

2m11.2874.10

Université de Montréal

Le traitement des indices spectraux dans
la localisation sonore chez les aveugles

Par

Marie-Eve Doucet

Département de Psychologie

Faculté des arts et des sciences

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

Août 2000

©Marie-Eve Doucet, 2000



01.48.20.1110

BF
22
U54
2001
V.028

Université de Montréal

Le traitement des textes écrits dans
la localisation des textes écrits dans

Par

Maria-Eve Durost

Université de Montréal

Faculté de lettres et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de

Maîtrise en linguistique

en linguistique

2001

Marie-Eve Durost



(Membres du jury)

Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Le traitement des indices spectraux dans
la localisation sonore chez les aveugles

présenté par

Marie-Eve Doucet

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Martin Arguin, Ph.D., Président du jury

Franco Lepore, Ph.D., Directeur de recherche

Jean-Pierre Gagné, Ph.D., Co-directeur de recherche

Tony Leroux, Ph.D., Membre du jury

Mémoire accepté le : 5 avril 2001

Sommaire

La présente étude s'intéresse aux processus sous-jacents à la localisation sonore chez les non-voyants. Tel que rapporté dans l'étude de Lessard et al. (1998), environ la moitié des non-voyants sont capables de localiser des sons monoralement sur le plan horizontal. Cette découverte amène un questionnement : par quel moyen ces individus parviennent-ils à localiser les sons en l'absence des indices binauraux de localisation auditive ? La plupart des gens n'ont pas cette capacité; la seule analyse des indices monauraux d'audition ne leur suffit pas. Serait-elle suffisante aux non-voyants ?

Cette interrogation nous conduit à l'hypothèse suivante : si les performances exceptionnelles des non-voyants sont dues à une meilleure intégration des indices monauraux d'audition, ils seront moins performants dans des tâches où ces indices ne sont pas disponibles. Pour confirmer cette hypothèse, nous avons reproduit la tâche de localisation de Lessard et al. (1998) en diminuant de différentes manières les indices spectraux des stimuli à localiser.

L'étude comprenait cinq sujets contrôles et dix sujets non-voyants. Les participants non-voyants étaient âgés de 21 à 72 ans et comptaient 4 femmes et 6 hommes. Tous étaient en bonne santé et les déficits visuels, apparus avant l'âge de 14 ans, étaient de divers types. L'expérimentation s'est déroulée dans une chambre semi-anéchoïque. Les participants étaient assis au centre d'un

périmètre horizontal de 180° comportant 16 haut-parleurs et ils devaient pointer l'endroit où ils percevaient les stimuli, présentés dans un ordre aléatoire. Ceux-ci étaient constitués de bruits de large spectre, d'une amplitude de 40 décibels SPL et d'une durée de 30 millisecondes. La tâche comprenait cinq conditions de localisation sonore : (1) binaurale; (2) monaurale; (3) monaurale avec de la pâte acoustique sur le pavillon de l'oreille ouverte ; (4) monaurale avec des stimuli de hautes fréquences et (5) monaurale avec des stimuli de basses fréquences.

Sachant que les pavillons d'oreilles influencent l'analyse spectrale des stimuli sonores, nous nous attendions à ce que les conditions 3 et 5 soient les moins bien réussies, étant donné que les basses fréquences sont des ondes trop longues pour interagir avec les pavillons d'oreilles et que la pâte acoustique, qui recouvrait le pavillon de l'oreille non-bloquée tout en laissant le conduit auditif ouvert, empêche le son de dévier sur ses circonvolutions, nuisant à la modification du spectre qui est essentielle à l'analyse spectrale.

Les résultats démontrent que, contrairement aux sujets contrôles, 5 des 10 sujets non-voyants ont localisé correctement les sons dans l'espace avec une oreille bloquée. De plus, nous avons trouvé une augmentation significative des erreurs de localisation chez ces sujets quand les indices spectraux étaient altérés. L'hypothèse s'est donc trouvée confirmée : une des raisons expliquant les performances supranormales des 5 non-voyants est qu'ils traitent les indices spectraux d'audition de manière plus efficace que les sujets voyants. Ces

résultats supportent le concept selon lequel certains non-voyants développent des habiletés auditives qui ne sont pas observées chez les personnes voyantes.

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|-----------------------------------|-------------|
| SOMMAIRE | III |
| LISTE DES FIGURES..... | VII |
| REMERCIEMENTS..... | VIII |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE..... | 2 |
| ARTICLE..... | 24 |
| DISCUSSION GÉNÉRALE..... | 52 |
| CONCLUSION GÉNÉRALE | 58 |
| RÉFÉRENCES: | 59 |

LISTE DES FIGURES

| | |
|---|----|
| Figure 1 : Spectre des stimuli sonores utilisé dans les différentes conditions de localisation sonore..... | 44 |
| Figure 2 : Performance des trois groupes de sujets dans une condition de localisation binaurale de bruits de large spectre | 45 |
| Figure 3 : Performance des trois groupes de sujets dans la condition de localisation monaurale de bruits de large spectre..... | 46 |
| Figure 4 : Performance des trois groupes de sujets dans la condition de localisation monaurale avec pâte acoustique..... | 47 |
| Figure 5 : Performance des trois groupes de sujets dans la condition de localisation monaurale avec les stimuli de basses fréquences sonores..... | 48 |
| Figure 6 : Performance des trois groupes de sujets dans la condition de localisation monaurale avec les stimuli de hautes fréquences sonores..... | 49 |
| Figure 7 : Performance des sujets non-voyants sans biais directionnel dans les quatre conditions monaurales..... | 50 |

Remerciements

Je tiens d'abord à remercier sincèrement mon directeur, Franco Lepore, pour m'avoir proposé ce projet de recherche et pour m'avoir guidée pendant sa réalisation. Ma reconnaissance va aussi à mon co-directeur, Jean-Pierre Gagné, pour le support qu'il m'a accordé ainsi que sa contribution technique. Je tiens aussi à témoigner ma gratitude à Jean-Paul Guillemot et Maryse Lasonde pour leurs précieux conseils. Enfin, merci aux assistants de recherche qui ont passé des heures à noter des réponses dans la salle anéchoïque, à tous les participants qui ont bien voulu se prêter à l'expérimentation et je remercie aussi tous ceux qui ont, de près ou de loin, contribué à la réalisation de ce projet.

Introduction générale

Localisation sonore

Le système auditif de l'humain contribue largement à l'acquisition d'informations sur l'environnement externe. Une telle information joue un rôle prépondérant dans l'identification d'un objet familier aussi bien que dans la localisation spatiale, d'où l'importance pour les individus privés de vision d'utiliser leur système auditif de façon optimale.

Localiser une source sonore, c'est d'abord identifier son azimuth et sa hauteur, puis déterminer la distance à laquelle elle se trouve. La position du stimulus sonore peut donc être définie en termes de degrés d'angles horizontaux et verticaux et en termes de distance, en fonction de la position de l'auditeur. Dès l'enfance, le système de localisation spatiale opère grâce aux structures cérébrales et périphériques qui permettent de transformer des ondes sonores en vibrations mécaniques et en impulsions neuronales et dirigent ces informations jusqu'au cortex cérébral qui analyse et informe l'individu de la provenance des sons.

Chez un être humain ayant une audition normale, la localisation sonore prend son origine dans le tronc cérébral et elle se fait à l'aide d'indices binauraux, qui impliquent les deux oreilles et qui sont déterminants en plan horizontal et des indices monauraux, qui impliquent chaque oreille individuellement et qui sont surtout utilisés pour la localisation sur le plan vertical.

Les deux indices binauraux connus sont : la différence interaurale de temps d'arrivée de l'onde sonore (DTI) qui inclut la différence interaurale de phase (DPI); et la différence interaurale de niveaux de pression acoustique en fonction de la fréquence de l'onde (DII). La DTI et la DPI proviennent de la différence de temps d'arrivée du signal sonore entre les deux oreilles : les récepteurs de l'oreille proximale au stimulus sont activés jusqu'à 100 micro-secondes plus tôt que ceux de l'oreille distale. La DPI concerne les sons purs de basses fréquences qui ont une onde au moins aussi longue que la largeur de la tête pour que la phase de l'onde soit différente d'une oreille à l'autre. Quant à la DII, elle provient de l'écran acoustique créé par la présence de la tête dans l'espace auditif, qui diminue la force du son lorsqu'il atteint l'oreille distale : celle-ci reçoit le son avec une intensité inférieure qui peut atteindre 20dB de différence et elle est surtout utile avec les sons de hautes fréquences puisque les ondes courtes sont mieux bloquées par la tête. Ces deux indices sont essentiels lorsque les deux oreilles sont fonctionnelles et que les sons à localiser sont sur le plan horizontal (Shaw, 1974, Marieb, 1993, Moore, 1997). Par ailleurs, en condition binaurale la DTI est habituellement l'indice le plus important dans un plan horizontal tandis que les indices spectraux prédominent dans un plan vertical-médian. Par contre, une contribution de chacun de ces indices dans les deux plans est aussi possible (Batteau, 1967, Freedman & Fisher, 1968, Asano et al., 1990).

En ce qui concerne les indices de localisation monaurale, c'est-à-dire les indices pouvant impliquer une seule oreille, il s'agit des indices spectraux, que l'on appelle aussi « fonction de transfert directionnelle de l'oreille » (FTD). La FTD est un ratio entre le spectre du son à la source et le spectre du son lorsqu'il parvient à l'oreille moyenne, plus spécifiquement au tympan : elle permet de localiser les sons par l'intermédiaire des changements spectraux induits par les pavillons d'oreilles, la tête et le torse, en fonction de la position de la source sonore. L'oreille externe et en particulier le pavillon d'oreille fait varier les niveaux de certaines composantes spectrales du signal, selon la position de l'auditeur par rapport à la source, de façon à faciliter la tâche de celui-ci lorsqu'il doit localiser un son dans l'espace (Gardner & Gardner, 1973). Il s'agit de l'indice le moins fiable pour localiser les sons, car il est idiosyncrasique (Wenzel et al., 1993) et il dépend des connaissances a priori de l'auditeur sur les caractéristiques de la source sonore. Les indices spectraux sont les seuls disponibles lorsque la DTI et la DII sont inexistantes comme en condition monaurale ou lorsqu'elles sont nulles parce que le son parvient exactement en même temps et avec la même intensité aux deux oreilles en plan médian. La FTD est essentielle pour localiser les sons sur le plan médian et elle aide à minimiser la confusion avant-arrière, c'est-à-dire la difficulté à distinguer les sons qui prennent leur origine directement à l'avant de l'individu à un angle de 0° de ceux qui proviennent de l'arrière de l'individu, à un angle de 180° . Elle est utile en plan latéral pour les fréquences inférieures à 6 kHz, en plan horizontal-frontal pour les fréquences supérieures à 3–4 kHz et en plan vertical-médian pour les fréquences supérieures à 6 kHz. En

ce qui concerne la discrimination avant-arrière, certaines études démontrent que le spectre sonore doit contenir des fréquences comprises entre 0,05 - 3 kHz et 7 kHz (Weinrich, 1982, Gilkey & Anderson, 1997) et que les informations contenues dans les fréquences au-dessus de 8 kHz ne sont pas nécessaires dans cette condition. Weinrich (1982) a démontré qu'en altérant le spectre sonore dans la région entre 0,5 et 7 kHz les sujets, équipés d'un casque d'écoute, percevaient systématiquement les sons vers l'arrière ou vers l'avant en fonction de la manipulation spectrale induite. Quand un son est derrière l'individu, l'onde transmise directement interfère avec l'onde dispersée sur le bord du pavillon, réduisant la réponse dans la région des 3-6 kHz (Shaw, 1974). C'est dans cette région qu'il y a les plus grands changements d'intensité quand la source sonore se déplace sur le plan horizontal.

Seules les ondes courtes peuvent interagir efficacement avec les pavillons d'oreilles, ce qui implique que les indices spectraux interviendraient particulièrement dans la localisation verticale et la discrimination avant-arrière (Asano et al., 1990, Fortin, 1998). L'indice spectral généré par les pavillons d'oreilles en plan horizontal est la disparité des spectres d'une oreille à l'autre (Searle et al., 1975). Le pavillon d'oreille agit comme un filtre en peigne qui amplifie certaines composantes spectrales du signal selon la position de la source. Si sa forme est altérée, les habiletés de localisation se trouvent diminuées, surtout dans le plan sagittal médian; Gardner & Gardner (1973) ont modifié la forme des pavillons d'oreilles d'un groupe de sujets à l'aide d'un moule

en caoutchouc et ont remarqué que la dégradation des performances est fonction des divers niveaux d'occlusion des pavillons. Oldfield & Parker (1984) ainsi que Hofman et al. (1998) ont aussi fait cette expérience et ils ont remarqué que lorsque la forme des pavillons d'oreilles des sujets était modifiée ceux-ci avaient plus d'erreurs de localisation en élévation et ils avaient plus de confusions avant/arrière, mais leur performance en azimuth restait la même. Quand la longueur d'onde sonore est courte en comparaison avec les dimensions du pavillon d'oreille, celui-ci peut faire preuve d'un haut degré de sélectivité directionnelle dans la réception du son. Selon Gardner & Gardner (1973), les ondes de 2 kHz commencent progressivement à impliquer le pavillon de l'oreille dans la localisation des sons en élévation. Dans leur étude, les auteurs démontrent que pour des bandes de bruit centrées sur 2, 3 et 10 kHz, les taux d'erreur sont respectivement de 70, 25 et 15% sur le plan vertical. On s'attend à ce que le pavillon soit utile dans l'analyse spectrale uniquement avec des sons de hautes fréquences : certains auteurs (Moore, 1997) affirment que pour interagir efficacement avec le pavillon d'oreille, les ondes sonores doivent être au moins aussi petites que ce pavillon, soit 6 kHz et plus. Chez le chat, le pavillon d'oreille peut produire un gain de plus de 28 dB dans l'amplitude du son dans les très hautes fréquences que les chats perçoivent, pour des sources sonores placées dans une région étroite directement en ligne avec l'axe du pavillon (Phillips et al., 1982). Le spectre audible de l'humain est malheureusement trop réduit pour que ses pavillons soient aussi efficaces dans ce domaine que ceux des chats.

La localisation monaurale sur le plan horizontal est possible lorsque les sons persistent assez longtemps et que la tête est en mesure de bouger (Rosenzweig & Leiman, 1991). Mais la plupart des humains n'arrivent pas à localiser des sons monoralement sur le plan horizontal si leur tête est immobile. Cependant, Slattery et ses collègues (1994) ont démontré que chez cinq sourds unilatéraux, trois parvenaient à localiser des sons horizontalement, malgré leur absence congénitale d'audition dans une oreille. Les auteurs attribuaient ces performances à l'apprentissage. Étant donné que les participants à l'étude étaient privés de leur audition unilatéralement depuis la naissance, ils auraient appris à composer avec cette privation. Toutefois, Lessard et ses collègues (1998) ont découvert que ces capacités supranormales se retrouvaient aussi chez la moitié d'un groupe de huit non-voyants congénitaux qui avaient une bonne acuité auditive. Une réorganisation neuronale serait peut-être à l'origine de ces performances puisque dans les deux groupes il y avait privation sensorielle (partielle ou totale). Ceci nous amène à la question suivante : par quel(s) mécanisme(s) ces individus réussissent-ils à localiser les sons avec une seule oreille?

Selon Fuzessery et al. (1986), les informations que reçoivent les chauves-souris sont une combinaison des propriétés du son qu'elles émettent avec les propriétés du son lorsque celui-ci arrive aux tympans, ce qui est similaire à la FTD chez l'humain : il s'agit du ratio entre le spectre du son à la source sur le

spectre du son arrivé aux tympans, ce qui signifie que la chauve-souris utilise les indices monauraux, qui sont normalement utilisés en élévation. C'est probablement pour cette raison qu'elle réussit à localiser les sons en azimut avec une seule oreille, même si la localisation est moins précise dans cette condition (Griffin, 1958 dans Wotton et Jenison, 1997), comme c'était d'ailleurs le cas des non-voyants de l'étude de Lessard et al. (1998). Les non-voyants auraient-ils la capacité d'utiliser les indices liés à l'analyse spectrale sonore de manière aussi précise que la chauve-souris malgré leur spectre audible réduit à des fréquences beaucoup plus basses?

Anatomie et physiologie de l'oreille :

L'onde sonore produit une compression et une raréfaction de l'air dont les molécules vibrent autour de leur position moyenne. C'est cette variation de la pression qui détermine l'intensité subjective du son perçue par l'auditeur. Quant à la fréquence ou nombre de phases complètes d'ondes qui passent à un point précis en une seconde, elle joue un rôle important dans la hauteur subjective perçue par l'individu. L'oreille est essentiellement un transducteur mécanique du son : avant d'être analysée par le système auditif central, l'onde sonore est convertie en signal bioélectrique. Le son passe par l'oreille externe, moyenne et interne, là où il est transformé en impulsions électriques qui sont acheminées par le nerf auditif jusqu'au cerveau. Étant donné que l'oreille interne n'est pas organisée pour représenter les sons spatialement, la localisation sonore repose sur le traitement central des indices de localisation sonore. Il est important de noter que la cochlée, qui est un organe auditif périphérique, n'est pas organisée de manière à représenter la position spatiale des sons, mais plutôt leur fréquence (contrairement à la rétine pour la vision). Ainsi, de la membrane basilaire de la cochlée jusqu'au cortex auditif, tout le système auditif manifeste un mode de fonctionnement tonotopique, c'est-à-dire que l'activité bio-électrique évoquée par un son varie avec sa fréquence : le patron de mouvement de la membrane basilaire dépend de la fréquence du stimulus et chaque fibre du nerf auditif décharge à une cadence qui est fonction de la fréquence sonore (Pickles, 1988, Botte et al., 1988).

L'oreille externe permet au son de pénétrer le conduit auditif après avoir subi des déflexions sur le pavillon. Le conduit auditif externe (CAE) présente une résonance naturelle moyenne qui intensifie l'amplitude des sons d'environ 15 à 20 dB SPL à 2,5 kHz lorsque ceux-ci proviennent d'un angle de 45 degrés d'azimut (Pickles, 1988). La résonance s'effectue aussi aux autres fréquences, mais de façon nettement moins prononcée. La transformation des ondes sonores par le pavillon auditif, le CAE et la conque, est d'ailleurs liée à la perception spatiale des sons, fournissant un lien direct entre les mesures auditives et la perception spatiale. Shaw (1974) a rassemblé une douzaine d'études desquelles il ressort les moyennes des transformations d'amplitude de sons présentés horizontalement, de l'oreille externe jusqu'à l'oreille moyenne (au tympan). Il ressort de ces études qu'il y a un gain dans toutes les fréquences pour les sons provenant de -45° à $+45^{\circ}$ d'azimut. De 60° à 120° d'azimut le gain d'amplitude reste essentiellement constant dans toutes les fréquences, hormis la bande de 2 à 6 kHz, dans laquelle l'amplitude décroît. De 120° à 165° il y a un gain dans les fréquences allant de 2 à 5 kHz, mais une diminution aux autres fréquences. Ces changements d'amplitude seraient associés aux déflexions du son sur les circonvolutions des pavillons d'oreilles.

Puis, c'est dans l'oreille moyenne que le son entre en résonance avec le tympan qui actionne le marteau, l'enclume et l'étrier. Ces instruments sont les plus petits os du corps humain : ils servent à amplifier mécaniquement le signal auditif

jusqu'à 27.5 dB entre le tympan et la fenêtre ovale et permettent ainsi d'améliorer l'acuité auditive lors du changement d'impédance engendré par le passage de l'air libre au milieu aqueux de l'oreille interne. Au niveau de l'oreille interne, le son subit une analyse fréquentielle par la cochlée : les sons de basses fréquences sont traités au niveau de l'apex, c'est-à-dire le «sommet» de la cochlée, tandis que les sons de hautes fréquences vont plutôt vers la base de la cochlée. Cette analyse permet de distinguer un son pur, c'est-à-dire une onde sonore dont l'amplitude qui varie en fonction du temps est une fonction sinusoïdale, d'un son complexe, c'est-à-dire un son composé d'un nombre d'ondes sinusoïdales de différentes fréquences (Moore, 1997).

De la cochlée le son se rend aux cellules ciliées qui font synapse avec les cellules bipolaires du ganglion spiral (ou de Corti), qui forment le nerf auditif : l'analyse auditive cérébrale commence à ce moment. Le nerf auditif est relié au tronc cérébral, où les fibres nerveuses auditives se séparent en deux branches : une branche se rend au noyau cochléaire dorsal et l'autre se rend au noyau cochléaire ventral. La partie antéro-ventrale serait impliquée dans la localisation binaurale des sons, tandis que la partie dorsale répondrait à des stimuli beaucoup plus complexe et serait donc davantage impliquée dans l'analyse spectrale du signal sonore qui est sollicitée lors du traitement des indices monauraux d'audition (Pickles, 1988, Evans & Nelson, 1973). Les axones qui en sortent sont dirigés vers le complexe olivaire supérieur puis vers les colliculi inférieurs où se continue l'analyse des indices de localisation sonore.

Le complexe olivaire comprend le noyau médian et latéral de l'olive supérieure (osm et osl), les noyaux latéral et médian du corps trapézoïde et plusieurs noyaux préolivaires. Il joue un rôle important dans la localisation sonore. Premièrement, la plupart des cellules de l'osl répondent à la DII, elles sont donc forcément sensibles aux hautes fréquences sonores. En contraste, les cellules de l'osm répondent majoritairement aux DTI et DPI; elles sont donc plus sensibles aux basses fréquences. D'ailleurs, on remarque chez les animaux qui ont une petite tête et qui perçoivent bien les hautes fréquences ont une grande osl et une petite osm, tandis que les animaux qui ont une grosse tête et qui ont une bonne perception des basses fréquences ont une petite osl et une grande osm (Masterton & Diamond, 1967).

Le complexe olivaire supérieur utilise le lemnisque latéral pour projeter aux deux collicules inférieurs, au collicule supérieur ipsilatéral où l'on retrouve une carte spatiale auditive (Middlebrooks, 1988) et au corps genouillé médian ipsilatéral, dont les axones s'étendent jusqu'au cortex auditif du lobe temporal. Les noyaux ventral et intermédiaire du lemnisque latéral sont de type monaural (Aitkin et al., 1970, Covey & Casseday, 1991) et les fibres de cette structure, situées près du tegmentum, migrent dorsalement pour ensuite pénétrer les collicules inférieurs, dont les cellules sont impliquées dans la localisation sonore (Carpenter, 1991). La partie centrale du collicule inférieur est organisée tonotopiquement et elle contient plusieurs couches de cellules qui sont sensibles à différentes

caractéristiques du son telles que la hauteur, l'intensité, l'étendue spectrale et la modulation de fréquences. Parmi les cellules du collicule inférieur, 75% répondent aux disparités interauriculaires contre 25% qui répondent aux indices monauraux. Le noyau ventral du corps genouillé médian et les noyaux postérieurs servent de relais thalamo-cortical et envoient des projections vers le cortex auditif primaire (A1), région principalement impliquée dans la localisation sonore des stimuli complexes. Parmi les cellules du corps genouillé médian chez le chat, 10% d'entre elles préfèrent la stimulation monaurale contre 85% des cellules qui répondent aux stimuli binauraux.

Le cortex auditif chez l'humain, comprenant les aires corticales 41 et 42, siège au niveau de la première circonvolution temporale et de la scissure de Sylvius. Le cortex auditif primaire (A1) qui reçoit ses afférences du relais auditif du corps genouillé médian du thalamus représente topographiquement les positions fréquentielles des sons sur la membrane basilaire. Quand un son est présenté d'un côté, la réponse corticale est plus controlatérale que ipsilatérale; 40-60% des neurones du cortex auditif préfèrent la stimulation controlatérale tandis que 20-30% préfèrent la stimulation ipsilatérale (Scheffler et al., 1998, Lessard et al., 2000). Mais si le son est présenté sur le plan médian, l'activité corticale dans les deux hémisphères est équivalente.

La localisation des sons dans l'espace implique un traitement en deux étapes :
(1) la convergence et la comparaison des entrées auditives provenant des deux

oreilles et (2) la distribution de cette analyse du côté approprié du système. Le cortex auditif est très important dans la localisation des sons dans l'espace chez l'humain, des lésions du cortex auditif pouvant créer des troubles majeurs de localisation sonore : des lobectomies temporales effectuées dans des cas d'épilepsie ont donné suite à des troubles de localisation de sons controlatéraux au site opéré (Gilkey & Anderson, 1997). Jenkins & Merzenich (1984) ont clairement démontré que A1 est requise pour la localisation des sons : les chats qui avaient subi une lésion unilatérale de la région A1 avaient des déficits de localisation de sons d'une durée plus courte que 40 millisecondes dans l'hémichamp controlatéral à la lésion mais la localisation du côté ipsilatéral restait intacte. Mais ceci n'est vrai que pour les indices binauraux d'audition, car si les stimuli sonores duraient 200 millisecondes, les chats pouvaient faire des mouvements de tête et se baser sur les indices monauraux de localisation pour réussir la tâche.

Plasticité cérébrale

Le développement de certaines parties de l'oreille, comme le tympan, le canal auditif externe et la trompe d'Eustache se forment tôt dans le développement du fœtus. Plusieurs de ces structures atteignent leur taille et leur forme adulte avant la naissance, tandis que d'autres n'atteignent leur pleine taille qu'à l'âge adulte. En ce qui concerne les comportements de localisation des sons, on l'observe chez l'enfant dès l'âge de trois mois pour le plan horizontal et à partir de sept mois pour le plan vertical (Trehub & Schneider, 1985). Il s'agit donc d'un phénomène qui s'observe dès les premiers mois de la vie humaine. Selon Piaget (1977), la perception de l'espace serait très primitive chez le nouveau-né et se développerait grâce aux stimulations de l'environnement au cours des premiers mois de la vie. Ces observations concordent avec celles des audiologistes et psychologues qui ont accumulé des données sur les moyennes d'âge des différentes capacités de localisation sonore chez les bébés.

Des recherches démontrent que la perte d'un sens peut être à la source d'une compensation sensorielle chez l'humain (Rauschecker et al., 1983, 1993, 1994, King et al., 1993, Kujala et al., 1995, Feldman et al., 1997). Cette compensation est d'autant plus importante lorsque la perte sensorielle est advenue tôt dans la vie de l'individu. La plasticité cérébrale explique à la fois des changements comportementaux qui font suite à un apprentissage et le potentiel de réorganisation des neurones qui sous-tend la récupération de certaines fonctions

à la suite d'une lésion cérébrale. Dans le cas de la privation sensorielle précoce, on postule la possibilité d'une réorganisation intermodale.

On suppose que l'expérience sonore du nouveau-né influence progressivement l'évolution structurale et physiologique de son système auditif et en particulier son système de localisation sonore. Chez les animaux et les humains, on remarque que beaucoup de nouveau-nés présentent des mouvements oculaires dirigés vers la provenance des stimuli sonores, ce qui signifierait qu'ils ont une organisation auditive spatiale précoce. Beggs & Foreman (1980) ont fait la démonstration, auprès d'enfants atteints de surdité profonde pré-linguale bilatérale et munis de différents types de prothèses auditives, que l'expérience auditive contribue vraisemblablement au développement de la capacité de localiser les sons. Dans cette expérience, certains enfants étaient munis d'une prothèse biauriculaire, tandis que d'autres avaient un appareillage monaural. Les enfants du groupe ayant reçu des prothèses biauriculaires localisaient les sons d'une manière significativement plus précise que ceux qui avaient été privés d'indices dichotiques.

Par ailleurs, Éric Knudsen et ses collègues ont réalisé une série d'expériences visant à démontrer l'effet de la plasticité cérébrale chez le hibou, oiseau dont la perception binaurale est très aiguë. En 1984, Knudsen a voulu évaluer l'impact de la privation de stimulation binaurale après la naissance. Il a donc privé des hiboux d'une oreille, pour découvrir que l'animal faisait de graves erreurs de

localisation du côté de l'oreille bloquée. Les hiboux qui avaient moins de huit semaines au moment de l'intervention ont compensé la disparité binaurale résultant de l'occlusion d'une oreille et ont retrouvé un niveau normal de précision malgré la surdité unilatérale induite. Toutefois, lorsque leur oreille était débloquée, ils commettaient de graves erreurs de localisation du côté opposé. Les animaux plus vieux étaient moins susceptibles de faire des ajustements pendant la période suivant l'occlusion et ils n'ont pas retrouvé leur capacité à localiser avec une oreille bloquée. La fin de la période critique de huit semaines pour cette forme de plasticité chez le hibou coïncide avec la maturation de la tête et des oreilles. Ces résultats suggèrent que la localisation des sons dans l'espace puisse être altérée par l'expérience. Ensuite, Knudsen & Knudsen (1985) ont démontré le rôle critique que joue la vision dans ce processus d'adaptation de la localisation auditive. Ils ont constaté que les hiboux de grange qui avaient une oreille bloquée ne corrigeaient pas leurs erreurs de localisation auditive si on les privait de la vue. De plus, quand leurs yeux étaient munis de prismes qui faisaient dévier leur champ visuel d'un angle de 10 degrés, l'ajustement de la localisation auditive se faisait en fonction de cette erreur visuelle. C'est aussi en 1985 que Knudsen a étudié les mécanismes neurophysiologiques sous-jacents à cette plasticité chez le hibou de grange. L'auteur a constaté que les neurones du toit optique du hibou réagissent aux stimuli auditifs et aux stimuli visuels. Les sensibilités spatiales auditive et visuelle correspondent à des positions similaires. Lorsque l'on modifie la correspondance entre les indices de localisation auditive et de position visuelle au moyen d'un

bouchon auriculaire, on observe que les champs récepteurs auditifs s'alignent bien avec les champs récepteurs visuels. Mais quand on enlève le bouchon, les structures réceptrices auditives les plus sensibles ne sont plus superposées. Ces modifications de la syntonisation spatiale auditive se produisent uniquement chez les jeunes hiboux. Ces données neurophysiologiques correspondent donc à celles obtenues dans les études comportementales de la localisation des sons. Les changements observés dans ces études peuvent découler de modifications anatomiques de circuits neurologiques en voie de maturation ou de modulations de l'efficacité synaptique.

Plus récemment, Hofman et ses collègues (1998) ont complété une étude dans laquelle on appliquait un moule dans le pavillon d'oreille avec un trou pour laisser passer le son afin de vérifier dans quelle mesure les capacités de localisation bénéficiaient d'un apprentissage. Après avoir appliqué les moules, les chercheurs ont remarqué une augmentation dramatique des erreurs de localisation en plan vertical. Mais au bout de six semaines, les sujets avaient retrouvé leur capacité à localiser les sons avec les moules qui altéraient les transformations spectrales liées aux pavillons d'oreilles. Au bout de six semaines, les expérimentateurs ont enlevé les moules et ont remarqué une récupération instantanée des habiletés de localisation avec les pavillons intacts, ce qui leur fait dire que les deux types de transformations spectrales sont simultanément représentés et l'apprentissage de la localisation avec les moules serait comparable à l'acquisition d'un nouveau langage plutôt qu'une forme

d'adaptation sensorielle (comme on retrouve chez le hibou, par exemple). Les sujets ont révélé que leur apprentissage s'est effectué grâce au feed-back visuel des stimuli sonores dans leur quotidien.

C'est d'ailleurs ce que démontrent certaines études sur des animaux qui ont une perception spatiale du son similaire à celle de l'humain; il est démontré que les non-voyants congénitaux ont de meilleures chances d'avoir une compensation sensorielle que ceux qui perdent la vue plus tard, car le système nerveux central est plus plastique au début de la vie (Rauschecker et al., 1994, Cohen et al., 1999). Lorsque l'on prive des chats de leur vue à la naissance en suturant leurs paupières, on remarque que le pourcentage de cellules répondant à des stimuli auditifs passe de 11% à 42% dans la partie auditive du tectum et la réponse est plus forte du côté controlatéral que du côté ipsilatéral (Rauschecker et al., 1983, Middlebrooks, 1987). Au niveau comportemental, les chats qui ont été privés de la vue à la naissance sont plus précis en localisation sonore dans toutes les positions, mais surtout dans les positions postérieure ou latérale (Rauschecker et al., 1993). Dans la même lignée, Leclerc et al. (2000), Röder et al. (1999) et Kujala et al. (1997) ont démontré qu'il y aurait plasticité corticale chez des humains ayant subi une privation visuelle précoce. Des zones corticales normalement activées lors de stimulations visuelles étaient activées pendant que des sujets non-voyants effectuaient des tâches auditives. Cette compensation s'est aussi manifestée dans une étude électrophysiologique effectuée chez des sourds qui démontraient une plus grande étendue de l'activité corticale en

modalité visuelle que les sujets contrôles (Neville, 1998). Ces résultats impliquent qu'une expérience auditive ou visuelle tôt dans le développement influence l'organisation du cerveau humain dans ces deux modalités.

Hypothèse de recherche

Les études concernant la privation d'une modalité sensorielle telle que la vision suggèrent la présence d'une réorganisation cérébrale qui amènerait une compensation dans une autre modalité comme l'audition. L'étude de Lessard et al. (1998) démontre que certains non-voyants sont meilleurs que les voyants pour localiser les sons en condition monaurale et réussissent aussi bien que ces derniers en condition binaurale. Afin de vérifier si ces performances sont dues à une meilleure intégration spectrale en modalité auditive chez les sujets non-voyants, nous avons repris cette recherche en ajoutant trois conditions. Premièrement, nous avons vérifié si les non-voyants sont aussi performants dans la localisation de bruits de moins de 2,5 kHz, fréquence sous laquelle il devient plus difficile d'utiliser les indices spectraux avec une oreille bloquée en plan horizontal. Deuxièmement, les mêmes sujets ont effectué la tâche de localisation monaurale avec de la pâte acoustique sur le pavillon de l'oreille ouverte, afin d'amoinrir les indices spectraux liés aux pavillons d'oreilles. Troisièmement, les sujets devaient localiser monoralement des stimuli de plus de 6 kHz, fréquence à partir de laquelle les indices spectraux interagissent avec les pavillons d'oreilles. Selon nos attentes, les sujets devaient avoir plus d'erreurs de localisation dans les deux premières tâches car les indices spectraux d'audition liés aux pavillons d'oreilles étaient diminués. Si c'est le cas, cette étude appuierait l'hypothèse selon laquelle une privation sensorielle

précoce permet de mieux utiliser les indices spectraux dans les hautes fréquences.

Article (Doucet et al.)

**BLIND SUBJECTS PROCESS AUDITORY SPECTRAL
CUES MORE EFFICIENTLY THAN SIGHTED PEOPLE.**

**BLIND SUBJECTS PROCESS AUDITORY SPECTRAL
CUES MORE EFFICIENTLY THAN SIGHTED PEOPLE.**

M.-E. Doucet¹, J.-P. Gagné¹, C. Leclerc¹, M. Lassonde¹, J.-P. Guillemot², and F. Lepore¹.

Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale, 1-Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, Qué., Canada H3C 3J7. 2- Université du Québec à Montréal, Qué. Canada.

Key Words : blind humans ; sound localization ; monaural localisation ; pinna spectral transformation.

Correspondence should be addressed to : Dr. Franco Lepore, Département de psychologie, Université de Montréal, C.P. 6128, Succ. Centre-Ville, Montréal, Qué., H3C 3J7, Canada.

Tél : (514) 343-6111 ext. 2341

Fax : (514) 343-5787

E-mail : Leporef@ere.umontreal.ca

Abstract

The goal of the present study was to investigate the processing of auditory cues underlying monaural sound localization in the horizontal plane in blind humans. As reported in a previous study (Lessard et al., 1998), some blind subjects were able to calibrate their auditory space despite their congenital lack of vision. The performance level of half of the blind subjects was superior to that of sighted subjects under a monaural listening condition. Here, we tested ten blind subjects and five controls in sound localization tasks where the spectral composition of the stimuli was varied. All subjects performed five tasks: (1) they localized broadband sounds binaurally; (2) they localized the same stimuli monaurally; (3) they performed the second task, but with acoustical paste on the pinna to alter their ability to process spectral cues; (4) they localized high-pass stimuli, and (5) they localized low-pass stimuli. Results showed that, contrary to controls, five of the blind listeners obtained significantly higher levels of performance with one ear blocked. In addition, a significant increase in localization errors in these subjects was observed when spectral cues were altered. We conclude that one of the reasons for the supranormal performances of the five blind subjects who performed well might be that they treat more effectively auditory spectral cues. These results support the concept that sensory deprivation leads to compensatory plasticity across modalities.

Introduction

The perceived position of a sound source is highly dependent on the listening condition (binaural or monaural) and on the acoustic characteristics of auditory cues provided. We know that under binaural listening condition, we largely benefit from the interaural differences of time and intensity, while the only cue we can rely on under monaural listening condition is the spectral changes produced by the head and the pinnae. In this latter condition, the pinna alters the high frequency (above 6kHz) spectral characteristic of the signal and this can provide a cue for localizing a sound source. However, as reported by different authors (Flannery & Butler, 1981, Lessard et al., 1998), most of the individuals tend to localize sounds toward their unobstructed ear under monaural listening condition. In addition to the auditory cues involved in the sound localization process, research in barn owls demonstrated the importance of vision for the adequate calibration of auditory space maps. The study of Lessard et al. (1998) suggests that even though auditory space maps largely benefit from the vision input, it might not be necessary. In fact, it has been demonstrated that totally blind subjects can localize binaurally presented sounds as well as sighted individuals and outperform the latter under monaural listening conditions. These results were of great interest in the context of cross-modal plasticity as well as in the context of auditory processing in sensory challenged individuals.

Regarding the cross-modal plasticity issue, several electrophysiological studies reported cortical changes in early-blind humans, showing the

participation of the deafferented visual cortex during non visual processing such as Braille reading (Sadato et al., 1996, Cohen et al., 1997) or auditory processing (Kujala et al., 1992, Röder et al., 1999, Weeks et al., 2000). The subjects of Lessard et al. (1998) were also tested in a sound localization task where we combined auditory evoked potentials with the same psychophysical paradigm used by these authors. A posteriorly distributed N1 component was reported in this study (Leclerc et al., 2000). This component was traditionally associated to the activity of the associative auditory cortices and we found it prominent over occipital area. A recent P.E.T. study (Weeks et al., 2000) reported that blind subjects activated association areas in the right occipital cortex during a sound localization task. These results showing an extended portion of brain responsive to auditory stimulation were taken as a possible explanation to the superior auditory behavior observed in these individuals.

An another possible contribution for these supranormal performances in sound localization could be attributed to the better processing of stimuli, and this is particularly true for the monaural listening condition where the spectral content of the stimuli remains the only available cue to judge the source of a sound. Research with bats showed that supranormal sound localization could in fact be attributed to an important implication of spectral cues in both monaural and binaural conditions (Lawrence et al., 1982, Fuzessery, 1986 & 1996, Wotton et al., 1997). It is also noteworthy that Slattery & Middlebrooks (1994) have reported enhanced performance of sound localization in some unilateral deaf subjects. These individuals were able to localize sound sources both on the side of the

impaired and unimpaired ear. Given some qualitative data (remarks from one patient), the authors then suggested that some unilateral deaf subjects might benefit from training in order to develop sound localization strategies. However it remains clear that this conclusion cannot be used to explain the results obtained by Lessard et al. (1998) since the blind subjects did not benefit from any form of learning or adaptation to the monaural situation. Bilecen et al. (2000) also found an almost balanced bilateral, rather than mainly contralateral, blood-oxygenation-level-dependant response to monaural stimulation of the intact ear in unilateral hearing subject whom performed fMRI. The results suggested a functional reorganization of the central auditory system after unilateral damage.

Since some early-blind humans localized sound sources with an outstanding accuracy under monaural condition, we investigate here the possibility that blind humans are more efficient at processing spectral acoustic information in monaural sound localization tasks. We therefore manipulated the spectral content of stimuli presented monaurally to blind subjects and normally sighted subjects.

Subjects performed five different tasks. First, they localized broadband noise bursts binaurally and monaurally, in order to replicate Lessard et al. (1998) results. In the third condition, they performed the monaural task, but with acoustical paste on the cavities of the open ear pinna to alter the spectral cues available at the level of the tympanic membrane (Gardner & Gardner, 1973, Humanski & Butler, 1988). Finally, they localized monaurally high-pass (above 6 kHz) and low-pass (below 2,5 kHz) stimuli. Only high frequency wavelengths are

short enough to interact with the pinna (Batteau, 1967). Since the highpass noise interacting with the contours of the pinna provide more spectral information than would the lowpass noise (Butler & Humanski, 1992), we assumed that localization of the highpass stimuli would be more accurate than localization of the lowpass stimuli.

METHOD

Subjects

Ten blind subjects and 5 controls participated in the experiment. They ranged in age from 20 to 72. All subjects had normal hearing: 20 dB HL or less in audiometric test for most frequencies between 250 Hz and 8000 Hz and normal neurological status: a summary neurological test were performed before the experimentation. All visually-impaired subjects lost vision before 14 years of age and four of them had residual vision. After the first monaural condition, they were separated in three groups. The first group is composed of 5 controls: they ranged in age from 20 to 28 (mean=25) and their mean auditory threshold is 15 dB SPL for the right ear and 18 dB SPL for the left ear. The second group is composed of 5 blinds subjects who performed like controls, that is to say their error means in localization tasks are comparable to that of controls. The subjects of this group ranged in age from 21 to 71 (mean=37) and their mean auditory threshold is 12 dB SPL for the right ear and 14 dB SPL for the left ear. Two of them had residual vision and one of them lost vision at 8 years old. Finally, the third group is composed of 5 blinds subjects who had supranormal performances, that is to say

their error means in localization tasks are significantly inferior to that of the two other groups. They ranged in age from 28 to 63 (mean= 37) and their mean auditory threshold is 13 dB SPL for the right ear and 20 dB SPL for the left ear. Two of them had residual vision and one of them lost vision at 14 years old. The three groups were formed a posteriori according to their monaural abilities.

Stimuli

Stimuli were broad band noise bursts that ranged from 0,5 kHz to 16 kHz, 0,5 kHz to 2,5 kHz and 6 kHz to 16 kHz (see fig. 1). The noise bursts were 30 ms in duration including a 10 ms rise and a 10 ms fall time. The sound pressure level (SPL) was maintained at 40 dB SPL (re:20 (Pa)) and they were delivered through a randomly selected loudspeaker and repeated five times for each position, in a random manner. In the first three experimental conditions, the stimuli consisted of the broadband noise bursts. In the fourth experimental condition, stimuli were low pass noise burst (below 2,5 kHz) because spectral cues only occur at high frequencies as might be expected given the dimensions of the pinna. In the last condition, the signal consisted of a high-pass noise band (6-20 kHz).

Insert figure 1

Materials, Design and Procedure

The apparatus used to test sound localization, described in detail elsewhere (Lessard et al., 1998), consisted of 16 loudspeakers mounted on a graduated semicircular perimeter (radius 50 cm) positioned at 5°, 16°, 26°, 37°, 47°, 58°, 68° and 78° on either side of the mid-sagittal plane. The subject was seated in the center of the perimeter, the head placed on a headrest attached to the chair, and the speakers were positioned at ear level. All testing was done in an semi-anechoic chamber. The head was not restrained other than being apposed on a head-rest. A warning buzzer, which is placed at 50 cm in front of the subjects, informed them that a stimulus was about to be presented and that they should maintain stable head position and fixate straight ahead. All subjects were blindfolded. An experimenter who stayed in the chamber and remained behind the subject verified compliance to all instructions. Response consisted of pointing with the dominant hand to the apparent source of stimulation. Lines graduated in 1° steps were drawn on the perimeter and the experimenter recorded the response of the subject. In monaural conditions, the left ear of the subject was plugged with a soft foam earplug (mean attenuation, as reported by the manufacturer = 37,5 dB SPL) and covered by a hearing protector muff (mean attenuation, as reported by the manufacturer = 29 dB SPL). In the third condition, subject's opened ear pinna contours was filled with acoustical paste (Vaseline™), a firm cream which equalized convolutions of the pinna, without occluding the auditory canal. This modification of the pinna's global shape was designed to decrease spectral analysis of the sound by the pinna.

Results

The ANOVA (group X condition) conducted on the accuracy to localize sound sources revealed an interaction between the three groups ($F=34,945$, $p<0.000$). This interaction underline the fact that all the subjects localized well in the binaural condition while some subjects were unable to localized sounds monaurally. Sighted and blind individuals were able to localize sound sources under binaural listening condition with a similar level of accuracy: blinds and sighted subjects showed less than 10° arc of error which is very accurate considering that each speaker is 10° wide. This is compatible with what we have previously observed and reported (Lessard et al., 1998). It is best illustrated in Figure 2, showing the three groups of subjects.

Insert Figure 2

A means comparisons with the Dunnett technique demonstrated a dichotomy in the performance of the blind subjects under the second condition, a monaural listening condition using broadband noise, which was independent of the etiology of blindness and the level of residual vision ($p<0.000$). This dichotomy served to separate the blind subjects in two groups: blinds subjects without bias (with a high level of accuracy in monaural localization) and blinds

subjects with bias (with an low level of accuracy). The first subset was composed of blind individuals (n=5) who have shown superior accuracy in our monaural sound localizing task (error mean = 22° arc, standard deviation = 20). The second subset was formed by the blind subjects (n=5) who localized sounds with less accuracy with one ear blocked (error mean = 64° arc, standard deviation = 48). This is again compatible with what we have previously reported (Lessard et al., 1998) in the same task under monaural listening condition, using broadband noise bursts. The difference in performance is best illustrated in Figure 3, which reports the results of the three groups of subjects: sighted subjects, blind subjects showing poor level of accuracy (with bias), and blind subjects showing high level of accuracy (without bias).

Insert Figure 3

The data illustrated in the figure also underlines the fact that the sighted subjects performed less well in this condition, showing a trend to localize sounds toward the unobstructed ear. The mean comparison indicated that this pattern of response was equal in sighted subjects and in the second subset of blind individuals ($p=0,39$). Thus, results under monaural listening condition using broadband noise stimuli indicated that a subset of blind subjects had the ability to accurately localize sound sources, while a second subset and the sighted

individuals showing much more difficulties. For all monaural conditions, the two impaired groups perceived all sound sources at the same place, at about 40°-80° of azimuth on the side of the open ear. So, all the remaining statistics concern exclusively the third group, blinds subjects without bias.

The third condition consisted of the monaural listening condition with the pinna of the unobstructed ear being partially filled with acoustical paste. A mean comparison among group3 (blind subjects without bias) showed a decreased level of performance compared to the level of performance observed under condition 2 (error mean = 31,5°, st. dev. = 24, $p < 0.000$). The performance of the three groups is illustrated in the Figure 4.

Insert Figure 4

In the fourth condition, a monaural listening condition in which the stimuli consisted of high frequencies, the means comparison revealed a significant difference (error mean = 36°, st. dev. = 31, $p < 0,000$) with the monaural baseline condition and no difference with the third condition ($p = 0,076$). The results obtained under this condition are displayed in figure 5.

Insert figure 5

The fifth condition consists of a monaural listening paradigm in which the stimuli were composed of low frequencies. The means comparison indicated that blind subjects without bias had significantly more errors than in the baseline condition (error means = 36°, st. dev. = 25, $p < 0,000$). They also had significantly more errors than in the third condition ($p = 0,047$), but they are equal to those in the fourth condition ($p = 1,000$).

Insert figure 6

These latter results are compatible with the fact that localization cues related to the spectral content of the auditory stimuli are useful for the monaural localization.

In summary, an ANOVA was performed to determine the differences between five listening conditions: binaural, monaural with broad band noise, monaural with high frequencies (above 6 kHz) and monaural with low frequencies (less than 2,5 kHz) in the third group (blinds subjects without bias). The results indicated a significant difference between the five conditions. So, we

compared means. We used the Dunnett technique with the monaural broad band noise condition as control. We compared the three conditions in which the stimuli were altered (the one with acoustical paste, with high pass noise and with low pass noise). Results were largely significant for the three conditions ($p < 0.000$), indicating that in the three conditions, subjects had significantly more errors than in the control condition.

Insert figure 7

Discussion

The main goal of this study was to investigate the difference in auditory processing of monaural cues among different conditions in visually impaired humans and sighted subjects in order to provide an explanation for the superior performances reported for blind individuals (Lessard et al., 1998). The results suggest that in the monaural conditions the superior performance of some blind subjects are attributable to their ability to make use of spectral cues in localization tasks.

The results of the experiments were obtained by using psychophysical responses of subjects who localized sound stimuli in different conditions in which the spectral cues available were selectively modified. Means comparisons had been made between three groups of subjects: group1 = controls, group2 = blinds with normal performances and group3 = blinds with supranormal performances. Results revealed that the level of performance did not differ among the three groups in the first condition (binaural), as we previously reported (Lessard et al., 1998). Regarding the four monaural conditions, we found that group1 and group2 showed a systematic localization bias toward the hearing ear, independently of the side from which it originated, in accordance with the spatial referent of the frequency (Butler & Flannery, 1980). However, subjects of the third group showed quite exceptional levels of performance. They localized the sound on the

appropriate side, i.e., even when it was presented on the side of the obstructed ear.

Two major explanations could be provided for these exceptional performances. First, Leclerc et al. (2000) demonstrated, with the same paradigm used in the present study, that blind subjects who belong to the third group used a larger area of brain during the localization task. In comparison with controls, blind subjects with supranormal performances showed a larger N1 component. This early (100ms) component reflect primary perceptive response of the brain, in other words, the group3 subjects may benefit of the availability of « more brain », giving some help in the monaural task.

The second explanation concern attentiveness skills, which might be increased in blind subjects of the third group. Leclerc et al. (2000), in the same study using the same experimental set-up than the present study, also demonstrated a larger P3, a component associated with attention processes. So, it is possible that these superior attention capacities enable some blind subjects to discriminate more efficiently spectral cues during monaural localization tasks.

However, this higher level of performance demonstrated by group-3 subjects varied according to spectral information available. We compared localization errors and the results revealed that the worst conditions were those in which the spectral content was altered.

The third condition (with acoustical paste) is very interesting because stimuli were the same as in the control condition; the only thing that was changed is the acoustical paste. The effect of this experimental manipulation is to alter the

spectral shaping of the signal by the pinna. The results revealed the importance of these cues. Shaw (1974) showed that the pinna differentially filters the spectral content of a sound; different frequency segments are variously amplified or attenuated, depending on the azimuthal positions of their sources. Spectral transformation and analysis by the pinna, however, is not homogeneous across the auditory spectrum. In humans, sounds < 4 kHz are generally considered to be outside the pinna transformation capacities because their wavelength is too long to deflect on the circumvolutions of the pinna (Searle et al., 1976; Wightman & Kistler, 1992). However, it's in the low-frequency and high-frequency conditions that the group-3 subjects had most errors, compared with the three other experimental conditions.

The hypothesis postulated that group-3 subjects would be better to localized high pass sounds than low pass sounds, but it was not the case: the subject failed these two conditions equally ($p=1,00$). These surprising results could be explained in two different ways.

First, monaural localization in horizontal plane may require macroscopic and microscopic spectral dips and peaks analysis in external ear transfer function. These cues are the same as those used for front/back localization judgment. Asano et al. (1990) demonstrated that simplification by reduction of spectral peak and valleys of the frequency region below 2 kHz has a significant effect on front/rear judgment. The sound power at around 0,5 kHz, 3-5 kHz, and 13 kHz increases for frontal incidence, so both low and high frequencies are necessary for correct front-rear localization of broadband signal, and high

frequencies alone are not sufficient. It could explain the poor performances of group-3 subjects in the fourth condition: only macroscopic patterns of high frequencies were available but no microscopic patterns of low frequencies.

Secondly, Middlebrooks (1992) demonstrated, in the vertical plane, that the reduction of broadband noise centered at 6, 8, 10 or 12 kHz 1/6-octave bandpass has a negative effect on front/back localization performances. The noise-bands used in this study were very narrow, and despite the fact that they contained high frequencies above 5 kHz, so that pinna cues were available, subjects were perturb in location judgment. These results also contributed to explain group-3 results in the fourth condition: despite the fact that high frequencies waves were presents in the stimuli, subjects were perturb because the stimuli bandpass were narrower than those of the second condition (broad-band noises).

Acknowledgments : We thank Aurélie Goldberg, Frédéric Gougoux and Antoine Conne for their assistance in the testing sessions. We also thank Nadia Lessard and Jean Villemagne for their help in stimuli manipulations. This research was supported by grants from the NSERC, the MRC and the FCAR.

References:

1. Lessard, N., Paré, M., Lepore, F. & Lassonde, M. Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature*, 1998, **395**, 278-280.
2. Flannery, R. & Butler, R. A. Spectral cues provided by the pinna for monaural localization in the horizontal plane. *Perception and psychophysics*, 1981, **29**, 438-444.
3. Sadato, N., Pascual-Leone, A., Grafman, J., Ibanez, V., Deiber, M.-P., Dold, G. & Hallett, M. Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature*, 1996, **380**, 526-528.
4. Cohen, L. G., Ceinik, P., Pascual-Leone, A., Corwell, B., Faiz, L., Dambrosia, J., Honda, M., Sadato, N., Gerloff, C., Catala, D. M., & Hallett, Mark. Functional relevance of cross-modal plasticity in blind humans. *Nature*, 1997, **389**, 180-183.
5. Kujala, T., Alho, K., Paavilainen, P., Summala, H. & Näätänen, R. Neural plasticity in processing of sound location by the early blind: an event-related potential study. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 1992, **84**, 469-472.
6. Röder, B., Teder-Sälejärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S. A. & Neville, H. J. Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature*, 1999, **400**, 162-166.
7. Leclerc, C., Saint-Amour, D., Lavoie, M. E., Lassonde, M. & Lepore, F. Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *NeuroReport*, 2000, **11**, 545-550.
8. Weeks, R., Horwitz, B., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C. M., Cohen, L. G., Hallett, M., & Rauschecker, J. P. A Positron Emission Tomographic study of

- auditory localization in the congenitally blind. *The Journal of Neuroscience*, 2000, **20**, 2664-2672.
9. Lawrence B. D. & Simmons, J. A. Echolocation in bats: the external ear and perception of the vertical positions of targets. *Science*, 1982, **218**, 481-3.
10. Fuzessery, Z. M. Speculations on the role of frequency in sound localisation. *Brain Behav Evol*, 1986, **28**, 95-108.
11. Fuzessery, Z. M. Monaural and binaural spectral cues created by the external ears of the pallid bat. *Hearing Research*, 1996, **95**, 1-17.
12. Wotton, J. M. & Jenison, R. L. A backpropagation network model of the monaural localization information available in the bat echolocation system. *Journal of the acoustical society of America*, 1997, **101**, 2964-2972.
13. Slattery, W. H. & Middlebrooks, J. Monaural sound localization: acute versus chronic unilateral impairment. *Hearing Research*, 1994, **75** 38-46.
14. Bilecen, D., Seifritz, E., Radü, E. W., Schmid, N., Wetzel, S., Probst, R. & Scheffler, K. Cortical reorganization after acute unilateral hearing loss traced by fMRI. *Neurology*, 2000, **54**, 765-767.
15. Gardner, M. B. & Gardner, R. S. Problems of localization in the median plane: effect of pinna cavity occlusion. *Journal of the acoustical society of America*, 1973, **53**, 400-408.
16. Humanski, R. A. & Butler, R. A. The contribution of the near and far ear toward localizatin of sound in the sagittal plane. *Journal of the acoustical society of America*. 1988, **83**, 2300-2310.

17. Batteau, D. W. The role of the pinna in human localization. *Proceedings of the Royal Society of London*, 1967, **168**, 158-180.
18. Butler, R. A. & Humanski, R. A. Localization of sound in the vertical plane with and without high-frequency spectral cues. *Perception and Psychophysics*, 1992, **51**, 182-186.
19. Butler, R. A. & Flannery, R. The spatial attributes of stimulus frequency and their role in monaural localization of sound in the horizontal plane. *Perception and Psychophysics*, 1980, **28**, 449-457.
20. Shaw, E. A. G. Transformation of sound pressure level from the free field to the eardrum in the horizontal plane. *Journal of the acoustical society of America*, 1974, **56**, 1848-1861.
21. Searle, C. L. Model for auditory localization. *Journal of the acoustical society of America*, 1976, **60**, 1164-1175.
22. Wightman, F. L. & Kistler, D. J. The dominant role of low-frequency interaural time differences in sound localization. *Journal of acoustical society of America*, 1992, **91**, 1648-1661.
23. Asano, Futoshi; Suzuki, Yoiti and Sone Toshio. Role of spectral cues in median plane localization. *Journal of the acoustical society of America*, 1990, **88**, 159-168.
24. Middlebrooks, John C. Narrow-band sound localization related to external ear acoustics. *Journal of the acoustical society of America*, 1992, **92**, 2607-2624.

Figure 1 : This figure shows the spectrum of low pass and high pass stimuli used in the fourth and five conditions. The broad band noise include these two spectrums.

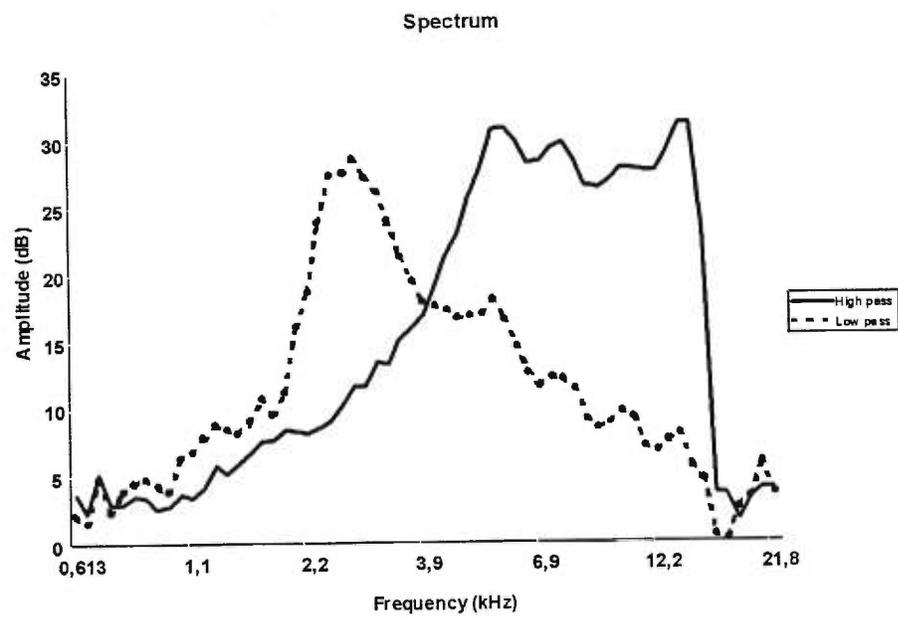


Figure 2 : This figure shows auditory localization performance of control subjects (left), blind subjects with bias (middle) and blind subjects without bias (right). Subjects had to perform the first task, which consisted in localizing broad band noise (bbn) under binaural listening condition. As shown on the graphics, blind subjects localize sound sources with the same accuracy as sighted individuals. The dotted line represents the perfect performance.

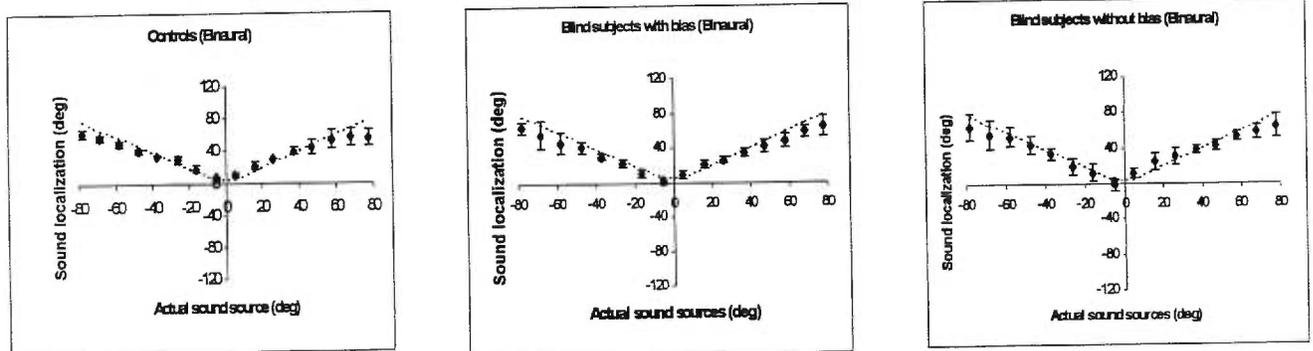


Figure 3 : In the second task, the subjects had localized bbn, under monaural listening condition (with the left ear obstructed). As shown on graphs, sighted subjects tended to localize all sound sources toward the unobstructed ear, independently of the side of the oncoming stimulus.

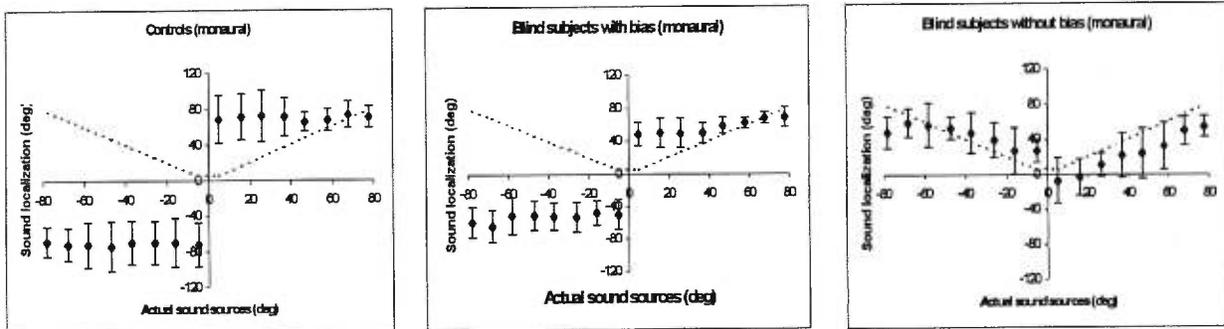


Figure 4: In order to confirm the importance of spectral cues in sound localization for the blind subjects, the subjects had to perform the third task. It required the subjects to localize sound sources under monaural listening condition again, except this time the contours of the subject's right pinna (non-obstructed ear) was filled with acoustical paste, in order to alter spectral cues provided by pinna. As shown on these graphs, subjects of the third group had significantly worst performances than in the previous conditions, giving support for the better spectral integration in this group.

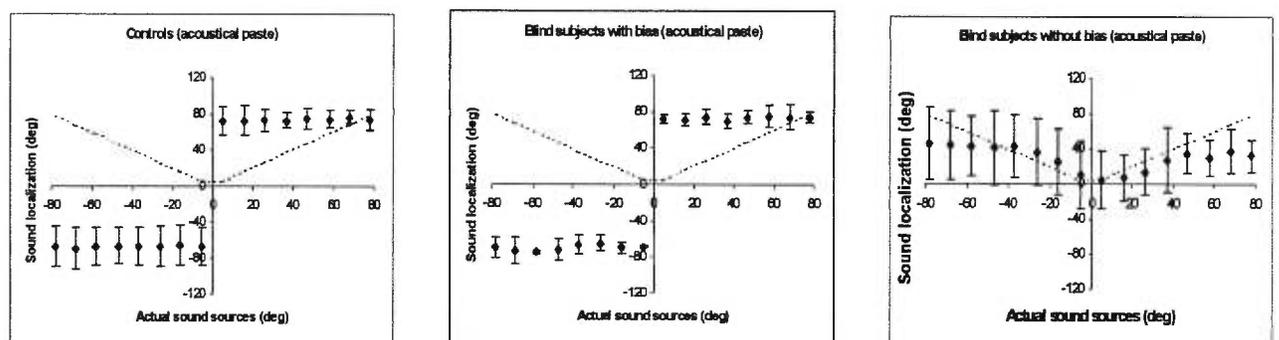


Figure 5: The results reported on these graphs represent performances with high frequency sounds (above 6 kHz) which are known to interact efficiently with the pinna, providing therefore spectral cues.

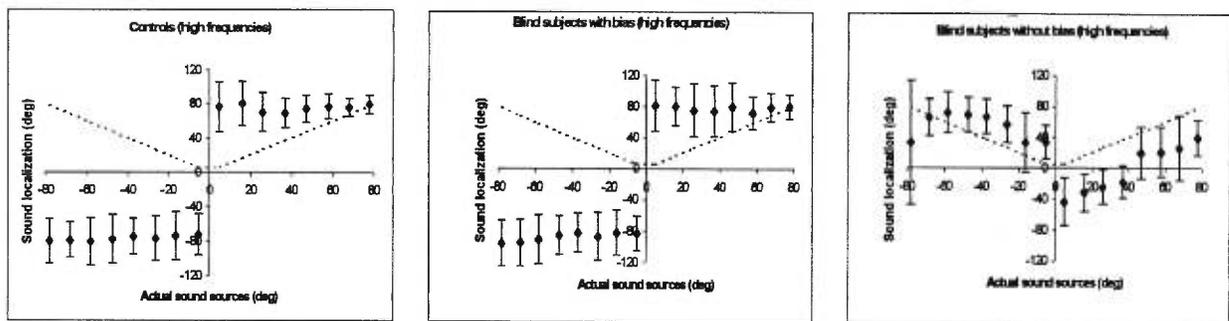


Figure 6 : Finally, the subjects had to localize sounds composed of low frequencies (below 2.5 kHz), under monaural listening condition. The result shown on graph e demonstrates the alteration of performance in the third group. The decreased ability to localize sound sources in the task, particularly for the blind subjects, could be the result of the lack of cues since the length of low frequency waves is too long to interact with pinna.

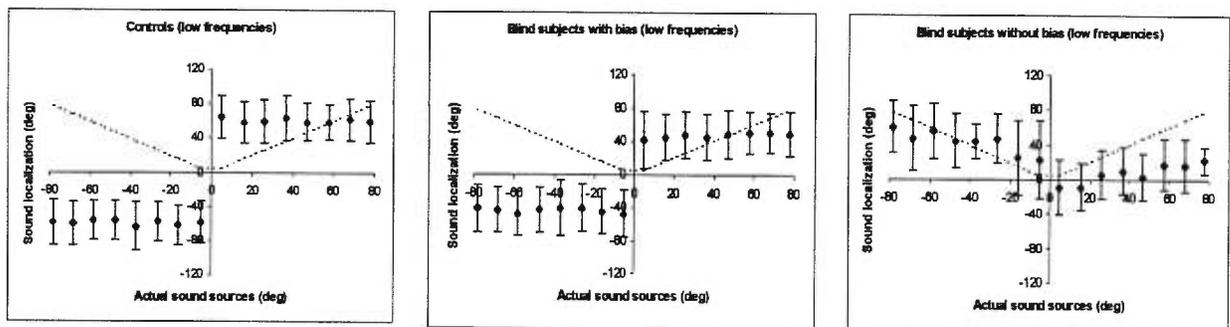
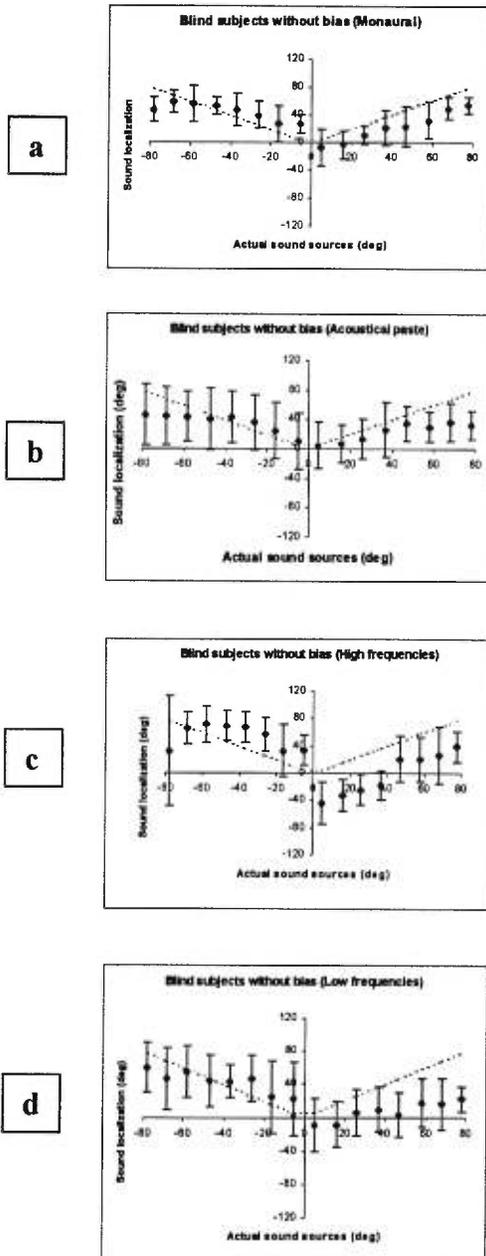


Figure 7 : Blind subjects without bias, in the four monaural conditions; graph **b**, **c** and **d** were compared with graph **a**.



Discussion générale

Discussion générale

Le but de ce mémoire était de mieux comprendre les processus sous-jacents à la localisation sonore chez les individus privés de vision de manière précoce. L'étude comportementale de ces individus nous permet non seulement de constater la contribution de chaque indice de localisation sonore chez l'humain, mais elle nous permet aussi d'inférer sur les processus de plasticité cérébrale chez les personnes privées sensoriellement. L'hypothèse générale visait à vérifier dans quelle mesure les indices spectraux sont à l'origine des performances supra-normales chez la moitié des personnes qui sont devenues non-voyantes avant l'âge de 14 ans, qui serait la période de susceptibilité pour la plasticité inter-modale chez les non-voyants (Cohen et al., 1999).

Nous avons donc élaboré une tâche dans laquelle les sujets devaient localiser des sources sonores sur un plan horizontal, dans 5 conditions différentes. La première condition consistait à localiser des bruits de large spectre binauralement. Dans cette condition, nous nous attendions à ce que les performances des participants non-voyants soient les mêmes que les participants contrôles (Lessard et al., 1998), ce qui a été le cas. Cette condition étant déjà très bien réussie par les sujets voyants, on peut postuler la présence d'un effet plafond, qui rend impossible le dépassement de ces performances. Cette condition servait principalement à s'assurer que les sujets n'avaient pas de

trouble de localisation sonore en condition binaurale, préalable pour ensuite performer dans les tâches monaurales.

La deuxième condition avait pour but de reproduire le phénomène observé dans l'étude de Lessard et al. (1998) et ainsi savoir quels sujets de notre groupe manifestaient les comportements observés par ces auteurs dans la localisation monaurale. Sur les dix participants non-voyants, cinq ont réussi la tâche monaurale, donc la moitié du groupe qui ne manifestait pas de biais directionnel comme les sujets voyants. L'autre moitié du groupe de non-voyants répondait de la même façon que les sujets contrôles, c'est-à-dire que lorsqu'ils avaient une oreille bloquée ils percevaient tous les stimuli du côté de l'oreille ouverte, à environ 50 degrés d'angle. Cette condition nous a aussi permis d'obtenir un niveau de base des moyennes d'erreurs, afin de pouvoir faire des comparaisons avec les trois tests qui suivent. La moyenne d'erreurs du groupe 3 (non-voyants sans biais directionnel) était de 21.71 degrés d'arc.

Dans la troisième condition, le sujet avait toujours la même oreille bloquée (l'oreille gauche) et cette fois on égalisait le pavillon de l'oreille débloquée (l'oreille droite) avec une pâte acoustique, afin de minimiser les indices spectraux liés aux pavillons d'oreilles. Les résultats nous démontrent que les performances du troisième groupe (non-voyants sans biais directionnel) sont significativement diminuées, tandis que les deux autres groupes répondent toujours avec leur biais directionnel. Cette altération de la performance exprime clairement la

contribution des indices monauraux de localisation qui sont liés aux pavillons d'oreilles. Mais comme la tête, le cou et le torse peuvent aussi affecter le spectre du son, une certaine analyse spectrale peut se faire avec des fréquences comprises entre 500 et 16 kHz (Blauer, 1970 et Butler, 1971). Ceci explique que les performances des sujets du groupe 3 ne sont pas complètement mauvaises, quoique ceux-ci avaient significativement plus d'erreurs, avec une moyenne de 31.52 degrés d'arc d'erreur.

Dans la quatrième condition, les sujets étaient toujours privés de leur oreille gauche, et les bandes passantes étaient restreintes aux hautes fréquences (6kHz-20kHz). On s'attendait à ce que les sujets du groupe 3 aient de meilleures performances que dans la cinquième condition, puisque les indices spectraux liés aux pavillons d'oreilles étaient théoriquement présents, les fréquences de plus de 6 kHz étant suffisamment courtes pour faire des déflexions sur le pavillon et ainsi être utiles dans l'analyse spectrale subséquente. Mais tel n'était pas le cas : les performances étaient similaires à celles de la condition 5, c'est-à-dire que les sujets du groupe 3 ont eu une moyenne d'erreur de 32,78 degrés d'arc. Asano et al. (1990) a découvert l'importance des fréquences avoisinant les 2 kHz pour la discrimination avant-arrière en modalité auditive. En effet, ces auteurs ont constaté une détérioration de la performance de sujets normaux pour localiser des bruits de large spectre lorsque ceux-ci étaient modifiés de telle sorte que l'enveloppe des fréquences entourant les 2 kHz était simplifiée. La discrimination avant-arrière devrait, théoriquement, utiliser les mêmes indices (spectraux) que

la localisation horizontale dans une condition monaurale, ce qui nous permet de croire que l'absence des fréquences dans la région des 2 kHz a dû perturber les habiletés de localisation des sujets de notre étude. Toutefois, la confusion avant-arrière ne s'applique pas dans notre cas puisque les sujets savaient que les sons provenaient tous de l'avant. Par ailleurs, Middlebrooks (1992) a rapporté des résultats allant dans le même sens. Il a utilisé des bandes passantes d'un sixième d'octave centrées sur 6, 8, 10 et 12 kHz et il a découvert que les sujets faisaient significativement plus d'erreurs de discrimination avant/arrière lorsque la bande passante était étroite. Donc, le fait de réduire le spectre du son, même s'il contient des hautes fréquences, nuit à l'analyse spectrale en localisation sonore.

Enfin, la cinquième condition, qui était toujours monaurale, était caractérisée par des stimuli qui ne contenaient que les basses fréquences de la bande passante (500 Hz – 2,5 kHz). Selon notre hypothèse, les performances des sujets du groupe 3 devaient être inférieures à la condition de base, ce qui a été le cas. En effet, les moyennes d'erreurs pour ce groupe étaient de 36.28 degrés d'arc, ce qui représente le niveau d'erreur le plus important. Ce résultat était attendu puisque les ondes sonores plus longues que le pavillon de l'oreille ne sont pas spectralement altérées par celui-ci. Voici donc une preuve supplémentaire de l'importance des indices spectraux liés au pavillon de l'oreille dans les performances supra-normales du groupe de sujets non-voyants qui n'ont pas de biais directionnel en condition monaurale.

Ainsi, nous avons établi qu'au niveau comportemental les non-voyants compensent leur privation visuelle par une plus grande utilisation de leur système auditif, notamment en localisation sonore. Il reste à savoir de quelle manière cette réorganisation s'opère au niveau du cerveau. Comme il a été question plus tôt, Slattery & Middlebrooks (1994) ont découvert que certains sourds unilatéraux réussissaient la tâche de localisation monaurale sur le plan horizontal (comme certains des aveugles de la présente étude). Scheffler et ses collègues (1998) ont étudié ces cas en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (fMRI) et ils ont découvert une différence significative entre les zones activées chez les sourds unilatéraux et chez les sujets contrôles dans des tâches de localisation auditive. En condition monaurale, les sujets contrôles démontraient une forte latéralisation de la réponse corticale en faveur de l'hémisphère controlatéral, tandis qu'en condition binaurale la réponse corticale était bilatérale. De plus, le volume d'activation au niveau du cortex auditif était plus faible lorsque la stimulation était monaurale. En ce qui concerne les 5 participants atteints de surdité unilatérale, la réponse à la stimulation monaurale était bilatérale et donc comparable à la réponse des contrôles en condition binaurale. Ces observations indiquent la présence d'une réorganisation des voies auditives chez les personnes qui ont une surdité unilatérale et vient appuyer l'hypothèse selon laquelle la plasticité cérébrale faisant suite à une privation sensorielle précoce peut mener à une augmentation des capacités résiduelles.

D'autre part, Weeks et al. (2000) ont étudié la localisation sonore chez des sujets privés de vision depuis la naissance avec la technique de tomographie par émission de positrons (P.E.T.). Ils ont découvert que les non-voyants congénitaux ainsi que les sujets contrôles avaient une activation au niveau des aires pariétales – postérieures durant la tâche de localisation sonore. En outre, les participants non-voyants ont aussi manifesté une activation au niveau des aires associatives du cortex occipital, normalement activées au cours de certaines tâches de localisation de stimuli visuels et de détection de mouvement visuel chez les sujets voyants. Cette expérience indique que chez les non-voyants congénitaux le cortex occipital droit participe à l'analyse sous-jacente à la localisation des sons et que cette activité occipitale aurait des connections avec les aires postérieures du cortex pariétal, ce qui suggère une certaine réorganisation par contacts synaptiques.

Le principe général qui réunit le cas des non-voyants et celui des malentendants unilatéraux est le suivant : dans les tâches de localisation sonore en condition monaurale, ces individus utilisent un volume cérébral plus grand que les sujets contrôles, ce qui suggère clairement que le cerveau se réorganise afin de compenser les déficits des systèmes sensoriels humains. Cela expliquerait les différences comportementales entre les non-voyants et les contrôles observées dans la présente étude.

Conclusion générale

La principale visée du présent mémoire était d'établir un lien de causalité entre l'analyse spectrale en modalité auditive et les performances supra-normales d'un groupe de personnes non-voyantes et ce, dans la perspective d'améliorer nos connaissances au sujet de la compensation cérébrale faisant suite à une privation sensorielle avant la période critique chez l'humain.

À partir de ces résultats, il serait intéressant de vérifier quels sont les substrats anatomiques impliqués dans les performances supra-normales des non-voyants en utilisant la technique d'imagerie cérébrale par résonance magnétique fonctionnelle (fMRI) afin de mieux connaître comment s'opère la compensation au niveau du cerveau.

Références:

Aitkin, L.M., Anderson, D.J., & Brugge, J.F. (1970). Tonotopic organization and discharge characteristics of single neurons in nuclei of the lateral lemniscus of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 33, 421-440.

Asano, F., Suzuki, Y. & Sone, T. (1990). Role of spectral cues in median plane localization. *Journal of the acoustical society of America*, 88, 159-168.

Batteau, D. W. (1967). The role of the pinna in human localization. *Proceedings of the Royal Society of London*, 168, 158-180.

Beggs, W. D. & Foreman, D. L. (1980). Sound localization and early binaural experience in the deaf. *British journal of audiology*, 14, 41-48.

Bilecen, D., Seifritz, E., Radü, E. W., Schmid, N., Wetzel, S., Probst, R. & Scheffler, K. (2000). Cortical reorganization after acute unilateral hearing loss traced by fMRI. *Neurology*, 54, 765-767.

Blauert, Jens (1970). Sound localization in the median plane. *Acoustica*, 22, 205-213.

Botte, M. C., Canévet, G., Demany, L. & Sorin, C. (1988). *Psychoacoustique et perception auditive*. Les éditions INSERM, Paris.

Butler R. A. & Kluskens L. (1971). The influence of phase inversion on the auditory evoked response. *Audiology*, 10, 353-357.

Butler, R. A. & Flannery, R. (1980). The spatial attributes of stimulus frequency and their role in monaural localization of sound in the horizontal plane. *Perception and Psychophysics*, 28, 449-457.

Butler, R. A. & Humanski, R. A. (1992). Localization of sound in the vertical plane with and without high-frequency spectral cues. *Perception and Psychophysics*, 51, 182-186.

Carpenter, M. B. (1991). *Core Text of Neuroanatomy*. Baltimore : William & Wilkins.

Cohen, L. G., Weeks, R. A., Sadato, N., Celnik, P., Ishii, K. & Hallett, M. (1999). Period of susceptibility for cross-modal plasticity in the blind. *Annals of Neurology*, 45, 451-460.

Cohen, L. G., Ceinik, P., Pascual-Leone, A., Corwell, B., Faiz, L., Dambrosia, J., Honda, M., Sadato, N., Gerloff, C., Catala, D. M. & Hallett, M. (1997). Functional relevance of cross-modal plasticity in blind humans. *Nature*, 389, 180-183.

Covey & Casseday (1991). The monaural nuclei of the lateral lemniscus in an echolocating bat: parallel pathways for analyzing temporal features of sound. *Journal of Neurosciences*, 11, 3456-70

Evans & Nelson (1973). On the functional relationship between the dorsal and ventral divisions of the cochlear nucleus of the cat. *Experimental Brain Research*, 29, 428-442.

Feldman, D. E. & Knudsen, E. I. (1997). An anatomical basis of visual calibration of the auditory space map in the barn owl's midbrain. *Journal of Neurosciences*, 17, 6820-6837.

Flannery, R. & Butler, R. A. (1981). Spectral cues provided by the pinna for monaural localization in the horizontal plane. *Perception and Psychophysics*, 29, 438-444.

Fortin, Martin (1998). *Physiologie de l'audition* : notes de cours.

Freedman, S. J. & Fisher, H. G., (1968). Localization of sound during simulated unilateral conductive hearing loss. *Acta Otolaryngol*, 66, 213-220

Fuzessery, Z. M. (1996). Monaural and binaural spectral cues created by the external ears of the pallid bat. *Hearing Research*, 95, 1-17.

Fuzessery, Z. M. (1986). Speculations on the role of frequency in sound localisation. *Brain Behav Evol*, 28, 95-108.

Gardner, M. B. et Gardner, R. S. (1973). Problem of sound localization in the median plane, effect of pinnae cavity occlusion. *Journal of the Acoustical Society of America*, 53, 400-408.

Gilkey, R. H. & Anderson, T. R. (1997). *Binaural and spatial hearing in real and virtual environments*. New Jersey : Lawrence erlbaum associates.

Hofman, P. M., Van Riswick, J. G. & Van Opstal, A. J. (1998). Relearning sound localization with new ears. *Nature Neurosciences*, 1, 417-421.

Jenkins, W. & Merzenich, M. M. (1984) Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior. *Journal of neurophysiology*, 52, 819-847.

King, A. J. (1993). A map of auditory space in the mammalian brain: neural computation and development. *Experimental Physiology*, 78, 559-590.

Knudsen E. I. & Knudsen P. F. (1985). Vision guides the adjustment of auditory localization in young barn owls. *Science*, 230, 545-548.

Knudsen, E. I. (1985). Experience alters the spatial tuning of auditory units in the optic tectum during a sensitive period in the barn owl. *The Journal of Neurosciences*, 5, 3094-3109.

Knudsen, E. I., Steven D. E., & Knudsen, P. F. (1984). Monaural occlusion alters sound localization during a sensitive period in the barn owl. *The Journal of Neurosciences*, 4, 1001-1011.

Kujala, T., Alho, K., Huotilainen, M., Ilmoniemi, R. J., Lehtokoski, A. L. Leinonen, A., Rinne, T., Salonen, O., Sinkkonen, J., Standertskjöld-Nordenstam, C. G. & Näätänen, R. (1997). Electrophysiological evidence for cross-modal plasticity in humans with early- and lat-onset blindness. *Psychophysiology*, 34, 213-216.

Kujala, T., Alho, K., Kekoni, J., Hämäläinen, H., Reinikainen, K., Salonen, O., Standertskjöld-Nordenstam, C. G. & Näätänen, R. (1995). Auditory and somatosensory event-related potentials in early blind humans. *Experimental Brain Research*, 104, 519-526.

Kujala, T., Alho, K., Paavilainen, P., Summala, H. & Näätänen, R. (1992). Neural plasticity in processing of sound location by the early blind: an event-related

potential study. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 84, 469-472.

Lawrence B. D. & Simmons, J. A. (1982). Echolocation in bats: the external ear and perception of the vertical positions of targets. *Science*, 218, 481-483.

Leclerc, C., Saint-Amour, D., Lavoie, M. E., Lassonde, M. & Lepore, F. (2000). Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *NeuroReport*, 11, 545-550.

Lessard, N., Paré, M., Lepore, F. & Lassonde, M. (1998). Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature*, 395, 278-280.

Lessard, N., Lepore, F., Poirier, P., Villemagne, J. & Lassonde, M. (2000). Sound localisation in hemispherectomized subjects: the contribution of crossed and uncrossed cortical afferents. *Experimental Brain Research*, sous presse.

Marieb, E. (1993). *Anatomie et physiologie humaines*. Québec : Éditions du renouveau pédagogique.

Masterton, R. B. & Diamond, I. T. (1967). Effects of auditory cortex ablation on discrimination of small binaural time differences. *Journal of neurophysiology*, 27, 15-36.

Middlebrooks, J. C. (1987). Binaural mechanisms of spatial tuning in the cat's superior colliculus distinguished using monaural occlusion. *Journal of Neurophysiology*, 57, 688-701.

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

Middlebrooks, J. C. (1992). Narrow-band sound localization related to external ear acoustics. *Journal of the acoustical society of America*, 92, 2607-2624.

Moore, Brian C. J. (1997). *An introduction to the psychology of hearing*. Londres : Academic Press.

Neville, H. J., Bavelier, D., Corina, D., Rauschecker, J., Karni, A., Lalwani, A., Braun, A., Clark, V., Jezzard, P. & Turner, R. (1998). Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects: biological constraints and effects of experience. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 95, 922-929.

Oldfield, S. R. & Parker, S. P. Acuity of sound localization: a topography of auditory space. II. Pinna cues absent (1984). *Perception*, 13, 601-617.

Phillips D. P., Calford M. B., Pettigrew J.D., Aitkin L.M. & Semple M.N. (1982). Directionality of sound pressure transformation at the cat's pinna. *Hearing Research*, 8, 13-28.

Piaget, J. (1977). *La naissance de l'intelligence chez l'enfant*. Paris : Delachaux et Niestlé.

Pickles, J. O. (1988). *An introduction to the physiology of hearing*. Academic Press, London.

Rauschecker, J. P. & Harris, L. R. (1983). Auditory compensation of the effects of visual deprivation in the cat's superior colliculus. *Experimental Brain Research*, 50, 69-83.

Rauschecker, J. P. & Kniepert, U. (1994). Auditory localization behaviour in visually deprived cats. *European Journal of Neurosciences*, 6, 149-160.

Rauschecker, J. P. & Korte, M. J. (1993). Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex. *The Journal of Neurosciences*, 13, 4538-4548.

Röder, B., Teder-Sälejärvi, W., Sterr, A., Rösler, F., Hillyard, S. A. & Neville, H. J. (1999). Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature*, 400, 162-166.

Rosenzweig, Mark R. et Leiman, Arnold, L. (1991). *Psychophysiologie, deuxième édition*. Québec : Décarie Éditeur.

Sadato, N., Pascual-Leone, A., Grafman, J., Ibanez, V., Deiber, M. P., Dold, G. & Hallett, M. (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature*, 380, 526-528.

Searle, C. L. Model for auditory localization (1976). *Journal of the acoustical society of America*, 60, 1164-1175.

Searle, C. L., Braida, L. D., Cuddy, D. R. & Davis, M. F. (1975). Binaural pinna disparity: another auditory localization cue. *Journal of the Acoustical Society of America*, 57, 448-455.

Shaw, E. A. G. (1974). Transformation of sound pressure level from the free field to the eardrum in the horizontal plane. *Journal of the acoustical society of America*, 56, 1848-1861.

Slattery, W. H. & Middlebrooks, J. (1994). Monaural sound localization: acute versus chronic unilateral impairment. *Hearing Research*, 75, 38-46.

Trehub, Sandra E. et Schneider, Bruce (1985). *Auditory development in infancy*. New York : Plenum Press.

Weeks, R., Horwitz, B., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C. M., Cohen, L. G., Hallett, M., & Rauschecker, J. P. (2000). A Positron Emission Tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *The Journal of Neurosciences*, 20, 2664-2672.

Weinrich, Soren. The problem of front-back localization in binaural hearing (1982). *Scandinavian audiology, suppl 15*, 135-145.

Wenzel, E. M., Arruda, M., Kistler, D. J. & Wightman, F. L. Localization using nonindividualized head-related transfer functions (1993). *Journal of the acoustical society of America*, 94, 111-123.

Wightman, Frederic L. & Kistler, Doris J. (1992). The dominant role of low-frequency interaural time differences in sound localization. *Journal of the Acoustical Society of America*, 91, 1648-1661.

Wotton, Janine M. & Jenison, R. L. (1997). A backpropagation network model of the monaural localization information available in the bat echolocation system. *Journal of the Acoustical Society of America*, 101, 2964-2972.