCM), the competing message was presented in the ear contralateral to the target sentences at S/N ratios of -20, -30 and -40 dB. Right ear = dark columns; left ear = light columns.

Figure 6: FX's performance on the Staggered Spondaic Word test. The subject's scores (light columns) on the four test conditions (RNC: right non-competing; RC:

right competing; LC: left competing; LNC: left non-competing) are compared to normative data (dark columns).

Figure 7: Polar plots of FX's performance on the sound-source identification task. The data are plotted as a function of the position of the 13 loudspeakers, which spanned 180° horizontally in front of the subject's head. The percentage of identification errors is displayed as a function of the position of the loudspeaker. Gray area denotes the hemifield contralateral to the site of the lesion. Scale bars = 25%.

Figure 1.

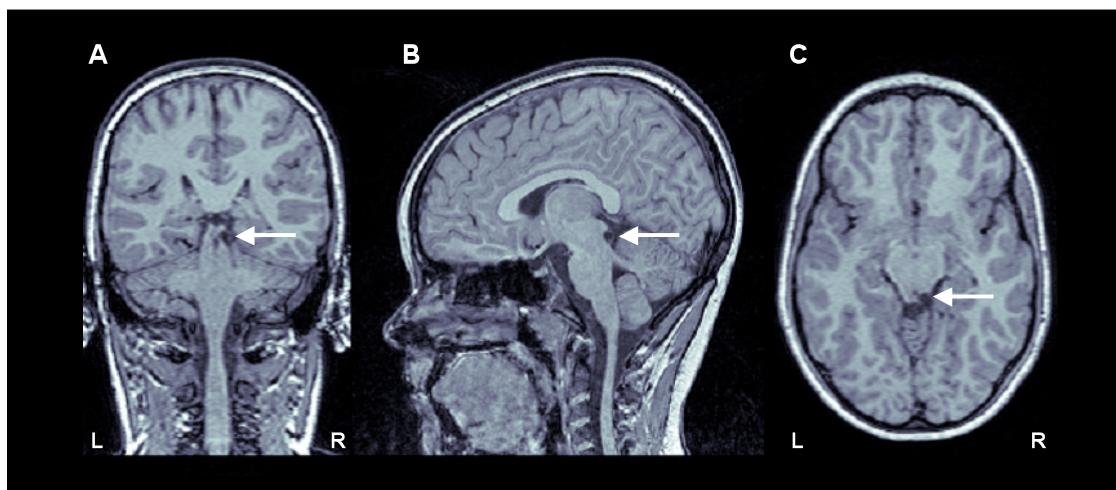


Figure 2.

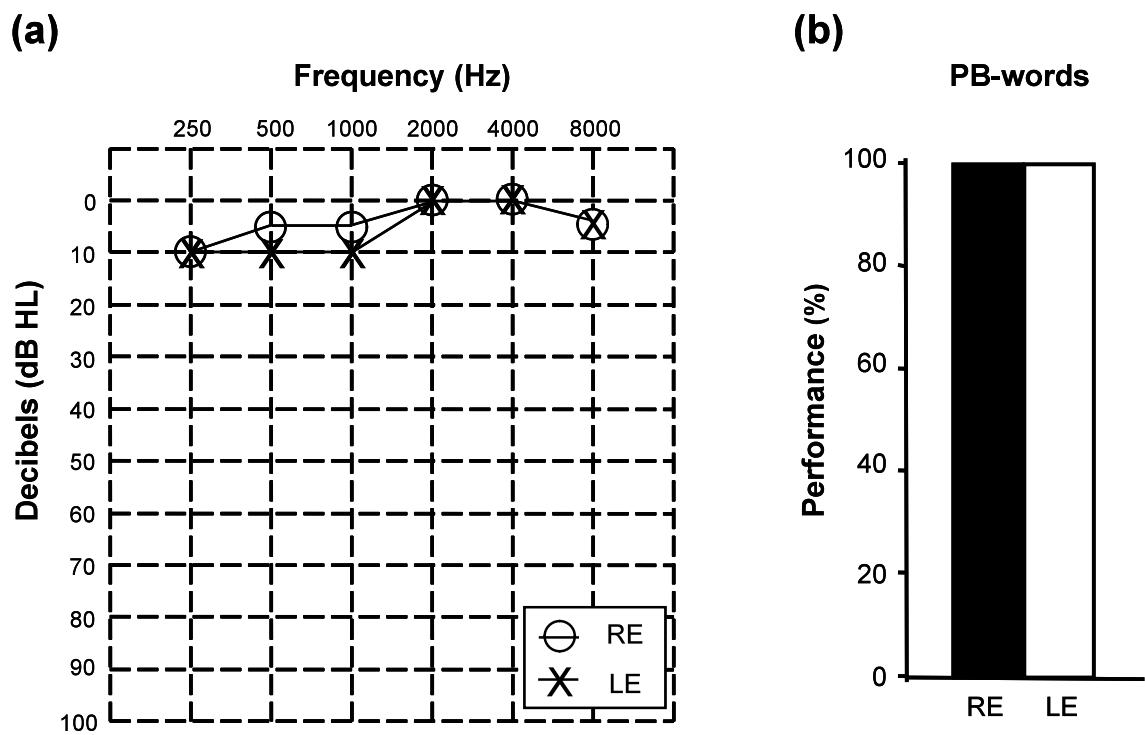


Figure 3.

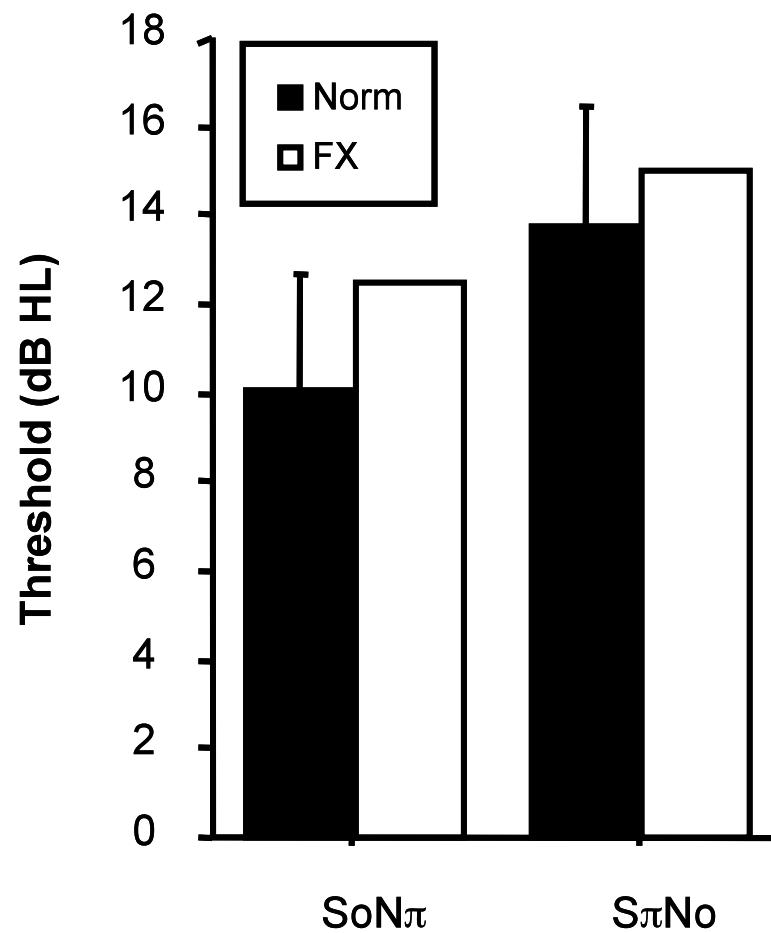


Figure 4.

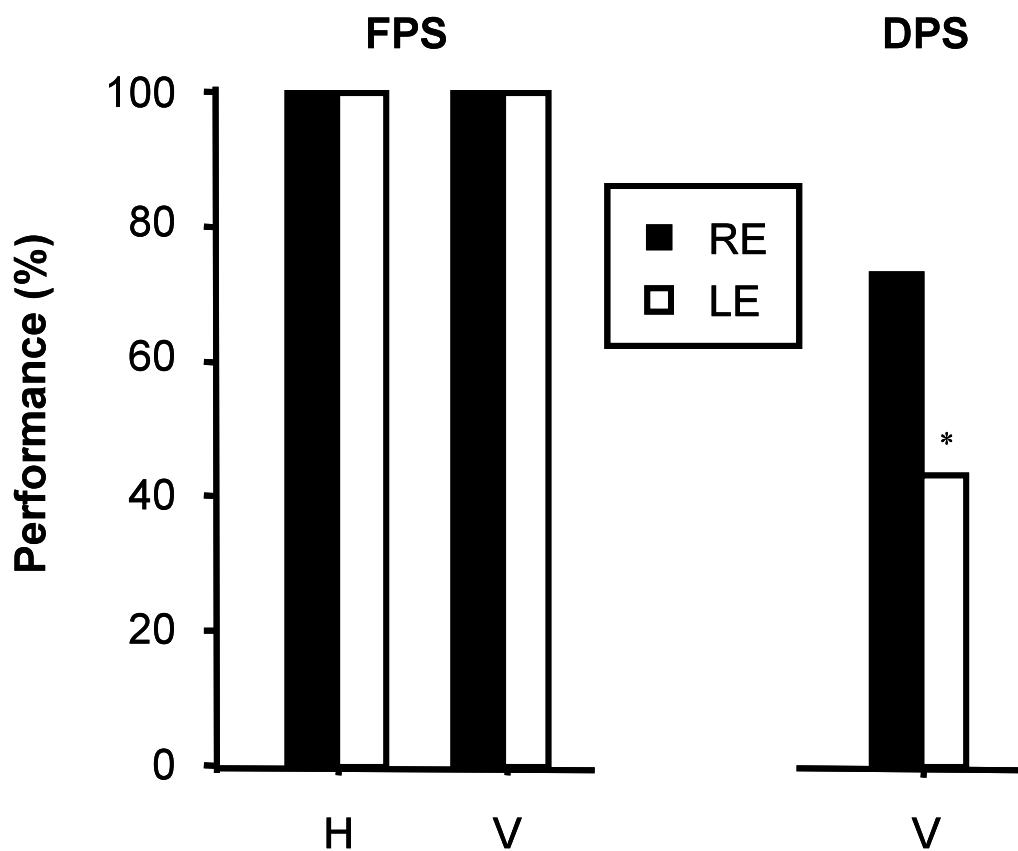


Figure 5.

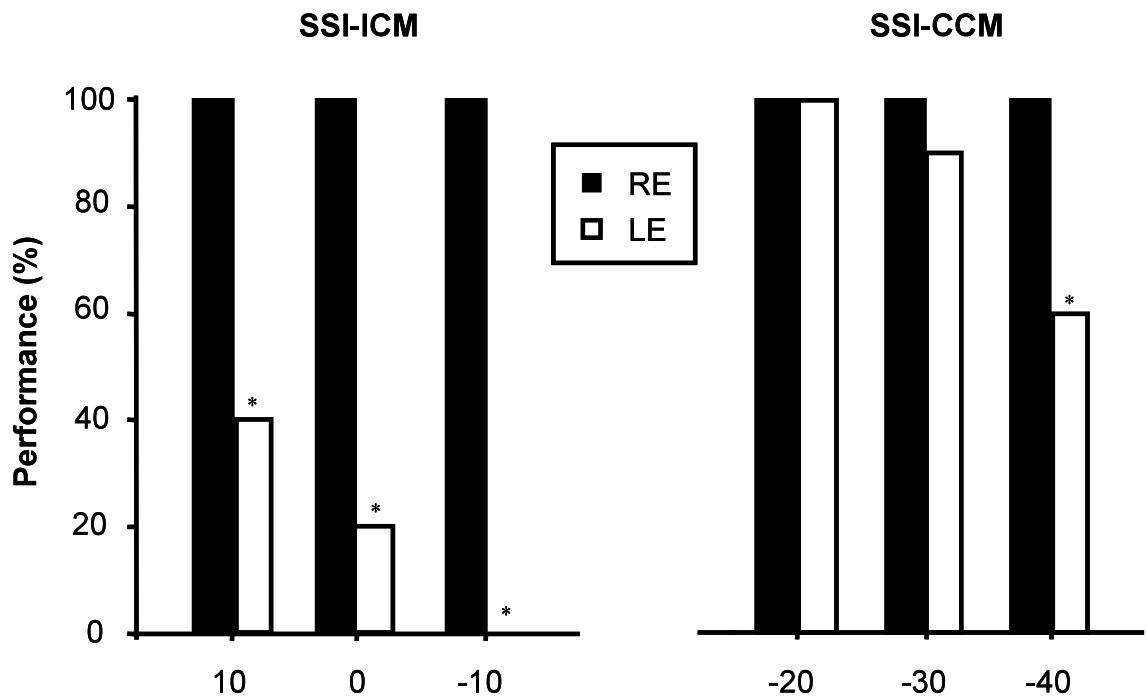


Figure 6.

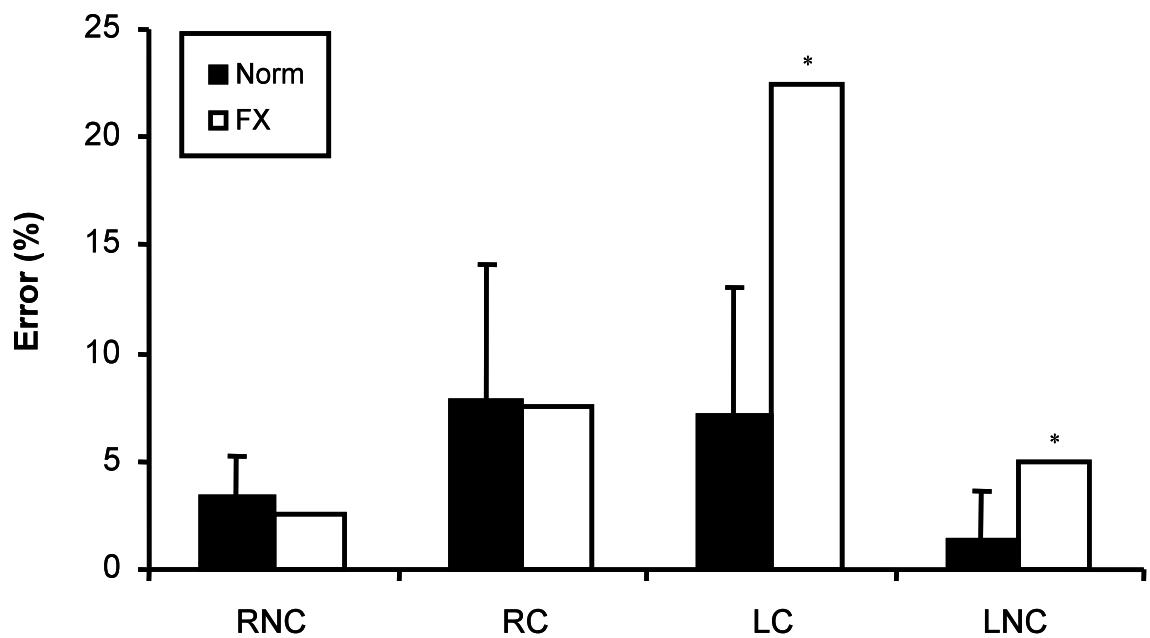
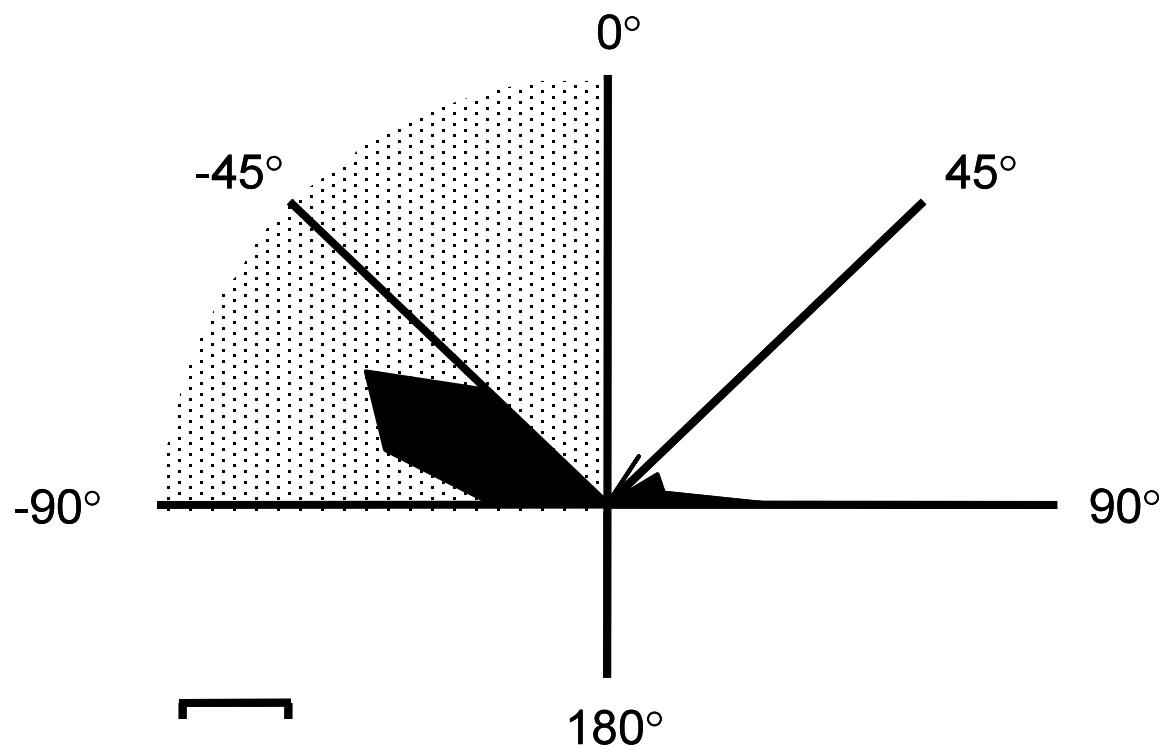


Figure 7.



Article II

Champoux F, Paiement P, Vannasing P, Mercier C, Gagné JP, Lepore F, Lassonde M (2007b). Auditory scene analysis following unilateral inferior colliculus infarct. *Neuroreport*, 18: 1793-6.

Auditory scene analysis following unilateral inferior colliculus infarct

Champoux F^a, Paiement P^b, Vannasing P^c, Mercier C^c, Gagné JP^a, Lepore F^{b,c},
Lassonde M^{b,c}

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

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

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

Correspondence should be addressed to:

François Champoux

École d'orthophonie et d'audiologie

Université de Montréal

C.P. 6128, succursale centre-ville

Montréal (Québec) H3C 3J7

Tel: (514) 343-7458 Fax: (514) 343-2285

e-mail: francois.champoux@umontreal.ca

ABSTRACT

Event related potentials in the form of mismatch negativity (MMN) were recorded to investigate auditory scene analysis capabilities in a person with a very circumscribed hemorrhagic lesion at the level of the right inferior colliculus. The results provide the first objective evidence that processing at the level of the inferior colliculus plays an important role in human auditory frequency discrimination. Moreover, the electrophysiological data suggest that following this unilateral lesion, the auditory pathways fail to reorganize efficiently.

Keywords: Auditory processing; frequency discrimination; mismatch negativity; inferior colliculus; unilateral lesion.

INTRODUCTION

In previous studies involving an individual (FX) with a highly circumscribed unilateral lesion at the level of the inferior colliculus, we showed deficits in numerous auditory tasks that occurred when the stimuli were presented in the ear contralateral to the lesion [1, 2]. In contrast, the ability to discriminate between sounds of different frequencies presented in varying sequences (Frequency Pattern Sequence Test) [3] was shown to be within normal limits, bilaterally. The latter result is somewhat surprising considering that auditory brainstem evoked potential data in normal-hearing participants suggests that the inferior colliculus is involved in frequency analysis [4, 5]. FX's performance could indicate that *i*) the auditory pathways, at the level of the midbrain, are in fact not involved in this type of auditory processing, or *ii*) in this person, some form of neural reorganization of the auditory pathways occurred between the time of the insult and the testing session, or *iii*) this specific clinical test, which requires the ability to process two pure tones of different frequencies, has somewhat limited sensitivity. The use of an auditory event-related paradigm should make it possible to determine which of these alternatives is the correct one.

Unfortunately, results from brainstem, middle and late latency auditory evoked potentials in patients with multiple lesions involving one or both inferior colliculi [6-9] provide poor or no information with respect to higher-order processes. One electrophysiological approach, namely mismatch negativity (MMN), allows the definition of components considered to reflect such processes [10].

Auditory scene analysis refers to the attribution of sounds to auditory objects [11], which is crucial for understanding the sensory environment. For example, when two pure tones of different frequencies are presented successively, they can be perceived as either a single integrated tone or as two segregated tones. Auditory scene analysis thus relies in part on the ability to discriminate between frequencies. The MMN, generated within auditory cortices [12, 13], is thought to reflect the ability to segregate auditory elements as a result of a comparison between acoustical features [14-17].

To our knowledge, these components have never been studied in a person with a lesion at the level of the inferior colliculus. Thus, using the MMN paradigm, we designed a study to investigate FX's auditory frequency discrimination processing abilities.

METHODS

The case history has been described previously [1, 2]. Briefly, FX, a 12-year-old francophone boy, suffered a hemorrhagic lesion when he was nine years of age. An unusual aspect of this case was that the lesion was very circumscribed and strictly limited to the right inferior colliculus (see Fig. 1). Medical records indicated that he had normal visual acuity binocularly and that the results of a neurological examination were within normal limits. FX did not report any everyday

life difficulty. Academic results and tutor reports suggest that the child is highly functional, of normal intelligence and not dyslexic. Additional information concerning FX's audiometric profile is also available elsewhere [2].

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

In the present study, all the experimental tasks described here were conducted in a sound-treated Faraday room during a single testing session. The results obtained for FX were compared to normative data established from seven participants (mean age 12.5, range 10-14 years: 6 males and 1 female).

Cortical responses were collected with a high-density recording system (Geodesic 128-Sensor Net; Electrical Geodesics Inc., Eugene, OR) at a sampling rate of 250 Hz, a band-pass filter of 0.1-100 Hz, and Cz referenced. Impedance was kept below 40 kΩ, as recommended when using the Net Amps 200 [18]. Evoked potentials were recorded with the Net Station program on a Macintosh G4 computer.

Participants were seated in a comfortable chair in the semi-obscuré Faraday room. To ensure that they did not pay attention to the sequence of stimuli during testing, they were instructed to focus their attention to a silent subtitled movie.

Stimuli were 83 ms in duration (including 10 ms rise and fall time) and were presented at 80 dB HL with an inter-stimulus interval of 717 ms. They were presented in a pseudorandom oddball sequence composed of two different stimuli: (a) a standard tone-burst of 560 Hz (85% of the total number of presented stimuli), (b) a deviant tone-burst of 800 Hz (15% of the total number of presented stimuli). Five blocks of 195 stimuli were presented. The E-Prime Psychology Software on a Dell GX 150 PC (sound card: SB Audigy 2ZS Audio (ccco)) computer located in an adjacent room generated the sequence of stimuli. The latter were monaurally delivered through insert earphones.

EEG recordings were analyzed using the BrainVision Analyzer program (version 1.05) on an IBM computer. Various pre-processing analyses were applied to the data, such as a raw data inspection, artefacts rejection and baseline correction. Electrodes were referenced to both left and right linked mastoids with a frequency band-pass filter of 1-30 Hz. EEG epochs of 500 ms (including a 100 ms pre-stimulus period) were averaged after artefact rejections (thresholds of ± 100

µV), independently for each stimulus type. MMN responses were computed at three middle anterior electrodes which generally represent best surface dipole location for auditory stimulation: F3, Fz and F4 by subtracting the event related potentials evoked by a standard stimulus from event related potentials evoked by the presentation of a deviant stimulus for each participant. Specifically, the MMN was identified as the remaining negative portion of the waveform [10]. Latencies of the most negative peaks in the individual difference waves were measured between 80 and 280 ms after stimulus onset. Brain topographies were computed from this interval.

RESULTS

The mean MMN waveforms of the seven control subjects (top panel) and the participant with the unilateral lesion of the inferior colliculus (bottom panel) are displayed in Figure 2. The responses elicited for all participants show that, at a latency of approximately 200 ms after stimulus onset, the infrequent stimulus elicited a negative displacement (MMN) of greater amplitude than the frequent one. The topographies of the MMN components are also depicted in Figure 2 for each of the monaural stimulations. Compared to responses evoked in the control group, in FX, left ear stimulation clearly produced a reduced response distribution over the scalp.

----- Insert Figure 2 -----

In Figure 3 are displayed the latencies (top panels) and amplitudes (bottom panels) of the MMN as a function of monaural right ear stimulation (panels A and C) and left ear stimulation (panels B and D). The results obtained for FX (dark columns) were compared to normative values established from the control group (light columns). Differences of more than one standard deviation from the mean results obtained from the control group were deemed to be slightly atypical, whereas differences of more than two standard deviations from the mean results were deemed to be abnormal. When the auditory stimuli were presented to the right ear, FX's MMN components were within normal limits (Fig. 3, panels A and C). However, they were significantly delayed in latency (Fig. 3, panel B) and reduced in amplitude (figure 3, panel D) when the auditory stimuli were presented to the left ear (i.e., the ear contralateral to the lesion).

----- Insert Figure 3 -----

DISCUSSION

The cortical and subcortical activity involved in the MMN generators has been related to a “neural representation” used by the auditory system in the early stages of sound perception [10]. The results obtained for FX, who had a lesion at the level of the right inferior colliculus, indicated that there was a significant response reduction as well as a delay in the speed at which the tonal sequences were processed when the stimuli were presented to the left ear. These results provide objective evidence that auditory frequency discrimination may require, to some extent, the integrity of the inferior colliculus.

In a previous study, we showed that this circumscribed inferior colliculus lesion did not have any effect on the behavioural recognition of two-tone sequences varying in frequency. In contrast, the present electrophysiological findings reveal that when the left ear was stimulated, the MMN components were altered in latency and amplitude. The presence of MMN components, albeit reduced and delayed, nonetheless suggests that FX is able to discriminate between the two sounds used in the present investigation. This activity might result from neural activity emanating in the intact ipsilateral auditory pathway. This relatively low-level of EEG activity may be sufficient to account for FX’s normal hearing abilities in some auditory processing tasks including the detection of pure tones, speech recognition performed in a quiet environment and even the ability to

discriminate between sounds of different frequencies [1, 2]. However, when more complex auditory stimuli are presented to the contra-lesional ear, it would appear that a bottleneck of neural activity is created at the level of the intact inferior colliculus. This bottleneck could hamper FX's ability to process more complex auditory stimuli efficiently, thus affecting his performance on monaural tasks in which the stimuli are presented to the ear contralateral to the participant's lesion, such as perception of speech elements in noisy environments and the ability to discriminate between sounds of different durations [2]. Similar processing limitations of the intact inferior colliculus may also explain FX's significantly poorer performances on behavioural tasks involving binaural integration and separation of auditory stimuli [2].

The reduced amplitudes and prolonged latencies observed in the evoked potential components recorded under left ear stimulation argue against the possibility of brain reorganization in this participant whose lesion occurred rather early in life (9 years). In this context, Soros et al. [19] have recently shown a lack of reorganization after a unilateral ischemic lesion of cortical auditory structures. The authors posited that brain reorganization fails to occur when the patient is not consciously aware of having hearing difficulties. FX was also unaware, before undergoing the various quantitative tests, that he had specific hearing difficulties.

Our results, therefore, involving the unilateral lesion of this important subcortical structure, are consistent with this hypothesis.

Even our original psychophysical evaluations failed to detect FX's difficulties in processing the frequencies of the tones used in the Frequency Pattern Sequence test. It is possible that the large difference in frequency between the two tones involved in the behavioural task facilitated FX's performance on this test. Based on the present electrophysiological data, it can be hypothesized that FX might obtain poorer results if the level of difficulty associated with the frequency processing task was increased.

CONCLUSION

In the present report, we have shown that the inferior colliculus plays a crucial role in the auditory processing of spectral information. MMN data should be considered as a complementary procedure to investigate how the spectral components of multiple-frequency stimuli are processed in tasks involving auditory scene analysis.

REFERENCES

1. Champoux F, Tremblay C, Mercier C, Lassonde M, Lepore F, Gagné JP, Théoret H. A role for the inferior colliculus in multisensory speech integration. *NeuroReport* 2006; **17**: 1607-1610.
2. Champoux F, Paiement P, Mercier C, Lepore F, Lassonde M, Gagné JP. Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus. *Eur J Neurosci* 2007; **25**: 291-297.
3. Pinheiro ML, Ptacek PH. Reversals in the perception of noise and tone patterns. *J Acoust Soc Am* 1971; **49**: 1778-1783.
4. Zerlin S. Electrophysiological evidence for the critical band in humans. *J Acoust Soc Am* 1986; **79**: 1612-1616.
5. Burrows DL, Barry SJ. Electrophysiological evidence for the critical band in humans: middle-latency responses. *J Acoust Soc Am* 1990; **88**: 180-184.
6. Fischer C, Bognar L, Turjman F, Lapras C. Auditory evoked potentials in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus and medial geniculate body. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1995; **96**: 261-267.

7. Johkura K, Matsumoto S, Hasegawa O, Kuroiwa Y. Defective auditory recognition after small hemorrhage in the inferior colliculi. *J Neurol Sci* 1988; **161**: 91-96.
8. Pan CL, Kuo MF, Hsieh ST. Auditory agnosia caused by a tectal germinoma. *Neurology* 2004; **63**: 2387-2389.
9. Cerrato P, Lentini A, Baima C, Grasso M, Azzaro C, Bosco G, Destefanis E, Benna P, Bergui M, Bergamasco B. Hypogneusia and hearing loss in a patient with an inferior colliculus infarction. *Neurology* 2005; **65**: 1840-1841.
10. Näätänen R, Tervaniemi M, Sussman E, Paavilainen P, Winkler I. "Primitive intelligence" in the auditory cortex. *Trends Neurosci* 2001; **24**: 283-288.
11. Bregman AS. *Auditory scene analysis: the perceptual organization of sound*. Cambridge: MIT Press; 1990.
12. Alho K. Cerebral generators of mismatch negativity (MMN) and its magnetic counterpart (MMNm) elicited by sound changes. *Ear Hear* 1995; **16**: 38-51.

13. Giard MH, Perrin F, Pernier J, Bouchet P. Brain generators implicated in the processing of auditory stimulus deviance: a topographic event-related potential study. *Psychophys* 1990; **27**: 627–640.
14. Müller D, Widmann A, Schröger E. Auditory streaming affects the processing of successive deviant and standard sounds. *Psychophys* 2005; **42**: 668–676.
15. Ritter W, De Sanctis P, Molholm S, Javitt DC, Foxe JJ. Preattentively grouped tones do not elicit MMN with respect to each other. *Psychophys* 2006; **43**: 423–430.
16. Sussman E, Steinschneider M. Neurophysiological evidence for context-dependent encoding of sensory input in human auditory cortex. *Brain Res* 2006; **1075**: 165–174.
17. Rahne T, Bockmann M, von Specht H, Sussman ES. Visual cues can modulate integration and segregation of objects in auditory scene analysis. *Brain Res* 2007; **1144**:127-35.

18. Tucker DM. Spatial sampling of head electrical fields: the geodesic sensor net. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1993; **87**: 154-163.

19. Sörös P, Dziewas R, Manemann E, Teismann IK, Lutkenhoner B. No indication of brain reorganization after unilateral ischemic lesions of the auditory cortex. *Neurology* 2006; **67**: 1059-1061.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Sagittal (A) and axial (B) MRI showing the circumscribed lesion of the right inferior colliculus (arrow). R = right, L = left.

Figure 2: Grand average of the MMN waveforms (event related potentials for the standard stimuli minus event related potentials for the deviant stimuli) recorded from electrodes: F3, Fz and F4 for the control subjects (panels A and B) and for FX (panels C and D). The topographies are for waveforms obtained approximately 200 ms after stimulus onset. Data are shown separately for the left ear stimulation (right panels) and the right ear stimulation (left panels). Negative polarities are down and positive polarities are up.

Figure 3: Mean MMN latencies (panels A and B) and amplitudes (panels C and D) for controls (light columns) and FX (dark columns) as a function of right ear stimulation (panels A and C) and left ear stimulation (panels B and D). * = one standard deviation from the mean; ** = two standard deviations from the mean.

Figure 1.

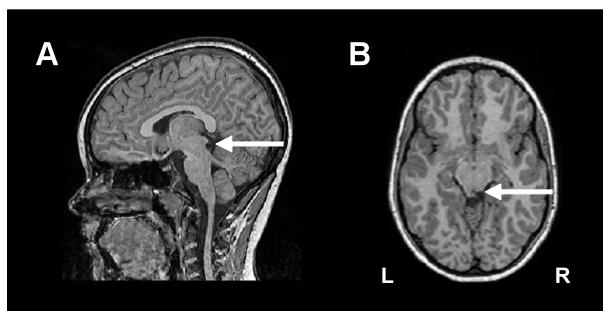


Figure 2.

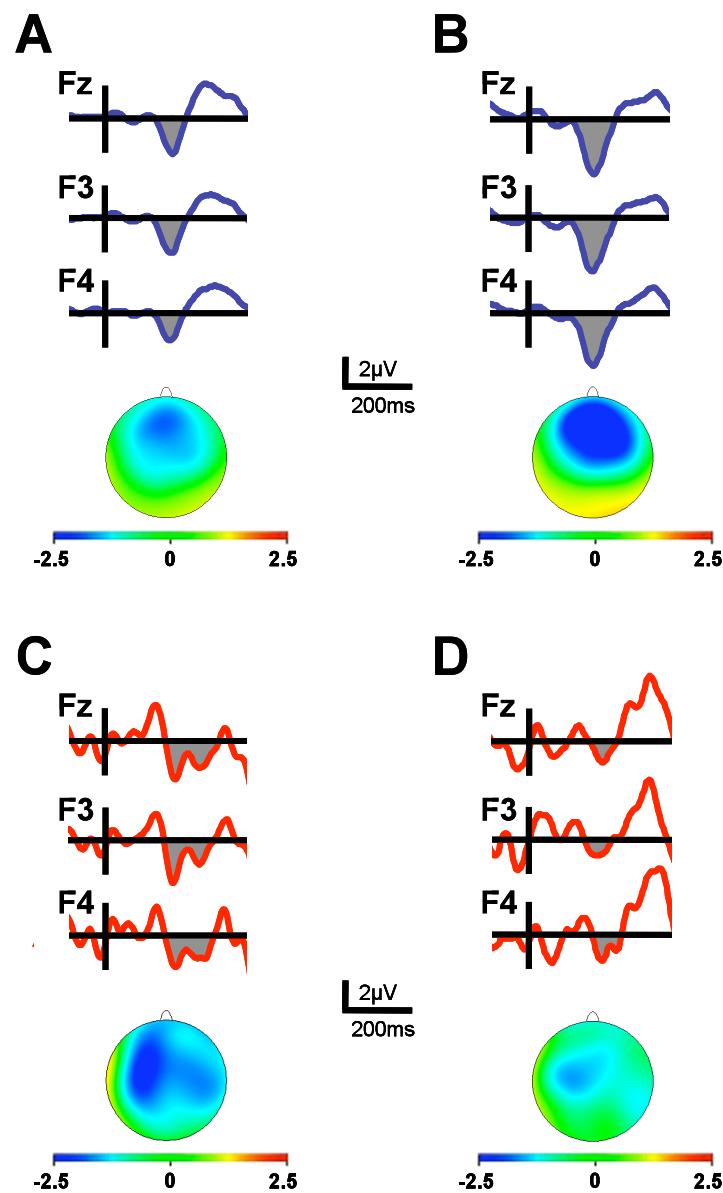
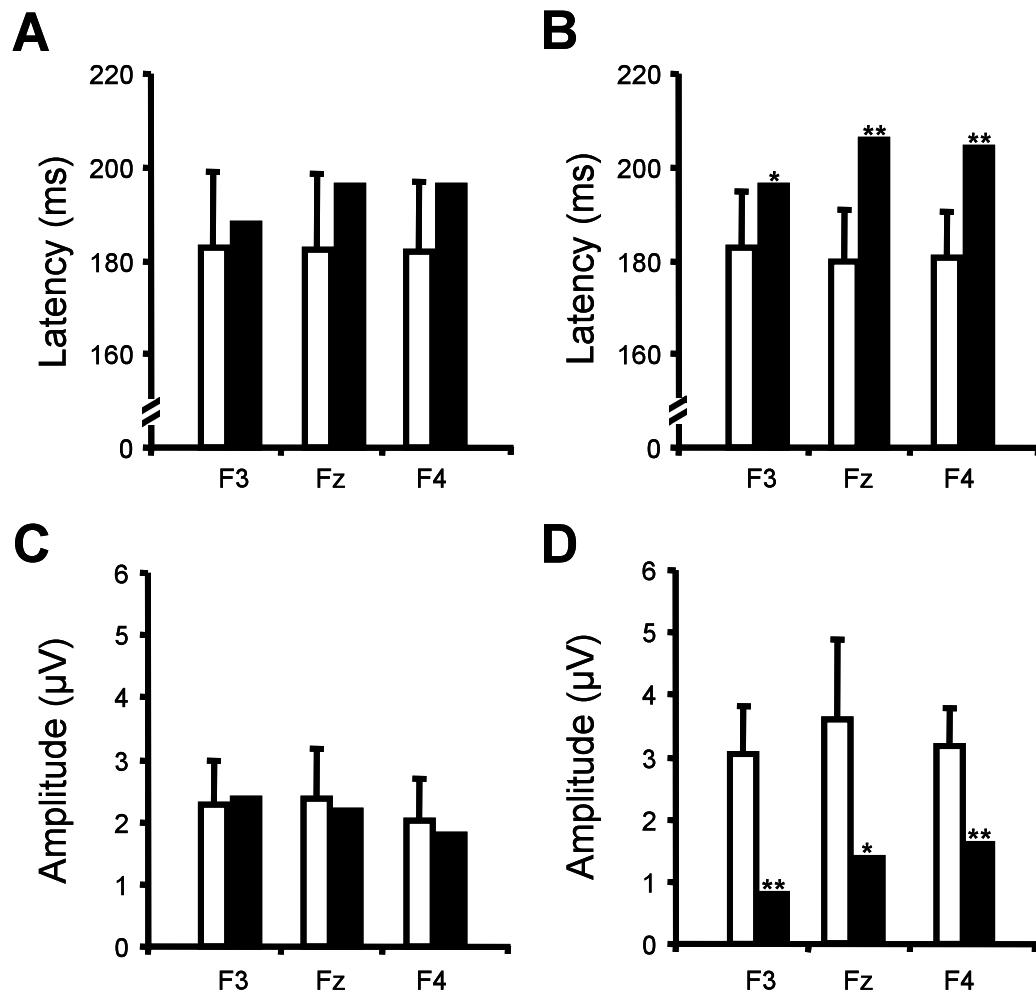


Figure 3.



Article III

Champoux F, Tremblay C, Mercier C, Lassonde M, Lepore F, Gagné JP, Théoret H (2006). A role for the inferior colliculus in multisensory speech integration. Neuroreport, 17: 1607-10.

A role for the inferior colliculus in multisensory speech integration

Champoux F^a, Tremblay C^{b,c}, Mercier C^c, Lassonde M^{b,c}, Lepore F^{b,c}, Gagné JP^a, and Théoret H^{b,c}

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

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

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

Correspondence should be addressed to:

Dr. Hugo Théoret

Département de Psychologie,

Pavillon Marie-Victorin

90 Vincent d'Indy,

Québec, H2V 2S9, Canada

Tel: (514) 343-6362

e-mail: hugo.theoret@umontreal.ca

ABSTRACT

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

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

INTRODUCTION

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

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

Musacchia and collaborators [7] recently reported audio-visual speech interactions in even lower regions of the perceptual brain hierarchy. Using the audio-visual illusion known as the McGurk effect [8], the authors showed that

lipreading during speech perception influences acoustic processing in the human brainstem. Audio-visual interactions, indexed as modulations of event-related brainstem potentials, occurred as early as 11 ms following auditory stimulation. As a result of the limited spatial resolution of the method, the precise location of midbrain audio-visual speech interactions could not be identified. Timing data from this study, however, suggest that whatever the nature of these interactions, they occur prior to the activation of thalamic nuclei.

Multisensory interactions are known to occur in subcortical structures such as the superior colliculus (SC) [9]. This midbrain structure receives visual, auditory, and somatosensory inputs in order to create unified spatial percepts and spatiotopy at this level has been verified [10]. It has been established that before reaching the deep layers of the SC, auditory signals necessarily pass through the mainly ipsilateral IC [11]. Similarly to the SC, multisensory interactions have been shown to occur in the IC [12]. In addition to being an essential relay in auditory processing, the IC has the most diverse connections of any of the auditory structures in the central auditory nervous system [11]. The IC receives auditory input mainly from the contralateral ear [13] in addition to receiving visual [14, 15] and somatosensory inputs [16].

Here, we report data from psychophysical experiments in an individual who sustained a small traumatic hemorrhage in the right IC. In light of data suggesting audio-visual speech interactions at the level of the human brainstem [7], we aim to better define the role of the IC in the integration of visual and auditory speech information. Classic McGurk illusion stimuli were presented in the ipsilateral or contralateral visual hemifield of participants. Considering the strongly lateralized responses found at the level of the midbrain, we predicted that a contralesional deficit in audio-visual speech integration would be found in this individual.

METHODS

Participants

Twelve participants (mean age 12.7, range 9-16 years: 7 males and 5 females) who reported normal hearing and normal (or corrected to normal) visual acuity participated in the experiment. In addition, a 12-year old child (FX) with a small traumatic hemorrhage limited to the right IC (Fig. 1) also participated in the study. This child did not spontaneously complain of hearing or visual loss. Furthermore, he did not report any difficulty in recognizing speech, music, or environmental sounds. Otoscopic examination revealed normal eardrum appearance bilaterally. Acoustic immittance measurements were within normal limits bilaterally. The tympanograms showed normal compliance, volume, and pressure, bilaterally. Acoustic reflexes were measured at three test frequencies

(500, 1000, and 2000 Hz) using both ipsi- and contra-lateral stimulation. The results were within normal limits bilaterally. This latter finding suggests that the lower neural relays of the auditory system are normal. Distortion production otoacoustic emissions (DPOE) were present and within normal limits in both ears at all frequencies tested: 1.5, 2, 3, 4 and 6 kHz. The audiological evaluation suggests that the peripheral auditory system functioned normally, bilaterally. Moreover, available medical records indicated that he had normal visual acuity binocularly and that the results of a neurological examination were within normal limits. All participants were right-handed. The study was approved by the ethics review board of Université de Montréal.

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

Stimuli and design

A male talker was videotaped saying the consonant-vowel syllables /ba/ and /va/. Production began and ended in a neutral, closed mouth position. One utterance each of /ba/ and /va/, equal in duration, were selected for inclusion in the study. Two congruent conditions were set from these audio-visual utterances. In

the first congruent condition, the video sequence of the talker uttering the syllable /ba/ was paired with the audio sequence of the same utterance. In the second congruent condition, audio sequence of the /ba/ utterance was used without the video sequence. In the incongruent condition, the video sequence of the talker uttering the syllable /va/ was paired with the audio sequence of the talker uttering the syllable /ba/. For the incongruent stimulus, the temporal synchrony of the visual /va/ and the auditory /ba/ was achieved by aligning the burst corresponding to the beginning of the /b/ in the auditory stimulus with the beginning of the /v/ in the video sequence. In this representation of the McGurk illusion, the fusion of the incongruent auditory and visual stimuli typically gives rise to the percept /fa/ [17].

Procedure

The congruent and incongruent conditions were presented within three blocks of 50 utterances. The auditory stimuli (/ba/ utterance) were always presented via two loudspeakers positioned at ear level and located on each side of a 17" video monitor (Fig. 2a). The visual stimuli (/ba/ or /va/ utterances) were presented from six spatial locations: two positions each on the left, center and right side of the participant. Within each block, half of the trials were presented at the participant's eye level (Fig. 2a, A-B-C). To minimize habituation, in the other half of the trials the visual stimuli were presented 5° below fixation point (A'-B'-C'). In the first block of trials, the stimuli were presented directly in front of the subject, at the

positions B and B' (Fig. 2a). In that condition, participants used both eyes to perform the task. In the two following blocks of trials, visual stimuli were presented 5° laterally to the left of the fixation point (A-A') or 5° laterally to the right of the fixation point (positions C-C'). The eye contralateral to the stimulated visual hemifield was covered with an opaque eye-patch to ensure that the visual stimulation was unilateral. This left-right visual presentation paradigm (A-A' or C-C') was used to generate lateralized preferential responses at the level of the midbrain and ensure that visual information was processed within the contralateral midbrain. The participants were asked to watch and listen to the speaker and report what they had heard. In each block of trials, the incongruent stimulus was presented on 16-18 trials.

Each participant's response to congruent and incongruent audio-visual stimulations was recorded. Performance was scored as follows: in the incongruent condition, the number of /ba/ responses was used to calculate the proportion of audio-visual integration responses. Specifically, for the stimuli presented in the incongruent condition, an audio-visual integration response was deemed to have occurred whenever the participant reported hearing anything other than a /ba/. For data analysis, in all blocks of trials, the responses obtained for the stimuli presented at the point of fixation level and those presented at 5° below the fixation point were combined.

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

RESULTS

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

Mean performance for all participants in the incongruent condition are summarized in Fig. 2b, which displays the percentage of /ba/ responses as a

function of the position of the visual stimulus (left-center-right). In this condition, the control group (square) was inaccurate in identifying the /ba/ utterances in all visual fields, showing consistent audio-visual integrations. The results obtained for FX (triangle) were compared to normative values established from the control group. Differences of more than two standard deviations (dashed lines in Fig. 2b) were deemed abnormal. When the visual stimuli were presented in the central or right visual hemifield, the pattern of results observed for FX (triangle) was within normal limits. FX, however, provided substantially more /ba/ responses than the control group (64,7% vs 18,9%) when the visual stimulus was presented in the left visual hemifield, contralaterally to the IC lesion, indicating reduced audio-visual integration.

----- Insert Figure 2 -----

DISCUSSION

The results of the present investigation revealed that a unilateral lesion at the level of the IC is associated with reduced audio-visual speech integration when the visual stimulus is presented in the contralesional hemifield. When the visual

stimulus is presented in the central or ipsilesional visual hemifield, the pattern of responses does not differ from that of control participants.

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

The question of what is the precise contribution of IC neurons to the integration of audio-visual speech is complex. Sound-source identification errors have been reported contralaterally to a unilateral lesion of the IC in humans [20]. In addition, Soroker and collaborators [21] have proposed that the neuronal mechanism underlying the audio-visual fusion that occurs during spatial localization is also involved in audio-visual speech processing. One may thus argue that the IC is involved in the determination of multimodal spatial correspondence to achieve the primary scene analysis necessary for binding. However, it has been clearly demonstrated that spatial congruency of the auditory and visual modalities is decisive in spatial localization but not in speech perception [22]. It is assumed that a unilateral lesion of the IC does not change pure tone detection thresholds or speech recognition performance measured in silence [23]. In animals, the IC monaural pathway is associated with auditory processes including pattern-recognition [24], temporal processing, and sound-duration selectivity [25]. One or more of these auditory functions may be crucial for multimodal convergence in higher-level structures.

The inferior and superior colliculi are both known to possess multisensory processing capabilities. Before reaching the deep layers of the SC, auditory information must course through the ipsilateral IC [11]. The IC may, to some

extent, be involved in the processing of audio-visual speech cues or it may serve as an essential relay to the deep layers of the SC.

As such, it would be of great interest to study audio-visual speech effects in patients with SC lesions to gain a better understanding of midbrain contributions to audio-visual speech integration.

Finally, our lesion data cannot resolve the question of whether IC contribution to speech integration is dependent upon feedback projections from higher hierarchical levels. A valid model of audio-visual speech perception needs to take into account both high-level and low-level hierarchical levels and the complex feedforward and feedback interactions that underlie integration of sight and sound into a meaningful percept.

CONCLUSION

A unilateral lesion of the IC resulted in a significantly reduced McGurk illusion when the visual stimulus was presented in the contralesional hemifield.

REFERENCES

1. MacDonald J, McGurk H. Visual influences on speech perception processes. *Percept Psychophys* 1978; **24**: 253-257.
2. Joassin F, Maurage P, Bruyer R, Crommelinck M, Campanella S. When audition alters vision: an event-related potential study of the cross-modal interactions between faces and voices. *Neurosci Lett* 2004; **369**: 132-137.
3. Massaro DW. *Perceiving talking faces: from speech perception to a behavioral principle*: MIT Press; 1998.
4. Foxe JJ, Schroeder CE. The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *Neuroreport* 2005; **16**: 419-423.
5. Giard MH, Peronnet F. Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci* 1999; **11**: 473-490.
6. Watkins S, Shams L, Tanaka S, Haynes JD, Rees G. Sound alters activity in human V1 in association with illusory visual perception. *Neuroimage* 2006; **31**: 1247-1256.

7. Musacchia G, Sams M, Nicol T, Kraus N. Seeing speech affects acoustic information processing in the human brainstem. *Exp Brain Res* 2006; **168**: 1-10.
8. McGurk H, MacDonald J. Hearing lips and seeing voices. *Nature* 1976; **264**: 746-748.
9. Meredith MA, Stein BE. Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science* 1983; **221**: 389-391.
10. DuBois RM, Cohen MS. Spatiotopic organization in human superior colliculus observed with fMRI. *Neuroimage* 2000; **12**: 63-70.
11. Winer JA, Schreiner CE. *The inferior colliculus*. New-York: Springer; 2005.
12. Groh JM, Trause AS, Underhill AM, Clark KR, Inati S. Eye position influences auditory responses in primate inferior colliculus. *Neuron* 2001; **29**: 509-518.
13. Oliver DL, Beckius GE, Bishop DC, Kuwada S. Simultaneous anterograde labeling of axonal layers from lateral superior olive and dorsal cochlear nucleus in the inferior colliculus of cat. *J Comp Neurol* 1997; **382**: 215-229.

14. Itaya SK, Van Hoesen GW. Retinal innervation of the inferior colliculus in rat and monkey. *Brain Res* 1982; **233**: 45-52.
15. Mascetti GG, Strozzi L. Visual cells in the inferior colliculus of the cat. *Brain Res* 1988; **442**: 387-390.
16. Paloff AM, Usunoff KG. Projections to the inferior colliculus from the dorsal column nuclei. An experimental electron microscopic study in the cat. *J Hirnforsch* 1992; **33**: 597-610.
17. Rosenblum LD, Schmuckler MA, Johnson JA. The McGurk effect in infants. *Psychophys* 1997; **59**: 347-357.
18. Ettlinger G, Wilson WA. Cross-modal performance: behavioural processes, phylogenetic considerations and neural mechanisms. *Behav Brain Res* 1999; **40**: 169-192.
19. Schroeder CE, Foxe J. Multisensory contributions to low-level, 'unisensory' processing. *Curr Opin Neurobiol* 2005; **15**: 454-458.

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

25. Kelly JB and Caspary M. Pharmacology of the inferior colliculus. In: Winer JA, Schreiner CE (eds). *The inferior colliculus*. New-York: Springer; 2005. pp. 248-281.

FIGURE LEGENDS

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

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

Figure 1.

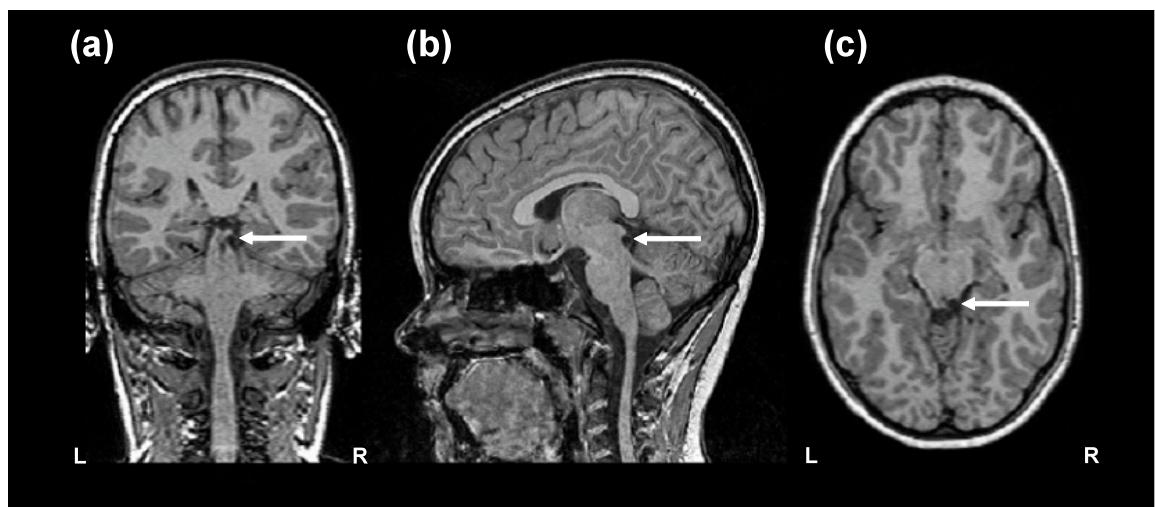
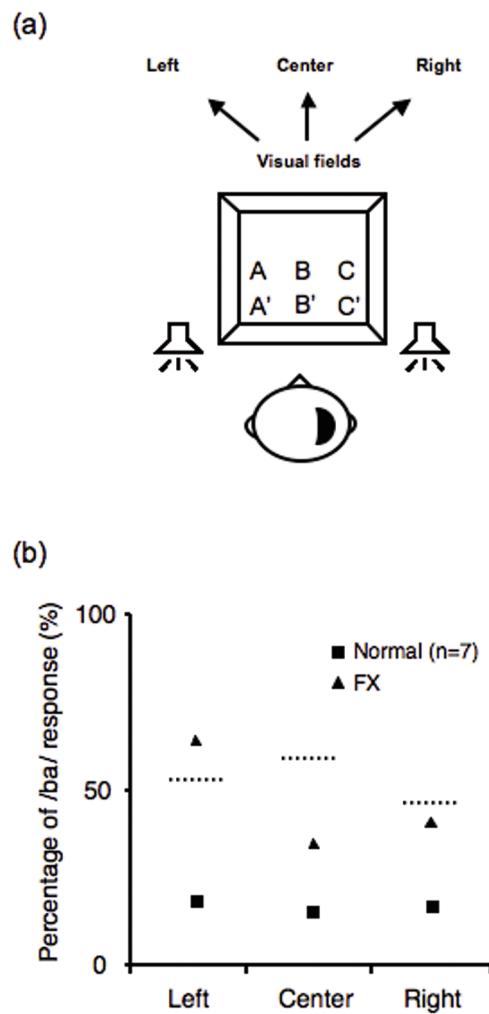


Figure 2.

Chapitre III : Discussion

Les résultats de ces trois études permettent de mieux définir le rôle fonctionnel du collicule inférieur dans les divers processus auditifs et audio-visuels chez l'humain. À la suite d'une lésion unilatérale très circonscrite au niveau du collicule inférieur droit, nos résultats suggèrent l'absence de déficit lors de certaines évaluations comportementales. Ainsi, une performance dans les limites de la normale est retrouvée bilatéralement lors de tâches qui impliquent la détection de sons purs, l'interaction binaurale et l'identification de monosyllabes dans le silence à un niveau conversationnel. Ces résultats sont en accord avec ceux présentés précédemment chez des sujets atteints de lésions diffuses incluant le collicule inférieur (Bognard et coll., 1994; Johnkura et coll., 1998; Litovsky et coll., 2002). À l'opposé, nos résultats suggèrent que le collicule inférieur est impliqué dans les processus du traitement de l'information auditive suivants : (1) la reconnaissance de la parole dans le bruit présentée monauralement, (2) la discrimination de la fréquence, (3) la reconnaissance de la durée, (4) l'intégration binaurale, (5) la séparation binaurale, (6) la localisation de sources sonores et (7) l'intégration multisensorielle de la parole.

1. Analyse comportementale des habiletés perceptuelles auditives

1.1 Fonction auditive périphérique

L'examen audiométrique de la fonction auditive périphérique chez FX, incluant la détection tonale et la reconnaissance de la parole dans le silence, a révélé des habiletés auditives dans les limites de la normale, bilatéralement (Champoux et coll., 2006; Champoux et coll., 2007a; Champoux et coll., 2007b). Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus lors d'autres expériences chez des patients ayant des lésions unilatérales du collicule inférieur (Musiek et coll., 1994a; Bognar et coll., 1994; Litovsky et coll., 2002). Toutefois, de tels résultats sont contraires à ceux obtenus par Fisher et ses collaborateurs (1995), qui ont observé un déficit de la reconnaissance de la parole dans le silence à l'oreille controlatérale à la lésion chez un patient atteint d'une lésion au collicule inférieur. Il faut cependant reconnaître que la lésion retrouvée chez ce dernier individu était beaucoup plus diffuse que dans les autres recherches citées. Par ailleurs, comme la majorité des études dans ce domaine, nos résultats suggèrent que l'intégrité de la fonction auditive périphérique est préservée chez un individu atteint d'une lésion unilatérale très circonscrite du collicule inférieur.

1.2. Interaction binaurale

En accord avec les résultats rapportés par Litovsky et ses collaborateurs (2002) et par Lynn et ses collaborateurs (1981), les résultats retrouvés chez FX (voir résultats au MLD) suggèrent que l'intégrité du processus d'interaction binaurale basée sur la phase des signaux auditifs est adéquate (Champoux et coll., 2007a). Ces résultats confirment que le collicule inférieur n'a pas d'implication fonctionnelle dans ce processus auditif spécifique.

1.3. Reconnaissance de la parole dans le bruit présentée monauralement

Alors que les études effectuées chez FX ont démontré l'intégrité de la fonction auditive périphérique, dont la détection des sons purs et la reconnaissance de la parole dans le silence, sa performance fut distinctement réduite en situation d'écoute compétitive présentée monauralement (Champoux et coll., 2007a). Lors de l'évaluation de la capacité de séparation figure/fond effectuée à l'aide du SSI-ICM, FX a présenté de grandes difficultés à traiter de manière partagée des phrases ou des mots en présence d'un signal auditif compétitif présenté simultanément à l'oreille gauche, soit l'oreille controlatérale à la lésion du collicule inférieur. Ces résultats démontrent explicitement que le collicule inférieur a un rôle fonctionnel dans la reconnaissance de la parole dans le bruit présentée monauralement.

1.4. Écoute dichotique

Les résultats aux tâches comportementales effectuées par FX laissent aussi voir des déficits lors de tâches d'écoute dichotique (Champoux et coll., 2007a). L'évaluation des capacités de séparation binaurale effectuée à l'aide du SSI-CCM démontre un déficit à traiter de manière partagée l'information auditive présentée à l'oreille controlatérale à la lésion lorsqu'un message compétitif est présenté à l'oreille ipsilatérale à la lésion.

Similairement à cette capacité réduite de séparation binaurale, la capacité d'intégration binaurale, évaluée à l'aide du SSW, se montre clairement déficitaire chez FX. En effet, on observe un avantage de l'oreille droite lors de l'écoute de signaux dichotiques. Un déficit à intégrer l'information parvenant à l'oreille gauche (c.-à-d., l'oreille controlatérale à la lésion) est retrouvé lors de cette tâche. De tels résultats sont en accord avec ceux rapportés par Fischer et ses collaborateurs (1995) lors d'une autre tâche d'écoute dichotique chez un patient atteint d'une lésion diffuse de plusieurs structures auditives unilatéralement, incluant le collicule inférieur.

Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que le collicule inférieur est essentiel à l'intégrité des processus auditifs de séparation binaurale et d'intégration binaurale.

1.5. Localisation de sources sonores en champ libre

L'habileté de localisation de sources sonores en champ libre est aussi déficitaire chez FX, du moins sur le plan horizontal (Champoux et al., 2007a). Une réduction importante de la performance est en effet notée dans le champ auditif controlatéral (c.-à-d., le champ auditif gauche) à la lésion. Ces résultats sont en accord avec les données retrouvées chez l'animal (Kelly et Kavanagh, 1994; Kelly et coll., 1996; Jenkins et Masterton, 1982) de même que chez un sujet atteint d'une lésion unilatérale diffuse incluant le collicule inférieur (Litovsky et coll., 2002). Globalement, les résultats de ces études confirment l'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans la localisation de sources sonores en champ libre.

La localisation sonore en champ libre sur le plan horizontal est basée sur les différences interaurales de temps (temps d'arrivée et de phase des signaux auditifs) et d'intensité. Malheureusement, les résultats de l'étude I (Champoux et coll., 2007a) ne permettent pas de savoir quel indice est affecté dans le cas d'une lésion unilatérale du collicule inférieur. Par conséquent, l'hypothèse à savoir que

d'autres tâches de localisation de sources sonores, tel « *l'effet de préséance* » (« *effet de Hass* » ou « *loi de la première onde* »), auraient pu être complémentaires aux études présentées est soulevée. Cet effet perceptuel se produit lorsque deux sons, provenant de deux sources sonores distinctes, atteignent les deux oreilles de façon quasi simultanée. Dans certains cas, il arrive que le délai temporel entre les deux entrées auditives soit si bref qu'une seule source sonore soit perçue, c'est-à-dire en direction de la source sonore étant parvenue en premier lieu à l'une ou l'autre des oreilles. Cette illusion auditive, en faveur de la première onde sonore à parvenir à l'une ou l'autre des oreilles, est nommée « *effet de précédence* ». Cet effet peut être créé en champ libre ou sous-écouteurs, en manipulant indépendamment les différences interaurales de temps aussi bien que les différences interaurales d'intensité (voir Litovsky et coll., 1999). À de nombreuses reprises, les mécanismes neuronaux sous-jacents à l'effet de précédence ont été suggérés comme étant reliés à l'action des propriétés acoustiques des cellules binaurales du noyau central du collicule inférieur (voir Winer et Schreiner, 2005). Malheureusement, la procédure clinique pouvant être privilégiée chez l'humain n'a pas encore été identifiée sans équivoque dans l'établissement des habiletés auditives centrales. En effet, les conséquences de modifications du système auditif périphériques sur les performances auditives retrouvées dans l'effet de précédence ont été rapportées récemment (Champoux et coll., 2009a). Les résultats de cette étude démontrent que l'effet de précédence

est très similaire chez des individus ayant une audition dans les limites de la normale. Aussi, chez certains de ces individus, la modification unilatérale de l'acuité auditive périphérique ne change pas la perception de l'effet de précédence. Toutefois, chez d'autres individus, l'effet est radicalement altéré par une modification de l'acuité auditive dans les hautes fréquences. Pour le moment, il est impossible d'affirmer quelles sont les raisons qui sous-tendent ces variations interindividuelles. De nombreux arguments sont en faveur de difficultés reliées aux stimuli et à la procédure couramment utilisés. À ce jour, les éléments responsables de ces variations n'ont toujours pas été établis chez l'humain. Par conséquent, des études supplémentaires sur cette illusion perceptuelle auditive sont nécessaires afin de créer une procédure pouvant être appliquée à la population clinique, dont des patients atteints de lésions corticales ou sous-corticales.

1.6. Reconnaissance de la fréquence et de la durée

Des études récentes conduites chez l'animal confirment l'implication de la voie auditive monaurale du collicule inférieur dans la reconnaissance de patrons sonores (Oertel et Wickesberg, 2002) et de l'analyse de la durée des sons (Casseday et coll., 2002). Nos résultats sont en accord avec ces possibilités (Champoux et coll., 2007a). En effet, l'évaluation des capacités de la reconnaissance de patrons de durée (voir résultats au DPS) s'est montrée nettement sous la moyenne chez FX.

Toutefois, l'évaluation des capacités de reconnaissance de patrons de fréquences ne s'est pas montrée déficiente chez FX (voir résultats au FPS), et ce, bilatéralement (Champoux et coll., 2007a). Ce résultat peut sembler insolite si l'on considère que les cellules répondant à une stimulation monaurale (c.-à-d. une stimulation provenant d'une seule oreille) qui constitue le noyau central du collicule inférieur sont sensibles à de nombreuses propriétés sonores, incluant l'analyse de la fréquence (voir Winer et Schreiner, 2005).

Il a été proposé que les capacités reliées à la reconnaissance de patrons de fréquences soient traitées à un plus haut niveau hiérarchique dans le système auditif, soit au niveau du cortex auditif (Musiek et Pinheiro, 1987). Cette hypothèse pourrait expliquer pourquoi les capacités de reconnaissance de patrons de fréquences restent inchangées à la suite d'une lésion unilatérale au niveau du tronc cérébral. En effet, l'information transmise unilatéralement pourrait suffire afin d'effectuer un traitement efficace de l'information auditive. En vue de confirmer de manière objective l'absence d'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans ce processus auditif, une seconde étude a été menée (voir Champoux et coll., 2007b). Les résultats de cette seconde étude sont discutés dans la prochaine section.

2. Analyse électrophysiologique de la perception de la fréquence

Les résultats comportementaux décrits ci-dessus ont permis d'établir un rôle fonctionnel du collicule inférieur dans de nombreux processus auditifs. Au contraire, les performances à certaines tâches, comme la reconnaissance de patrons de fréquences (voir résultats au FPS), ont révélées des résultats étant dans les limites de la normale bilatéralement (Champoux et coll., 2007a). Ces résultats sont surprenants si l'on considère que plusieurs données électrophysiologiques précédentes démontrent un rôle fonctionnel du collicule inférieur dans l'analyse et la discrimination de la fréquence (Pinheiro et Ptacek, 1971; Zerlin, 1986). La performance de FX retrouvée dans l'étude I (Champoux et coll., 2007a) peut donc indiquer *i*) que la voie auditive controlatérale à la lésion du collicule inférieur n'est pas impliquée dans ce processus auditif, *ii*) qu'une forme de réorganisation des voies auditives s'est produite chez FX entre le temps de l'apparition de la lésion et le moment de l'expérience ou *iii*) que le test comportemental utilisé a une sensibilité limitée.

Les résultats électrophysiologiques de l'étude II (Champoux et coll., 2007b) démontrent de manière objective que FX est en effet capable de discriminer des sons de fréquences différentes, mais que cette habileté est réduite lorsqu'une comparaison est effectuée avec des individus ayant une audition dans les limites

de la normale. Ces résultats suggèrent que la méthode électrophysiologique utilisée est, d'une part, plus fiable que l'évaluation subjective classique et que, d'autre part, le système auditif n'est pas parvenu à engendrer une réorganisation de ses voies afin de compenser correctement pour le processus auditif déficitaire.

Une étude récente effectuée en imagerie par résonance magnétique a confirmé cette dernière hypothèse (Paiement, Champoux et coll., 2009). Il est en effet possible d'observer les capacités de réorganisation cérébrale des voies auditives à l'aide d'une telle technique. Depuis un certain nombre d'années, des données en imagerie ont démontré qu'une stimulation binaurale entraîne une activité corticale bilatérale équilibrée entre les deux hémisphères chez des individus ayant une audition dans les limites de la normale. À l'opposé, une stimulation monaurale induit une activité plus grande à l'hémisphère controlatéral à l'oreille stimulée (p. ex., voir Scheffler et coll., 1998; Jäncke et coll., 2002; Suzuki et coll., 2002; Langers et coll., 2005). Il a aussi été démontré qu'une stimulation monaurale induit une activité corticale équilibrée entre les deux hémisphères chez des patients atteints de surdité unilatérale (Vasama et coll., 1995; Scheffler et coll., 1998; Bilecen et coll., 2000; Tschopp et coll., 2000; Ponton et coll., 2001; Langers et coll., 2005). De telles données suggèrent que le système auditif peut amorcer une réorganisation des voies auditives suite à une lésion auditive périphérique. En effet, ces résultats montrent que les voies auditives se sont réorganisées de

manière à ce qu'une stimulation monaurale chez des patients atteints de surdité unilatérale, évoque une activité corticale similaire aux individus ayant une audition dans les limites de la normale lors d'une stimulation binaurale.

La possibilité que les voies auditives se soient réorganisées suite à la lésion colliculaire chez FX a été explorée à l'aide d'une technique similaire (Paiement, Champoux et coll., 2009). Les résultats de cette étude en imagerie sont présentés en annexe (voir Annexe C). Les données recueillies démontrent clairement qu'une activité corticale réduite est retrouvée à l'hémisphère ipsilateral à la lésion colliculaire lors de l'écoute binaurale de sons environnementaux et vocaux comparativement aux sujets contrôles. Contrairement aux participants atteints de lésions cochléaires unilatérales décrites dans les études citées précédemment, il semble que FX n'est pas parvenu à rétablir une activité corticale équilibrée entre les deux hémisphères à la suite de la lésion sous-corticale unilatérale. Par conséquent, ces résultats suggèrent une réorganisation incomplète des voies auditives chez FX.

En regard des résultats de cette étude, il semble que de nombreuses variables doivent être prises en compte dans les capacités de réorganisation du système auditif. Parmi les plus probables, il semble que l'emplacement et l'étendue de la lésion dans le système auditif central soient les facteurs les plus probants

déclenchant la réorganisation des voies auditives. Effectivement, alors que FX ne démontre pas de réorganisation des voies auditives, d'autres données utilisant sensiblement la même procédure d'imagerie suggèrent la présence de réorganisation des voies auditives chez des individus ayant subi une hémisphérectomie (Paiement, Champoux et coll., 2008). Alors que les sujets neurologiquement sains démontrent une activité beaucoup plus grande de la voie auditive controlatérale à l'oreille stimulée, ces derniers montrent une augmentation de la voie auditive ipsilatérale à l'oreille stimulée lors d'une situation d'écoute monaurale.

De manière comparable, une autre étude récente suggère une augmentation de l'activité de la voie auditive ipsilatérale lors de stimulation auditive monaurale chez certains patients souffrant d'agénésie du corps calleux (Paiement, Champoux et coll., soumis). En plus de ces recherches en imagerie, une étude comportementale récente supporte aussi l'hypothèse d'une réorganisation du système auditif central chez ces individus. En effet, les résultats de cette étude révèlent que certains de ces participants ont des capacités auditives de détection de mouvement sur le plan vertical nettement supérieures à la moyenne (Villemagne, Champoux et coll., 2007). Ces données comportementales confirment une fois de plus la présence d'une réorganisation fonctionnelle chez les sujets ayant une agénésie du corps calleux.

Par conséquent, l'ensemble des données connues à ce jour suggère que la réorganisation des voies auditives soit majoritairement dépendante de l'emplacement et de l'étendue de la lésion dans le système auditif (Paiement, Champoux et coll., soumis; Paiement, Champoux et coll., 2009; Paiement, Champoux et coll., 2008).

3. Analyse comportementale des capacités d'intégration multisensorielle

La troisième étude qui compose cette thèse suggère l'existence d'interactions multisensorielles de la parole au niveau du collicule inférieur (Champoux et coll., 2006). Plus spécifiquement, les résultats de cette dernière étude suggèrent qu'une lésion unilatérale du collicule inférieur droit est associée à une réduction de performance dans une tâche d'intégration multisensorielle lorsque le stimulus visuel est présenté dans le champ visuel controlatéral à la lésion. À l'opposé, lorsque le stimulus visuel est présenté dans le champ visuel ipsilatéral, les résultats démontrent un niveau de performance dans les limites de la normale.

Précédemment à cette étude, un traitement précoce de l'information multisensorielle avait été suggéré (Foxe et Schroeder, 2005). En effet, certains

auteurs ont observé que des lésions à un haut niveau hiérarchique dans le système nerveux central ne produisaient pas d'effets prédictibles sur l'intégration multisensorielle (Ettlinger et Wilson, 1999). L'implication fonctionnelle de certaines structures sous-corticales a parallèlement été récemment suggérée. En effet, certains résultats électrophysiologiques chez l'humain ont récemment révélé une implication fonctionnelle du collicule supérieur dans l'intégration audio-visuelle de la parole (Musacchia et coll., 2006). Les résultats obtenus chez FX sont en accord avec la suggestion d'un traitement précoce de l'intégration multisensorielle à un niveau sous-cortical. En effet, il semble que le collicule inférieur soit une structure essentielle afin que les informations provenant des sons de la parole et du mouvement visuel des lèvres interagissent normalement. La contribution précise des cellules du collicule inférieur à l'intégration multisensorielle est complexe. De nombreuses hypothèses peuvent donc être soulevées. En effet, le collicule pourrait agir d'une manière indirecte, agissant comme un relais essentiel de l'information vers des structures supérieures qui traitent l'information multisensorielle. Toutefois, cette structure pourrait aussi avoir une fonction plus directe dans ce processus complexe.

Jusqu'à récemment, l'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans les divers processus unisensorielles et multisensorielles chez l'humain était méconnue. La première étude de cette thèse (voir étude I, Champoux et coll.,

2007a) démontre l'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans plusieurs processus du traitement auditif. Ces processus auditifs pourraient être nécessaires à la convergence de l'information multisensorielle à des niveaux supérieurs.

Aussi, il est bien connu que les cellules du collicule supérieur intègrent l'information auditive et visuelle et que les propriétés de champs récepteurs auditifs dans les couches profondes de cette structure sont dépendantes du développement des cellules visuelles dans les couches superficielles. Une étude menée dans notre laboratoire (Champoux et coll., 2008) a en effet démontré que le développement des cellules auditives dans les couches profondes du collicule supérieur du rat était dépendant de l'entrée visuelle. Ainsi, chez des rats aveugles depuis le troisième jour de naissance, il semble que les cellules auditives ne puissent se développer normalement. Comme le montrent les résultats de cette étude, un très faible pourcentage de cellules répondant à une stimulation auditive est retrouvé chez les rats énucléés. Similairement au collicule supérieur, le collicule inférieur reçoit des innervations auditives (Winer et Schreiner, 2005), mais il reçoit aussi des entrées visuelles (Itaya et Van Hoesen, 1982; Groh et coll., 2001; Porter, Metzger et Groh, 2006). Tout comme au niveau du collicule supérieur, des interactions multisensorielles ont récemment été démontrées au niveau du collicule inférieur du rat (Pageau, Champoux et coll., 2008) et du singe (Porter, Metzger et Groh, 2007). Pageau, Champoux et leurs collaborateurs (2008)

ont démontré que la présence d'entrée visuelle depuis la naissance est essentielle au développement des champs récepteurs auditifs dans le noyau central du collicule inférieur. Les résultats de ces études démontrent donc que le collicule inférieur, tout comme le collicule supérieur, possède des capacités d'interaction multisensorielle. En effet, avant d'atteindre les couches profondes du collicule supérieur, l'information auditive doit traverser le collicule inférieur sous-jacent (voir Winer et Schreiner, 2005). Par conséquent, l'interaction audio-visuelle pourrait aussi bien avoir lieu au niveau du collicule inférieur, tout comme cette structure auditive pourrait être un relais essentiel de l'information audio-visuelle. Peu importe le rôle exact (implication ou fonction) de ces structures sous-corticales, les résultats de l'étude III (Champoux et coll., 2006) lors d'une tâche comportementale de l'effet McGurk illustrent le rôle fonctionnel essentiel du collicule inférieur dans l'analyse de traitement de haut niveau (Foxe et Schroeder, 2005).

En regard des résultats obtenus dans l'étude III (Champoux et coll., 2006), il importe aussi de remettre en question les connectivités des structures sous-corticales et corticales pour l'intégration multisensorielle. De manière générale, les études humaines impliquant des personnes atteintes de lésions sous-corticales ne permettent pas de préciser quelle est la contribution de projections efférentes. En effet, les fibres efférentes semblent jouer un rôle déterminant dans l'intégration multisensorielle. Une étude récente a démontré que les interactions audio-visuelles

étaient fortement compromises au niveau du collicule supérieur du chat lorsque les aires corticales auditives étaient neutralisées (Jiang et Stein, 2003). Par conséquent, tout modèle d'intégration audio-visuelle de la parole devra tenir compte des fonctions de bas niveau et de haut niveau qui sous-tendent l'intégration de la vision et de l'audition.

L'implication fonctionnelle des structures sous-corticales dans le traitement de l'information multisensorielle de la parole suggère la présence d'un processus générique de bas niveau dans l'intégration multisensorielle verbale et non verbale. Foxe et Schroeder (2005) ont suggéré qu'une des fonctions possibles d'un processus de traitement audio-visuel de bas niveau est une conséquence de la nécessité de la constance de l'objet. Ces auteurs affirment qu'il pourrait être trop laborieux pour le système d'attendre la convergence de l'information multisensorielle à des niveaux supérieurs de l'analyse. Dans cette perspective, la transmission rapide de l'information audio-visuelle à un bas niveau hiérarchique semble plus parcimonieuse dans l'optique de maintenir une association entre les entrées analogues. Selon un tel système, l'intégration multisensorielle verbale et non verbale partagerait nécessairement certains mécanismes de bas niveau. Des études utilisant les mêmes stimuli que dans l'étude III (Champoux et coll., 2006) de cette thèse ont récemment démontré que les processus d'intégration multisensorielle (à la fois verbale et non verbale) sont fonctionnels et comparables

au processus multisensoriel retrouvé chez l'adulte normal dès un très jeune âge (Tremblay, Champoux et coll., 2007a; Tremblay, Champoux et coll., 2007b). Ces résultats sont en accord avec *i*) l'hypothèse d'un système multisensoriel générique de l'information verbale et non verbale et *ii*) l'hypothèse d'un système d'intégration multisensoriel vital et parcimonieux pouvant être retrouvé à un bas niveau hiérarchique de traitement de l'information. Même s'il existe de plus en plus d'évidences pour un tel processus générique à un degré sous-cortical, la nature de ces interactions demeure méconnue. Des études en imagerie cérébrale et en électrophysiologie pourraient aider à établir les connectivités relatives aux différents processus d'intégration multisensorielle.

Comme les informations auditives et visuelles sont présentes simultanément dans la plupart des situations d'écoute de la vie courante, les connaissances sur les substrats neuronaux résultants des interactions multisensorielles sont des éléments primordiaux dans la réadaptation des personnes atteintes de troubles auditifs. Par exemple, il a récemment été suggéré que les processus de fusion et de ségrégation audio-visuelle étaient non seulement différents chez les porteurs de l'implant cochléaire comparativement aux sujets contrôles, mais que l'interaction entre la vision et l'audition était largement dépendante de la réorganisation corticale survenue lors de la période de surdité (Tremblay, Champoux et coll., soumis; Champoux et coll., 2009b;

Champoux et coll., 2005). Une réadaptation adaptée et correctement orientée chez ces individus devient donc largement dépendante de notre compréhension du système de traitement de l'information multisensorielle. Des études supplémentaires sont nécessaires afin de pouvoir développer des outils permettant d'optimaliser l'intégration des entrées auditives et visuelles chez les porteurs de l'implant cochléaire. Entre autres, des données expérimentales chez d'autres personnes atteintes de lésions circonscrites permettront d'acquérir de nouveaux renseignements sur ce processus primordial.

4. Avancement des connaissances

Les résultats de l'étude I, II et III permettent de lever le voile sur l'implication fonctionnelle des structures auditives situées dans la partie supérieure de tronc cérébral, et plus particulièrement celle du collicule inférieur, dans les processus auditifs et d'intégration multisensorielle. Ces implications fonctionnelles sont décrites au Tableau 3.

À l'exception des processus d'interaction binaurale basée sur la phase des signaux sonores, une lésion unilatérale circonscrite au niveau du collicule inférieur semble conduire à un déficit dans l'ensemble des processus évalués.

Tableau 3 : Patron général de réponse aux différentes évaluations auditives en fonction du lieu de lésions unilatérales au niveau des structures du système auditif

Processus auditif	Tronc cérébral (partie inférieure)	Tronc cérébral (partie supérieure)	Cortex auditif	Transfert interhémisphérique
Reconnaissance de la parole dans le bruit	Déficit ipsilateral	Déficit controlatéral*	Déficit controlatéral	Pas de déficit
Analyse de la fréquence et de la durée des sons	Déficit ipsilateral	Déficit controlatéral*	Déficit bilatéral	Déficit bilatéral
Interaction binaurale (latéralisation)	Déficit binaural	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit
Interaction binaurale (localisation)	Déficit général sur le plan horizontal	Déficit dans le champ auditif controlatéral sur le plan horizontal*	Déficit général sur le plan horizontal et vertical	Déficit dans le champ auditif médian
Écoute dichotique (intégration binaurale)	Déficit ipsilateral	Déficit controlatéral*	Déficit bilatéral ou controlatéral	Déficit ipsilateral
Écoute dichotique (séparation binaurale)	Déficit ipsilateral	Déficit controlatéral*	Déficit bilatéral ou controlatéral	Déficit ipsilateral
Intégration multisensorielle	Pas de déficit	Déficit dans le champ visuel controlatéral*	Peu ou pas de déficit	Peu ou pas de déficit

* Documenté par les résultats des études I, II et II.

Ces résultats ne permettent toutefois pas de conclure que le collicule inférieur a une fonction de traitement dans l'ensemble des processus auditifs entretenus dans cette thèse.

Plusieurs auteurs ont précédemment illustré le collicule inférieur comme ayant une fonction de « gare de triage » de l'information auditive dans les voies ascendantes et celle d'un « filtre » de l'information dans les voies efférentes du système auditif (voir Winer et Schreiner, 2005). À de nombreuses reprises, la capacité à identifier la présence de multiples sources sonores a été reliée aux propriétés temporelles des cellules du collicule inférieur chez l'animal (Sinex et coll., 2002; 2005; 2008) tout comme chez l'humain (Budd et coll., 2003). Cette structure pourrait donc avoir une fonction directe dans la ségrégation et/ou la fusion des informations sonores. Un rôle central dans l'analyse de la scène auditive expliquerait pourquoi une lésion unilatérale de cette structure semble engendrer un déficit dans l'ensemble des tâches effectuées. Des études supplémentaires faites chez l'humain atteint de lésions circonscrites à un niveau inférieur (c.-à-d. lemnisque latéral, noyau de l'olive supérieur) et supérieur (corps genouillé médian) sont nécessaires afin de confirmer la *fonction* du collicule inférieur dans les divers processus auditifs et multisensoriels.

Chapitre IV : Conclusion

Les études décrites dans cette thèse permettent de confirmer l'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans les processus auditifs auparavant explorés chez des patients atteints de lésions diffuses. Pour la première fois, ces études permettent aussi de confirmer l'implication fonctionnelle du collicule inférieur dans de nombreux autres processus auditifs auparavant inexplorés.

En effet, tout comme il avait été suggéré précédemment, ces études permettent de confirmer que le collicule inférieur n'a pas d'implication fonctionnelle dans les processus liés à la détection et la reconnaissance de signaux auditifs dans le silence et dans les processus liés à l'interaction binaurale, basée sur la phase des signaux sonores.

Pour la toute première fois, ces études suggèrent aussi que le collicule inférieur est impliqué dans la reconnaissance de mots dans le bruit, la discrimination de la fréquence, la reconnaissance de la durée, la localisation auditive, l'intégration binaurale, la séparation binaurale et l'intégration audio-visuelle de la parole.

Bien que ces études permettent de spécifier le *rôle fonctionnel* du collicule inférieur dans les divers processus auditifs ou audio-visuels les plus reconnus par le milieu audiologique clinique, elles ne permettent pas de se prononcer sur la *fonction* de cette structure auditive dans le traitement de ces tâches. Des études

supplémentaires sont requises afin de spécifier la fonction et la fonctionnalité de cette structure auditive chez l'humain

Bibliographie

Alho K. Cerebral generators of mismatch negativity (MMN) and its magnetic counterpart (MMNm) elicited by sound changes. *Ear Hear* 1995; **16**: 38–51.

Bellis TJ. *Assessment and management of central auditory processing disorders in the educational setting: From science to Practice*. New-York: Singular; 2003.

Bilecen D, Radu EW, Schulte AC, Hennig J, Scheffler K, Seifritz, E. Cortical reorganization after acute unilateral hearing loss traced by fMRI. *Neurology* 2000; **54**: 765-767.

Bognar L, Fischer C, Turjman F, Michel F, Villanyi E, Mottolese C, Guyotat J, Lapras C. Tectal plate gliomas. Part I: Microsurgery of the tectal plate gliomas. *Acta Neurochir (Wien)* 1994; **126**: 76-83.

Bregman AS. *Auditory scene analysis: the perceptual organization of sound*. Cambridge: MIT Press; 1990.

Budd TW, Hall DA, Goncalves MS, Akeroyd MA, Foster JR, Palmer AR, Head K, Summerfield AQ. Binaural specialisation in human auditory cortex: an fMRI investigation of interaural correlation sensitivity. *Neuroimage*, 2003; **20**: 1783-1794.

Burrows DL, Barry SJ. Electrophysiological evidence for the critical band in humans: middle-latency responses. *J Acoust Soc Am*, 1990; **88**: 180-184.

Calvert GA, Hansen PC, Iversen SD, Brammer MJ. Detection of audio-visual integration sites in humans by application of electrophysiological criteria to the BOLD effect. *Neuroimage* 2001; **14**: 427-438.

Cariani PA, Delgutte B. Neural correlates of the pitch of complex tones. II. Pitch shift, pitch ambiguity, phase invariance, pitch circularity, rate pitch, and the dominance region for pitch. *J Neurophysiol* 1996; **76**: 1717-1734.

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

Champoux F, Houde MS, Gagné JP, Kelly J (2009a). Uniform degradation of auditory acuity in subjects with normal hearing leads to unequal precedence effects. *Ear and Hear* 2009a. *Sous presse*.

Champoux F, Lepore F, Gagné JP, Théoret H (2009b). Visual stimuli can impair auditory processing in cochlear implant users. *Neuropsychologia* 2009b; **47** : 17-22.

Champoux F, Bacon BA, Lepore F, Guillemot JP. Effects of early binocular enucleation on auditory and somatosensory coding in the superior colliculus of the rat. *Brain Res* 2008; **1191**: 84-95.

Champoux F, Paiement P, Mercier C, Lepore F, Lassonde M, Gagné JP. Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus. *Eur J Neurosci* 2007a; **25**: 291-297.

Champoux F, Paiement P, Mercier C, Lepore F, Gagné JP, Lassonde M (2007b). Auditory scene analysis following unilateral inferior colliculus infarct. *NeuroReport* 2007b; **18**: 1793-1796.

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

Champoux F, Paiement P, Gagné JP, Lepore F (2005). La mesure de la plasticité cérébrale par la neuroimagerie fonctionnelle chez les personnes atteintes de surdité profonde. *Fréquences : Revue de l'Ordre des Orthophonistes et Audiologistes du Québec* 2005; **17** : 30-34.

Cerrato P, Lentini A, Baima C, Grasso M, Azzaro C, Bosco G, Destefanis E, Benna P, Bergui M, Bergamasco B. Hypogneusia and hearing loss in a patient with an inferior colliculus infarction. *Neurology* 2005; **65**: 1840-1841.

Cone-Wesson B, Wunderlich J. Auditory evoked potentials from the cortex: audiology applications. *Curr Opin Otolaryngol Head Neck Surg* 2003; **11**: 372-377.

Davis SL, Aminoff MJ, Berg BO. Brain-stem auditory evoked potentials in children with brain-stem or cerebellar dysfunction. *Arch Neurol* 1985; **42**: 156-160.

Deouell LY, Bentin S. Variable cerebral responses to equally distinct deviance in four auditory dimensions: a mismatch negativity study.

Psychophysiology 1998; **35**: 745-754.

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

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

Fischer C, Bognar L, Turjman F, Lapras C. Auditory evoked potentials in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus and medial geniculate body. *Electroencephalogr. Clin Neurophysiol* 1995; **96**: 261-267.

Fletcher H. Auditory pattern. *Reviews of Modern Physics* 1940; **12**: 47-65.

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

Furst M, Aharonson V, Levine RA, Fullerton BC, Tadmor R, Pratt H, Polyakov A, Korczyn AD. Sound lateralization and interaural discrimination. Effects of brainstem infarcts and multiple sclerosis lesions. *Hear Res* 2000; **143**: 29-42.

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

Giard MH, Perrin F, Pernier J, Bouchet P. Brain generators implicated in the processing of auditory stimulus deviance: a topographic event-related potential study. *Psychophys* 1990; **27**: 627-640.

Groh JM, Trause AS, Underhill AM, Clark KR, Inati S. Eye position influences auditory responses in primate inferior colliculus. *Neuron* 2001; **29**: 509-518.

Halgren E, Marinkovic K, Chauvel P. Generators of the late cognitive potentials in auditory and visual oddball tasks. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1998; **106**: 156-164.

Harris RW, Brey RH, Miller RW, Channell RW. Influence of masker bandwidth on binaural masking level differences. *Audiology* 1992; **31**: 196-204.

Hashimoto I. Neural generators of early auditory evoked potential components in man. In: K. Kuaze, W.H. Zangemeister and A. Arlt (Eds.), *Clinical Problems of Brainstem Disorders*. Georg Thieme, Stuttgart 1986, pp. 111-120.

Hashimoto I, Ishiyama Y, Yoshimoto T, Nemoto S (1981). Brain-stem auditory-evoked potentials recorded directly from human brain-stem and thalamus. *Brain* 1981; **104**: 841-859.

Heffner H, Masterton B. Contribution of auditory cortex to sound localization in the monkey (*Macaca mulatta*). *J Neurophysiol* 1975; **38**: 1340-1358.

Helfert RH, Aschoff A. Superior olivary complex and nuclei of the lateral lemniscus. In: Ehret G, Romand R (Eds). The central auditory system. New-York: Oxford University press, 1997.

Hirsh IJ. The influence of interaural phase on interaural summation and inhibition. *J Acous Soc Am* 1948; **20**: 536-544.

Hoistad DL, Hain TC. Central hearing loss with a bilateral inferior colliculus lesion. *Audiol Neurotol* 2003; **8**: 111-113.

Huffman RF, Henson OWJ. The descending auditory pathway and acoustic motor systems : Connection with inferior colliculus. *Brain Research Review* 1990; **15**: 295-323.

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

Jäncke L, Wustenberg T, Schulze K, Heinze HJ. Asymmetric hemodynamic responses of the human auditory cortex to monaural and binaural stimulation. *Hear Res* 2002; **170**: 166-178.

Jenkins WM, Masterton RB. Sound localization: effects of unilateral lesions in central auditory system. *J Neurophysiol* 1982; **47**: 987-1016.

Jerger J, Jerger S. Clinical validity of central auditory tests. *Scand Audiol* 1975; **4**: 147-163.

Jerger J, Jerger S. Auditory findings in brain stem disorders. *Arch Otolaryngol* 1974; **99**: 342-350.

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

Joassin F, Maurage P, Bruyer R, Crommelinck M, Campanella S. When audition alters vision: an event-related potential study of the cross-modal interactions between faces and voices. *Neurosci Lett* 2004; **369**: 132-137.

Johkura K, Matsumoto S, Hasegawa O, Kuroiwa Y. Defective auditory recognition after small hemorrhage in the inferior colliculi. *J Neurol Sci* 1988; **161**: 91-96.

Katz J. The SSW test: an interim report. *J Speech Hear Disord* 1968; **33**: 132-146.

Kelly JB and Caspary M. Pharmacology of the inferior colliculus. In: Winer JA, Schreiner CE (eds). *The inferior colliculus*. New-York: Springer; 2005. pp. 248-281.

Kelly JB, Li L, van Adel B. Sound localization after kainic acid lesions of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus in the albino rat. *Behav Neurosci* 1996; **110**: 1445-1455.

Kelly JB, Kavanagh GL. Sound localization after unilateral lesions of inferior colliculus in the ferret (*Mustela putorius*). *J Neurophysiol* 1994; **71**: 1078-1087.

Kropotov JD, Alho K, Naatanen R, Ponomarev VA, Kropotova OV, Anichkov AD, Nechaev VB. Human auditory-cortex mechanisms of preattentive sound discrimination. *Neurosci Lett* 2000; **280**: 87-90.

Langers DRM., Dijk P, Backes WH. Lateralization, connectivity and plasticity in the human central auditory system. *Neuroimage* 2005; **28**: 490-499.

Licklider JCR. The influence of interaural phase relations upon the masking of speech by white noise. *J Acous Soc Am* 1948; **20**: 150-159.

Litovsky RY, Fligor BJ, Tramo MJ. Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hear Res* 2002; **165**: 177-188.

Litovsky RY, Colburn HS, Yost WA, Guzman SJ. The precedence effect. *J Acoust Soc Am* 1999; **106**: 1633-1654.

Litovsky RY, Yin TC. Physiological studies of the precedence effect in the inferior colliculus of the cat. II. Neural mechanisms. *J Neurophysiol* 1998; **80**: 1302-1316.

Lynn GE, Gilroy J, Taylor PC, Leiser RP. Binaural masking-level differences in neurological disorders. *Arch Otolaryngol* 1981; **107**: 357-362.

MacDonald J, McGurk H. Visual influences on speech perception processes. *Percept Psychophys* 1978; **24**: 253-257.

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

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

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

Müller D, Widmann A, Schröger E. Auditory streaming affects the processing of successive deviant and standard sounds. *Psychophys* 2005; **42**: 668–676.

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

Mascetti GG, Strozzi L. Visual cells in the inferior colliculus of the cat. *Brain Res* 1988; **442**: 387-390.

Musiek FE, Chermak GD. *Handbook of (central) auditory processing disorders*. Volume 1 & 2. San Diego, CA: Plural, 2007.

Musiek FE, Charette L, Morse D, Baran JA. Central deafness associated with a midbrain lesion. *J Am Acad Audiol* 2004; **15**: 133-151.

Musiek FE, Baran J, Pinheiro M. *Neuroaudiology: Case Studies*. San Diego: Singular; 1994a.

Musiek FE. Frequency (pitch) and duration pattern tests. *J Am Acad Audiol* 1994b; **5** : 265-268.

Musiek FE, Pinheiro ML. Frequency patterns in cochlear, brainstem, and cerebral lesions. *Audiology*. 1987; **26**: 79-88.

Näätänen R, Tervaniemi M, Sussman E, Paavilainen P, Winkler I. "Primitive intelligence" in the auditory cortex. *Trends Neurosci* 2001; **24**: 283-288.

Näätänen R. Mismatch negativity (MMN): perspectives for application. *Int J Psychophysiol* 2000; **37**, 3-10.

Näätänen R, Paavilainen P, Tiitinen H, Jiang D, Alho K. Attention and mismatch negativity. *Psychophysiol* 1993; **30**, 436-450.

Normandin N. *Centre d'audiologie du Québec*. Canada; 1990.

Oertel D, Wickesberg RE. Ascending pathways through ventral nuclei of the lateral lemniscus and their possible role in pattern recognition in natural sounds. In: Oertel D, Fay RR, Popper AN. (eds), *Integrative Functions in the Mammalian Auditory Pathways*. New-York: Singer-Verlag. 2002. pp. 207-237.

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

Pageau C, Champoux F, Martin A, Bacon BA, Lepore F, Guillemot JP. Visual privation modifies auditory directional tuning in the inferior colliculus. *NeuroReport* 2008; **19**: 1797-1801.

Paiement P, Champoux F, Bacon, BA, Lassonde M, Mensour B, Leroux JM, Lepore F. Functional reorganization of the auditory pathways (or lack thereof) in callosal agenesis is predicted by monaural localization performance. *Soumis*.

Paiement P, Champoux F, Bacon BA, Mercier C, Gagné JP, Lassonde M, Lepore F. Auditory pathways fail to re-establish normal cortical activation patterns in response to binaural stimulation following a unilateral lesion of the inferior colliculus. *Neurocase* 2009; **19**: 1-8.

Paiement P, Champoux F, Bacon BA, Lassonde M, Gagné JP, Mensour B, Leroux JM, Lepore F. Functional reorganization of the human auditory pathways following hemispherectomy: an fMRI demonstration. *Neuropsychologia* 2008; **46**: 2936-2942.

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

Pan CL, Kuo MF, Hsieh ST. Auditory agnosia caused by a tectal germinoma. *Neurology* 2004; **63**: 2387-2389.

Pinheiro ML, Musiek FE. Sequencing and temporal ordering in the auditory system. In: Pinheiro, M.L. & Musiek, F.E. (eds) *Assessment of central auditory dysfunction: Foundations and clinical correlates*. Baltimore: Williams & Williams; 1995. pp. 219-238.

Pinheiro ML, Ptacek PH. Reversals in the perception of noise and tone patterns. *J Acoust Soc Am* 1971; **49**: 1778-1783.

Porter KK, Metzger RR, Groh JM. Visual- and saccade-related signals in the primate inferior colliculus. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2007; **104**: 17855-17860.

Porter KK, Metzger RR, Groh JM. Representation of eye position in primate inferior colliculus. *J Neurophysiol* 2006; **95**: 1826-1842.

Rahne T, Bockmann M, von Specht H, Sussman ES. Visual cues can modulate integration and segregation of objects in auditory scene analysis. *Brain Res* 2007; **1144**:127-35.

Ritter W, De Sanctis P, Molholm S, Javitt DC, Foxe JJ. Preattentively grouped tones do not elicit MMN with respect to each other. *Psychophys* 2006; **43**: 423–430.

Roberts BL, Meredith GE. The efferent innervation of the ear: variations on an enigma. In: Webster DB, Fay RR, Poppen AN (Eds). The evolutionary Biology of Hearing. New-York: Springer-Verlag, 1992.

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

Sahley TL, Musiek FE, Nodar RH. Efferent auditory system structure and function. San Diego: Singular, 1997.

Scheffler K, Bilecen D, Schmid N, Tschopp K, Seelig J. Auditory cortical responses in hearing subjects and unilateral deaf patients as detected by functional magnetic resonance imaging. *Cereb Cortex* 1998; **8**: 156-163.

Schow RL, Seikel JA, Chermak GD, Berent, M. Central auditory processes and test measures: ASHA 1996 revised. *Am J Audiol* 2000; **9**: 1-6.

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

Sinex DG. Responses of cochlear nucleus neurons to harmonic and mistuned complex tones. *Hearing Research*, 2008; **238**: 39-48.

Sinex DG, Li H, Velenovsky DS. Prevalence of stereotypical responses to mistuned complex tones in the inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 2005; **94**: 3523-3537.

Sinex DG, Sabes JH, Li H. Responses of inferior colliculus neurons to harmonic and mistuned complex tones. *Hearing Research*, 2002; **168**: 150-162.

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

Sörös P, Dziewas R, Manemann E, Teismann IK, Lutkenhoner B. No indication of brain reorganization after unilateral ischemic lesions of the auditory cortex. *Neurology* 2006; **67**: 1059-1061.

Sussman E, Steinschneider M. Neurophysiological evidence for context-dependent encoding of sensory input in human auditory cortex. *Brain Res* 2006; **1075**: 165–174.

Suzuki M, Kitano H, Kitanishi T, Itou R, Shiino A, Nishida Y, Yazawa Y, Ogawa F, Kitajima K. Cortical and subcortical activation with monaural monosyllabic stimulation by functional MRI. *Hear Res* 2002; **163**: 37-45.

Syka J. & Aitkin LM. *Auditory pathways: structure and function*. Plenum, New York, 1988

Tschopp K, Schillinger C, Schmid N, Rausch M, Bilecen D, Scheffler K. Detection of central auditory compensation in unilateral deafness with functional magnetic resonance tomography. *Laryngorhinootologie* 2000; **79**: 753-7.

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

Tremblay C, Champoux F, Bacon BA, Théoret H. Evidence for a generic process underlying multisensory integration. *Open Behav Sci J* 2007a; **1**: 1-4.

Tremblay C, Champoux F, Voss P, Lepore F, Théoret H. Speech and non-speech audio-visual illusions: A developmental study. *PLoS ONE* 2007b; **2**: e742.

Tucker DM. Spatial sampling of head electrical fields: the geodesic sensor net. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1993; **87**: 154-163.

Vasama JP, Makela JP, Pyykko I, Hari R. Abrupt unilateral deafness modifies function of human auditory pathways. *Neuroreport* 1995; **6**: 961-964.

Villemagne, Champoux F, Voss P, Lassonde M, Guillemot JP, Lessard N, Lepore F. Enhancement of sound motion detection in acallosal individuals. *NeuroReport* 2007, **18**: 2009-2012.

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

Whitfield IC. Auditory cortical lesions and the precedence effect in a four-choice situation. *J Physiol* 1979; **289**: 81.

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

Zerlin S. Electrophysiological evidence for the critical band in humans. *J Acoust Soc Am* 1986; **79**: 1612-1616.

Annexe

Annexe A - Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX

Tableau 4 : Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX

Stim	I	III	V	I-V
OG	1.58	3.70	5.92*	4.34*
OD	1.60	3.66	5.30	3.70
DI	0.02	0.04	0.68*	0.64*

*Les latences des ondes I à V et la différence de latence entre l'onde I et V sont exprimées en millisecondes ; DI: différence interaurale; Stim: oreille stimulée; OG: oreille gauche; OD: oreille droite; * : significatif à deux écarts-types.*

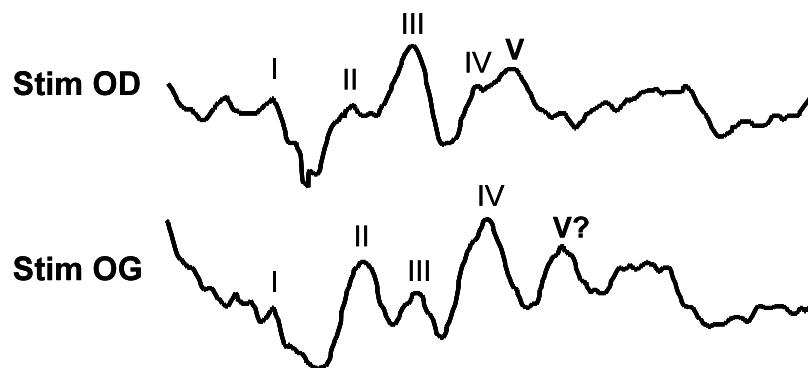


Figure 1 : Potentiels évoqués auditifs du tronc cérébral obtenus chez FX. Les réponses ont été recueillies à l'aide du système Nicolet Compass (ABR system, Natus medical, Inc, San Carlos, CA) et en utilisant une procédure standard (stimulus: clic de 1msec; intensité: 80 dBHL; présentation: monaurale; vitesse de présentation: 11.1 Hz; nombre de stimulations : 2000.

Annexe B - Potentiels évoqués auditifs de longues latences obtenus chez FX

Tableau 5 : Potentiels évoqués auditifs de longues latences obtenus chez FX

Stim	Site	<u>Latences (msec)</u>		<u>Amplitude (µV)</u>
		N1	P2	N1P2
OG	HG	176	240	3.59
	HD	200**	256	1.75
OD	HG	164	228	5.04
	HD	196*	240	2.79

Stim: oreille stimulée; OG: oreille gauche; OD: oreille droite; HG: hémisphère gauche; HD: hémisphère droit; * : significatif à un écart-type; ** significatif à deux écarts-types.

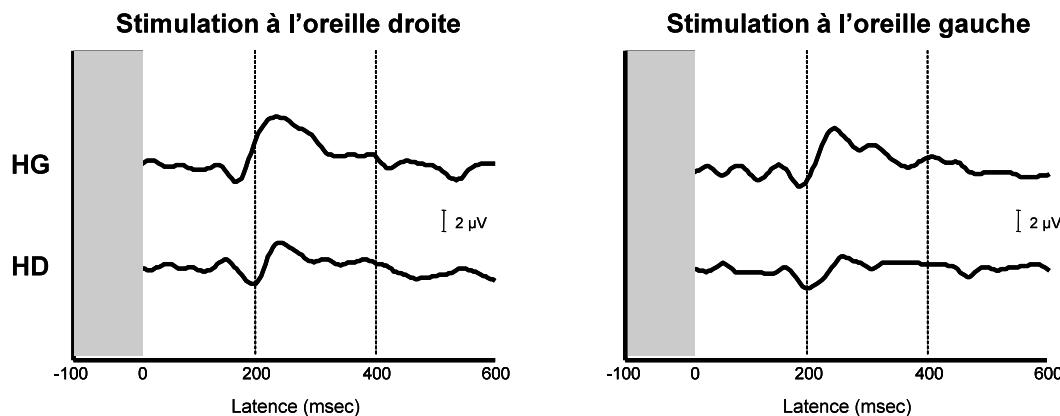


Figure 1 : Potentiels évoqués auditifs de longues latences obtenus chez FX. Les réponses ont été recueillies en utilisant la même procédure que celle décrite dans l'article II (Champoux et coll., 2007b) et ce, à l'aide d'un son pur de 560 Hz. Ces réponses sont représentatives de l'ensemble des réponses retrouvées à l'hémisphère gauche (HG) et à l'hémisphère droit (HD) suite à une stimulation auditive à l'oreille droite et à l'oreille gauche.

Annexe C - Article Paiement, Champoux et coll., (2009)

Paiement P, Champoux F, Bacon BA, Mercier C, Lepore F, Gagné JP, Lassonde M (2009). Auditory pathways fail to re-establish normal cortical activation patterns in response to binaural stimulation following a unilateral lesion of the inferior colliculus. *Neurocase*, 19: 1-8.

Auditory pathways fail to re-establish normal cortical activation patterns in response to binaural stimulation following a unilateral lesion of the inferior colliculus

Paiement P, Champoux F¹, Bacon BA², Mercier C³, Gagné JP¹, Lassonde M and Lepore F

Department of Psychology, University of Montreal, Montreal,

¹School of Audiology and Speech Language Pathology, University of Montreal, Montreal,

²Department of Psychology, Bishop's University, Sherbrooke

³Department of Neurosurgery, Sainte-Justine Hospital, Montreal, Quebec, Canada.

Correspondence should be addressed to:

Franco Lepore

Department of Psychology,

University of Montreal

C.P. 6128, Succ. Centre-Ville

Montreal, Qc H2V 2S9, Canada

Tel: (514) 343-2341 Fax: (514) 343-5787

e-mail: franco.lepore@umontreal.ca

ABSTRACT

The aim of this study was to investigate cortical activation in response to binaural stimulus presentations in an individual (FX) with a circumscribed traumatic hemorrhagic lesion of the right inferior colliculus. FX and control subjects were exposed to complex sounds while undergoing a functional magnetic resonance imaging assessment. Whereas normally-hearing individuals show well-balanced bilateral activation patterns in response to binaural auditory stimulation, the same stimuli produced stronger activation in the left hemisphere in FX. Combined with previous data, these findings reinforce the notion that the inferior colliculus is an essential auditory relay and that its loss cannot be significantly compensated.

Keywords: Functional MRI; auditory pathways; inferior colliculus; lesion; brain reorganization.

INTRODUCTION

A number of functional magnetic resonance imaging (fMRI) studies show that in neurologically intact adults, binaural auditory stimulation induces balanced cortical activity in both hemispheres, while monaural stimulation induces very strong contralateral and somewhat weaker ipsilateral activity (e.g., Scheffler *et al.*, 1998; Jäncke *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Langers *et al.*, 2005). The patterns of auditory cortical activation observed in healthy children also show an absence of hemispheric dominance in response to various binaural auditory stimulations, from pure-tones (Ulualp *et al.*, 2000) to more complex auditory stimuli (Booth *et al.*, 1999; Ulualp *et al.*, 1998).

Following a permanent peripheral lesion, such as a unilateral sensorineurial hearing loss, neuroimaging studies revealed alterations of this typical pattern of cortical activation. Indeed, numerous investigations have shown that monaural stimulation of the intact ear in unilaterally hearing-impaired individuals produced balanced cortical activity (e.g., Scheffler *et al.*, 1998; Bilecen *et al.*, 2000; Tschopp *et al.*, 2000; Ponton *et al.*, 2001; Suzuki *et al.*, 2002; Langers *et al.*, 2005), a pattern of activation identical to the one observed in normally-hearing participants in response to binaural stimulation. These findings reveal a reorganization of the spared auditory pathways in individuals with profound unilateral peripheral damage (Vasama *et al.*, 1995).

It is well-known that acoustical input from both ears transits in numerous subcortical nuclei, including the superior olivary complex, the inferior colliculus and the medial geniculate nucleus, before reaching auditory cortices, and that the normal functioning of auditory processes depend on the integrity these structures. However, little is known about putative reorganization following damage to these various subcortical auditory relays. Indeed, to our knowledge, no fMRI study has yet investigated the consequences of a circumscribed unilateral lesion at any of these subcortical levels on cortical activity.

The present study reports the extremely rare case of a patient who sustained a lesion restricted to the right inferior colliculus (IC). The function of this specific auditory structure is particularly crucial, as it is a mandatory relay of the auditory pathways (Beyerl, 1978; Brunso-Bechtold *et al.*, 1981; Coleman and Clerici, 1987; Druga *et al.*, 1997; Winer and Schreiner, 2005). Using fMRI, we aimed at exploring cortical activity in response to binaural stimulus presentations in this participant so as to assess the putative reorganization of the auditory pathways. Considering that the IC receives major contralateral excitatory ascending input and provides major excitatory input to the ipsilateral auditory cortex (for a review, see Winer and Schreiner, 2005), cortical activity in response to binaural stimulus presentation should be reduced over the right hemisphere in individuals with a right IC lesion. Therefore, balanced cortical activity between the right and the left hemispheres similar to that seen following peripheral damage

would provide preliminary evidence of some form of cortical reorganization. On the other hand, cortical activity lateralized towards the hemisphere contralateral to the lesioned IC (i.e, the left hemisphere) would point to lack of reorganization of the auditory pathways following unilateral subcortical damage.

MATERIALS AND METHODS

Participants

The subject involved in the present study, FX, is a 12-year-old francophone right-handed boy who suffered a traumatic hemorrhagic lesion when he was nine years of age. The particular aspect of this case was that the lesion was circumscribed to the right IC (see Figure 1). FX's neurological status, audiometric profile and behavioural performance has been described in length elsewhere (see Champoux *et al.*, 2006; Champoux *et al.*, 2007a; Champoux *et al.*, 2007b). In short, FX does not show any problems in recognizing acoustical stimuli (e.g., speech, music, or environmental) nor did he report any everyday life difficulty. The neurological examination was within normal limits and he did not complete any training rehabilitation program. The integrity of peripheral pathways, as measured with the use of distortion product otoacoustic emissions, acoustic immitance (i.e. acoustic reflexes and tympanometry), pure-tone detection thresholds, speech recognition in silence, as well as speech discrimination in silence were all within normal limits bilaterally. Brainstem auditory evoked potentials, widely used in current clinical practice for the functional evaluation of brainstem lesions (Starr and

Hamilton, 1976; Walser *et al.*, 1982; Davis *et al.*, 1985; Chiappa, 1990; Fisher and Bertrand, 1993) including the IC (see Fischer *et al.*, 1995; Johkura *et al.*, 1998; Litovsky *et al.*, 2002) were consistent with a unilateral lesion at the level of the right IC; auditory evoked potentials were evoked bilaterally with an irregularity restricted to wave V following left-ear stimulation. Indeed, although wave I to IV were easily and repeatedly identified, we were unable to distinguish an unambiguous wave V following left-ear stimulation. A right-ear advantage as well as a left-ear suppression has been revealed in binaural auditory processing tasks, namely binaural integration (assessed with the Staggered Spondaic Word test: Katz, 1968) and binaural separation (assessed with the Synthetic-Sentence Identification in Contralateral Competing Message test: Jerger and Jerger, 1974, 1975). The overall results are consistent with previous electrophysiological and behavioral investigations in individuals with hemorrhagic lesion at the level of the IC (Fischer *et al.*, 1995; Johkura *et al.*, 1998; Litovsky *et al.*, 2002). The subject volunteered to participate in the research project and the parents gave written informed consent indicating that they agreed that their son take part in the study. The Research Ethics Board of the University of Montreal approved the experiment.

Experimental procedure

The experimental procedure consisted in the presentation of auditory stimuli in an fMRI scanner, using a block-design paradigm (i.e., sparse sampling – please see the fMRI and MRI acquisitions section for more details). The block-design

involved three acquisition blocks composed of 24 OFF-stimulation periods of 10 seconds (i.e., the baseline) alternated with 24 ON-stimulation periods of 20 seconds (i.e., the activation). During the OFF-stimulation periods, no auditory stimuli were delivered other than the constant attenuated scanner noise. Auditory stimuli were the same in the three different consecutive blocks of trials. They were delivered in a pseudo-random order during the ON-stimulation periods, binaurally or monaurally to each ear, on eight occasions per block. Each ON-stimulation period consisted of ten auditory stimuli of 1.5 seconds in duration presented with short absences of stimuli lasting 0.5 seconds. Within the ON-stimulation periods, the alternating presentation of monaural and binaural auditory stimuli was designed to minimize habituation as well as to increase the Blood Oxygenation Level Dependent (BOLD) response, an indirect indicator of neural activity. Given that the study specifically aimed at investigating the proportion of cortical activation in each hemisphere in response to binaural stimulation, no further examinations were conducted in response to monaural stimulus presentations.

Auditory stimuli consisted of complex sounds, such as human vocal (50%) sounds (e.g., whistling, crying) and human and environmental (50%) sounds (e.g., snaps, footsteps, cars, hammer knocks) designed to activate the auditory cortices as much as possible. Auditory stimuli were digitized (32 bits, 44 100-Hz) and normalized in amplitude and in energy with CoolEdit Pro (Syntrillium Software Corp., AZ, USA). They were also equalized (RMS) with Mitsyn (WLH, MA, USA).

The auditory stimuli were delivered with MCF software (DigiVox, Montreal, Canada; Sound blaster 5.1 PCI card, 32 bits 48 kHz, Creative, USA) at a mean level of 85 dB SPL via a MR-compatible pneumatic system (see Belin *et al.*, 2000; 2002) and foam insert earplugs (Etymotic Research, IL, USA).

The background scanner noise, whose normal level was approximately 100 dB SPL, was attenuated by about 40 dB SPL by using a combination of insert earphones and noise protection earmuffs. The participants, placed in a supine position in the MRI system, were instructed to keep their eyes closed and to simply listen to the auditory stimuli presented through the insert earphones system during the fMRI acquisitions.

fMRI and MRI acquisitions

The functional and anatomical brain imaging acquisitions were performed with a 1.5-T MRI system (Magnetom Vision, Siemens Electric, Erlangen, Germany) using a standard head coil for radio-frequency transmission and signal reception. First, with respect to the functional images, 28 slices covering the whole brain in an inclined axial plane aligned with the bi-commissural axis, were acquired using a T2*-weighted gradient-echo planar imaging (EPI) sequence. The parameters specified for the EPI sequences were: Repetition time (TR) = 10 s, Echo time (TE) = 50 ms, Flip angle = 90°, Field of view (FOV) = 215 mm, Matrix size = 64 X 64, Voxels size = 3.36 X 3.36 X 5 mm, slice thickness = 5 mm. Brain volumes were

acquired with a long inter-acquisition interval in order to avoid that the hemodynamic changes induced by the auditory stimuli be contaminated by scanner noise (Hall *et al.*, 1999). A total of 216 volumes of images were acquired (72 for each blocks of trials) for a total duration of 36 minutes (12 minutes for each blocks of trials). In addition, high-resolution 3D anatomical images were acquired during the same scanning session, using a T1-weighted gradient echo pulse sequence with the parameters set at: TR = 9.7 ms, TE = 4 ms, Flip angle = 12°, FOV = 250 mm, Matrix size = 268 X 268, 128 sagittal slices, each with a thickness of 1.5 mm. The high-resolution 3D anatomical images were acquired over a period of 8 minutes.

Image analysis

Image analyses were performed using the Statistical Parametric Mapping software (SPM 99, Wellcome Department of Cognitive Neurology, London, UK). First, images were realigned to correct for small head motion artefacts and spatially normalized (3 mm^3) into the MRI stereotaxic space defined by the Montreal Neurological Institute (MNI) to provide a standard common three dimensional brain space reference. Then, the images were smoothed using a 6 mm full-width-at-half-maximum (FWHM) isotropic Gaussian kernel to enhance the signal-to-noise ratio.

Statistical analyses

Statistical analyses were conducted with SPM 99 following the general linear model approach for time-series data (Friston *et al.*, 1995). Statistical parametric maps of the t-statistic were generated to identify voxels that were significantly activated during the ON-stimulation periods relative to the OFF-stimulation periods (baseline). These statistical parametric maps were then analyzed with a height threshold set at a t-value of 5,06 ($P_{corrected} < 0,05$). Significant voxels associated with auditory stimulation were assessed in terms of clusters.

For each hemisphere, the significant voxels associated to binaural stimulus presentations were quantified in terms of percentage of cortical activation. The equation used to analyse the data obtained for each hemisphere could be expressed as follows: *(hemisphere activation) * 100 / (sum of the cortical activation)*. The proportion of cortical activation observed in the right vs. left hemisphere in response to binaural stimulation in FX was compared to normative data (n=15) gathered in our laboratory using the exact same procedure and methods. These normative data were collected from neurologically intact, normally-hearing, francophone adult participants (five left-handed and ten right-handed). Differences of more than two standard deviations from the mean were taken as signs of abnormality in FX.

The fMRI activations in response to binaural stimulation from a typical neurologically intact participant (A), chosen to be representative of the general pattern of activation found in the normative data, and from subject FX (B) are displayed in Figure 2.

RESULTS

Mean cortical activations observed in the right hemisphere vs. the left hemisphere are more specifically shown in Figure 3. Normative data from neurologically intact participants (black bars) show almost perfectly balanced cortical activation between both hemispheres (right hemisphere = 49.03%; left hemisphere = 50.97%). For FX (white bars), binaural stimulus presentations induced activation in both the left and the right temporal cortices. However, a significantly greater number of activated voxels were found in the auditory areas of the left hemisphere (67.99%) than in their counterparts in the right hemisphere (32.01%).

DISCUSSION

In control participants, binaural stimulation produced cortical activity that was almost perfectly balanced between the two hemispheres. This finding is consistent with the results of previous functional MRI studies conducted in healthy adults (e.g., Scheffler *et al.*, 1998; Woldorff *et al.*, 1999; Lipschutz *et al.*, 2002;

Suzuki *et al.*, 2002; Langers *et al.*, 2005) and children (Booth *et al.*, 1999; Ulualp *et al.*, 1998, 2000) and confirm that the experimental procedure used was appropriate.

For FX, the number of activated voxels was significantly greater in the left hemisphere (i.e., on the side contralateral to FX's lesion) than in the right hemisphere in response to binaural stimulus presentations. This general pattern of results differs from that obtained in participants who sustained profound unilateral cochlear damage. In these cases, functional reorganization usually occurs in such a way that stimulation of the intact ear produces strong bilateral activation (e.g., Scheffler *et al.*, 1998; Bilecen *et al.*, 2000; Tschopp *et al.*, 2000; Ponton *et al.*, 2001; Langer *et al.*, 2005). The results of the present study conversely show significant lateralization of activation towards the hemisphere contralateral to the midbrain infarct in response to binaural stimulus presentation. Such a pattern of response is similar to that found in response to monaural right-ear stimulation in normally-hearing participants (see Scheffler *et al.*, 1998; Jäncke *et al.*, 2002; Suzuki *et al.*, 2002; Langers *et al.*, 2005). Therefore, the present results show that the functional reorganization fails to occur following unilateral midbrain damage. This confirms the role of the IC as an essential auditory relay.

Previous reports showed that FX displayed normal bilateral performances in relatively undemanding behavioural auditory tasks, such as pure-tone detection

thresholds and masking level differences. Performance was also normal on speech recognition tests administered in the absence of a competing auditory input and in task that required some degree of processing spectral/frequency information (Champoux *et al.*, 2007a). Based on these results, it can be argued that these normal performances on simpler tasks can be attributed to some form of neural reorganization that may have taken place between the date of the lesion and the time of testing (approximately two years). However, other behavioural and electrophysiological results on subject FX showed deficits in a number of auditory tasks such as recognition of low-redundancy speech presented monaurally, pattern-recognition of tonal sequences, frequency discrimination, binaural separation, binaural integration, as well as sound-source localization in space and multisensory integration (Champoux *et al.*, 2006; Champoux *et al.*, 2007a; Champoux *et al.*, 2007b). These deficits were particularly salient when stimuli were presented to the left ear (i.e., the ear contralateral to the lesion) as compared to the right ear. Combined with the neuroimaging data, these behavioural and electrophysiological findings suggest that the auditory system is largely unable to show compensation or reorganization following a unilateral lesion of the IC.

Recently, lack of reorganization in the auditory system has been demonstrated in individuals with a unilateral ischemic lesion of the auditory cortex (Sörös *et al.*, 2006). The present study is the first to reveal a similar lack of reorganization of the auditory pathways following a subcortical unilateral lesion.

Numerous investigators have reported that the IC is essential for the processing of various complex auditory stimuli (see Winer and Schreiner, 2005 for a review). The fact that brain reorganization or compensation failed to occur, or was limited to simple auditory tasks, following a unilateral restricted lesion of this crucial midbrain structure raises several important questions related to brain plasticity. Among them is the issue of the mechanisms underlying the establishment of auditory compensation, and the putative role of neuromaturation in these mechanisms. With regards to the developmental course of the auditory system, it is commonly assumed that the processing capabilities and pathways organization of a 12-year-old are adult-like (Bellis, 2003). This assumption is supported by previous fMRI results showing that in response to binaural stimulus presentation, the proportions of activated voxel in each hemisphere in children aged between 6 and 10 years old are indeed identical to those found in adults (Booth *et al.*, 1999; Ulualp *et al.*, 1998, 2000). Although FX sustained his lesion at an earlier age (9 years old), brain reorganization was nonetheless limited, which suggests that the critical period in the auditory domain is largely finished at this earlier stage of development. Nonetheless, it remains unclear whether more dramatic plastic changes could have been observed if the lesion occurred earlier in life. Indeed, a recent paper on the effects of early unilateral lesions of the IC in the rat shows a lack of reorganization of neural projections related to binaural processing in the auditory brainstem even when the IC lesion was produced very early in development (Ito *et al.*, 2008). Indeed, plastic changes were only observed in the crossed projections from the

medial superior olivary nucleus to the undamaged IC and no other aberrant projection were found (Ito *et al.*, 2008). Such restricted changes have not been observed following the ablation of the IC in adult rat (Okoyama *et al.*, 1995). These studies suggest that if a critical period was to play a role in auditory pathway reorganization following a unilateral brainstem lesion, it would only be a limited one. The role of neuromaturation in the mechanisms triggering auditory pathways reorganization might need to be investigated more extensively in relation with the extent and the location of brain damage.

A related issue involves a person's awareness, or lack thereof, of having an auditory processing disorder. Sörös *et al.* (2006) suggested that failure to trigger a reorganization of auditory input might occur when the person is not conscious of his or her hearing difficulties. When queried about his hearing disorder, FX was not aware that he was experiencing hearing problems. As proposed by Sörös *et al.* (2006) for their case of a unilateral lesion of the auditory cortex, it is possible that a unilateral ischemic lesion of a subcortical structure fails to trigger a reorganization of the auditory pathways as long as the afflicted person remains unaware of having hearing disorders and as a consequence fails to seek rehabilitation.

In addition to the effect related the very specific location of the lesion in the auditory system, reorganization might be predisposed by the size of the lesion. A widespread lesion might result more in hearing deficiencies and therefore, lead to

more extensive neural change, whereas a more restricted lesion might not trigger such alterations. As such further studies of plasticity in the auditory system may want to look into differential effects of various types of lesions (diffuse vs. circumscribed, partial vs. complete, unilateral vs. bilateral) on functional reorganization. Supplementary psychophysical evaluations coupled with imaging data are needed in order to describe how individual auditory structures contribute to the various auditory functions as well as to ascertain how and when they reorganize following trauma at either low or high hierarchical levels of the auditory system.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was supported by grants from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Canadian Institutes for Health Research (CIHR).

REFERENCES

- Belin P, Zatorre RJ, Lafaille P, Ahad P, Pike B. Voice-selective areas in human auditory cortex. *Nature* 2000; 403: 309-12.
- Belin P, Zatorre RJ, Ahad P. Human temporal-lobe response to vocal sounds. *Brain Research Cognitive Brain Research* 2002;13:17-26.
- Bellis TJ. Assessment and management of central auditory processing disorders in the educational setting: From Science to Practice. New-York: Singular, 2003.
- Beyerl BD. Afferent projections to the central nucleus of the inferior colliculus in the rat. *Brain Research* 1978; 145: 209-23.
- Bilecen D, Radu EW, Schulte AC, Hennig J, Scheffler K, Seifritz, E. Cortical reorganization after acute unilateral hearing loss traced by fMRI. *Neurology* 2000; 54: 765-7.
- Booth JR, Macwhinney B, Thulborn KR, Sacco K, Voyvodic J, Feldman HM. Functional organization of activation patterns in children: whole brain fMRI imaging during three different cognitive tasks. *Progress in Neuropsychopharmacology and Biological Psychiatry* 1999; 23: 669-82.

Brunso-Bechtold JK, Thompson GC, Masterson RB. HRP study of the organization of auditory afferents ascending to the central nucleus of the inferior colliculus in cat. *Journal of Comparative Neurology* 1981; 197: 705-22.

Champoux F, Tremblay C, Mercier C, Lassonde M, Lepore F, Gagne JP, Theoret H. A role for the inferior colliculus in multisensory speech integration. *NeuroReport* 2006; 17: 1607-10.

Champoux F, Paiement P, Mercier C, Lepore F, Lassonde M, Gagné JP. Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus. *The European Journal of Neuroscience* 2007a; 25: 291-7.

Champoux F, Paiement P, Vannasing P, Mercier C, Gagné JP, Lepore F, Lassonde, M. Auditory scene analysis following unilateral lesion of the inferior colliculus infarct. *NeuroReport* 2007b; 18: 1793-96.

Chiappa KH. Evoked potentials in clinical medicine, 2nd Eds. New York: Raven Press, 1990.

Coleman JR, Clerici WJ. Sources of projections to subdivisions of the inferior colliculus in the rat. *Journal of Comparative Neurology* 1987; 262: 215-26.

Davis SL, Aminoff MJ, Berg BO. Brain-stem auditory evoked potentials in children with brain-stem or cerebellar dysfunction. *Archives of Neurology* 1985; 42: 156-60.

Druga R, Syka J, Rajkowska G. Projections of auditory cortex onto the inferior colliculus in the rat. *Physiological Research* 1997; 46: 215-22.

Fisher C, Bertrand O. Evoked potentials in posterior fossa surgical lesions. In: A. Raimondi A, Choux M, Di Rocco C, editors. *Basic Principles and Intraoperative Monitoring Posterior Fossa Tumors*. New York: Springer, 1993; 158-68.

Fischer C, Bognar L, Turjman F, Lapras C. Auditory evoked potentials in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus and medial geniculate body. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 1995; 96: 261-7.

Friston KJ, Holmes AP, Worsley KP, Poline JB, Frith CD, Frackowiak RSJ. Statistical parametric maps in functional imaging: a general linear approach. *Human Brain Mapping* 1995; 2: 189-210.

Hall DA, Haggard MP, Akeroyd MA, Palmer AR, Summerfield AQ, Elliott MR, Gurney, EM, Bowtell RW. "Sparse" temporal sampling in auditory fMRI. *Human Brain Mapping* 1999; 7: 213-23.

Ito M, Hatano M, Okoyama S, Kelly JB. Anatomical plasticity in brainstem auditory nuclei following unilateral ablation of the inferior colliculus in neonatal rats. Hearing Research 2008; 239: 92-98.

Jäncke L, Wustenberg T, Schulze K, Heinze HJ. Asymmetric hemodynamic responses of the human auditory cortex to monaural and binaural stimulation. Hearing Research 2002; 170: 166-78.

Jerger J, Jerger S. Auditory findings in brain stem disorders. Archives of Otolaryngology 1974; 99: 342-50.

Jerger J, Jerger S. Clinical validity of central auditory tests. Scandinavian Audiology 1975; 4: 147-63.

Johkura K, Matsumoto S, Hasegawa O, Kuroiwa Y. Defective auditory recognition after small hemorrhage in the inferior colliculi. Journal of the Neurological Sciences 1998; 161: 91-6.

Katz J. The SSW test: an interim report. Journal of Speech and Hearing Disorders 1968; 33: 132-46.

Langers DRM., Dijk P, Backes WH. Lateralization, connectivity and plasticity in the human central auditory system. *Neuroimage* 2005; 28: 490-9.

Lipschutz B, Kolinsky R, Damhaut P, Wikler D, Goldman S. Attention-dependent changes of activation and connectivity in dichotic listening. *Neuroimage* 2002; 7: 643-56.

Litovsky RY, Fligor BJ, Tramo MJ. Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hearing Research* 2002; 165: 177-88.

Okoyama S, Moriizumi T, Kitao Y, Kawano J, Kudo M. Anatomical plasticity in the medial superior olive following ablation of the inferior colliculus in neonatal and adult rats. *Hearing Research* 1995; 88: 71–78.

Ponton CW, Vasama JP, Tremblay K, Khosla D, Kwong B, Don M. Plasticity in the adult human central auditory system: evidence from late-onset profound unilateral deafness. *Hearing Research* 2001; 154: 32-44.

Scheffler K, Bilecen D, Schmid N, Tschopp K, Seelig J. Auditory cortical responses in hearing subjects and unilateral deaf patients as detected by functional magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*. 1998; 8: 156-63.

Sörös P, Dziewas R, Manemann E, Teismann IK, Lutkenhoner B. No indication of brain reorganization after unilateral ischemic lesions of the auditory cortex. Neurology 2006; 67: 1059-61.

Starr A, Hamilton AE. Correlation between confirmed sites of neurological lesions and abnormalities of far-field auditory brainstem responses. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology 1976; 41: 595-608.

Suzuki M, Kitano H, Kitanishi T, Itou R, Shiino A, Nishida Y, Yazawa Y, Ogawa F, Kitajima K. Cortical and subcortical activation with monaural monosyllabic stimulation by functional MRI. Hearing Research 2002; 163: 37-45.

Tschopp K, Schillinger C, Schmid N, Rausch M, Bilecen D, Scheffler K. Detection of central auditory compensation in unilateral deafness with functional magnetic resonance tomography. Laryngorhinootologie 2000; 79: 753-7.

Ulualp SO, Biswal BB, Yetkin FZ, Kidder TM. Functional magnetic resonance imaging of auditory cortex in children. Laryngoscope, 1998; 108:1782-6.

Ulualp SO, Biswal BB, Yetkin FZ, Kidder TM. Assessment of auditory cortex activation with functional magnetic resonance imaging. Otolaryngology- Head and Neck Surgery 2000;122:241-5.

Vasama JP, Makela JP, Pyykko I, Hari R. Abrupt unilateral deafness modifies function of human auditory pathways. *Neuroreport* 1995; 6: 961-4.

Walser H, Yasargil MG, Curcic M. Auditory brain stem responses in patients with posterior fossa tumors. *Surgical Neurology* 1982; 18: 405-15.

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

Woldorff MG, Tempelmann C, Fell J, Tegeler C, Gaschler-Markefski B, Hinrichs H, Heinz HJ, Scheich H. Lateralized auditory spatial perception and the contralaterality of cortical processing as studied with functional magnetic resonance imaging and magnetoencephalography. *Human Brain Mapping* 1999; 7: 49-66.

FIGURE LEGENDS

Figure 1: Sagittal (A) and axial (B) MRI of FX's brain showing the small lesion restricted to the right inferior colliculus (arrows). R = right, L = left.

Figure 2: Activation patterns in response to binaural stimulation in a representative neurologically intact control subject (upper panel) and FX (lower panel).

Figure 3: Proportion of cortical activation found in the right hemisphere (RH) and in the left hemisphere (LH) in response to binaural stimulus presentation in neurologically intact individuals (black bars) and FX (white bars). * = two standard deviations from the mean.

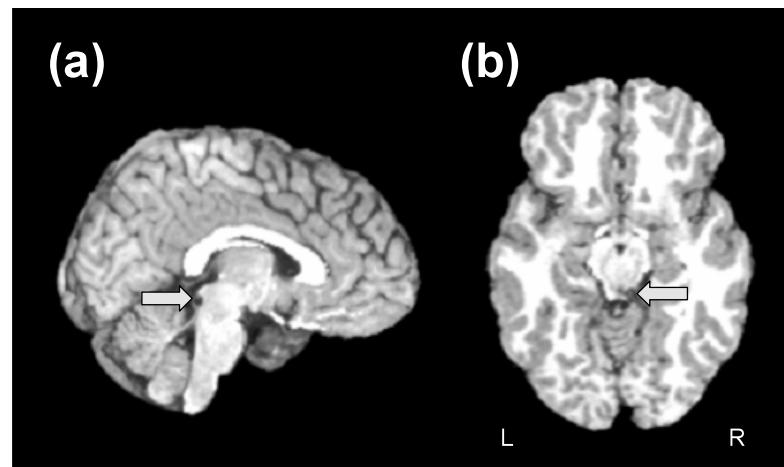
Figure 1.

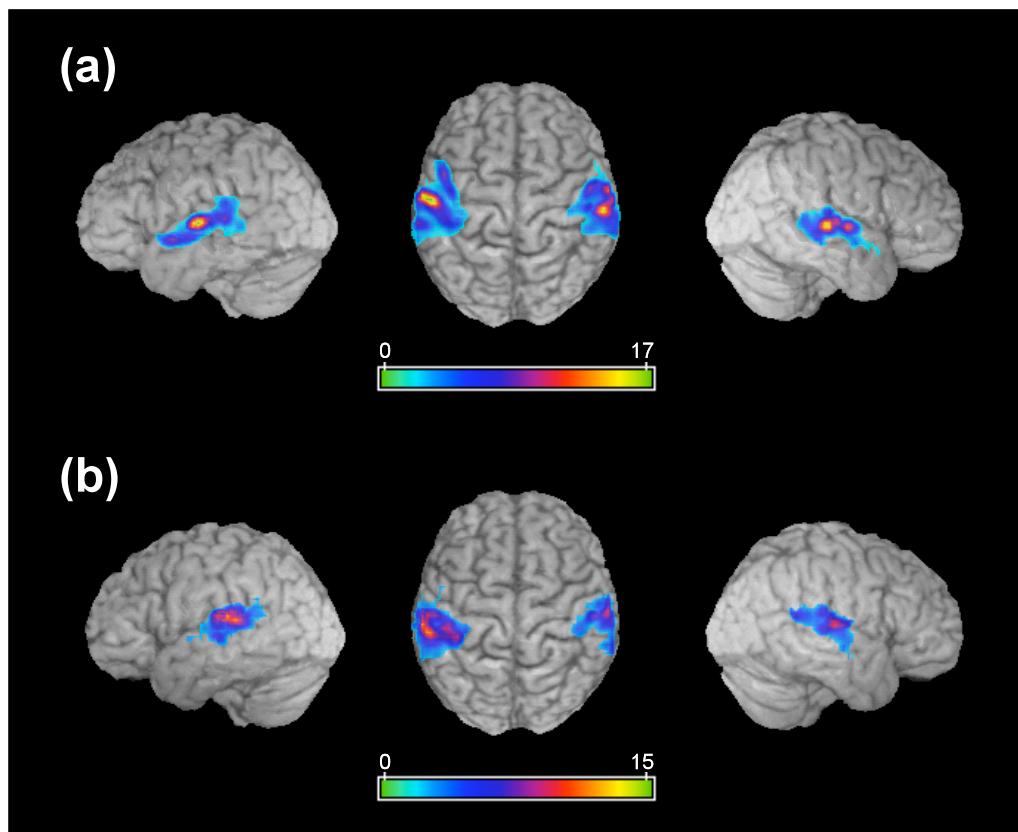
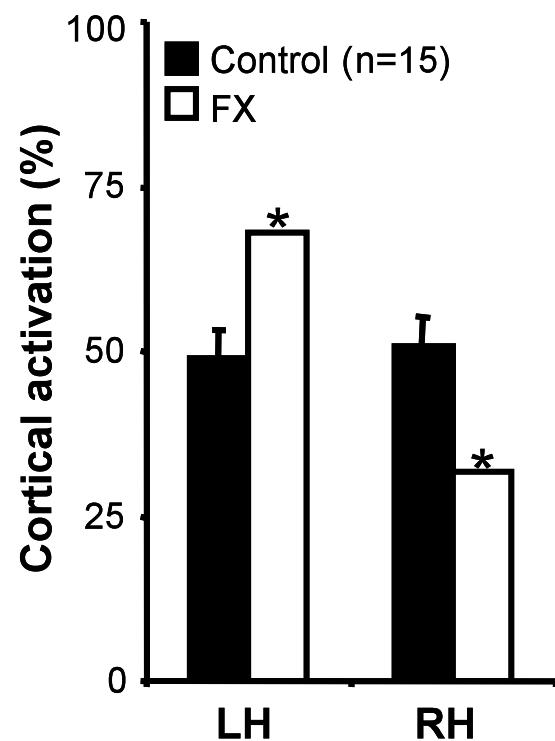
Figure 2.

Figure 3.

Annexe D - Curriculum Vitæ

FRANÇOIS CHAMPOUX

Université de Montréal
Faculté de Médecine
C.P. 6128 Succursale Centre-Ville
Montréal (Québec) H3C 2J7
Courriel : francois.champoux@umontreal.ca

FORMATION ACADÉMIQUE

2004-...

Doctorat en Sciences Biomédicales – Option audiologie, Ph.D.
Université de Montréal – Faculté de Médecine

2002-2004

Maîtrise en Science de la Santé – Option audiologie, M.Sc.S. (A)
Université d'Ottawa – Faculté des Sciences de la Santé

1999-2001

Maîtrise en Psychologie, M.Sc.
Université de Montréal – Faculté des Arts et des Sciences

1996-1999

Baccalauréat spécialisé en Psychologie, B.Sc.
Université de Montréal – Faculté des Arts et des Sciences

EXPÉRIENCES PROFESSIONNELLES

[1] **Chargé de cours**, Université de Montréal, Psychoacoustique (2004-...)

[2] **Audiographe**, Audiologie Centre-Ouest inc. (2004-2006)

[3] **Audiographe**, Centre de Santé de la Basse Côte-Nord (2005)

[4] **Chargé de cours**, Université de Montréal, Psychophysiology - Bases nerveuses (2000-2002)

PRIX, BOURSES ET DISTINCTIONS

[1] **Bourse de recherche (post-doctorat)**, Instituts de Recherche en Santé du Canada (2009-2012). Montant : 165 000\$

[2] **Bourse d'excellence pour étudiant ayant une bourse nominative d'un organisme public ou d'une société scientifique**, Faculté de Médecine, Université de Montréal (2008).

- [3] **Bourse de recherche (doctorat)**, Instituts de Recherche en Santé du Canada (2007-2009). Montant : 110 000\$
- [4] **Prix « Entr'aide - Suzanne Lamothe »**, Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition (2007-2008)
- [5] **Nommé « Enseignant de l'année »**, Première année de baccalauréat, École d'orthophonie et d'audiologie, Université de Montréal (2007-2008)
- [6] **Bourse d'excellence**, Faculté de Médecine, Université de Montréal (2006).
- [7] **Nommé « Enseignant de l'année »**, Première année de baccalauréat, École d'orthophonie et d'audiologie, Université de Montréal (2004-2005)
- [8] **Bourse d'excellence**, Faculté de Médecine, Université de Montréal (2005).
- [9] **Prix « Meilleur espoir professionnel »**, Canadian Association of Speech-Language Pathologists and Audiologists (2003-2004)
- [10] **Prix « Excellence académique »**, Harmonize for Speech, Université d'Ottawa (2003-2004)
- [11] **Premier prix de communication**, 11ème journée scientifique du Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale, Orford, Canada (2002)
- [12] **Premier prix de communication**, McGill Day, Hôpital Juif de Montréal (2000)

IMPLICATIONS ACADEMIQUES ET PROFESSIONNELLES

- [1] **Membre du comité de publication** de l'Ordre des Orthophonistes et Audiologues du Québec (2005-2006)
- [2] **Représentant étudiant national** de l'Académie Canadienne d'Audiologie (2004-2005)
- [3] **Président** de l'Association étudiante du programme d'audiologie et d'orthophonie, Université d'Ottawa (2003-2004)

PUBLICATIONS

ARTICLES PUBLIÉS OU SOUS PRESSE

- [1] CHAMPOUX F et coll. (2009). Uniform degradation of auditory acuity in subjects with normal hearing leads to unequal precedence effects. *Ear and Hearing* (sous presse).
- [2] Paiement P, CHAMPOUX F et coll. (2009). Auditory pathways fail to re-establish normal cortical activation patterns in response to binaural stimulation following a unilateral lesion of the inferior colliculus. *Neurocase*, 19 : 1-8.
- [3] CHAMPOUX F et coll. (2009). Visual stimuli can impair auditory processing in cochlear implant users. *Neuropsychologia*, 47: 17-22.
- [4] Pageau C, CHAMPOUX F et coll. (2008). Visual privation modifies auditory directional tuning in the inferior colliculus. *NeuroReport*, 19: 1797-801.

- [5] Paiement P, **CHAMPOUX F** et coll. (2008). Functional reorganization of the human auditory pathways following hemispherectomy: an fMRI demonstration. *Neuropsychologia*, 46: 2936-42.
- [6] Lepage JF, Lortie M, **CHAMPOUX F** (2008). Action-coding neurons in primary motor cortex: making sense of M1 activity during action perception. *Journal of Neurosciences*, 28: 1995-6.
- [7] **CHAMPOUX F** et coll. (2008). Effects of early binocular enucleation on auditory and somatosensory coding in the superior colliculus of the rat. *Brain Research*, 1191: 84-95.
- [8] **CHAMPOUX F** et coll. (2007). Auditory scene analysis following unilateral inferior colliculus infarct. *NeuroReport*, 18: 1793-6.
- [9] Tremblay C, **CHAMPOUX F** et coll. (2007). Evidence for a generic process underlying multisensory integration. *Open Behavioral Science Journal*, 1: 1-4.
- [10] Villemagne J, **CHAMPOUX F** et coll. (2007). Enhancement of sound motion detection in acallosal individuals. *NeuroReport*, 18: 2009-12.
- [11] **CHAMPOUX F** et coll. (2007). Auditory processing of a unilateral lesion of the inferior colliculus. *European Journal of Neuroscience*, 25 : 291-97.
- [12] Tremblay C, **CHAMPOUX F** et coll. (2007). Speech and non-speech audio-visual illusions: A developmental study. *PLoS ONE*, 2: e742.
- [13] **CHAMPOUX F** et coll. (2006). A role for the inferior colliculus in multisensory speech integration. *NeuroReport*, 17: 1607-10.
- [14] **CHAMPOUX F** (2006). L'attention auditive mesurée par le AXU. *Fréquences*, 18 : 31.
- [15] **CHAMPOUX F**, Lagacé J (2006). Les différents masques du bruit. *Fréquences*, 18 : 2.
- [16] **CHAMPOUX F** et coll. (2005). La mesure de la plasticité cérébrale par la neuroimagerie fonctionnelle chez les personnes atteintes de surdité profonde. *Fréquences*, 17 : 30-4.

ARTICLES SOUMIS

- [1] Tremblay C, **CHAMPOUX F** et coll. Audiovisual fusion and cochlear implant proficiency.
- [2] Paiement P, **CHAMPOUX F** et coll. Functional reorganization of the auditory pathways (or lack thereof) in callosal agenesis is predicted by monaural localization performance.
- [3] **CHAMPOUX F** et coll. Les profits et les risques de l'implantation cochléaire bilatérale.

CHAPITRE DE LIVRE

- [1] **CHAMPOUX F** et coll. (2009). The Neurophysiology of Early Motor Resonance. In: Pineda A (ed). *Mirror neuron system: The role of mirroring processes in social cognition*. Humana Press, Inc.