

Université de Montréal

Organisation cérébrale et traitement des indices spectraux lors de  
la perception du mouvement et de la localisation sonore.

Par

Jean Villemagne

Département de psychologie

Faculté des arts et des sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures

En vue de l'obtention du grade

Philosophiæ Doctor (Ph.D.)

En psychologie

ψ

Septembre 2000

Jean Villemagne©2000



BF  
22  
U54  
2001  
v. 004

Journal de la Bibliothèque

Le présent ouvrage est le résultat de la recherche effectuée par les auteurs et ne doit pas être considéré comme une œuvre originale.

Le Directeur

Le Directeur de la Bibliothèque  
Le Directeur des Services

Le Directeur de la Bibliothèque

Le Directeur de la Bibliothèque

Le Directeur de la Bibliothèque

Le Directeur de la Bibliothèque

Le Directeur de la Bibliothèque



Le Directeur de la Bibliothèque

## Introduction générale

(Membres du Jury)

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée:

Organisation cérébrale et traitement des indices spectraux lors de  
la perception du mouvement et de la localisation sonore

Est présentée par :

Jean Villemagne

Elle a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes:

---

Mme Isabelle Peretz, Ph.D. (présidente du comité)

M. Franco Lepore, Ph.D. (directeur de thèse)

M. André Delorme, Ph.D.

M. Pierre Bovet, Ph.D. (représentant externe)

Jean-Pierre Gagné, Ph.D. (représentante du doyen)

---

Septembre 2000

## Sommaire

L'information auditive nécessaire à la localisation sonore est acheminée de la cochlée aux aires auditives primaires par un nombre important de relais, de fibres de décussations et de commissures dont on a peine à saisir toute la complexité sur le plan fonctionnel et structurel. Il est démontré cependant que le système auditif commence à effectuer une spécialisation des voies de projections ascendantes permettant une certaine ségrégation des chemins qu'emprunte l'information auditive impliquée dans le traitement des indices de disparité (différences de temps et d'intensité interauriculaires) de celle permettant le traitement des indices spectraux. Les fibres de projections de la région antérieure du noyau cochléaire sont le point de départ d'une organisation cérébrale permettant un traitement plus spécifique des indices de disparité alors que les projections de sa partie dorsale sont davantage spécialisées dans le traitement des indices spectraux. Cette organisation des voies de projections ascendantes va se préserver à travers les divers relais sous-corticaux jusqu'au cortex et suggère qu'il existe une hiérarchisation des mécanismes du traitement spécifique de l'une et l'autre de ces voies. Ainsi, l'apport plus ou moins important de l'activité cérébrale de la base vers le cortex, serait en relation avec le degré de complexité que nécessite le traitement du stimulus auditif.

Cette thèse s'intéresse aux mécanismes assumant le traitement des indices spectraux. Elle cherche à préciser la pertinence d'une participation corticale lors de la discrimination de la direction, de la distance perçue ainsi que la localisation des trajectoires présentées lors de déplacements dans des plans verticaux. Cette tâche a été choisie puisqu'il est démontré que la perception de l'élévation (verticalité) repose plus spécifiquement sur le traitement des indices spectraux. Il est aussi démontré que la perception du mouvement dépend d'une activité

essentiellement corticale. La localisation sonore en position sagittale-médiane permet donc d'étudier spécifiquement les phénomènes reliés aux indices spectraux puisqu'ils sont les seuls à être disponibles à cet emplacement alors que les différences de temps et d'intensité interaurales y sont nulles. L'ensemble de la tâche proposée nous permet donc d'obtenir des conditions favorisant un traitement spectral cortical optimum. Qui plus est, la comparaison de deux plans verticaux, l'un médian et l'autre coronal, nous permet d'estimer l'apport relatif des indices de disparités à ceux des indices spectraux. L'orientation coronale engendre toujours l'ajout d'une différence de temps et d'intensité interauriculaire (disparité) à ceux des indices spectraux.

Les indices spectraux sont aussi dépendants en partie du traitement mécanique que les pavillons d'oreilles font subir à l'onde sonore. Ceux-ci modifient l'enveloppe spectrale du son en fonction de la position de la source sonore dans l'espace et ceci uniquement pour des fréquences  $\geq 4\text{kHz}$ . Ce registre correspond donc à une partie spécifique du registre audible humain et non à sa totalité. Toutefois, la totalité des indices spectraux perçus aux oreilles est acheminée au cerveau et le traitement qui s'en suit s'effectue tout le long des voies de projections ascendantes jusqu'au cortex. La complexité du traitement cérébral lors de l'analyse spectrale peut faire appel aussi aux capacités interhémisphériques puisque les hémisphères cérébraux ne sont pas totalement indépendants l'un de l'autre. Il existe entre eux, plus d'un ensemble de fibres permettant le passage d'informations. Le plus important est le corps calleux (CC). Son implication fonctionnelle en tant que structure auditive demeure méconnue. Les recherches animales ont démontré cependant qu'un certain nombre ( $\pm 25\%$ ) de fibres calleuses répondent à des représentations spatiales simulant les zones centrales du champ auditif lors d'expérimentations en localisation sonore. Plusieurs fibres ont une préférence pour des différences de temps et

d'intensité nulles. Puisque ces indices de disparité nulle correspondent à la représentation spatiale en champ central et que les indices spectraux sont les seuls qui permettent physiquement la localisation à cette position, le CC pourrait avoir un rôle à jouer dans leur traitement.

Des observations anatomiques viennent supporter cette hypothèse. Il est connu que les fibres calleuses aboutissent au niveau de l'aire primaire auditive A1 dans les zones de représentation des fréquences  $\geq 4\text{kHz}$ . Les couches cellulaires recevant les fibres calleuses répondent aussi aux stimulations binaurales excitatrices (EE) alors qu'elles sont quasiment absentes des couches de cellules monaurales (EO) ou binaurales suppressives (EI). On postule donc que ces couches de cellules binaurales excitatrices font partie d'un réseau neural impliqué dans la perception de l'élévation ainsi que du mouvement d'un stimulus sonore. On constate que ce registre binaural de fréquences aiguës correspond aussi aux caractéristiques des modulations spectrales pouvant être apportées par les pavillons d'oreilles à l'onde sonore. À notre connaissance, l'hypothèse d'une implication calleuse dans le traitement spécifique des indices spectraux relié au registre du traitement des pavillons d'oreilles n'a pas encore été vérifiée et c'est à celle-ci que les travaux de recherche conduits dans le cadre de cette thèse ont été consacrés.

Les résultats obtenus suggèrent une implication calleuse dans le traitement d'indices spectraux mais dont le registre semble être plus large que la simple bande passante modulée par les pavillons d'oreilles. C'est pourquoi l'hypothèse d'une contribution spécifique du CC au registre des capacités de transformations spectrales des pavillons d'oreilles (CTSP) n'est pas démontrée. Par ailleurs, les résultats obtenus ne nous permettent pas d'infirmier catégoriquement cette proposition de façon absolue. Dans un autre ordre d'idées, on observe aussi que le traitement des

indices spectraux nécessaires à la localisation sonore, la perception du mouvement et la discrimination du mouvement seraient différenciés en totalité ou en partie les uns des autres. En effet, on note que dans certaines conditions l'une de ces habiletés peut s'améliorer alors que les autres se détériorent ou demeurent inchangées.



## Table des matières

Jury.....	ii
Sommaire.....	iii
Table des matières.....	vii
Listes des figures.....	viii
Dédicace.....	xii
Remerciements.....	xiii
Introduction générale.....	1
Perception du Mouvement.....	39
Articles	
#1- The Minimum Audible Movement Angle in a Vertical Plane and the Auditory Spectral Cues Processing: a Binaural Perception Task in Human Listeners.....	40
#2- A Role for the Corpus Callosum in the Auditory Spectral Cues Processing: a Binaural Perception Task in Acallosals Patients.....	78
Localisation Sonore .....	116
Discussion générale.....	131
Conclusion.....	161
Références.....	166
Appendice.....	193
Fiches techniques du périmètre sonore.....	194
Méthode de calcul et de conversion des données brutes.....	197

## Listes des Figures

## Introduction

- Figure 1: Représentations du système périphérique auditif humain. Adaptation de A.P. Spence and E.B. Mason. Sens. In: *Anatomie et physiologie: une approche intégrée*, ed. Éditions du renouveau pédagogique inc. Menlo Park, California, USA.: The Benjamin/Cummings Publishing compagny, Inc.,1983.pp. 422....9
- Figure 2: Projections auditives ascendantes du noyau cochléaire vers les colliculi inférieurs. Adaptation de E.M. Rouiller. Functional Organization of the Auditory Pathways. In: *The Central Auditory System*, eds. G. Ehret and R. Romand. New York: Oxford University Press, 1997.pp. 26-27..... 12
- Figure 3: Projections métencéphaliques du lemnisque latéral (LL) en provenance des noyaux cochléaires (NC) antéroventral (figure 3A) et dorsal (figure 3B). Adaptation de E.M. Rouiller. Functional Organization of the Auditory Pathways. In: *The Central Auditory System*, eds. G. Ehret and R. Romand. New York: Oxford University Press, 1997.pp 195-196..... 15
- Figure 4: Projections ascendantes des colliculi inférieurs vers le cortex auditif. Adaptation de E.M. Rouiller. Functional Organization of the Auditory Pathways. In: *The Central Auditory System*, eds. G. Ehret and R. Romand. New York: Oxford University Press, 1997.pp. 38..... 17
- Figure 5: Projections des voies auditives centrales et connections interhémisphériques. Adaptation de A.P. Spence and E.B. Mason. Sens. In: *Anatomie et physiologie: une approche intégrée*, ed. Éditions du renouveau pédagogique inc. Menlo Park, California, USA.: The Benjamin/Cummings Publishing compagny, Inc., 1983.pp. 424..... 22
- Figure 6: Division corticale du système auditif chez le chat. Adaptation de E.M. Rouiller. Functional Organization of the Auditory Pathways. In: *The Central Auditory System*, eds. G. Ehret and R. Romand. New York: Oxford University Press, 1997.pp 350..... 23
- Figure 7: Modulations spectrales induites par le pavillon d'oreille en fonction du degré d'élévation de la source sonore. Adaptation de E.A.G. Shaw and R. Teranishi, Sound pressure generated in an external-ear replica and real human ears by a nearby point source. *Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 44, pp. 248, 1968..... 30
- Figure 8: Disposition spatiale du périmètre sonore en quatre positions testées selon deux orientations dans des plans verticaux.....33

Article #1: The Minimum Audible Movement Angle in a Vertical Plane and the Auditory Spectral Cues Processing: a Binaural Movement Perception Task in Human Listeners

- Figure 1: Bandes passantes utilisées en fonction des modulations spectrales induites par le pavillon d'oreille selon le degré d'élévation de la source sonore. Adaptation de E.A.G. Shaw and R. Teranishi, Sound pressure generated in an external-ear replica and real human ears by a nearby point source. *Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 44, pp. 248, 1968..... 72
- Figure 2: Disposition spatiale du périmètre sonore en quatre positions testées selon deux orientations dans des plans verticaux.....73
- Figure 3: Discrimination de la direction perçue à chacune des positions testées en fonction de la bande passante présentée.....74
- Figure 4: Perception de la distance des trajectoires parcourues à chacune des positions testées en fonction de la bande passante utilisée..... 74
- Figure 5: Discrimination de la direction perçue à chacune des positions testées en fonction de la vitesse présentée..... 75
- Figure 6: Perception de la distance des trajectoires parcourues à chacune des positions testées en fonction de la vitesse présentée ..... 75
- Figure 7: Discrimination de la direction perçue à chacune des positions testées en fonction de la distance parcourue.....76
- Figure 8: Perception de la distance parcourue à chacune des positions testées en fonction de la distance présentée ..... 76
- Figure 9: Valeur en gain des erreurs observées à chacune des positions testées en fonction de la distance présentée .....77

Articles #2 A Role for the Corpus Callosum in the Auditory Spectral Cues Processing: a Binaural Perception Task in Acallosals Patients.

- Figure 1: Bandes passantes utilisées en fonction des modulations spectrales induites par le pavillon d'oreille selon le degré d'élévation de la source sonore. Adaptation de E.A.G. Shaw and R. Teranishi, Sound pressure generated in an external-ear replica and real human ears by a nearby point source. *Journal of the Acoustical Society of America*, vol. 44, pp. 248, 1968..... 110
- Figure 2: Disposition spatiale du périmètre sonore en quatre positions testées selon deux orientations dans des plans verticaux.....111

Figure 3a:	Discrimination de la direction perçue par chaque groupe de sujets testés en fonction de la bande passante présentée .....	112
Figure 3b:	Distance des trajectoires perçues par chaque groupe de sujets en fonction de la disparité spectrale et de la bande passante utilisée.....	112
Figure 4a:	Discrimination de la direction perçue pour chaque groupe de sujets à la position située à hauteur d'oreille dans l'axe sagittal-médian en fonction de la bande passante présentée et de la disparité spectrale utilisée.....	113
Figure 4b:	Perception de la distance des trajectoires parcourues pour chaque groupe de sujets à la position située à hauteur d'oreille dans l'axe sagittal-médian en fonction de la bande passante présentée et de la disparité spectrale utilisée.....	113
Figure 5a:	Discrimination de la direction perçue pour chaque groupe de sujets à la position située au-dessus de la tête dans l'axe sagittal-médian en fonction de la bande passante présentée et de la disparité spectrale utilisée.....	114
Figure 5b:	Perception de la distance des trajectoires parcourues pour chaque groupe de sujets à la position située au-dessus de la tête dans l'axe sagittal-médian en fonction de la bande passante présentée et de la disparité spectrale utilisée.....	114
Figure 6a:	Discrimination de la direction perçue pour chaque groupe de sujets à la position située à hauteur d'oreille dans le plan coronal en fonction de la bande passante présentée et de la disparité spectrale utilisée.....	115
Figure 6b:	Perception de la distance des trajectoires parcourues pour chaque groupe de sujets à la position située à hauteur d'oreille dans le plan coronal en fonction de la bande passante présentée et de la disparité spectrale utilisée.....	115

#### Localisation sonore

Figure 1a:	Erreurs de localisation en fonction de la bande passante présentée pour chacune des positions testées sans égard à la direction perçue. ....	118
Figure 1b:	Erreurs de localisation en fonction de la bande passante présentée pour chacune des positions testées pour les essais dont la direction est perçue correctement ou de façon statique.....	119
Figure 1c:	Erreurs de localisation en fonction de la bande passante présentée pour chacune des positions testées pour les essais dont la direction est perçue inversée.....	119
Figure 2:	Erreurs de localisation par position en fonction de la distance présentée.....	121

Figure 3:	Erreurs de localisation en fonction de la vitesse utilisée. On remarque peu de variation induite par le changement de vitesse à l'intérieure d'une même position.....	122
Figure 4a:	Erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la disparité présentée et ceci pour toutes les directions perçues confondues.....	124
Figure 4b:	Erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la disparité présentée et ceci pour les essais dont la direction est perçue correctement ou de façon statique.....	125
Figure 4c:	Erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la disparité présentée et ceci pour les essais dont la direction est perçue inversée.....	125
Figure 5:	Erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la position utilisée.....	126
Figure 6:	Erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction du spectre de la bande passante utilisée .....	128
Figure 7:	Erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction du spectre de la bande passante utilisée pour les positions situées dans l'axe sagittal-médian .....	129

## Dédicace

À tous ceux pour qui la vie est une expérience unique, intense et sans compromis.

Écrire, c'est vaincre la mort.  
Chanter, c'est parler plus fort qu'elle.

Roger Tabra

*In Memoriam* : François Dupuis.

Elle est si belle  
Cette chienne de vie  
Qui te glisse entre les doigts  
Et doucement  
T'emmène dans les couloirs  
De la mort sans fin  
Si libératrice  
Et si pure soit-elle

Elle est bien trop belle  
Pour te laisser tenter  
Par la démence  
Une fraction de seconde  
Où tes yeux  
Regardent tes mains qui tremblent  
Prendre l'arme  
Et soudain tu as froid

Tu dances avec elle  
Et tu la serres tout contre toi  
Jusqu'à ce que tu sentes ton âme  
Glisser entre les doigts  
De cette muse qui t'entraîne  
Et te fait oublier  
Ce mal que tu te fais

Elle est bien trop belle  
Pour te laisser la solitude  
Grandir en toi  
Et fermer les portes du silence  
Qui à jamais  
Vont retenir ton existence  
Qui n'en peut plus  
Et soudain tu as froid

Elle est bien trop belle  
Pour qu'on découvre ton vrai visage  
Sur un papier  
Laissé là tout à côté  
De ton dernier voyage  
Loin de cette réalité  
Elle est bien trop belle  
Elle est bien trop belle  
Cette chienne de vie

Sylvain Michel

## Remerciements

Comment ne pas avoir une bonne pensée pour celui qui a permis que je puisse m'accomplir autant au cours de toutes ces années ? À toi Franco, je voue toute ma reconnaissance dans le respect sincère d'une amitié sans fin.

Comment ne pas avoir une bonne pensée pour tous ceux qui ont directement participé à ce projet? À vous, Jean-Paul et Maryse, j'évoque les sentiments profonds et respectueux que vous avez su préserver en moi. Ils ne pourront à jamais s'effacer de l'ordre immuable des valeurs établies.

Comment ne pas avoir une bonne pensée pour tous ceux qui ont indirectement contribué à ce projet ? À vous tous mes amis, collègues et professeurs, j'avoue mon attachement profond et le besoin pressant de vous revoir. Au-delà de cette aventure, il existe une épopée où la vie se mesurait à la grandeur des conquêtes ensemble gagnées. Nous voilà donc à jamais unis et frères de sang.

Comment ne pas avoir de regrets en pensant à tous ceux qui ont directement souffert de ce projet? À vous, les femmes qui se sont données sans compter, corps et âmes, et qui ont sincèrement cherché à partager leur vie avec la mienne. J'avoue m'être trop souvent trompé. J'en suis seul à en souffrir désormais.

Comment ne pas avoir de regrets en pensant à tous ceux qui ont indirectement souffert de ce projet ? À vous chers parents, frères et sœurs, j'avoue avoir été trop longtemps absent. Sachez que vous m'avez manqué plus que je vous ai manqué. Vous étiez si présents dans mon cœur, indispensables et apaisants. Préparez-vous, je reviens chez nous...(merci papa pour ton support et tes judicieuses corrections).

How can I forget those for who devotion was more than true worth? I would not have made it without you, this one for you David. Thanks pal.

Comment ne pas avoir de remords dans l'immense regret d'avoir perdu à jamais un compagnon d'infortune. Que la paix sillonne, François, le chemin que tu as choisi de parcourir pour toujours.

À vous tous, j'avoue partager le présage d'un sentiment de jours meilleurs car le monde et les temps changent.

## Introduction

L'expérience sonore, d'un point de vue comportemental, est aussi essentielle et complexe que celle d'autres modalités sensorielles telles que la vision ou la somesthésie. Contrairement à ces dernières, la localisation sonore ne repose pas sur la représentation spatiale du stimulus à même l'organe récepteur, comme la rétinité l'est pour l'œil par exemple. En fait, la cochlée est organisée de façon à permettre la transduction en impulsions bioélectriques des variations d'amplitude pour de multiples fréquences du spectre sonore. L'organisation physique des cellules ciliées sur la membrane basilaire est donc en lien direct avec la représentation fréquentielle plutôt qu'avec la représentation spatiale de la source sonore. L'étude du cerveau à l'égard de la représentation de l'espace sonore devient nécessaire puisqu'elle s'obtient à partir du traitement qu'il exerce des diverses représentations fréquentielles perçues aux membranes basilaires.

La localisation sonore s'effectue grâce aux indices binauraux et monauraux. Les indices binauraux sont générés à partir de la distance existant entre les deux oreilles alors que les indices monauraux, appelés aussi indices spectraux, sont principalement attribuables aux circonvolutions des pavillons. Il existe deux types d'indices binauraux, soit la différence de temps interaurale (DTI) et la différence d'intensité interaurale (DII), toutes deux appelées communément indices de disparité. Aussi, dans les deux cas, un son en provenance d'un secteur latéralisé du champ auditif sera perçu plus rapidement et avec plus d'intensité à l'oreille la plus près de la source sonore (proximale) comparativement à l'oreille la plus éloignée (distale).



Plus un son est latéralisé et plus la DTI est grande (Phillips et Brugg, 1985; Kuhn, 1980, 1982, Wakeford et Robinson, 1974). Tobias et Schubert (1959) parlent de la DTI comme pouvant se conceptualiser selon deux déterminants majeurs. Le premier déterminant est d'ordre transitoire et relève de la capacité à détecter l'apparition d'un changement dans l'environnement auditif (début et fin d'apparition d'un son). La sensibilité chez l'humain à détecter la plus petite DTI se chiffre à 10  $\mu$ sec pour les sons de moins de 1.2 kHz (Zwislocki et Feldman, 1956; Yost, 1974). Le second déterminant concerne plutôt la différence continue qui existe entre les deux modulations des vibrations tympaniques (différences de phases interaurales: DPI) tout au long de la présentation du son.

La DII quant à elle, relève principalement du phénomène d'ombrage de la tête et du corps qui atténue l'énergie spectrale perçue à l'oreille distale (Kuhn, 1979, Semple et Kitzes, 1987, Shaw, 1974; Wiener, 1947). Contrairement à la DTI, la DII est infime pour les longueurs d'ondes de basse fréquence (moins de 2.5 kHz) et pour lesquelles le cycle de la phase s'approche ou excède la distance de la grosseur de la tête (un cycle à tous les  $\pm 700 \mu$ sec chez l'humain) (Wakeford et Robinson, 1974; Jeffress, 1968). On observe aux positions les plus latéralisées, une perte d'intensité globale du stimulus sonore de  $\pm 20$  à 30 dB pour les fréquences supérieures à 5 kHz, (Moore et Irvine, 1979; Calford et al., 1986; Irvine, 1987; Fedderson et al., 1957; Wiener et al., 1966).

Rayleigh (1907) a été le premier à proposer un modèle duplex d'indices de perception auditive. Ce modèle veut que la DTI soit principalement l'apanage des basses fréquences alors que les hautes fréquences permettraient la perception de la DII. Néanmoins, cette théorie ne semble être

valable que lors de l'utilisation de sons sinusoïdaux (Yin et al., 1984). En effet, il a été démontré chez l'animal que l'utilisation d'une bande passante (son complexe), dont le registre spectral contient exclusivement des fréquences élevées, permet aussi d'établir une localisation sonore basée sur une perception de DTI (Yost, 1974; Yin et al., 1984). Cette capacité serait attribuable aux modulations temporelles des enveloppes sonores du spectre (Henning, 1974; McFadden et Pasanen, 1976; Jeffress, 1968).

Martin et Webster (1987), ainsi que Middlebrooks et Green (1991), ont démontré chez l'humain que les positions péri-centrales dans le plan horizontal sont toujours mieux localisées que celles plus latéralisées. L'acuité diminue au fur et à mesure que la position de la source sonore s'éloigne du centre et devient moins précise à 90° en azimut. En effet, à cette position les sujets peuvent nécessiter jusqu'à 40° de séparation avant que cette discrimination ne puisse être réalisée dans ce plan. Toujours en terme d'acuité spatiale, Mill (1958) définit la résolution en termes "d'angle minimum audible"(AMA). Cette mesure constitue la distance angulaire minimale requise entre deux sons statiques afin d'en permettre la discrimination de leur emplacement respectif. Pour lui, cet angle aurait  $\pm 1^\circ$  dans le plan horizontal alors que Chandler et Grantham (1992), à l'instar de Perrot et Tucker (1988), lui ont trouvé une valeur supérieure ( $2.3^\circ$ ). Lorsque la localisation s'effectue en élévation au niveau de l'aire centrale d'un plan sagittal médian, l'étude de Heffner et Heffner (1988) confirme toujours l'acuité de l'AMA à  $1.3^\circ$ , alors que Chandler et Grantham (1992) l'évaluent à  $3.65^\circ$ . Bien que la différence de résultats entre ces études semble attribuable à une différence dans la technique de la mesure employée, un fait persiste ; l'acuité spatiale demeure sensiblement la même dans tous les plans du champ central.

D'autres attributs du stimulus sonore viennent aussi ajouter leurs contributions aux capacités de résolution spatiale. Une cible sonore mobile (dynamique) est toujours moins bien perçue qu'un stimulus immobile (statique). Il faut à la cible mobile un temps minimum d'intégration (TMI) de l'ordre de 150 à 300 msec. chez l'homme pour en discriminer optimalement le mouvement et son emplacement. Le TMI moyen est cependant de 100 à 150 msec. pour une cible statique (Blauert, 1969, 1970; Grantham et Wightman, 1979, Grantham, 1984; Kollmeier et Gilkey, 1990; Chandler et Grantham, 1992). La vitesse de déplacement lors de l'utilisation d'une cible en mouvement affecte grandement la qualité de sa localisation. Les grandes vitesses font chuter rapidement la performance. Toujours chez l'humain, Perrot et Tucker (1988) ont d'ailleurs démontré que la distance angulaire minimale requise pour percevoir un son dynamique comme étant en mouvement (angle minimum de mouvement audible : AMMA) est liée à sa vitesse de déplacement angulaire. Ainsi, un son en mouvement parcourra une certaine distance avant d'être perçu comme étant en déplacement. Si la distance n'est pas suffisamment grande, il sera perçu comme étant immobile (statique). Plus la vitesse est élevée, plus l'AMMA est grand. L'AMMA, tout comme L'AMA, est fonction du TMI.

Il existe plusieurs positions du champ auditif pour lesquelles la DTI et la DII sont nulles et pour lesquelles la localisation demeure possible grâce aux capacités d'altérations spectrales. Ces capacités sont principalement générées par les pavillons d'oreilles. Ces positions sont distribuées à la manière d'un cône dans l'espace auditif à l'intérieur duquel les possibilités de confusion de leurs représentations spatiales sont accrues (Mills et al., 1972; Blauert, 1969/70) mais pour lesquelles les indices spectraux sont les seuls facteurs pouvant suffisamment varier afin d'en permettre la représentation spatiale (Mehrgardt et Mellert, 1977). Le spectre audible chez

l'humain s'étend de .02 à 20 kHz et la sensibilité à pouvoir discriminer des variations minimales d'amplitude varie de 0.5 à 1 dB pour les fréquences situées entre 0.2 et 10 kHz (Mill 1958). Au niveau du système périphérique, les pavillons d'oreilles humains affectent l'amplitude des fréquences sonores qui sont supérieures à 4 KHz (Shaw et Teranishi, 1968; Shaw, 1974; Mehrgardt et Mallert 1977; Musicant et Butler, 1984). Ceci s'observe aussi chez plusieurs espèces animales dont le chat (Hebrank et Wright, 1974b). Chez l'humain, ces variations d'amplitude au niveau spectral sont fonction de la position de la source sonore dans l'espace auditif (Mehrgardt et Mellert, 1977). Le système auditif possède donc une sensibilité lui permettant d'effectuer un traitement raffiné des indices spectraux afin d'obtenir une représentation de l'espace auditif.

Au niveau comportemental, les recherches effectuées montrent que l'analyse spectrale permet le discernement avant-arrière (Batteau, 1967; Flannery et Butler, 1981; Gardner et Gardner, 1973; Humansky et Butler, 1988; Asano, Suzuki et Sone, 1990) et qu'elle est directement responsable de la perception du niveau d'élévation de la source sonore (Bloom, 1977, Middlebrooks, 1992). De plus, Searle et al. (1976) démontrent qu'il existe un certain degré de participation des indices spectraux aux localisations en azimut, ce que confirmeront plusieurs autres recherches subséquentes (Musicant et Butler, 1984; Butler et Flannery, 1980, Humansky et Butler, 1988, Martin et Webster, 1987; Watkins 1978). Les variations spectrales fournissent ainsi des indices caractéristiques sur l'emplacement spatial spécifique de la source sonore. On s'entend pour dire que les indices de disparités (DTI et DII) sont particulièrement importants lors de la localisation dans un plan horizontal (Angell et Fites, 1901; Heyes et Ferris, 1975; Byrne et Dermody, 1975,

Martin et Webster, 1987; Jonkees et Groen, 1946; Tønning, 1973) alors que les indices de types spectraux sont plutôt déterminants à la perception de l'élévation.

Très peu de recherches discutent des capacités d'utilisation d'indices spectraux d'un point de vue binaural. Toutefois, il a été démontré chez l'humain que la disparité spectrale permettrait une meilleure localisation sonore que la simple écoute binaurale sans facteur de disparité spectrale (Searle et al., 1975, Middlebrooks, 1992). Des résultats similaires ont aussi été rapportés par Hofman et al. (1998). Après avoir altéré les indices spectraux naturellement utilisés (monauraux et binauraux) en imposant le port continu de moules modifiant la forme globale des deux pavillons d'oreilles, les sujets commettaient plusieurs erreurs de localisation dans tous les plans d'orientation. Toutefois, les changements d'élévation étaient toujours perçus comme des déplacements horizontaux. Après une période de quelques jours, les sujets arrivaient à s'adapter à cette nouvelle situation et ne commettaient plus d'erreurs significatives. Ces résultats ne peuvent pas s'expliquer par une absence du traitement des indices de disparité interaurale puisque celui-ci est demeuré intact suite à la préservation de l'ouverture du conduit auditif. Hofman et al. (1998) suggèrent que l'apprentissage de nouveaux indices spectraux binauraux sont similaires à l'acquisition d'un second schème de références spectrales. Cet apprentissage peut s'apparenter par analogie à l'acquisition observée lors de port de prismes oculaires. De la même façon que dans les expérimentations sur la perception visuelles, les sujets retrouvent rapidement leur habileté de localisation de départ après que leurs moules auditifs sont retirés.

Il est démontré que la localisation sonore demeure toujours possible à l'aide d'une seule oreille (modalité monaurale), donc en l'absence d'indices de disparité (Angell et Fit, 1901; Fisher et

Freedman, 1968). Oldfield et Parker (1986), tout comme Slattery III et Middlebrooks (1994), ont rapporté qu'en mode monaural, l'erreur obtenue lors de localisation sonore dans un plan vertical n'était que légèrement supérieure à celle en modalité binaurale alors que dans le plan horizontal, elle était nettement plus grande. Toujours en modalité monaurale, un ensemble d'études conduites par Butler a également démontré que les variations du spectre sonore influencent la qualité de la localisation dans le plan horizontal en fonction de la fréquence centrale de la bande passante (Butler et Flannery, 1980; Musicant et Butler, 1984b; 1985 et Butler, 1986) alors que Belendiuk et Butler (1975) ont établi que des sujets obtenaient des résultats au-delà de la chance lors de la localisation de cibles sonores dépassant les 4 kHz dans le plan horizontal.

Par ailleurs, une différence quant à la précision de la localisation s'observe selon le type de stimulus employé. Avec des sons complexes, plus l'étendue de la bande passante est grande et plus un son comprend à la fois des basses ( $\leq 2\text{KHz}$ ) et des hautes ( $\geq 3\text{KHz}$ ) fréquences, meilleure sera la localisation dans tous les axes (Chandler et Grantham 1992; Harris et Sergeant, 1971). Asano et al. (1990) attribuent cette particularité à une capacité globale du système auditif à pouvoir effectuer une analyse complémentaire de la position à partir de larges bandes passantes de basses et de hautes fréquences. Ces mêmes auteurs rapportent aussi que les sujets testés étaient toujours capables d'effectuer des jugements d'élévation à partir de simulations de sons statiques pour lesquelles une simplification importante de l'enveloppe avait été appliquée. Cette modification de l'onde sonore s'effectuait à partir d'une analyse de Fourier (Fast Fourier Transform: FFT) et uniformisait toute différence d'amplitude d'ordre microscopique du contenu de l'enveloppe. On remarqua alors que des variations microscopiques de l'amplitude pour des

fréquences avoisinant les 2 kHz étaient indispensables dans le contenu l'enveloppe afin d'éviter des erreurs systématiques de perception avant/arrière.

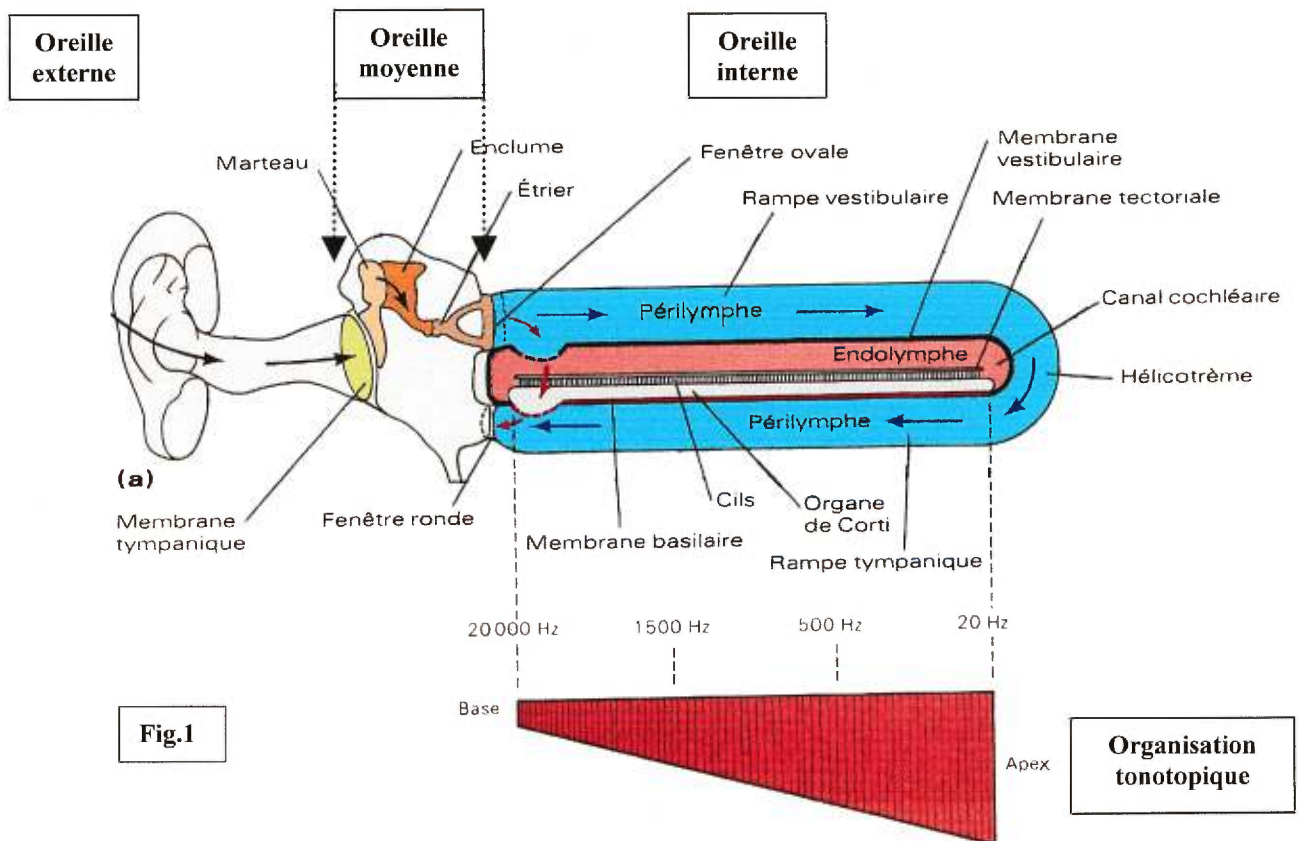
### **ORGANISATION ANATOMIQUE**

Du point de vue anatomique, le système auditif semble différer de ses homologues visuel ou somesthésique à bien des égards. Tout d'abord, une ségrégation directe de la représentation spatiale de l'environnement visuel ou corporel commence immédiatement au niveau des organes périphériques (l'œil ou la peau) alors que la cochlée (organe périphérique auditif) permet l'analyse des représentations fréquentielles plutôt que celle d'une représentation spatiale. D'autre part, les systèmes visuel et somesthésique sont aussi reconnus pour posséder des projections fortement latéralisées alors que le système auditif se présente comme étant plutôt bilatéralisé. Celui-ci possède un nombre important de relais permettant une multitude de croisements possibles de l'information auditive à plusieurs niveaux. Malgré cela, le système auditif demeure latéralisé sur le plan de l'organisation fonctionnelle. De façon générale, les déficits observés restent controlatéralisés lors de lésions corticales autant chez l'homme que chez l'animal, ce que nous aborderons plus en détail un peu plus loin (Heffner et Masterton, 1975; Jenkins et Masterton, 1982; Kavanagh et Kelly, 1987, Jenkins et Merzenich, 1984; Thompson et Cortez, 1983; Poirier et al, 1994).

La description de l'organisation des voies auditives décrite au cours de cette section cherche à réviser en partie les connaissances actuelles quant au degré de participation de ses diverses structures dans le traitement des indices spectraux, ainsi que de celles de la disparité interauriculaire à travers les nombreux relais anatomiques. Pour ce faire, l'organisation

anatomique est présentée en deux volets. La première selon qu'elle appartient à un niveau de traitement sous-cortical, suivie en second lieu de celle corticale. La contribution plus ou moins importante de chaque type de traitement demeure centrale à la présentation des structures.

### Système périphérique externe :



Avant de pouvoir être traité par le système auditif central, le son doit être converti en signal bio-électrique par un processus de transduction. Aussi, après avoir subi une déflexion sur le pavillon d'oreille et pénétré le conduit auditif, le son entre en résonance avec la membrane tympanique (voir fig. 1). Cette dernière actionne alors un ensemble de 3 osselets situés dans l'oreille moyenne qui amplifieront mécaniquement le signal auditif. L'os du marteau vient articuler celui de l'enclume qui est attaché à son tour à l'étrier. Ce dernier vient aussitôt percuter la fenêtre



ovale ce qui propage une onde de choc à travers la cochlée. Cette transduction mécanique permet d'obtenir une amplification totale de 27.5 dB qui préservera la qualité du signal lors du passage de l'air libre au milieu aqueux (oreille interne).

Le cycle de l'onde ainsi généré exerce des points de pression à même la membrane tectoriale sur laquelle les cellules ciliées viennent s'appuyer. Les cellules ciliées internes et externes sont situées à l'intérieur des organes de Corti. Ces organes foisonnent tout le long de la membrane basilaire sur laquelle ils sont fixés à leur base. Leur disposition correspond physiquement aux représentations fréquentielles du spectre sonore. Elles déterminent ainsi un continuum tonotopique de la base à l'apex. La distance parcourue par la longueur d'onde stimule alors un secteur spécifique sur la membrane correspondant à la fréquence du son. Les cellules ciliées les plus près de la base répondent aux fréquences les plus élevées alors que les fréquences les plus basses correspondent à celles situés plus près de l'apex.

Les cellules ciliées font synapse avec les cellules bipolaires du ganglion spiral (ou de Corti) et forment aussitôt le nerf auditif. Commence alors le processus du traitement du signal sonore par les diverses structures cérébrales du système auditif. L'influx nerveux est acheminé au noyau cochléaire, au complexe de l'olive supérieure, aux noyaux du lemnisque latéral, au colliculus inférieur et au corps genouillé médian, qui forment les unités responsables du traitement sous-cortical. Après quoi, l'information parvient aux structures télencéphaliques responsables du traitement cortical. Elles peuvent être classées selon trois catégories de réponses cellulaires. La première est dite sommative (EE) et correspond à un niveau de décharge supérieur à celui obtenu lors de la stimulation monaurale des oreilles (contro ou ipsilatéral au site d'enregistrement). La

seconde est dite suppressive (EI) et correspond à une inhibition de la réponse cellulaire. Elle devient alors inférieure à celle du niveau de base observé en stimulation monaurale. Enfin, la troisième catégorie est appelée occlusive ou monaurale (EO) et génère une réponse binaurale semblable à celle observée en stimulation monaurale. Les cellules EI répondent au son présenté soit à l'oreille ipsi ou controlatérale et demeurent indifférentes au signal en provenance de l'autre oreille.

## ORGANISATION SOUS-CORTICALE

### Le noyau cochléaire (NC) :

#### Projections auditives ascendantes du noyau cochléaire vers les colliculi inférieurs

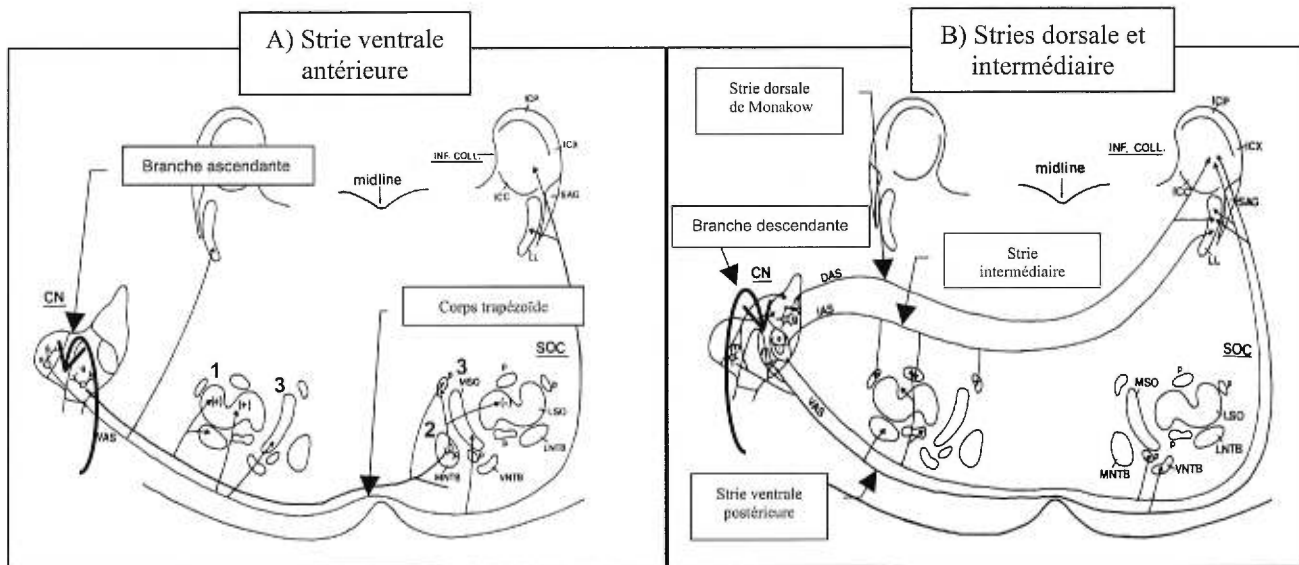


Fig. 2) Représentation schématique des projections du noyau cochléaire (CN). La strie ventrale comprend principalement les efférences de la partie antéro-ventrale (A) ainsi que postéro-ventrale (B) du CN. Les stries ventrales (antérieure et postérieure) seraient impliquées dans l'acheminement d'informations d'indices de disparité (DTI et DII) alors que les stries dorsale (de Monakow) et intermédiaire (de Held) soutiendraient davantage le traitement des indices spectraux.

INF. COLL.) colliculi inférieurs, SOC) complexe olivaire supérieur, MSO) complexe olivaire médian, CN) noyau cochléaire, MNTB) noyau médian du corps trapézoïde, VNTB) noyau ventral du corps trapézoïde, LL) lemnisque latéral.

Les fibres afférentes du nerf auditif pénètrent d'abord le noyau cochléaire (NC) ipsilatéral (voir la figure 2) où elles s'y divisent en deux branches (l'une ascendante et l'autre descendante). La branche ascendante (dessin A) va rejoindre la partie antéro-ventrale du noyau alors que la branche descendante (voir dessin B) projette à la partie postéro-ventrale dorsale (In: Lorente de No, 1981; Rouiller, 1997). Cette différenciation des branches cochléaires suggère, d'ores et déjà, une ségrégation soutenant une dissociation fonctionnelle du traitement auditif, bien que dans ce noyau les cellules soient de type exclusivement monaural (Evans et Nelson, 1973; Evans, 1975).

Les fibres ascendantes antérieures sont caractérisées par la préservation d'informations attribuables au registre de basses et de hautes fréquences nécessaires au traitement futur des indices de disparité (DTI et DII). Ces projections se terminent dans les couches de cellules répondant au traitement dominant de la stimulation EE et EI à des niveaux supérieurs. La voie dorsale ascendante pour sa part, serait dévolue au traitement d'information spectrale des registres de basses et hautes fréquences que l'on retrouverait alors dans les couches de cellules EE et EO subséquentes.

Les projections de la strie ventrale antérieure, en partance du NC (dessin A), passent par le corps trapézoïde et vont rejoindre 1)- le noyau latéral de l'olive supérieure (OS) ipsilatérale, 2)- le noyau du corps trapézoïde controlatéral, 3)- les noyaux médians de l'OS ipsilatérale et controlatérale. Les projections de la strie ventrale postérieure passent par le corps trapézoïde pour rejoindre le CI en envoyant quelques collatérales aux complexes de l'OS ipsilatérale et controlatérale (Warr, 1982). Les axones des cellules qui empruntent la strie dorsale (strie de Monakow), et qui sont impliqués dans le traitement subséquent des indices spectraux vont rejoindre le lemnisque latéral (LL) controlatéral pour aboutir immédiatement au colliculus inférieur (CI) controlatéral (voir le dessin B de la figure 2). Ce faisant, ils envoient quelques collatérales aux noyaux du LL.

Enfin, certains axones du NC postéro-ventral empruntent la strie intermédiaire (strie de Held) et vont rejoindre principalement les complexes de l'OS ipsilatérale et controlatérale ainsi que les noyaux du LL.

**Le complexe de l'olive supérieure (OS) :**

Le complexe de l'OS est formé du noyau latéral de l'OS (LSO) et du noyau médian de l'OS (MSO), des noyaux latéral et médian du corps trapézoïde (LNTB et MNTB), ainsi que de nombreux noyaux périolivaires. La caractéristique dominante de ces noyaux demeure la préservation d'une forte organisation tonotopique (voir figure 2).

Ces structures sont considérées comme étant les premières à répondre à des stimulations binaurales et reçoivent des projections du NC bilatérales. La projection ipsilatérale de la strie ventrale antérieure provoque des réponses cellulaires de type excitatrice (E) (Warr, 1982; Glendenning et al., 1985). La projection controlatérale provoque une réponse cellulaire de type inhibitrice (I). Ces afférences provoquent des patrons de décharges cellulaires de type binaural EI (excitée par une stimulation monaurale d'une oreille (E) et inhibée (I) à la stimulation de l'autre oreille). On retrouve aussi quelques cellules de type EO que l'on considère monaurales. Les cellules binaurales retrouvées sont principalement sensibles aux DII et répondent plutôt à des stimulations de hautes fréquences (Golberg and Brown, 1969; Tsuchitani et Boudreau, 1969, Caird et Klinke, 1983). Les DTI transitoires (début et fin d'apparition du son) et les différences de phases interaurales (DPI) répondent aux stimulations de basses fréquences et relèvent des cellules de type EE en lien avec les projections des stries ventropostérieure et intermédiaire (Golberg et Brown, 1969; Yin et Chan, 1990).

La spécialisation des noyaux latéral et médian de l'OS semble donc refléter un principe important de l'organisation des voies auditives ascendantes puisqu'elle maintient les bases d'une ségrégation nécessaire à un traitement central des indices des disparités, tout en préservant une

forte organisation tonotopique pouvant contribuer ultérieurement à un traitement complémentaire des indices spectraux. L'OS semble avoir une forte spécialisation dans le traitement des indices des disparités. De plus, il est remarqué que les projections de la strie dorsale, qui sont en lien avec une spécialisation accrue dans le traitement des indices spectraux, évitent le complexe olivaire pour aboutir directement au colliculus inférieur.

### Le lemnisque latéral (LL) :

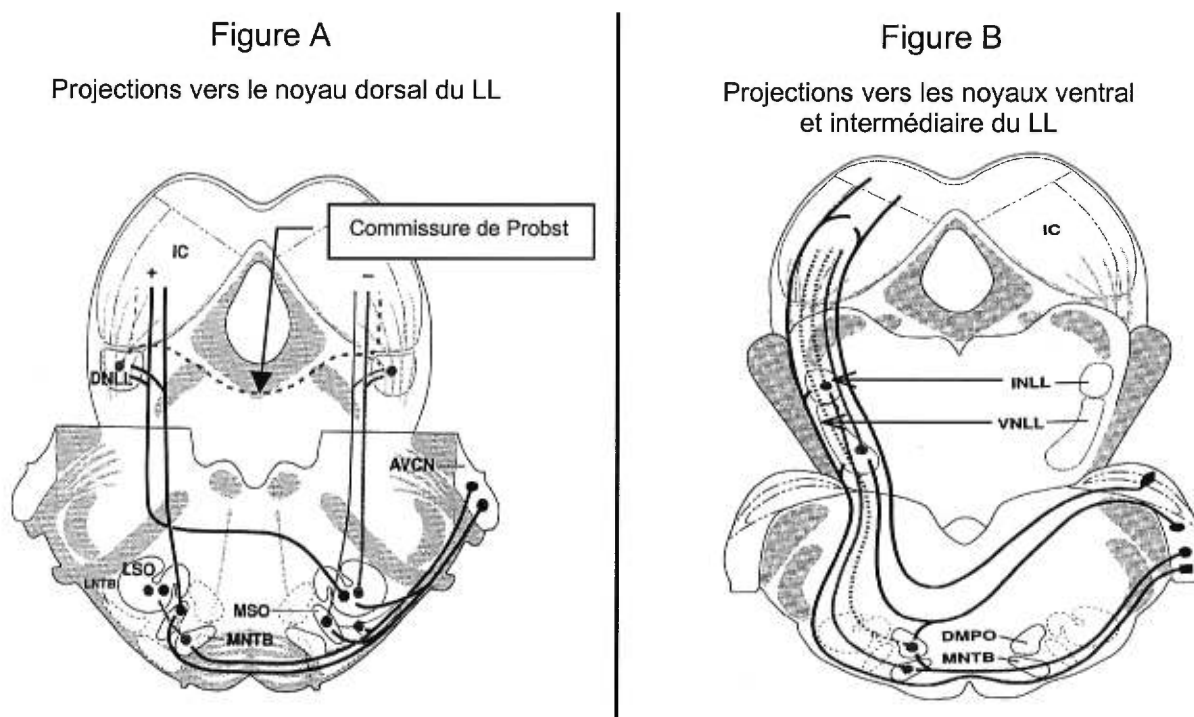


Fig. 3) Les projections du NC antéroventral (AVCN) vont rejoindre le noyau dorsal du lemnisque latéral (DNLL). Ces projections sont les seules du LL à être de type binaural (EE et EI) et sont responsables d'acheminer les informations de disparités auriculaires aux colliculi inférieurs (IC). Les projections en partance du noyau postérieur du NC controlatéral rejoignent les noyaux ventral et intermédiaire du LL et acheminent des informations monaurales de type EO.

Peu de recherches ont été effectuées à ce jour afin d'étudier les structures du LL. En plus d'un amalgame de fibres de projections en partance principalement du NC, le LL contient trois relais synaptiques en relation avec la différenciation fonctionnelle observée au niveau du NC. Il s'agit des noyaux ventral, intermédiaire (figure 3B) et dorsal (figure 3A). Les noyaux dorsaux du LL

sont binauralement excités (EE pour les noyaux controlatéraux et EI pour les ipsilatéraux) et reçoivent des afférences bilatéralisées des NC antéventraux et des noyaux latéraux de l'OS. Les connections controlatérales provoqueraient des patrons de réponses cellulaires de types excitatrices alors que les afférences ipsilatérales du noyau médian de l'OS et de l'autre NDLL provoqueraient des réponses inhibitrices (voir figure 3A) (Zook et Cassaday, 1979; Glendenning et al., 1981). Il est à noter que seuls les NDLL sont reliés entre eux par des fibres commissurales via la commissure de Probst (Glendenning et al., 1981).

L'organisation tonotopique semble être préservée parmi ces structures mais une dégradation de l'information temporelle pourrait y être observée (Merchan et al., 1994; Friauf, 1992). En effet, la destruction des NDLL modifie les propriétés binaurales des cellules des CI controlatéraux et des cortex controlatéraux qui lui sont associés. Les patrons de réponses cellulaires du CI suggèrent que le NDLL a des propriétés inhibitrices sur les fonctions des analyses temporelles (DTI et DPI) et de l'intensité du signal sonore (Li et Kelly, 1992; Glenn et Kelly, 1992). Les noyaux ventral et intermédiaire du LL sont tous deux de type monaural (EO-OE), ce qui représente une caractéristique pouvant suggérer qu'ils contribuent au traitement des indices spectraux. (Aitkin et al., 1970; Covey et Casseday, 1991). Les noyaux du LL semblent ainsi contribuer davantage au traitement des indices des disparités via l'organisation du NDLL alors que les noyaux ventral et intermédiaire possèdent des caractéristiques pouvant contribuer au traitement des indices spectraux.

## Les colliculi inférieurs (CI) :

### Projections ascendantes des colliculi inférieurs vers le cortex

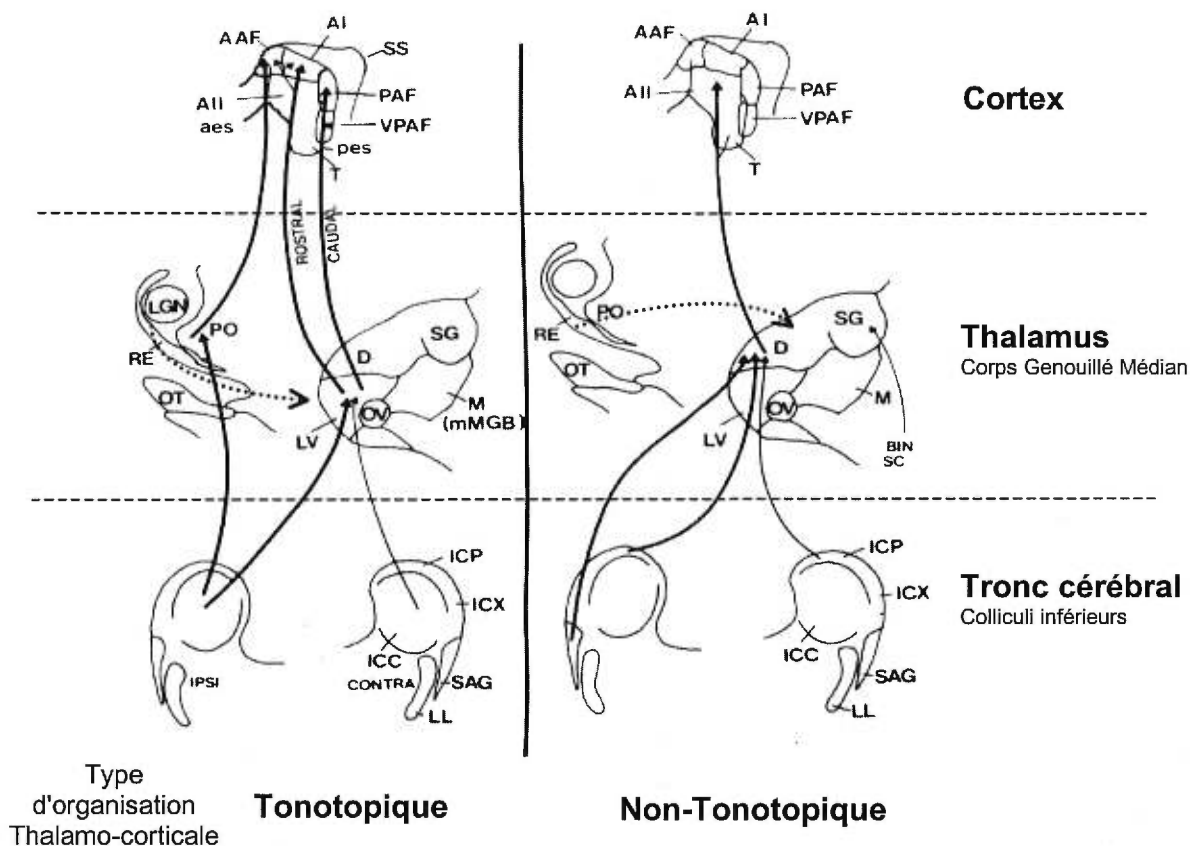


Fig. 4) Entre les colliculi inférieurs et le cortex auditif, les voies auditives ascendantes se subdivisent en trois types d'organisation fonctionnelle dont deux appartiennent exclusivement à la modalité auditive (tonotopique et non-tonotopique) alors que la troisième est plurisensorielle. L'organisation fonctionnelle des deux premiers systèmes est d'abord caractérisée par la réciprocité des connexions qui existent entre ces diverses structures. Aussi, un réseau de fibres ascendantes et descendantes (corticofuges) projettent selon une distribution très similaire et parallèle.

Le CI est le relais le plus important des voies auditives ascendantes au niveau mésencéphalique et devient la première structure démontrant véritablement une intégration complexe des multiples informations en provenance des deux principales voies en partance du NC (ventrale et dorsale). Traditionnellement, le CI a été divisé en plusieurs régions (voir figure 4): centrale, péricentrale et externe (Rockel et Jones, 1973a, b et c ; Morest et Oliver, 1984 ; Adams, J.C., 1979 a et b). La partie centrale (ICC) est surmontée dorsalement (ICP) et caudalement (ICX)



d'une zone appelée cortex colliculaire. Toutes ces régions marquent le point de départ fonctionnel de nouvelles projections ascendantes appartenant à trois types distincts d'organisation dont deux sont exclusivement en modalité auditive (tonotopique, non-tonotopique) alors que la troisième est polysensorielle.

La partie centrale (ICC) se caractérise par la préservation d'une organisation tonotopique. On y retrouve plusieurs couches de cellules qui démontrent de multiples sensibilités aux caractéristiques du son (hauteur du son, intensité, étendue spectrale, modulation de fréquences et préférences spatiales). Ces couches se superposent afin d'obtenir une première intégration pluridimensionnelle de l'information auditive. Un grand nombre de cellules du CI répondent à des interactions binaurales EE ou EI (75%) alors que le quart (25%) présentent des réponses de type monaural EO (Irvine, 1986). Cette différence de proportion semble indiquer une participation accrue du CI au traitement des indices de disparité comparativement à celui des indices spectraux. Aussi, 30 à 40% des cellules binaurales sont de type EI et sont particulièrement impliquées dans la perception de la DII. Celles-ci seraient regroupées dans la région interne du noyau chez le chat, démontrant une organisation plutôt concentrique des représentations fréquentielles aiguës. Les cellules de type EE se regroupent davantage en périphérie du centre, dans la partie dorsolatérale du CI (ICC), et répondent plus particulièrement aux DTI et DPI (Rose et al., 1966; Kuwada et Yin, 1983; Moore et al., 1984 Chan et al., 1987). Cet amas de cellules reçoit ses afférences du noyau médian de l'OS ipsilatérale et correspond à des représentations de basses fréquences inférieures à 1 kHz. Aitkin et Martin (1987) y postulent l'attribution d'une représentation spatiale en azimuth en lien avec la division des voies en provenance du noyau médian de l'OS (strie ventrale) puisque les cellules sont aussi sélectives à

des positions spécifiques, ce qui permet la représentation d'une carte spatiale détaillée de l'espace auditif (Semple et al., 1983; Moore et al., 1984 a et b; Aitkin et Martin, 1987).

Il émerge du cortex colliculaire une projection non-tonotopique et une autre plurisensorielle (Anderson et al., 1980; Rouiller et Welker, 1991; Rouiller et de Ribaupierre, 1985 et 1990; Rouiller et al., 1989). Les réponses cellulaires y sont différentes de celles retrouvées dans la partie centrale du collicule. Ces cellules ne possèdent pas de courbe de fréquences très sélectives et sont sujettes à de fortes adaptations lors de répétitions prolongées d'un stimulus. Elles sont aussi particulièrement sensibles aux sons complexes et sont souvent plurisensorielles (Merzenich et Reid, 1974; Aitkin et al., 1975, 1978, 1984a et b, 1994).

Le colliculus supérieur (CS), reçoit également quelques projections auditives (et plusieurs visuelles). Ces projections se terminent essentiellement dans ses couches moyennes et profondes (Middlebrooks et Knudsen, 1984). Chez l'animal, la plupart des cellules qu'on y trouve ont de larges champs récepteurs et répondent autant aux divers types d'indices sonores utilisés (DTI, de DII et spectraux) (Harris et al., 1980; Palmer et King, 1982; Shimozawa et al., 1984; Withington-Wray et al., 1990 a,b; King et al, 1994).

### **Le corps genouillé médian (CGM) :**

Le CGM constitue le dernier relais synaptique de l'information auditive ascendante avant qu'elle ne parvienne aux différentes aires corticales (voir figure 4). Essentiellement, le CGM (MGB) est divisé en trois sections : ventrale (LV et OV), médiane (M) et dorsale (D et SG). La région centrale du CI, qui est spécifique à l'organisation tonotopique, projette aux noyaux ventral et

dorsal profond du CGM, ainsi qu'à son noyau médian (Andersen et al., 1980b; Calford et Aitkin, 1983). La région péricentrale du CI, qui appartient à l'organisation non-tonotopique et plurisensorielle, envoie ses projections aux zones superficielles du noyau dorsal et ventrolatéral du CGM (Andersen et al., 1980b; Calford et Aitkin, 1983). La région externe du CI projette à la région profonde du noyau dorsal du CGM (Calford et Aitkin, 1983).

L'organisation cellulaire du CGM chez le chat montre une préférence marquée pour les réponses plutôt binaurales. En effet, 10% des cellules préfèrent la stimulation monaurale ipsilatérale (EO) alors que 85% répondent à une stimulation binaurale (EE et EI). 55% sont de type EE (Imig et Adrian, 1977) alors que 30% sont plutôt de type EI-IE. Ces dernières semblent particulièrement sensibles à la DTI et à la DII (Ivarsson, 1988). Toutefois, la DTI demeure grossière puisque les réponses cellulaires sont toujours fortes pour tous délais temporels (cellules omnidirectionnelles). On s'entend pour classer les réponses cellulaires du CGM selon qu'elles semblent privilégier trois grandes catégories de représentations spatiales. L'une pour les réponses optimales en champ central et les deux autres en l'un ou l'autre des secteurs latéraux. La préservation de la tonotopie et les préférences binaurales, retrouvées à travers les différentes superpositions cellulaires alternant des couches EE à celles EI ou EO, suggèrent une modification dans la spécialisation du traitement des indices de ceux de l'analyse spectrale. Ainsi, le CGM présente des modifications de ses ratios de réponses cellulaires EE, EI et EO pouvant indiquer une modification de sa contribution aux spécialisations des traitements en cours. Sa participation à l'un ou l'autre des traitements apparaît comme étant plus équitable malgré l'apparente préférence à la binauralité. Aussi, cette structure annonce des caractéristiques qui se retrouveront au niveau cortical. De plus, son anatomie en cinq couches alternant des

préférences binaurales de type EE à ceux de type EI ou EO amorce clairement le début d'une organisation qui s'étale jusqu'au télencéphale. Les réponses cellulaires obtenues au niveau du CGM chez le chat, sont d'ailleurs plus fortement influencées par le degré d'éveil de l'animal qu'elles ne le sont dans toutes autres structures cérébrales. Ceci suggère, plus que toutes autres structures, que l'activité qui y est enregistré soit davantage liée à l'activité corticale (Aitkin et Praine, 1974; Wienberger, 1982; Hocherman and Yirmiva, 1990; Imig et Morel, 1985a et b; Whitfield et Purser, 1972; Morel et al., 1987).

## ORGANISATION CORTICALE

### Le cortex auditif :

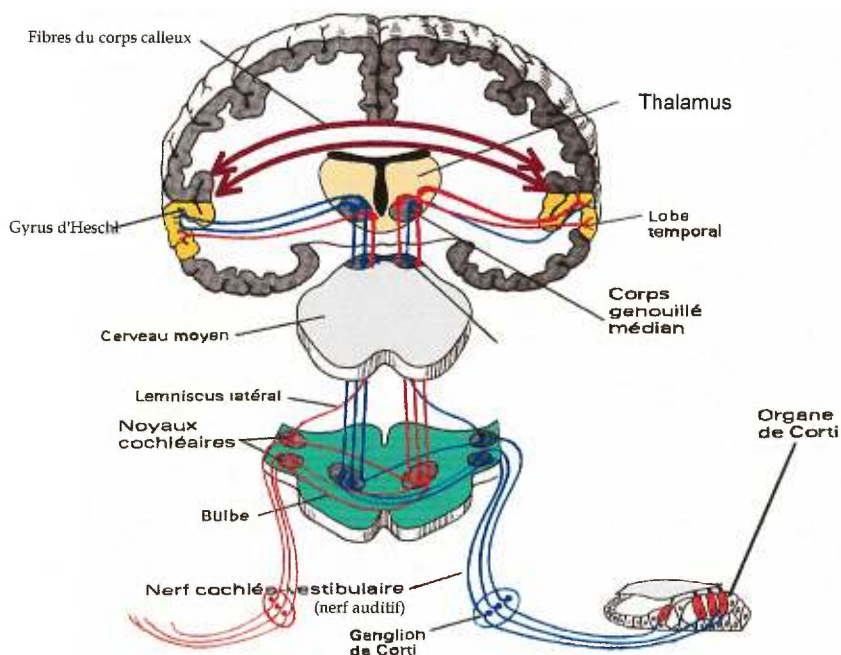


Fig. 5) Chacune des projections des nerfs auditifs va rejoindre le cortex temporal controlatéral (en jaune). Le cortex auditif primaire (A1 ou gyrus d'Heschl) est situé dans le repli interne de la scissure Sylvienne. Les deux hémisphères sont joints l'un à l'autre par les fibres de projections transcorticales du corps calleux. Celui-ci représente la plus grosse structure de toutes les projections transcorticales.

### Anatomie et afférences corticales

Les cortex auditifs primaires sont enfouis dans la fissure Sylvienne des lobes temporaux transverses et révèlent la présence de six couches cellulaires (Winer, 1984 a, d et e; Hendry et Jones, 1991; Wallace et al., 1991a; Prieto et al., 1994 a et b). Chez l'animal, les projections auditives ascendantes en provenance du thalamus (CGM) se terminent dans les couches III et IV alors que la couche I reçoit principalement ses afférences du noyau médian du CGM (McMullen et de Venecia, 1993 ; Winer, 1984 b et c). Les couches V et VI sont le point de départ des projections corticofuges qui projettent sur les CI et les thalamus auditifs (Kelly et Wong, 1981; Mitani et al., 1985 et 1987; Hofstetter et Ehret, 1992). Les projections corticales

interhémisphériques se retrouvent dans les couches III et V (Rouiller et al, 1991) alors que les connections cortico-corticales intrahémisphériques (locales) passent principalement par les couches II et III (Wallace et al., 1991 b).

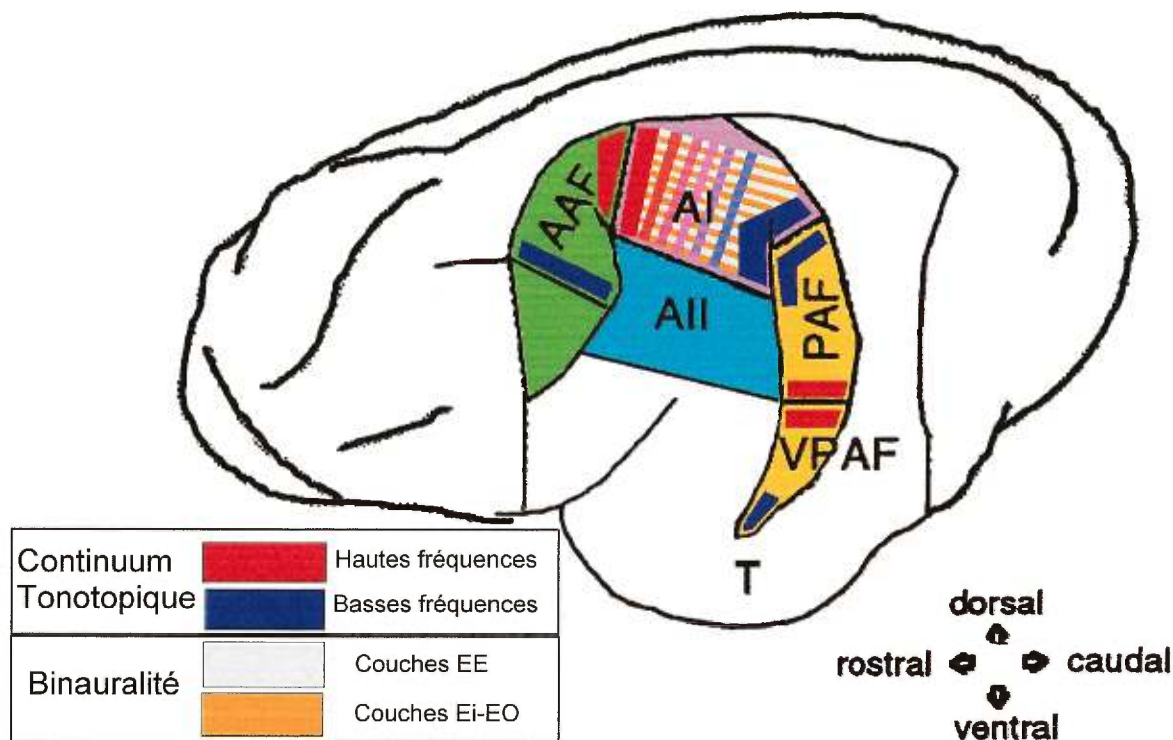


Fig. 6) Le cortex auditif chez le chat se divise de façon similaire à celui de l'humain (AI, AII, AAF, PAF et VPAF). Chaque division présente une organisation tonotopique suivant celle illustrée en AI. De plus, ces bandes d'isofréquences se superposent à des couches de cellules alternant des niveaux d'activité binaurale excitatrice (EE) à celle suppressive ou monaurale (Ei-EO). Le GC investit presque uniquement les couches cellulaires de hautes fréquences ( $\geq 4$  kHz) binaurales (EE).

Plusieurs subdivisions du cortex auditif chez le chat et le singe ont pu être démontrées grâce aux enregistrements par micro-électrodes et aux techniques avancées de marquage. Il est ainsi possible de subdiviser le cortex auditif (voir figure 6) en une multitude de régions plus ou moins similaires d'une espèce à l'autre. Il y a les aires auditives primaire (AI également appelé A1) et secondaire (AII), ainsi qu'antérieure (AAF), postérieure (PAF), ventropostérieure (VPAF), et

temporale (T) (Merzenich et al., 1975, 1977, 1979; Knight, 1977; Winer, 1984a, d et e; Fitzpatrick et al., 1978; Reale et Imig, 1980).

### Électrophysiologie et binauralité

Toujours chez l'animal, les études électrophysiologiques chez le chat démontrent que l'organisation cellulaire du cortex auditif AI présente une distribution tonotopique qui est en continuité directe avec l'organisation sous-corticale des voies de projections ascendantes (voir figure 6 en AI). Cette organisation s'observe à travers des regroupements de cellules aux propriétés fréquentielles similaires. Celles-ci forment des colonnes orientées dans l'axe dorsoventral appelées bandes d'isofréquences (Imig et Adrian, 1977, Middlebrooks et al., 1980; Middlebrooks et Zook, 1983). Ces colonnes verticales se répartissent des plus aiguës aux plus graves selon l'axe antéropostérieur (rostro-caudal). Elles viennent se juxtaposer à des couches de cellules horizontales aux propriétés binaurales distinctes. Ces couches horizontales se distribuent en alternant des regroupements cellulaires de type excitateur (EE) à des regroupements de cellules suppressives ou monaurales (EI, EO) (Reale et Imig, 1980; Imig et Adrian, 1977; Middlebrooks, Dykes et Merzenich, 1980). Cette architecture neurale préserve ainsi l'organisation des voies ascendantes (ventrale et dorsale) telles qu'observées le long du tronc cérébral (Middlebrooks et Zook, 1983). À partir de cette organisation, Middlebrooks et Pettigrew (1981) suggèrent que les neurones de type EE correspondent aux cellules omnidirectionnelles qui sont sensibles à des DII nulles. Les DII nulles simulent la position en champ central. Les cellules de type EI et EO préfèrent, pour leur part, les stimuli localisés controlatéralement. Elles répondent aux stimulations lors de DII non nulles. Ces auteurs émettent l'hypothèse que les processus de localisation des sons de basses fréquences,

susceptibles d'être sensibles aux DTI et aux DPI, sont intégrés à ceux de l'analyse spectrale propre aux couches de cellules binaurales non sommatives (EI-EO). Les couches cellulaires d'interaction binaurale sommative (EE) ne se retrouvent que dans la représentation des hautes fréquences et seraient impliquées dans le traitement de la DII (Phillips et Irvine, 1981a et b; Middlebrooks et Pettigrew, 1981; Rajan, Aitkin, Irvine et McKay, 1990).

### Électrophysiologie et perception du mouvement

Ahissar, Ahissar, Bergman et Vaadia (1992) ont observé dans l'aire A1 du singe, un nombre important de cellules (35%) qui sont sensibles aux sources sonores qui se déplacent en azimut. Selon Toronchuk, Stumpf et Cynader (1992), 75% des unités de A1 sont sensibles aux simulations de mouvements induites à partir de la DII et permettent un encodage subtil de la direction ainsi que de la vitesse du stimulus sonore. Ces résultats démontrent que le traitement de sources sonores mobiles est présent au niveau du cortex. Ce traitement présente aussi des caractéristiques débordant du cadre de la stricte représentation spatiale point par point qui pourrait être obtenue à partir de la simple analyse d'une série de positions fixes subséquentes. Ceci suggère que les processus sous-corticaux, en lien avec la perception du mouvement dans l'espace auditif, sont préparatoires et nécessaires à l'intégration définitive de ce percept au niveau cortical. Cette organisation cérébrale suivrait ainsi une certaine hiérarchisation structurale en lien avec le degré de complexité sollicité par le traitement impliqué.

L'hypothèse d'une hiérarchisation du traitement trouve plusieurs appuis dans la littérature et peut s'observer de plus d'une façon. Par exemple, les sons purs (sinusoïdaux) engendrent une activation cellulaire plus importante au niveau des régions sous-corticales alors que les sons



complexes sollicitent une activation corticale beaucoup plus importante (Rauschecker (1997); Cassaday et Neff (1975); Imig et al., 1986, Pandya et Seltzer, 1986). Cette dernière constatation à donc commandée à notre protocole expérimental l'utilisation de sons complexes comme stimuli plutôt que de sons purs afin de toujours optimiser le traitement cortical.

### Études du comportement et perception du mouvement

Cette hiérarchisation expliquerait pourquoi la discrimination de la direction d'un son chez le chien est rendue impossible lors de lésions corticales bilatérales (Altman et Kalmykova, 1986) alors que la capacité à discriminer la hauteur et l'intensité du stimulus sonore demeure relativement inchangée lors de lésions corticales unilatérales ou bilatérales (Cranford et Igarashi, 1977; Elliot in, Neff et al. 1975; Heffner et Heffner, 1986, Kryter et Ades, 1943, Maruyama et Kanno, 1961; Ravizza et Masterton, 1972; Wegener, 1964). Ainsi, le traitement de la discrimination du mouvement nécessite la mobilisation de plus grandes ressources neurales et demande un apport accru de l'activité corticale contrairement à ce que peut exiger le traitement de la discrimination des changements d'amplitude ou de fréquences de sons purs.

D'autres études comportementales, chez la plupart des espèces animales, ont démontré que l'ablation bilatérale de AI perturbe la capacité de localiser une source sonore fixe ou mobile (Heffner, 1978; Heffner et Masterson, 1975; Judge et Kelly, 1983, Kelly, 1980, Neff et al, 1975, Strominger, 1969). Les déficits s'observent plus spécifiquement dans l'hémichamp auditif controlatéral lors de lésions unilatérales (Heffner et Masterton, 1975; Jenkins et Masterton, 1982; Kavanagh et Kelly, 1987, Jenkins et Merzenich, 1984; Thompson et Cortez, 1983), alors qu'à l'inverse, l'ablation complète des aires auditives à l'exception de AI permet la conservation de

l'habileté à localiser les stimuli sonores (Neff, 1968, Neff et al., 1975; Jenkins et Merzenich, 1984). Poirier et al (1994) ont démontré chez l'humain que des sujets hémisphérectomisés commettaient des erreurs de localisation sonore dans l'hémichamp opposé à leur lésion autant pour des cibles fixes qu'en mouvement. Toutefois, les erreurs rapportées lors de présentations de sons en mouvement étaient observées dans l'ensemble du champ auditif tout en demeurant nettement plus importantes dans l'hémichamp opposé à l'hémisphère lésé. Il semble donc que le cortex soit indispensable dans la perception du mouvement dans l'ensemble du champ sonore même si chez le chat on peut observer des cellules de structures sous-corticales qui répondent aux stimuli en mouvement. Les collicules supérieurs (Altman, 1968; Rauschecker et Harris, 1989) et inférieurs (Altman, 1968), le corps genouillé médian (Altman, Syka et Shingidina, 1970) ainsi que certains lobules du cervelet (VI et VH) sont tous sensibles aux sources sonores dynamiques lors de mesure au niveau électrophysiologique (Bechterev, Syka et Altman, 1975). Les études comportementales semblent donc suggérer qu'elles ne peuvent suffire à elles seules à assumer cette fonction.

#### Maturation corticale et perception du mouvement

En utilisant la tomographie par émission de positrons (Pet-scan), Griffiths, Bench et Frackowiak (1994) ont identifié chez l'adulte des aires corticales activées uniquement en présence de sources sonores en mouvement. Ces auteurs suggèrent que l'insula et le gyrus cingulaire postérieur de l'hémisphère droit adulte participeraient directement à l'analyse du mouvement. Certaines études mettent aussi en évidence les aspects de la maturation corticale dans la capacité à percevoir le mouvement. Ainsi, Cranford et al. (1993) ont remarqué que les habiletés de localisation de stimuli fixes chez les enfants de 6 à 12 ans étaient comparables à celles des adultes. Par contre,

les performances de ces enfants lors de localisation d'un son en mouvement s'amélioreraient progressivement avec l'avancement en âge. D'autre part, Morrongiello (1987) a démontré que les enfants en très bas âge (6-18 mois) présentaient un phénomène de maturation plus précoce de l'acuité de leur représentation spatiale de l'angle minimum audible (AMA) obtenue avec des sons fixes. L'AMA d'élévation dans le plan vertical diminue avec l'âge pour ce groupe (donc une meilleure résolution de leur acuité spatiale), et ceci au fur et à mesure que le développement cortical avance. Il semble que l'intégration nerveuse impliquée dans la résolution spatiale des stimuli mobiles (AMMA) et stationnaires (AMA) diffère à travers leur période d'apparition. Les enfants en bas âge verraient d'abord une amélioration de leur acuité pour les sons fixes (6-18 mois) dans la séquence de maturation du cortex bien avant que n'apparaisse celle pour les sons mobiles (6 à 12 ans).

#### Connexions interhémisphériques du corpus callosum (CC)

Il existe une abondance de liens calleux au niveau de l'aire A1, autant chez le chat que chez le singe (Imig, Reale, Brugge, More et Adrian, 1986; Pandya et Seltzer, 1986). La distribution des projections calleuses est très inégale d'une aire corticale à l'autre. Celles-ci établissent davantage de connexions homotopiques (d'une aire corticale à son homologue controlatéral) qu'hétérotopiques (d'une aire corticale à d'autres régions non-homologues dans l'hémisphère opposé). Les projections calleuses auditives de A1 se regroupent dans des zones de cellules dites sommatives et d'interaction binaurale (EE). Les secteurs contenant principalement des cellules monaurales et suppressives (EO et EI) en sont presque dépourvues. Toujours chez l'animal, on constate que les représentations calleuses investissent massivement les bandes d'isofréquences  $\geq 4$  KHz (Imig et Brugge, 1978; Pandya, Hallett et Murherjee, 1969). Les représentations de

basses fréquences au sein de l'aire A1 sont beaucoup moins importantes et reçoivent peu de contacts calleux (Diamond, Jones et Powell, 1968; Edner et Myers, 1965).

Ces constats anatomiques soutiennent l'hypothèse d'une implication calleuse dans le traitement d'indices spectraux. En effet, plusieurs auteurs ont proposé que le CC serait directement responsable de la perception auditive en champ central (Middlebrooks et Pettigrew, 1981; Imig et al., 1986, Pandya et al., 1986; Poirier et al., 1994). Les résultats électrophysiologiques démontrent que les axones calleux répondent à des indices de disparité nulle qui simulent l'espace auditif central. Cette organisation anatomique suggère que les couches de cellules binaurales EE puissent être impliquées dans le traitement des indices spectraux puisque la préservation des capacités de localisation à cet endroit ne peut s'expliquer qu'à partir de ceux-ci. Ainsi, les neurones EI et EO de A1 coderaient les positions contralatérales surtout en terme de DTI et de DII non nulles. Les neurones EE, qui reçoivent ou qui sont le point d'origine d'afférences calleuses, seraient impliqués dans le traitement des stimuli lorsque les DTI et les DII sont nulles. (Benson et Teas, 1976; Brugge, Dubrowsky, Aitkin et Anderson, 1969; Brugge et Merzenich, 1973; Irvine, 1987; Reale et Kettner, 1986). Néanmoins, les résultats obtenus par Poirier et al. (1993) ne supportent pas cette hypothèse. Ces auteurs ont rapporté que des sujets souffrant d'une agénésie du CC présentaient des déficits non seulement dans le secteur péricentral d'un plan horizontal mais dans la totalité du champ libre durant la présentation de sons fixes. De plus, les sujets acalleux ne démontraient qu'une tendance à commettre plus d'erreurs lors de la présentation de sons en mouvement. En contrepartie, Lessard et al. n'ont pas observé, dans une étude en voie de publication, de différences significatives lors de la discrimination de sons fixes avec les mêmes sujets acalleux. Au contraire de Poirier et al.

(1993), ils notent plutôt que la perception du mouvement est déficitaire en présentation binaurale. Dans ces circonstances, l'implication du CC dans le traitement des indices spectraux reste à préciser davantage lors de l'utilisation de sons mobiles. Les études proposées dans le cadre de cette thèse se sont intéressées à cette question.

## QUESTIONS ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

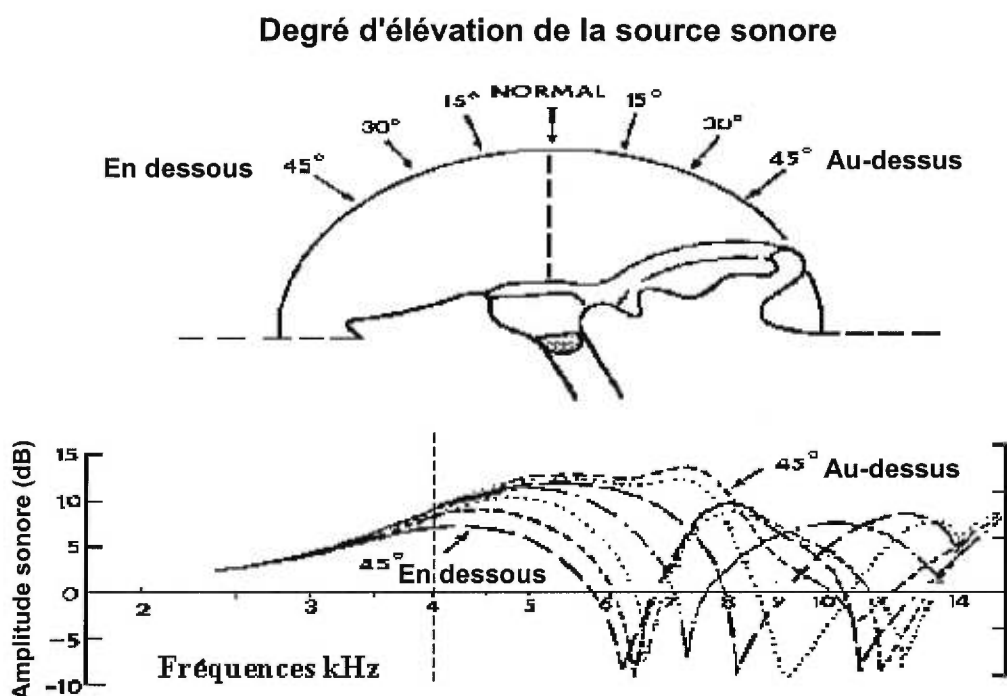


Fig. 7) Les pavillons d'oreilles permettent la modification du spectre sonore pour les fréquences supérieures à 4 kHz. Ces altérations sont fonction de la position de la source sonore dans l'espace auditif. La variation des modulations ainsi produites est principalement responsable de la perception du degré d'élévation de la source. De plus, ces informations jouent un rôle de second plan lors de localisation dans le plan horizontal.

D'une perspective écologique, les sons retrouvés dans la vie de tous les jours sont essentiellement de forme complexe, donc de nature à permettre l'utilisation des paramètres spectraux comme indice de localisation. Les pavillons d'oreille quant à eux, permettent l'établissement d'une représentation spatiale de l'environnement sonore qui est directement

fonction du degré d'élévation de la source sonore (voir figure 7). Le registre spectral pouvant être affecté par les pavillons (fréquences  $\geq 4$  kHz) correspond aussi aux caractéristiques fréquentielles retrouvées dans les secteurs de l'organisation corticale investis par les projections calleuses. Les projections calleuses aboutissent aux couches de cellules binaurales qui sont stimulées par un double "input" auditif (EE)  $\geq 4$  kHz. Les études conduites en électrophysiologie animale suggèrent que le CC participerait à la représentation auditive en champ central, là même où les indices spectraux sont les seuls pouvant justifier la préservation de cette habileté. Il apparaît donc fort plausible que le CC puisse participer directement au traitement des indices spectraux générés par les pavillons d'oreilles. Sa contribution à une analyse de disparité spectrale interauriculaire (DSI) est proposée parce qu'il existe physiquement des différences dans le contenu des enveloppes spectrales perçues aux deux oreilles et parce que le système auditif est suffisamment sensible à ces variations pour en permettre la détection. De plus, l'organisation anatomique de A1 en fonction du CC présente des caractéristiques pouvant permettre leur traitement spécifique. D'un point de vue analogique, il est envisagé que cette capacité puisse suivre l'hypothèse d'un mode de traitement pouvant s'apparenter à ceux des DTI et des DII (basée sur la perception des différences interauriculaires).

#### Étude du comportement et disparité spectrale interauriculaire (DSI)

Au niveau comportemental, il n'est pas encore clairement établi que la binauralité spectrale confère un avantage non redondant à des stratégies basées sur les capacités spectrales monaurales, surtout lors de localisation sonore en plan sagittal-médian. En effet, Hebrank et Wright (1974a) ont démontré qu'en champ central les sujets normaux localisent aussi bien avec une seule oreille qu'avec les deux. Ainsi, ces auteurs estiment que le traitement binaural des

indices spectraux ne procure aucun avantage particulier à l'écoute monaurale. Toutefois, d'autres études ont démontré qu'en reproduisant artificiellement (à l'aide d'un casque d'écoute) des emplacements en élévation dans ce même plan, on obtient une meilleure performance en mode binaural avec disparité spectrale plutôt qu'en mode binaural sans disparité (Searle et al., 1975). Les résultats obtenus à ce jour sont donc partagés et méritent d'être davantage étudiés.

En dehors de la position centrale, l'écoute binaurale engendre automatiquement de la disparité interauriculaire de temps et d'intensité. À ce titre, le rôle des indices de DTI et de DII sont très documentés quant à leur apport à la localisation en azimut. L'analyse attribuable à une DSI en champ latéral n'a pas été démontrée à ce jour. La disparité spectrale serait le résultat d'une analyse binaurale complexe des différences d'amplitude de l'enveloppe sonore engendrées par les multiples déflexions du son sur le corps et ceci en fonction de la position relative de la source sonore dans l'espace. On s'entend pour dire que les déflexions les plus déterminantes, outre celles induites par les pavillons d'oreilles, sont celles de la tête et du torse. Par exemple, lorsqu'un son provient d'une position latéralisée, avec une élévation relativement grande, il présente alors une déflexion caractéristique induite par la tête dans le contenu spectral perçu à l'oreille distale (Mehrgardt et Mellert, 1977). Cette déformation de l'onde sonore n'est pas retrouvée dans le contenu spectral perçu à l'oreille proximale. Cette caractéristique spectrale se situe bien en dessous des CTPO. Ceci suggère une possibilité d'extraction d'indices spectraux supplémentaires basée sur ces divergences supplémentaires. Celle-ci permettrait donc un raffinement accru de la résolution spatiale en champ latéral. Ces indices supplémentaires impliquent donc la totalité de l'étendue spectrale audible et déborderaient du registre uniquement attribuable aux capacités de transformation spectrale des pavillons d'oreilles (CTSP). Au

contraire, les indices spectraux en champ central ne varient que dans le registre des CTSP puisque le corps ne fait aucune obstruction à l'onde sonore avant qu'elle n'atteigne les oreilles.

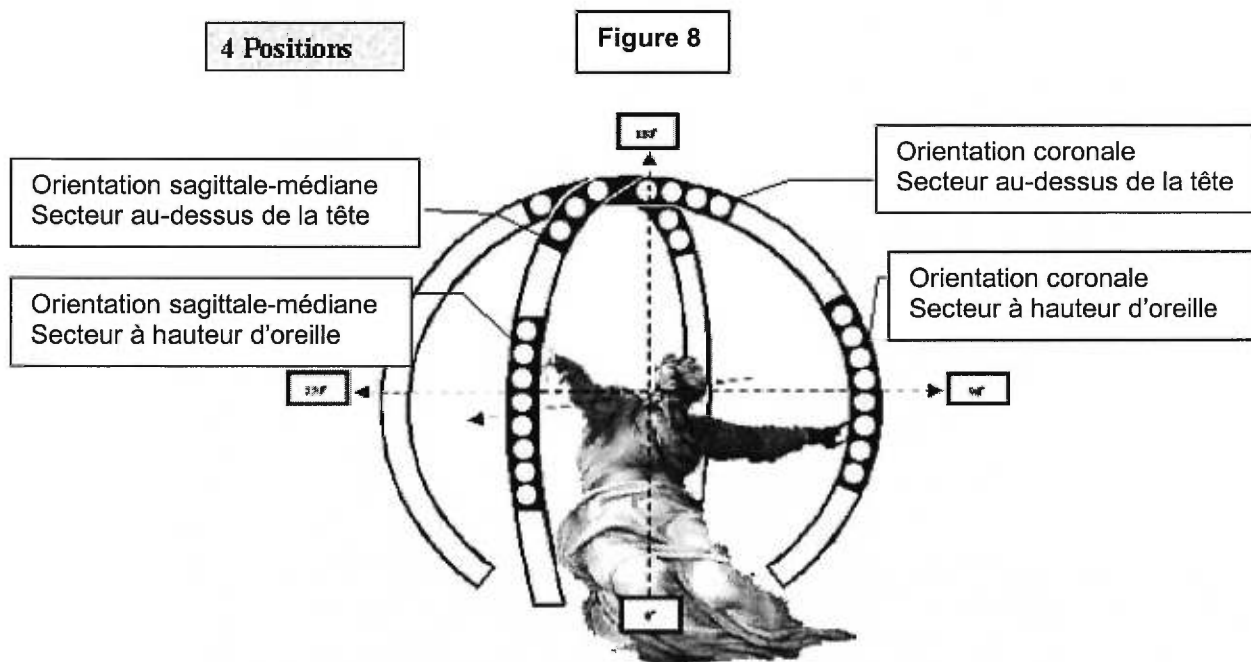


Fig. 8) Le périmètre expérimental est placé selon deux orientations. L'une suivant l'axe sagittal-médian et l'autre suivant l'axe interaural dans un plan coronal. Chaque orientation fut testée selon deux positions soit dans le secteur situé au-dessus de la tête et l'autre situé à hauteur d'oreille. Le secteur situé à hauteur d'oreille permet d'obtenir un apport optimal des capacités de traitement spectral induit par les pavillons d'oreilles alors que la position située au-dessus de la tête ne le facilite pas.

Pour vérifier l'existence d'une relation entre le CC et les phénomènes de la DSI, deux études de localisation sonore ont été réalisées. Celles-ci ont été effectuées dans des plans verticaux et avec des stimuli mobiles (voir la figure 8). Il est plus facile dans cette orientation de contrôler adéquatement les caractéristiques reliées aux divers indices de disparité (DTI, DII et de DSI). En effet, un son qui se déplace dans le plan vertical médian n'engendre jamais d'indices de DTI et de DII (voir figure 8). Par contre, dans un plan vertical superposant l'axe interauriculaire, les indices de DTI et de DII viennent s'ajouter aux indices spectraux (monauraux et de DSI). Il devient donc possible de relativiser leurs effets entre eux. C'est pourquoi, lorsque nous parlons



de présentation en champ central, nous désignons un plan vertical disposé sur la ligne médiane du corps alors que l'appellation «latéral» signifie que le plan vertical a une orientation coronale superposée à l'axe interauriculaire.

### Expérience 1: Effets de manipulations spectrales chez le sujet normal

Cette première étude cherche à déterminer chez le sujet normal les conséquences qu'ont divers contenus spectraux en fonction de la vitesse de déplacement, de la longueur de la trajectoire, de la localisation ainsi que de la position du stimulus dans l'espace auditif. Quatre positions ont été déterminées à partir de deux orientations (voir la figure 8). Deux secteurs ont été testées (au-dessus de la tête et à hauteur d'oreille) dans chacune des orientations. Les positions situées à hauteur d'oreille permettent la production maximale d'indices spectraux générés par les pavillons d'oreilles et ceci dans l'une ou l'autre des orientations (sagittal-médiane et coronale). Au contraire, les deux positions situées au-dessus de la tête ne le permettent presque plus de par leur mauvaise orientation en fonction des oreilles. Les quatre positions ainsi obtenues permettent de contrôler les différentes composantes attribuables aux indices de disparités (orientation) de ceux des indices spectraux (à partir de la bande passante du stimulus utilisé) en plus de ceux attribuables au traitement mécanique des pavillons d'oreilles (hauteur choisie). Les deux positions sagittales-médianes font appel uniquement aux capacités de traitement des indices spectraux. On suppose ainsi que la position située à hauteur d'oreille dans l'orientation médiane serait attribuable au traitement auquel participe spécifiquement le CC, tel que décrit précédemment.

La localisation et la perception du mouvement dans l'orientation latérale reposent autant sur des capacités de traitement de la DTI, que de la DII, d'indices spectraux monauraux et de DSI. Dans cette orientation, la position située à hauteur d'oreille permet d'étudier l'apport d'indice de DTI et de DII ayant une valeur quasi constante (variant peu) alors qu'elle est accompagnée d'une CTSP qui varie beaucoup (du début à la fin de la trajectoire). En pareil cas, la DTI et la DII ne varient pas beaucoup d'un bout à l'autre d'une trajectoire présentée en plus de voir la première moitié d'une même trajectoire présenter des valeurs identiques à celles de sa seconde moitié. Par contre, les indices spectraux générés par les pavillons varieront tout le long de ce même parcours. La position latérale située au-dessus de la tête démontre le cas contraire puisque les DTI et de DII varient continuellement du début à la fin de la trajectoire présentée (traitement maximal) alors que les CTSP sont quasiment impossibles à réaliser en raison de l'orientation inadéquate des pavillons d'oreilles.

Cette première étude cherche à déterminer l'impact qu'ont ces variables sur la résolution spatiale de la capacité de discriminer la direction et à établir la distance parcourue par un son en plus de déterminer leurs localisations. Nous cherchons à vérifier dans quelle mesure ces deux types de réponses peuvent être influencés de façon similaire par l'une ou l'autre des composantes manipulées (spectres, positions, vitesse de déplacement et longueur de la trajectoire présentée). Les deux articles présentés ici abordent spécifiquement la question de la perception du mouvement (direction et longueur de la trajectoire perçue) alors que les résultats concernant la localisation sonore seront abordés dans une section complètement indépendante qui leur est entièrement dédiée. Les résultats présentés lors du premier article sont discutés dans une perspective théorique qui repose sur des postulats attribuables aux effets observés lors des études

concernant l'angle minimum de mouvement audible (AMMA). L'étude conduite ici ne cherche pas à aborder immédiatement la question de la DSI en soi. Elle veut déterminer l'impact des différents indices (DTI, DII, indices spectraux et CTSP) sur les mécanismes de traitement de la localisation sonore. Ainsi, les hypothèses suivantes ont été formulées:

- 1) Si la discrimination de la direction, les capacités à établir la distance parcourue et la localisation sonore s'effectuent à partir d'un traitement cérébral identique, il devrait être observé des effets parallèles des patrons de réponses obtenus pour chacune des capacités étudiées. Ainsi, une condition expérimentale qui amènerait une augmentation de la performance à discriminer la direction devrait engendrer aussi une augmentation de la capacité à établir la trajectoire parcourue et faciliter davantage la localisation sonore. Inversement, une condition qui amènerait une diminution de la capacité à discriminer la direction engendrerait alors une diminution de la capacité à établir la trajectoire parcourue tout en nuisant davantage à la localisation sonore. On s'attend à ce que les positions situées à hauteur d'oreille permettent de meilleures performances que celles situées au-dessus de la tête et que les positions situées dans le plan sagittal-médian engendreront une diminution de la performance comparativement à celles obtenues dans un plan coronal.
  
- 2) Les sons dont l'étendue spectrale contient le registre des CTSP devraient générer des erreurs de perception quant à la capacité à discriminer la direction, à établir la distance parcourue ou à localiser, qui sont plus petites que pour des sons dont le spectre sonore se situe totalement en dessous des CTSP. En accord avec la première hypothèse, ces erreurs devraient être moins importantes aux positions situées à hauteur d'oreille que celles observées aux positions situées au-dessus de la tête. De même, les positions situées dans un plan coronal devraient engendrer de plus petites erreurs que celles situées dans l'axe sagittal-médian.

### **Hypothèses de la disparité spectrale interauriculaire (DSI)**

#### Expérience 2: Effets de manipulations de la DSI chez le sujet présentant une agénésie du CC

Une seconde expérience a été conduite afin de vérifier l'hypothèse d'une contribution du CC dans le traitement spécifique de la DSI. Pour ce faire, les transformations spectrales naturellement générées par le pavillon d'oreille ont été modifiées afin d'altérer la DSI naturellement retrouvé entre les deux oreilles. Cette altération a été obtenue par l'utilisation d'une pâte acoustique qui a été appliquée dans les circonvolutions d'une seule oreille. Il ne s'agit pas d'obstruer

complètement le conduit auditif mais simplement de modifier les CTSP afin de générer deux niveaux de DSI qui peuvent être comparés l'un à l'autre. De cette façon, les indices de la DTI et de la DII demeurent fonctionnels et non altérés puisque le conduit auditif reste intact. Cette manipulation n'affecte pas le temps d'arrivée du son tout comme elle ne peut affecter la différence globale d'intensité perçue entre les deux oreilles. Elle affecte uniquement la capacité à traiter la différence spectrale perçue entre les deux oreilles (DSI). La possibilité de traiter l'information spectrale sur la base de stratégies spectrales monaurales est toujours possible puisqu'une oreille demeure pleinement fonctionnelle. D'ailleurs, dans le plan latéral, la pâte a été appliquée à l'oreille distale afin de préserver les capacités optimum de l'oreille proximale. Dans cette expérience, la pâte était appliquée à l'oreille gauche alors que les sons étaient présentés à l'oreille droite lors de la condition latérale.

La pâte ne vient pas annihiler les informations spectrales de l'oreille manipulée mais vise plutôt à dénaturer le contenu spectral de l'onde sonore à une seule oreille afin d'augmenter la DSI, quelle que soit l'orientation du périmètre sonore. De cette façon, nous voulons démontrer que la DSI apporte une "plus-value" aux habiletés de localisation sonore alors que la capacité à pouvoir traiter l'information spectrale à l'aide d'une seule oreille demeure possible en tout temps. En comparant la performance de sujets en fonction des types de DSI utilisées, altérée (avec pâte) ou naturelle (sans pâte), les prédictions suivantes sur les effets de la DSI sont en mesure d'être vérifiées :

- 3) Les sujets normaux devraient moins bien percevoir le mouvement ou localiser un son lors de la condition de DSI altérée (avec pâte) comparativement à celle de DSI naturelle. Ceci devrait s'observer avec les stimuli dont la bande passante se situe dans le registre des CTSP ( $\geq 4\text{kHz}$ ). Malgré qu'une plus grande disparité spectrale suppose de meilleurs

contrastes des indices de localisation spectrale, l'absence d'une période d'adaptation à la condition expérimentale nous apparaîtrait nuire à l'utilisation adéquate de ces nouveaux paramètres sonores. Ainsi, l'utilisation à court terme de la pâte devrait faire chuter la performance plutôt que de la faciliter.

### **Implication du CC dans les phénomènes de DSI**

Les sujets présentant une agénésie du CC nous offrent l'opportunité d'étudier de façon plus spécifique l'implication des voies calleuses dans les phénomènes de la localisation sonore en fonction de la DSI. Il devient possible d'envisager un paradigme pouvant soumettre cette hypothèse au protocole expérimental. En comparant la performance de sujets souffrant d'une agénésie du CC à celle de sujets normaux, les hypothèses suivantes pourront être vérifiées afin de déterminer le niveau de véracité de ce lien:

- 4) Les sujets expérimentaux devraient montrer une performance moins élevée que les sujets contrôles lors des conditions de DSI naturelle (sans pâte d'oreille), à l'exception des présentations faites à partir de stimuli dont la bande passante est inférieure à 4 kHz. Cette dernière restriction s'applique puisque le CC et les pavillons d'oreilles ne sont pas concernés, selon nos postulats théoriques, par les représentations fréquentielles. C'est pourquoi les deux groupes de sujets devraient se comporter de la même façon lors de l'utilisation d'une bande passante < 4 kHz alors qu'une différence devrait s'observer entre les groupes avec l'utilisation d'un son  $\geq 4$  kHz.
- 5) L'application de la pâte d'oreille devrait produire de plus grandes variations de performance chez les sujets normaux que chez les sujets acalleux. Selon nos postulats, l'absence de CC implique une incapacité congénitale à effectuer une analyse de DSI. La performance des sujets acalleux ne devrait donc pas être affectée par l'un ou l'autre des types de DSI. S'ils ne peuvent l'utiliser c'est qu'ils y sont insensibles.

## **Perception du Mouvement**

**Article #1**

**Auditory Spectral Cue Processing and the Minimum Audible Movement Angle in the Vertical Plane: a Binaural Perception Task in Human Listeners**

J. Villemagne-1, J-P Guillemot-2, M. Lassonde-1, N. Lessard-1 and F Lepore-1

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:** pinna spectral transformation capabilities, spectrum, speed, perceived trajectory length, directionality discrimination.

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 aim of the present study was to evaluate how different moving sound stimuli from various spectral ranges, speeds and trajectory lengths influence the spatial representation of the minimum audible movement angle (MAMA). Three spectral ranges were selected in order to determine how broadband noise bursts bandwidths (BBNBBs), restricted to frequencies within or below the pinna spectral transformation capabilities (PSTC), could alter the auditory spatial resolution at four vertical positions. The effects of BBNBBs on central auditory processing involved in MAMA were indirectly evaluated by comparing subject's estimations of trajectory length and discriminations of directionality. Ten normal subjects were asked to localize a simulated moving sound source of fixed intensity. It has been demonstrated that PSTCs only work for frequency spectrums higher than 4 KHz. Hence, the three BBNBBs used were as follows: one octave within PSTC (5.5-11 KHz), another octave below the PSTC (1.25-2.5 KHz) and a third stimulus covering both of these spectrums (1.25-12 KHz). Four positions were created by presenting stimuli from two vertical orientations (mid-sagittal and coronal planes) at two heights (Ear Level and Overhead locations). Four velocities (50, 100, 250 and 500 deg/sec) were tested across three trajectory lengths (55, 35 and 15 deg) during which direction was controlled. Results indicate that the ability to discriminate direction and trajectory length are two phenomena that might not rely on identical sets of auditory brain processes. Results, which are mostly in line with the MAMA theoretical assumptions, show that spectral cue processing differentially modulates perceptions of traveled trajectories when compared to the ability to determine directionality. These perceptions are discussed with regard to spectral bandwidth cueing and disparity factors, which influence differently the auditory processing of both abilities.

## Introduction

Human listeners can acquire information about an auditory moving target through several means including binaural cues. Binaural cues function via disparity between the two ears [1,14,37]. The interaural time difference (ITD), which is the difference in time that it takes for a sound to arrive at each ear, is generated when a sound source is located outside the equidistant mid-sagittal plane [23,28,29,46,50]. This type of lateralized sound source automatically generates a second disparity factor known as the interaural intensity difference (IID) [52,54,59]. This cue results from the shadowing effects of various body parts, such as the head or the torso, which attenuate a sound signal on its way to the most distant ear whereas the amplitude is intact at the nearest ear [28,30,34,54,55]. ITD and IID cues are known to be most relevant for the perception of horizontal sound movement [9,19,26,33,57]. Because disparity cues are non-existent in the mid-sagittal plane (unlike more lateralized positions), sound localization in this plane is only possible by means of spectral cue analysis [5,13,18,31]. The auditory system can make use of specific spectral alterations of incoming sounds, mainly generated via the pinna, [6,35,36,39]. Whereas these modulations can contribute to motion perception in the vertical plane [6,35,38,40], they also help to determine left/right lateralization of stimuli and to avoid front/back confusions [3,12,13,21] and can influence azimuthal perception [8,21,33,38].

Spectral and disparity cues are likely to be more efficient within specific spectral ranges. Pinna spectral transformation capability (PSTC), for example, is only operational for frequencies higher than 4 kHz [6,34,53,58]. Whereas the IID is present for frequencies higher than 5 kHz, ITD is more likely to be used by the auditory system for frequencies lower than 2 kHz [11,60]. Further, it has been demonstrated that spectral cue analysis is facilitated by the use of large

bandwidth stimuli, which are generally located with greater accuracy than smaller ones [4,10,17,49].

Because the central auditory system must make several deductions based on multiple computations in order to determine the location of a sound source, a certain delay is necessarily required [10,27,43]. Further, it has been demonstrated that it takes a certain time (minimum integration time, MIT) for a moving sound to be perceived as moving [5,15,16,45], and that localization in this case is also less accurate than the localization of a static sound [10,56]. Great velocity makes sound localization less accurate, whereas increasing trajectory length facilitates movement perception [41,44]. Thus, velocity will affect localization ability because it is directly related to the time required by the auditory system to adequately process sound information. Based on these observations, it has been proposed that the minimum audible movement angle (MAMA) is directly related to the angular speed (and thus to perceived trajectory length of auditory targets) [10,41,42]. The MAMA is the transformation, in degrees, of the minimum displacement required by a moving sound before it can be perceived as moving [51]. Indeed, a sound source will be perceived as static (rather than dynamic) if the traveled trajectory is too small. Increasing the speed of a sound target also increases the distance required to detect its displacement. Therefore, the perceived distance should be more or less equal to the presented length minus the MAMA. Base on this presumption, we assume that the perceived distance is partially determine by the MAMA. We can then expect the Gain error to be directly related to speed, as the MAMA would be, if the length is held constant and inversely related to presented distance if the speed if held constant.

The importance of each of the localization cues (ITD, IID, and spectral cues) on the MAMA measure at various vertical positions is not clear. Similarly, the relationship between the MAMA and various tones restricted to specific spectral ranges requires further study. Although it has been demonstrated that frequencies around 3KHz produce less accurate responses when a single tone stimulus is used, the relationship between tonal frequency and the MAMA is not linear and remains unclear [10]. Further, complex sounds like broadband noise bursts bandwidth (BBNBBs) have not been thoroughly investigated. The few results regarding this issue suggest that a larger BBNBB leads to a smaller MAMA, thus providing better movement detection [7,20,32,47]. One study has also suggested the possibility that auditory spectral processing might be sensitive to broader spectrum bandwidth interactions [2]. Perception during a sound localization task could therefore depend in part on the quality of the frequency interactions provided by the sound stimuli rather than by a unique and optimal spectral range or frequency.

The primary purpose of this experiment was to investigate whether some spectral ranges restricted to specific centered frequency bandwidths interact within even larger BBNBB during the perception of a moving sound. To do so, we split the spectral ranges into two wide areas by comparing BBNBB above and below the 4KHz threshold. This threshold was selected because of its relation to PSTC. PSTC are especially relevant in the vertical mid-sagittal plane because only spectral cues are available for sound localization at this position. This threshold was also selected because it accentuated the dissociation effect among disparity factors (between the ITD and the IID).

We have evaluated indirectly the MAMA's impact on sound perception during a task other than standard threshold detection used in MAMA studies. Instead, we used a true sound localization task by asking subjects to establish the beginning and the end of trajectory length within the auditory field. To our knowledge, no other study has tried to verify the MAMA assumptions as predictive factors in the perception of trajectory length or direction \*<sup>1</sup>.

## **Materials and method**

### **Subjects**

The current study was carried out among a group of ten young students, recruited on a university campus, who voluntarily agreed to participate. These subjects were neurologically intact and aged between 20 and 40 years old (7 women, 3 men; mean age 25.2 years); 8 of them were right-handed and 2 were left-handed. The entire experiment was undertaken with the understanding and written consent of each subject.

Prior to the experiment, hearing abilities were tested in a soundproof chamber (Industrial Acoustical Chamber; IAC) where all subjects underwent pure tone audiometric testing for frequencies between 125 and 8000 Hz. All subjects exhibited normal detection thresholds bilaterally as evidenced by symmetrical audiograms (no more than a 10 dB SPL difference between the two ears at any given frequency).

---

\*<sup>1</sup> localisation accuracy per se is not discussed in this paper. Only movement perception of the perceived trajectory length and the direction were reported in order to keep a format suitable for publication. Nevertheless, these missing data will be reported in the chapter called "Localisation sonore" and results will be included in the final discussion.

## **Apparatus and stimuli**

The perceived direction of binaurally presented simulated moving auditory targets in the vertical plane was examined. Sound stimuli were delivered through a subset of speakers selected among 123 audio transducers (Projects Unlimited: series FS-30s) mounted at 2.5( interval on a perimeter frame (radius: 68,5 cm)). The subject's seat was adjusted so that their head would be positioned in the center of the apparatus, and fixed by a headrest. A fixation point, consisting of a centrally localized buzzer and a light emitting diode (LED) began each trial. The LED, situated at eye level directly in front of the subject, was turned on for a randomly determined period of time from 1 to 3 seconds and was immediately followed by the test stimulus. Stimuli were broadband noise burst bandwidths (BBNBB) presented at 52 dB SPL (re 20 (Pa)). Audio pressure level was determined at the estimated center position of subject's head by means of a sound meter analyzer (Brüel and Kjaer, model 2230) mounted with a filter (model: 1625) and a 12,7 mm condenser microphone. A single Coulbourn S81-02 white noise generator produced the BBNBB stimuli and the signal could be filtered, when needed, by two Coulbourn S75-36 filters arranged in cascade to provide a total attenuation of 96 dB/Oct. The signal was then split into two channels, one feeding all of the even speakers and the other the odd speakers. Both channels were built with identical hardware. The signal went through a programmable attenuator and logic converter (Coulbourn S85-08 and S22-18) in order to adjust the amplitude of each speaker individually. The signal was then fed into a shaper Rise/Fall gate (Coulbourn S84-04: rise/fall at 2 msec) and sent to a pre-amplifier (Coulbourn S82-24). This pre-amplifier was used to roughly compensate for the signal intensity variation of bandwidth filtered outputs in order to maintain the overall 52 dB SPL. Finally, the signal was sent to a power amplifier (Lansing Altec 1594C)

before reaching the speakers. A scope (Tektronix) monitored the signal at each power amp output to ensure that each stimulus was delivered at every presentation.

Apparent movement was achieved by successively activating speakers in a cascade sequence. Because of the electrostatic nature of speakers, the sound was straddled for a short period of time so that two speakers would momentarily overlap. After reaching a plateau, one speaker would fade out while the adjacent speaker would simultaneously start fading in. When the second speaker reached its plateau the previous one was totally inactivated. The total amplitude output of both signals arising from the two speakers corresponded to the amplitude of the stimulus plateau of each speaker and thus gave the impression of continuity.

**Insert figure # 1**

Moving sound stimuli consisted of three different spectral bandwidths (1,1-12 KHz, 1,25-2,5 KHz and 5,5-11 KHz), presented at three trajectory lengths (55, 35 and 15 degrees), and four speeds (50, 100, 250 and 500 deg/sec). Opposite directions were equally tested for each position (up/down, right/left and front/back). The selected BBNBB spectral ranges were as follows: one octave wide within the pinna spectral transformation capability (PSTC: 5.5-11 KHz); one octave wide below the PSTC (1.25-2.5 KHz), and a third range that covered both of these ranges and was 3.36 octaves wide (1.1-12 KHz).

The experiment took place in an anechoic soundproof chamber (IAC; 1.3 X 3 X 1.6 m) where all surfaces (floor, walls, and ceiling) were covered with thick acoustic foam wedges designed to absorb sound reflections. In order to eliminate cues as to the number and location of speakers,

the speakers were hidden from the subject's view by a strip of black fabric (transparent to sound). All subjects localized the simulated moving sounds by pointing first to the perceived beginning and then to the perceived end of the trajectory. Each subject wore a button attached to his/her index finger, which was monitored by a tracking system (V-scope: model VS-110-pro) which determined its position. To initiate a response, the subject needed to place his pointing hand in position and press a push-button held in the other hand, which triggered the computer to continually record the position of the finger for 250 msec at a sampling rate of 25 msec. Final positioning data was obtained by averaging these ten measurements. Each answer was immediately converted into degrees for trajectory length error analysis. This system was accurate to within  $\pm 1^\circ$  of error in the determination of the actual finger position. Stimulus presentation and data acquisition were entirely controlled by a single computer (Pentium 120 MHz).

### **Procedure**

Two experimenters were present during testing. The first controlled the stimulus presentation and data acquisition and was seated near a computer located outside the experimental chamber. Inside the anechoic chamber, subjects were assisted by a technician both for security reasons and to make sure that all procedures were fully respected. Subjects were asked to correctly maintain head position and eye fixation while the technician also verified that the hand orientation was correct for effective button localization during data acquisition at any given position selected by the subject. Prior to testing, the task was explained to each subject and a block of 20 trials was delivered to familiarize them with the experimental paradigm. The experimentation then began and the subjects were asked to localize all BBNBB targets during binaural listening. The entire



experiment consisted of twelve blocs (3 spectrums across 4 positions) of 72 trials each that were randomly distributed to every subject in order to control for potentially extraneous factors such as fatigue or specific sequencing effects. The 72 trials formed a base line matrix that was randomly delivered throughout the presentation of the 12 blocs. The matrix consisted of stimuli that were measured six times for each of the 4 speeds and 3 trajectory lengths. Subjects participated in a total of 864 trials. Each two matrix presentations were followed by a 10 minute rest period during which the tracking system was recalibrated in order to compensate for potential temperature and humidity changes (due to the presence of human bodies in the room). Overall, the experiment took three hours and thirty minutes for each subject.

**Insert figure # 2**

The apparent moving sound targets were tested in four different vertical positions. Two were within the perimeter oriented either mid-sagittally or in the coronal plane, which crossed the interaural axis. Each orientation was tested across two different height locations; one directly above the head (Overhead) and the other exactly at Ear Level (Ear Level). Motion detection in the mid-sagittal plane relies exclusively on spectral cueing abilities whereas disparity factors are added in the coronal plane. For both orientations, two heights were also established in order to compare a condition where the PSTC was optimally facilitated (Ear level) with one where it was not (Overhead).

**Data transformation and statistical analysis**

The apparent Gain error (in degrees) was estimated by measuring the difference between the beginning and the end of the perceived trajectory of the moving stimulus. This apparent

trajectory length was then compared to the real length of the trajectory presented during the trial and the difference was divided by the stimulus length and multiplied by 100 to proportionally magnify the variation observed across various trials. Gain error can be considered as an indirect MAMA measurement. Gain error measurements were placed on a continuous scale that varied from -100 to values that could reach several thousand. Using this method, a perceived trajectory length that matched the target length perfectly would have had a Gain error score of 0. If the perceived trajectory length was smaller than the target, the Gain results would be negative (between -100 and 0). A Gain error of -100 would mean that the target was perceived as static. If the perceived trajectory length was longer than the target, the Gain error would be positive. Using this method, data from various speeds and lengths could be pooled together for each condition (3 Spectrums X 3 Trajectory lengths X 4 Speeds) and submitted to statistical analysis.

A multivariate analysis of variance (MANOVA) was performed on the Gain error measurements. These analyses were carried out on data in which the movement directionality was well perceived or perceived as static. Trajectories that were perceived as inverted were excluded from analysis. This procedure is in keeping with classical MAMA literature, in which the minimum threshold values are established with trials during which direction has been correctly discriminated. Some stimuli were perceived as static even though no such stimuli were presented. This perception mostly resulted from the interaction when the shortest trajectory ( $15^\circ$ ) was presented at the fastness speed (500 deg/sec). We have included static perceptions because these data are not considered mistakes, as would be inverted motion perceptions. Nevertheless, a second Manova was performed on the entire recorded data without rejecting any trials. No major differences were noted between these two sets of data either in terms of their

statistical outcomes or their reported quantitative values (means and standard errors). As such, inverted motion data could be confidently rejected. To further improve the robustness, we also decided to employ the Greenhouse-Geisser (GG) statistical correction as the required criterion for significance.

The perceived direction was coded into ordinal numeric values, which were submitted to independent non-parametric Chi-square analysis. 0 was attributed to a correct perception of the direction, whereas a value of 1 was given to any inversions, and the number 2 represented static illusions. We arbitrarily considered a static perception as arising when the difference between the perceived beginning and end of a trajectory was equal or smaller to the measurement error inherent to the measurement apparatus. The Gain error statistical criterion for non-moving perception ranged from -2 degrees (when the stimulus was undershot) to +2 degrees (when the stimulus was stretched-out).

To establish the subject's abilities to discriminate the proper direction of the sound motion, we deliberately analyzed two out of the three levels of direction factors (correct or inverted percept) to avoid a frequency bias. Given the fact that both directions should be equally affected by the static illusion, they should balance themselves out, even with an unequal sample size. Variations in sample size also means that the randomly distributed criterion of 50 % between both directions will be differently represented graphically from one condition to the other depending on the number of trials rejected for static perception.

## Results

The results will be divided into two major parts. For each variable ; spectrum, speed, and trajectory length, the discrimination of directionality will first be examined, immediately followed by the Gain error results on the perceived trajectory length. Even though the Gain error on the perceived trajectory length was submitted to parametric statistical analysis (MANOVA), figures will present the observed perceived trajectory length in order to facilitate the comprehension of the subject's behavior.

### Spectrum results

#### *Perception of directionality*

**Insert figure # 3**

Figure 3 shows a sizable discrepancy between the mid-sagittal and coronal positions with respect to the effect of spectrum on the perception of direction. At the Ear Level position, it can be seen that the spectrum variable generated differences in the mid-sagittal orientation. At this location, a cross-tab analysis reveals that the BBNBB below the PSTC was significantly different from the other two BBNBBs (1.1-12 kHz and 5.5-11 kHz) by  $\chi^2 (2) = 38.744$ ;  $p < 0.001$ . The large BBNBB and the bandwidths within the PSTC were also significantly different from the expected frequencies (averaging by  $\chi^2 (2) = 24.117$ ;  $p < 0.001$  and  $\chi^2 (2) = 6.314$ ;  $p < 0.043$  respectively). As indicated by markers, the Chi-square analysis on the perception of direction (correct versus inverted) showed significance for the large spectrum (by  $\chi^2 (1) = 15.382$ ;  $p < 0.001$ ) and for the BBNBB within the PSTC (by  $\chi^2 (1) = 4.955$ ;  $p < 0.026$ ). No discrimination of direction was possible with the BBNBB below the PSTC (1.25-2.5 kHz).

The results also indicate that in every tested location subjects perceived more static illusions with the BBNBB below the PSTC (1.25-2.5 kHz) than with the two other BBNBBs. Results at the mid-sagittal Overhead location reveal that the subjects were unable to discriminate direction across all spectrums ( $\chi^2 (1) = 1.674$ ;  $p < 0.196$ ). However, the BBNBB below the PSTC was significantly different ( $\chi^2 (2) = 19.782$ ;  $p < 0.001$ ) from the expected overall average for that condition. The cross-tab analysis for this frequency indicates that even though subjects were not properly discriminating direction, the probability of a static illusion was increased when the BBNBB was below the PSTC. Thus the subjects were more easily able to detect motion with the large BBNBB and with the BBNBB within the PSTC better than with the BBNBB below the PSTC, albeit without being able to establish directionality. Therefore, even when the pinnae are not well oriented to process incoming sound waves, the presence of high frequencies facilitate the perception of motion, as opposed to a static illusion. This spectral phenomenon was also observed in both coronal positions where the BBNBB below the PSTC also generated a greater amount of static illusion or inversion errors ( $\chi^2 (2) = 12.507$ ;  $p < 0.002$  at the Overhead location and by  $\chi^2 (2) = 30.022$ ;  $p < 0.001$  for the Ear Level location). Despite these observations, direction was correctly perceived in these coronal positions across all three spectrums due to the addition of disparity cues that presumably overwhelm spectral cueing abilities without completely supplanting them.

#### *Spectrum and the perceived trajectory lengths*

**Insert figure # 4**

Figure 4 represents the average perceived trajectory length across all tested spectrum and speed conditions. The dashed line represents the expected distance, which is the averaged trajectory

length (35 degrees) at the averaged velocity (215 deg/sec). The mean Gain error scores were submitted to independent MANOVAs at each position. The in-between variables were the three level Spectrum factor (1.1-12 kHz, 1.25-2.5 kHz and 5.5-11 kHz), whereas Speeds (50, 100, 250 and 500 deg/sec.) and Trajectory lengths (15, 35 and 55 degrees) were designated as within variables.

This analysis revealed a main effect of Spectrum at every tested position. The BBNBB stimulus below the PSTC (1.25-2.5 kHz) generated a bigger discrepancy when compared to the two other bandwidths. For example, for the mid-sagittal position at the Ear Level location, the analysis reported a Spectrum effect at  $F(2,177) = 27.77$ ;  $p < 0.001$ . A Scheffe post-hoc comparison indicated that the BBNBB stimulus below the PSTC was significantly different from the large BBNBBs ( $p < 0.002$ ) and from the BBNBB within the PSTC ( $p < 0.001$ ). The two latter BBNBBs were also different one from the each other ( $p < 0.001$ ).

The Scheffe post-hoc mean comparison results on the between subject variable (Spectrum) were almost identical across mid-sagittal positions, as presented in figure 4. The perceived trajectories for the BBNBB below the PSTC were smallest in both positions, meaning that stimulus perception undershot its presented trajectory length by -56 %. In the coronal plane, with the BBNBB below the PSTC at the Ear Level position, the target still undershot its trajectory by -23.6%. The perceived trajectory length was significantly greater with this BBNBB at Ear Level in the coronal position when compared to the mid-sagittal plane. Therefore, it is evident that the low frequency bandwidth (below the PSTC) generated differences from one position to the other, probably because low frequencies enhance time differences between the two ears when disparity

cues are added. In contrast, BBNBBs within the PSTC yielded trajectory length perceptions that were very similar across both Ear level orientations. This BBNBB effect (within the PSTC) across Ear level positions is produced because the pinnae are optimally oriented to process this bandwidth and also because this bandwidth does not enhance time discrepancy. Consequently, no Gain error difference across positions was observed.

In the Coronal Overhead position, the BBNBB below the PSTC produced the biggest Gain error, but given that the trajectory length was overshoot, this error generated a positive value of 61 %. This value was also the product of disparity cues that crossed from one auditory hemifield to the other at this location. This crossing led to highly contrasted continuous time and intensity discrepancy variations between the ears, and thus exaggerated the perceived trajectory length. This finding is consistent with the previous observation that motion detection is less accurate with the use of the BBNBB below the PSTC at any position.

The discrimination of direction, as shown in Figure 3, is significantly better with the large BBNBB than with the BBNBB within the PSTC at the mid-sagittal orientation at the Ear Level position ( $\chi^2(1) = 10.563$ ;  $p < 0.001$ ). Hence, the discrimination of direction seems to be more affected by spectral content and frequency interactions than by trajectory length per se. This is because the large BBNBB produced smaller trajectory length perceptions that yielded more efficient discrimination for perceived direction when compared to the BBNBB within the PSTC. Furthermore, the large BBNBB generated a similar trajectory length perception in both mid-sagittal positions, although the discrimination of direction increased from the Overhead to the Ear level position ( $\chi^2(1) = 11.220$ ;  $p < 0.001$ ). Direction discrimination with the BBNBB within

the PSTC was also significantly different between mid-sagittal positions ( $\chi^2 (1) = 5.166$ ;  $p < 0.023$ ), even if the perceived trajectory length was significantly greater than with the larger BBNBB. Therefore, pinnae orientation proved to be determinant in the processing of directionality whereas the perceived trajectory length did not follow the same pattern across conditions.

## Speeds results

### Perception of directionality

#### Insert figure # 5

As illustrated in figure 5, results for the "Speed" variable indicate that increasing velocity significantly increased the number of static illusion perceptions ( $\chi^2 (3) = 40.064$ ;  $p < 0.001$ ) at any given position. The overall differentiation of performance between orientations (mid-sagittal and coronal) remained whereas the mid-sagittal Overhead position still yielded the worst performance. At this location subjects could not reliably discriminate the correct direction at any speed. At the Ear Level position, for the same orientation, subjects were able to determine the direction for the speed at 50 ( $\chi^2 (1) = 16.667$ ;  $p < 0.001$ ), 100 ( $\chi^2 (1) = 10.667$ ;  $p < 0.001$ ) and 250 deg/sec ( $\chi^2 (1) = 4.349$ ;  $p < 0.037$ ) but failed to do so at 500 deg/sec. Decreasing accuracy in determining the correct direction ( $\chi^2 (3) = 12.826$ ;  $p < 0.005$ ) for both positions in the mid-sagittal orientation increased the number of static illusions ( $\chi^2 (3) = 47.032$ ;  $p < 0.001$ ) but not the number of inverted perceptions ( $\chi^2 (3) = 4.868$ ;  $p < 0.182$ ).

In the coronal orientation, subjects were able to discriminate the direction of motion at all speeds ( $\chi^2 (1) = 15.211$ ;  $p < 0.001$ ). At the Overhead coronal location, increasing speed was



accompanied by a significant increase in the number of static illusions ( $\chi^2 (3) = 25.593$ ;  $p < 0.001$ ), whereas at the Ear Level position, all three categories were significantly different (correct, inverted and static illusions). In general, the loss of performance led to an increased number of static illusions rather than inverted motion perceptions.

### Speed and the perceived trajectory length

#### **Insert figure # 6**

As presented in figure 6, the perceived trajectory length was examined as a function of speed. At every position, all tested speeds produced responses that were significantly different from each other. The multivariate analysis revealed a main effect of speed for the mid-sagittal positions (the Overhead location by GG (2.22, 393.75) = 299.70;  $p < 0.001$  and the Ear Level location by GG (2.17, 384.31) = 341.92;  $p < 0.001$ ). Similar results were also reported for coronal positions (the Overhead location by GG (1.65, 292.11) = 243.88;  $p < 0.001$  and the Ear Level position by GG (2.78, 492.47) = 526.17;  $p < 0.001$ ). The greatest perceived trajectory length was generated by the slowest speed, and as velocity increased the perceived length was diminished. Thus, as speed was increased, the MAMA was also increased and the perceived trajectory length fell progressively across speed increments.

### **Trajectory length results**

#### Perception of directionality

#### **Insert figure # 7**

As reported in figure 7, presented trajectory lengths produced more perception of directionality errors in the mid-sagittal plane than in the coronal plane. In all four tested positions, the potential

occurrence of a static illusion was also significantly increased when the trajectory length was diminished. At the mid-sagittal orientation, the number of static illusions increased as the presented trajectory length was diminished at the Overhead ( $\chi^2(2) = 16.120$ ;  $p < 0.001$ ) and the Ear Level ( $\chi^2(2) = 11.200$ ;  $p < 0.004$ ) locations. Similar results were observed in the coronal plane where the probability of a static illusion also increased when the traveled trajectory length was reduced at the Overhead ( $\chi^2(2) = 19.900$ ;  $p < 0.001$ ) and the Ear Level ( $\chi^2(2) = 20.667$ ;  $p < 0.001$ ) positions. Correct discrimination of direction was significantly related to presented trajectory length at both Ear Level locations ( $\chi^2(2) = 6.817$ ;  $p < 0.033$  in the mid-sagittal plane and  $\chi^2(2) = 6.953$ ;  $p < 0.031$  for the coronal plane), whereas the number of correct perceptions decreased as stimulus length was reduced. Although discrimination of directionality was not possible in the mid-sagittal orientation at the Overhead position, it was possible at the Ear Level location for the 55 degree ( $\chi^2(1) = 18.075$ ;  $p < 0.001$ ) and the 35 degree trajectories ( $\chi^2(1) = 8.379$ ;  $p < 0.004$ ). The number of inverted trajectories did not differ from one trajectory length to another at the latter location. Discrimination of direction was much more efficient in the coronal orientation, as reported in figure 7, where performance was completed with less direction discrimination errors for each traveled stimulus at both positions.

#### *Stimulus length and the perceived trajectory length*

**Insert figure # 8**

Figure 8 shows the perceived stimulus length at each tested position for all three presented trajectory lengths. Each dashed line represents the expected traveled distance for every presented stimulus (55, 35, and 15 degrees). A multivariate analysis conducted independently for each position revealed a main effect of Trajectory length. The mid-sagittal positions were

significant for the Overhead location (GG (1.48, 261.4) = 91.2;  $p < 0.001$ ), as was the Ear Level location (GG (1.48, 261.96) = 34.4;  $p < 0.001$ ). The perceived trajectories were shorter when presented length was decreased. Similar results were also obtained in the coronal plane where the Overhead location was significant (GG (1.44, 255.15) = 62.28;  $p < 0.001$ ), as was the Ear Level location (GG (1.73, 306.08) = 90.20;  $p < 0.001$ ).

For all presented trajectory lengths, both coronal positions produced greater trajectory length perceptions when compared to the mid-sagittal positions. Nevertheless, at all tested positions, the greatest stimulus length perception was always obtained with the longest presented target (55 deg), and gradually diminished as target length was reduced. Thus, these results are in accordance with the basic MAMA prediction that the greatest trajectory length should correspond to the longest perceived trajectory.

**Insert figure # 9**

Figure 9 clearly shows that the MAMA prediction that Gain error should be inversely related to the presented stimulus length if the speed is held constant, was not respected. On the contrary, with the exception of the coronal orientation at the Overhead location, the MAMA is directly related to the presented trajectory length. In this location, disparity cues are present and highly contrasted when the target crosses from one auditory hemifield to the other. In this condition, which was the closest situation to standard MAMA studies in the horizontal plane, time and intensity disparity factor discrepancies never stop varying (at each ear) throughout the entire trajectory length.

## Discussion

The present study, in which the MAMA is examined in the vertical plane, has produced results partially divergent from those usually found in classical horizontal plane experiments. The traveled trajectory length variable failed in part to replicate MAMA horizontal predictions whereas Spectrum and Speed variables were more in line with previous MAMA findings. As presented in figure 3, the BBNBB below the PSTC generated a greater MAMA in the vertical plane because the likelihood of a static perception with this bandwidth was significantly increased at any given position. This observation differs with what has been generally reported in the MAMA literature. Previous studies have found that in the horizontal plane, lower BBNBBs tended to generate smaller MAMAs and by extension, fewer static illusions [10,41,45,51,56]. It has been demonstrated that frequencies lower than 2 kHz enhance disparity cueing based on time discrepancies, which aids localization in the horizontal plane. In contrast, higher frequencies, which are more efficiently processed by the pinna, enhance performance in the detection of any changes of elevation at any vertical location, even in the lateralized coronal plane. This explains why performance is better with the BBNBB within the PSTC in the vertical plane as compared to when the BBNBB is below the PSTC. The present results show that disparity cues drastically increase performance in the vertical plane from the mid-sagittal to the coronal orientation.

Interestingly, perceived trajectory length and the discrimination of direction were differentially modified when sound source positioning necessitated spectral cueing abilities. Careful examination of figure 3 reveals that for the BBNBB within the PSTC, even if the discrimination of directionality was above chance at both Ear Level positions (mid-sagittal and coronal), it was

drastically increased in the coronal plane by the presence of disparity factors. Furthermore, the bandwidth within the PSTC was not expected to be that much modulated by moving stimuli from one Ear Level orientation to another. If localization ability based on time discrepancy drastically improved performance with the use of lower frequency stimuli, it is evident that bandwidth envelopes of high frequency complex sounds also produced time modulated perception sufficient to drastically enhance discrimination of directionality. Although, this finding is consistent with the sound localization literature [20,22,25,50], it also provides new evidence that time discrepancies inherent to higher frequency envelopes can improve the discrimination of direction without changing the perceived trajectory length. The differences observed between these abilities, the discrimination of the direction and the perceived trajectory length, suggest that they might not depend on the exact same set of underlying cerebral mechanisms. This novel finding suggests that trajectory length perception is less influenced by disparity factors related to IIDs (time generated by the envelope and intensity discrepancies) when compared to those related to lower spectrum range (ITD). On the contrary, the perception of motion directionality is more easily influenced by disparity factors related to high frequency IIDs than ITDs (see figures 3 and 4 at both ear level locations across spectrum within and under PSTC). The improvement in the discrimination of directionality when mid-sagittal positioning is moved from the Overhead to the Ear Level location (see Figure 3) also suggests that processing related to the PSTC ( $\geq 4$  kHz) is the only factor responsible for the better performance. Nevertheless, these very same spectral factors processing ( $\geq 4$  kHz) were not sufficient to yield improvement in the ability to establish the traveled trajectory length (see Figure 4) with a large bandwidth (1.1-12 kHz) at the Ear Level location. At this position, the BBNBB stimulus within the PSTC, which generated the greatest perceived trajectory length, did

not produce the biggest improvement in the discrimination of movement direction. Rather, the larger BBNBB yielded increasingly improved performance from the Overhead to the Ear Level position, even though the perceived trajectory length with this BBNBB was shorter. Abilities that rely heavily on spectral cue processing show better performance with stimuli that comprise the greatest possible range of spectral information.

The assumption that larger bandwidths will generate better performance when compared to smaller ones was not supported in the current experiment for the perceived trajectory length. As is evident in figure 4, for mid-sagittal positions, the large BBNBB did not produce the greatest trajectory length perceptions. Rather, perceptions with the BBNBB within the PSTC were always longer. In fact, the large BBNBB always produced trajectory length perceptions in between those obtained with the two other octave bandwidths (below and within the PSTC). This could not be caused by a lack of bandwidth width because the large BBNBB stimulus was 3.36 octaves wide, which was greater than the other two spectrums combined (2 oct.). These results appear to be uncontaminated by disparity cue factors, and are reliably observed also across each tested mid-sagittal position within the "Speed" variable. In these positions, there is neither a time nor an intensity discrepancy between the ears. To our knowledge, this is the first time that this kind of result has been reported. This phenomenon was not observed in the coronal plane, where time and intensity disparity cues were present. At coronal locations, the directionality and perceived distances observed with the large BBNBB were similar to those recorded with the use of the BBNBB within the PSTC.

The present results suggest that the auditory spectral cueing process involved in the perception of trajectory length averages information from various areas of the overall audible bandwidth. Indeed, the largest BBNBB always produced a traveled trajectory perception in between that generated by the BBNBB stimulus below the PSTC and the BBNBB within the PSTC. This observation suggests that information from different spectral ranges interact with one another at some level of sound localization processing. The finding of a spectral interaction supports findings made by Asano and al. [2] during a simulated vertical sound localization task. Their experiment examined spatial resolution among human listeners by simplifying the spectral information presented within the envelop of a complex sound in order to determine the need for macro and microscopic amplitude variation content for effective sound localization capabilities. They concluded that localization abilities in the central plane are based on an evaluation of the bandwidth interactions between 5-10 kHz and the spectral bands above and below this range. They also concluded that microscopic spectral cue information around 2 kHz is necessary, provided that this signal is also a broadband stimulus, but not sufficient to correctly establish front-rear discrimination. Our results support the hypothesized existence of such mechanisms, which seem to be more important for efficient discrimination of direction than for traveled trajectory.

These observations can also be reconciled with Middelbrooks' findings [39] that human subjects were able to accurately locate 1/6-octave BBNBB stimuli centered around 6, 8, 10 and 12 kHz in a horizontal position but who nevertheless exhibited systematic errors for vertical and front/back components. Even if static sounds were used in this study, IID was found to generate horizontal perceptions, whereas spectral cueing was directly involved in vertical and front/back localization

abilities. However, IID also generates ITD with BBNBB envelopes and therefore provides better horizontal perception, even though the bandwidth is rather narrow. Nevertheless, such a restricted bandwidth might not allow enough frequency interactions to generate a sufficient array of spectral information to yield good elevation perception, especially considering that the duration lasted only 250 ms. If spectral cueing requires a certain quantity of spectral information and a minimum amount of time to adequately process a moving sound, this should also be the same for static perception which also relies on spectral cueing (as in the perception of elevation or in a mid-sagittal plane) [10]. The absence of frequencies below the PSTC can also account for the front-back confusion, as found in Asano and al. (1990). In line with Shaw [53,54,55], there is a spectral peak around 4 kHz that offers a solid reference threshold for segregating those potentially interacting bandwidth sectors. This peak is produced by auditory canal resonance and is not related to any spatial representation. This phenomenon can also explain why the MAMA is increased for single tone frequencies around 3 to 4 kHz, as reported in another MAMA study [10]. In contrast to Perrot and Tucker's [41] suggestion that static and dynamic spatial discrimination functions depend on common and similar underlying mechanisms, the present results do not support the view that a common unitary neuronal process underlies the abilities of directionality discrimination and traveled distance perception.

Recent neuropsychological and psychophysical findings point to a hierarchical auditory neuronal organization where more complex sounds seem to solicit greater cortical activity [48], and movement perception depends on the integrity of the primary cortex [1], and on the spectral information provided by the stimulus [10]. Our results lead us to conclude that the discrimination of directionality might preferentially rely on spectral cue processing which



requires extended telencephalic brain activity, whereas the traveled distance perception would not necessitate the same degree of cortical involvement.

Finally, the MAMA assumptions regarding the presented trajectory lengths were not completely affirmed. As expected, the longest stimulus always generated the greatest perceived trajectory length. However, the relationship between speed and the minimum integration time (MIT) would suggest that the MAMA is inversely related to presented stimulus distance. This relationship was not confirmed in all tested positions, it was only observed when time and intensity disparity cues varied widely. These conditions resemble those usually found during horizontal plane spatial discrimination. When spatial discrimination relied solely on spectral cues, there was a direct relationship between the MAMA and perceived trajectory length. One explanation of this phenomenon is rooted in the differential capabilities for threshold motion detection as well as in more complex spectral factors involved in the perceptual reconstruction of the spatial environment. No answer has thus been provided to satisfactorily explain this result. This phenomenon should be replicated by further experimentation in order to evaluate its fundamental nature.

### **Acknowledgments**

This research was supported, in part, by grants from FCAR (Quebec) and the NSERC (Canada).

## Reference List

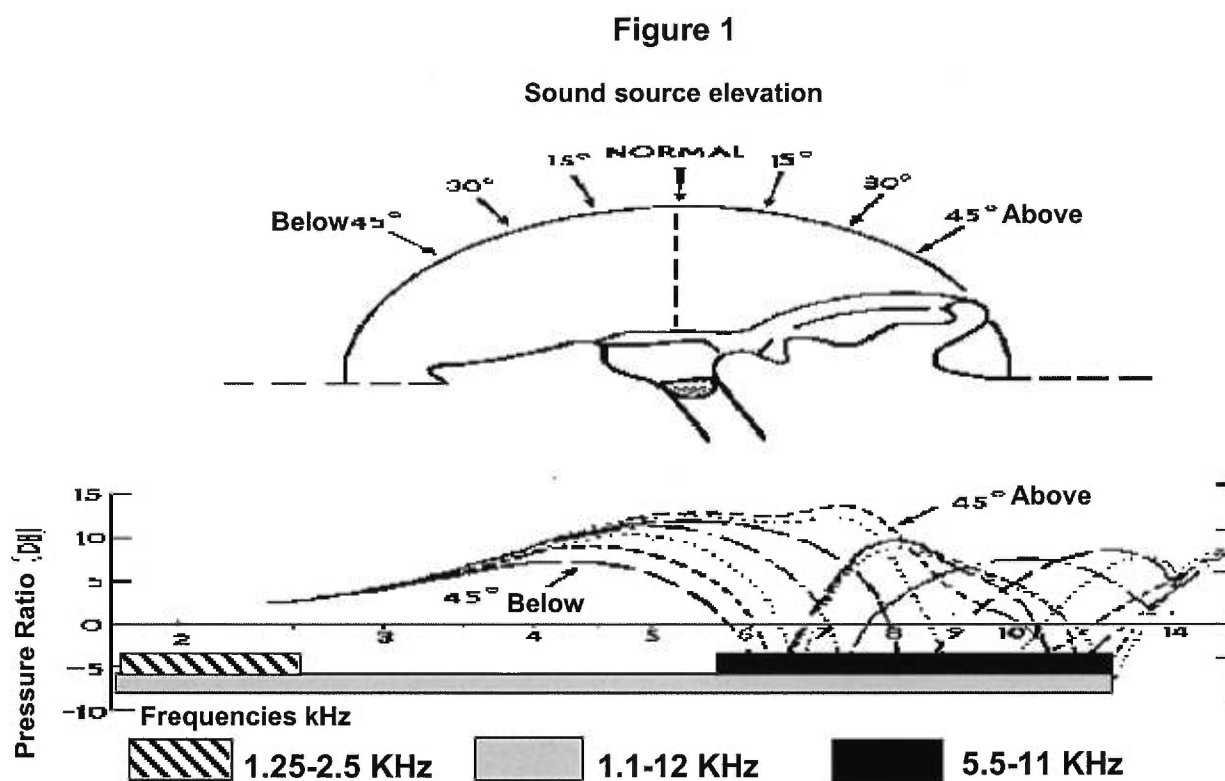
1. Altman, J.A. (1987). Information processing concerning moving sound sources in the auditory centers and its utilization by brain integrative and motor structures. In: *Auditory Pathway: Structure and Function*, edited by J.Syka and R.B.Masterton, pp. 349-354. Plenum Press, New York.
2. Asano, F., Suzuki, Y., and Sone, T. (1990). Role of spectral cues in median plane localization. Journal of the Acoustical Society of America, 88:159-168.
3. Batteau, D.W. (1967). The role of the pinna in human localization. Proceedings of the Royal Society (B), 168:158-180.
4. Belendiuk, K. and Butler, R.A. (1975). Monaural location of low-pass noise bands in the horizontal plane. Journal of the Acoustical Society of America, 58:701-705.
5. Blauert, J. (1969). Sound localization in the median plane. Acoustica, 22:205-213.
6. Bloom, P.J. (1977). Creating source elevation illusions by spectral manipulation. Journal of Audio Engineering Society, 25:560-565.
7. Burlingame, J.A. and Butler, R.A. (1998). The effects of attenuation of frequency segments on binaural localization of sound. Perception and Psychophysic, 60:1374-1383.
8. Butler, R.A. and Flannery, R. (1980). The spatial attributes of stimulus frequency and their role in monaural localization of sound in the horizontal plane. Perception and Psychophysic, 28:449-457.
9. Byrne, D. and Dermody, P. (1975). Localization of sound with binaural body-worn hearing aids. British Journal of Audiology, 9:107-115.
10. Chandler, D.W. and Grantham, D.W. (1992). Minimum audible movement angle in the horizontal plane as a function of stimulus frequency and bandwidth, source azimuth, and velocity. Journal of the Acoustical Society of America, 91:1624-1636.
11. Fedderson, W.E., Sandel, T.T., Teas, D.C., and Jeffress, L.A. (1957). Localisation of high-frequency tones. Journal of the Acoustical Society of America, 29:988-991.
12. Flannery, R. and Butler, R.A. (1981). Spectral cues provides by the pinna for monaural localization in the horizontal plane. Perception and Psychophysic, 29:438-444.
13. Gardner, M.B. and 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.
14. Gourevicht, G. (1978). Directional hearing in mammals. In: *Comparative Studies of Hearing in Vertebrates.*, edited by A.N. Popper, et al, pp. 357-373. Springer-Verlag, New York.
15. Grantham, D.W. (1984). Discrimination of dynamic interaural intensity differences. Journal of the Acoustical Society of America, 76:71-76.
16. Grantham, D.W. and Wightman, F.L. (1979). Detectability of a pulsed tone in the presence of a masker with time-varying interaural correlation. Journal of the Acoustical Society of America, 65:1509-1517.

17. Harris, J.D. and Sergeant, R.L. (1971). Monaural/binaural minimum audible angle for a moving sound source. Journal of Speech and Hearing Research, 14:618-629.
18. Hebrank, J. and Wright, D. (1974). Are two ears necessary for localization of sound sources on the median plane ? Journal of the Acoustical Society of America, 56:935-938.
19. Heyes, A.D. and Ferris, A.J. (1975). Auditory localization using hearing aids. British Journal of Audiology, 9:102-106.
20. Huang, A.Y. and May, B.J. (1996). Sound orientation behavior in cats. II. Mid-frequency spectral cues for sound localization. Journal of the Acoustical Society of America, 100:1070-1080.
21. Humansky, R.A. and Butler, R.A. (1988). The contribution of the near and far ear toward localization of sound in the saggital plane. Journal of the Acoustical Society of America, 83:2300-2310.
22. Imig, T.J., Irons, W.A., and Samson, F.R. (1990). Single-unit selectivity to azimuthal direction and sound pressure level of noise burst in cat high-frequency primary auditory cortex. Journal of Neurophysiology, 63:1448-1466.
23. Irvine, D.R.F. (1987). Neural intensity differences in cat: change in sound pressure level and azimuthal displacement in the frontal horizontal plane. Hearing Research, 26:267-286.
24. Jeffress, L.A. (1968). Mathematical and electrical models of auditory detection. Journal of the Acoustical Society of America, 44:187-203.
25. Jeffress, L.A. and McFadden, D. (1971). Differences of interaural phase and level in detection and lateralization. Journal of the Acoustical Society of America, 49:1169-1169+.
26. Jongkees, L.B.W. and Groen, J.J. (1946). On directional hearing. Journal of Laryngology, 61:495-504.
27. Kollmeier, B. and Gilkey, R.H. (1990). Binaural forward and backward masking: Evidence of sluggishness in binaural detection. Journal of the Acoustical Society of America, 87:1709-1719.
28. Kuhn, G.F. (1979). The effect of the human torso, head and pinna on the azimuthal directivity and on the median plane vertical directivity. Journal of the Acoustical Society of America, 65:58-58.
29. Kuhn, G.F. (1980). Towards a model for sound localization. In: *Sound Localization: Theory and Application.*, edited by R.W.Gatehouse, pp. 51-64. Amphora Press., Connecticut.
30. Kuhn, G.F. (1982). A mathematical model for localization cues. In: *Localization of Sound: Theory and Application.*, edited by C.T. R.W.Gatehouse and Groton, Amphora press, Connecticut.
31. Kulkarni, A., Isabelle, S.K., and Colburn, H.S. (1999). Sensitivity of human subjects to head-related transfer-function phase spectra. Journal of the Acoustical Society of America, 105:2821-2840.
32. Lorenzi, C., Gatehouse, S., and Lever, C. (1999). Sound localization in noise in normal-hearing listeners. Journal of the Acoustical Society of America, 105:1810-1820.
33. Martin, R.L. and Webster, W.R. (1987). The auditory spatial acuity of the cat in the interaural horizontal and median vertical planes. Hearing Research, 30:239-252.

34. Mehrgardt, S. and Mellert, V. (1977). Transformation characteristics of the external human ear. Journal of the Acoustical Society of America, 61:1567-1576.
35. Middlebrooks, J.C. (1992). Narrow-band sound localization related to external ear acoustics. Journal of the Acoustical Society of America, 92:2607-2624.
36. Middlebrooks, J.C. and Green, D.M. (1991). Sound localization by human listeners. Annual Review of Psychology, 41:135-159.
37. Middlebrooks, J.C. and Pettigrew, J.D. (1981). Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by the sensitivity to sound location. Journal of Neurosciences, 1:107-120.
38. Musicant, A.D. and Butler, R.A. (1984). The psychophysical basis of monaural localization. Hearing Research, 14:185-190.
39. Neti, C., Young, E.D., and Schneider, M.H. (1992). Neural network models of sound localization based on directional filtering by the pinna. Journal of the Acoustical Society of America, 92:3140-3156.
40. Oldfield, S.R. and Parker, S.P.A. (1986). Acuity of sound localization: a topography of auditory space III. Monaural hearing conditions. Perception, 15:67-81.
41. Perrott, D.R. and Marlborough, K. (1989). Minimum audible movement angle: marking the end points of the path traveled by a moving sound source. Journal of the Acoustical Society of America, 85:1773-1775.
42. Perrott, D.R. and Musicant, A.D. (1981). Dynamic minimum audible angle: binaural spatial acuity with moving sound sources. Journal of Auditory Research, 21:287-295.
43. Perrott, D.R. and Pacheco, S. (1989). Minimum audible angle thresholds for broadband noise as a function of the delay between the onset of the lead and lag signals. Journal of the Acoustical Society of America, 85:2669-2672.
44. Perrott, D.R. and Saberi, K. (1990). Minimum audible angle thresholds for sources varying in both elevation and azimuth. Journal of the Acoustical Society of America, 87:1728-1731.
45. Perrott, D.R. and Tucker, J. (1988). Minimum audible movement angle as a function of signal frequency and the velocity of the source. Journal of the Acoustical Society of America, 83:1522-1527.
46. Phillips, D.P. and Brugge, J.F. (1985). Progress in neurophysiology of sound localization. Annual Review of Psychology, 36:245-274.
47. Populin, L.C. and Yin, T.C. (1998). Behavioral studies of sound localization in the cat. Journal of Neurosciences, 18:2147-2160.
48. Rauschecker, J.P. (1999). Auditory cortical plasticity: a comparison with other sensory systems. Trends for Neurosciences, 22:74-80.
49. Roffler S.K. and Butler, R.A. (1968). Factors that influence the localization of sound in the vertical plane. Journal of the Acoustical Society of America, 43:1255-1259.

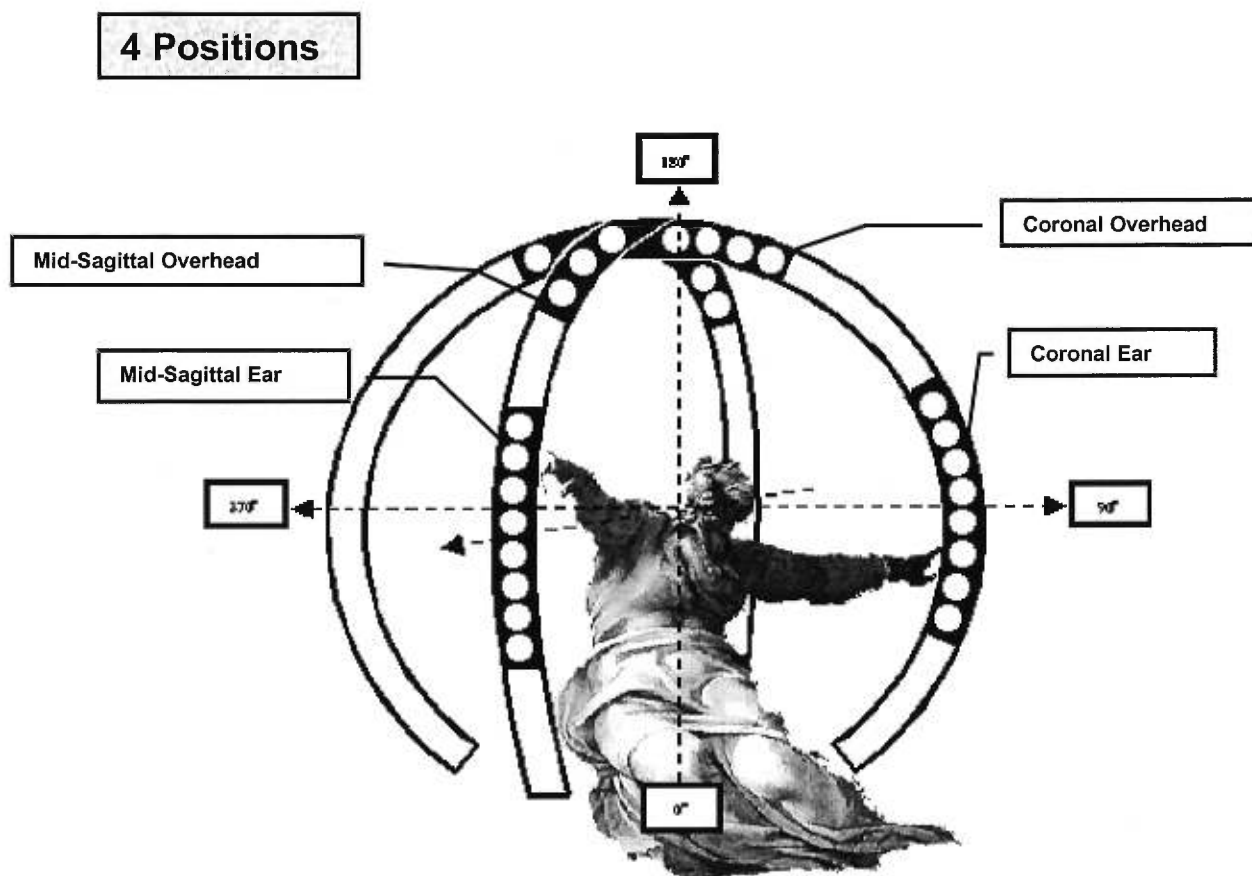
50. Roth, G.L., Kochhar, R.K., and Hind, J.E. (1980). Interaural time differences: implications regarding the neurophysiology of sound localization. Journal of the Acoustical Society of America , 68:1643-1651.
51. Saberi, K. and Perrott, D.R. (1990). Minimum audible movement angles as a function of sound source trajectory. Journal of the Acoustical Society of America, 88:2639-2644.
52. Semple, M.N. and Kitzes, L.M. (1987). Binaural processing of sound pressure level in the inferior colliculus. Journal of Neurophysiology, 57:1130-1147.
53. Shaw, E.A.G. (1974). Transformation of sound pressure level from free field to the eardrum in the horizontal plane. Journal of the Acoustical Society of America, 56:1848-1861.
54. Shaw, E.A.G. (1982). External ear response and sound localization. In: *Localization of Sound: Theory and applications*, edited by R.W.Gatehouse, Amphora,
55. Strybel, T.Z., Manligas, C.L., and Perrott, D.R. (1992). Minimum audible movement angle as a function of the azimuth and elevation of the source. Human Factors, 34:267-275.
56. Tønning, F.M. (1973). Directional audiometry-VIII. The influence of hearing aid in the localization of white noise. Acta Otolaryngologica, 76:114-120.
57. Watkins, A.J. (1978). Psychoacoustical aspects of synthesised vertical local cues. Journal of the Acoustical Society of America, 63:1152-1165.
58. Wiener, F.M. (1947). On the diffraction of a progressive sound wave by the human head. Journal of the Acoustical Society of America, 19:143-150.

**Figures article #1**



**Fig 1:** The lower BBNBB (1.25-2.5 KHz), which is in cross-lines, is under the pinna spectral transformation capabilities (PSTC) whereas the BBNBB in black is made of higher frequencies (5.5-11 KHz) that are exclusively within PSTC. Finally, in gray, the larger BBNBB (1.1-12 KHz) comprise both previous bandwidth.

Figure 2



**Fig 2 :** Two orientations were tested (mid-sagittal and coronal) at two heights (overhead and ear level positions). Stimuli were controlled for direction, length of trajectory, and speed. Trajectory lengths were equally distributed on either side of the horizontal interaural intercept when the target was located at ear level locations or on the vertical intercept for positions located at the overhead sectors.



Figure 3

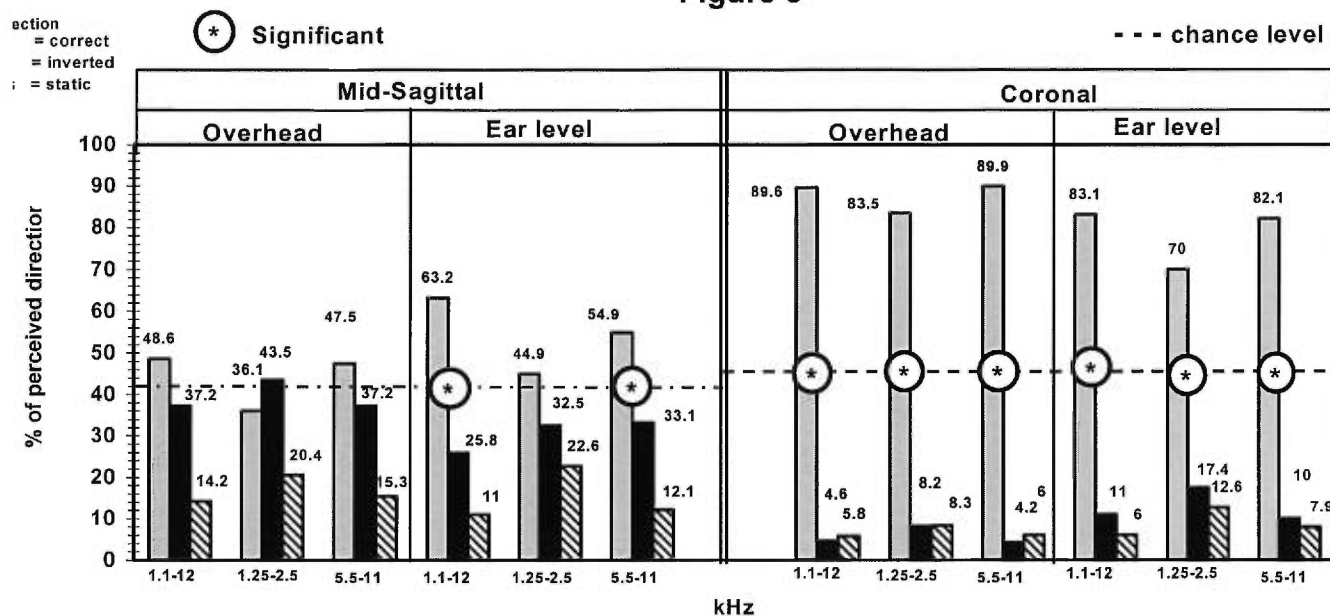


Fig. 3: Results for the perception of directionality at each four positions for each of the three tested spectrums. The mid-sagittal orientation for the "Ear level" position is the only position that produce significant differences between spectrums.

Figure 4

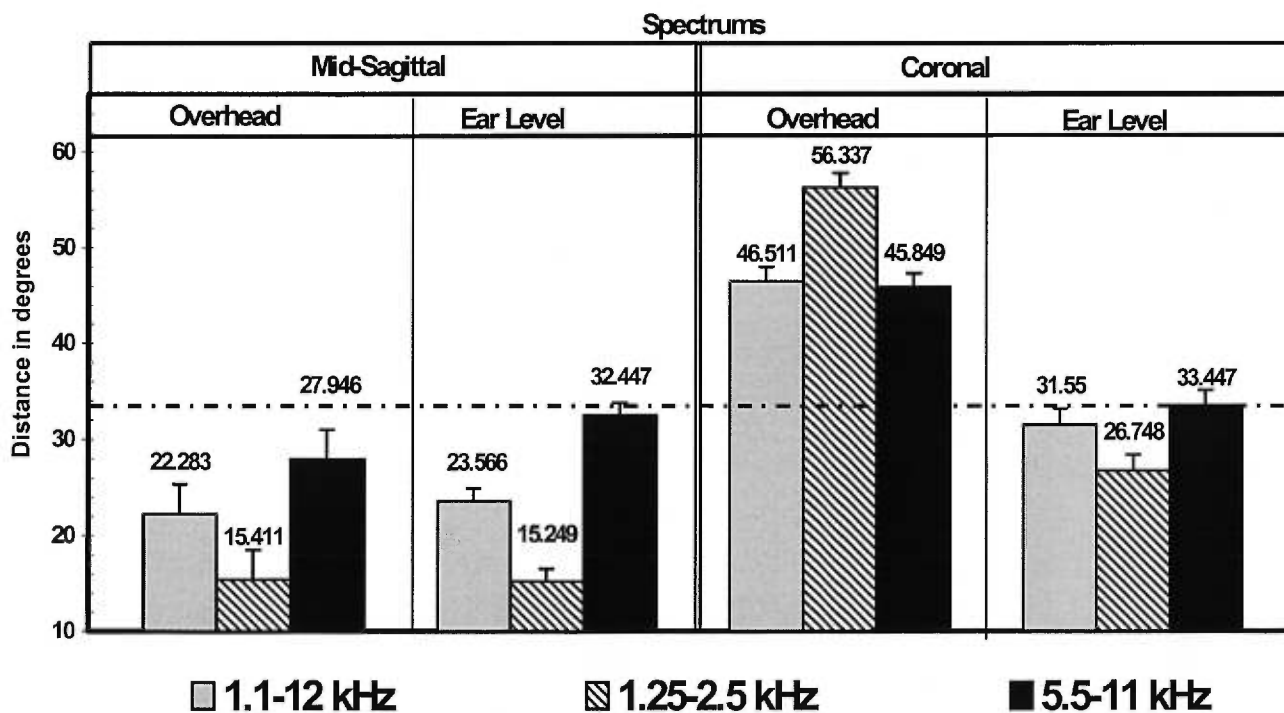


Fig. 4: Perceived trajectory lengths in degrees for each position by spectrum tested. In the mid-sagittal plane, the BBNBB within the PSTC generated wider trajectory lengths at the "Ear level" position when compared to both other spectrums. The 5.5-11 kHz bandwidth result was similar in both "Ear level" orientations (mid-sagittal and coronal), whereas the two other spectrums were highly variable and produced different kinds of responses in these very same locations.

Figure 5

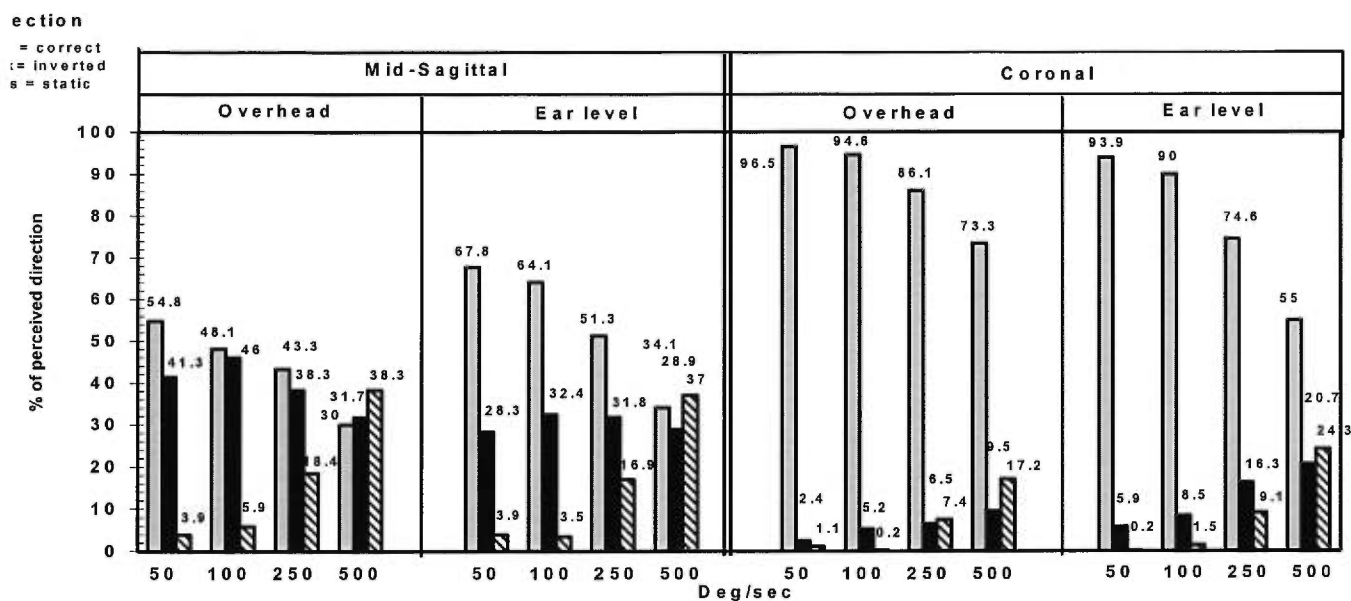


Fig. 5: Results for the perception of directionality at each four positions by four speeds tested. The "overhead" position in the mid-sagittal orientation is the only position where directionality is not perceived at all. At every location, the static perception increased with tested speed increments. Increasing velocity also decreased the probability of correct direction perception at both "ear level" locations (mid-sagittal and coronal).

Figure 6

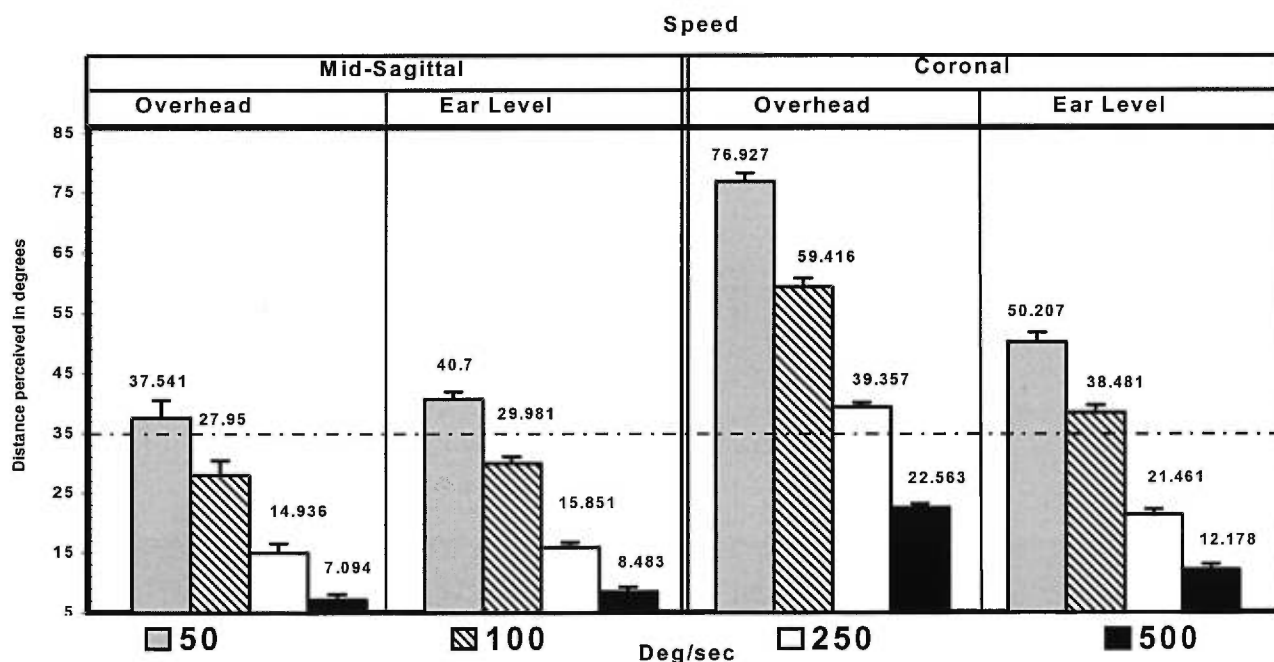


Fig. 6: Perceived trajectory lengths in degrees for each position by speed tested. Both locations in the mid-sagittal plane generated similar trajectory lengths, whereas the perceived distance in the coronal location was wider. Increasing velocity yielded relatively identical effects on perceived distance. The slowest speed was always the widest trajectory perceived and each velocity increment proportionally decreased the distances perceived at this location.

Figure 7

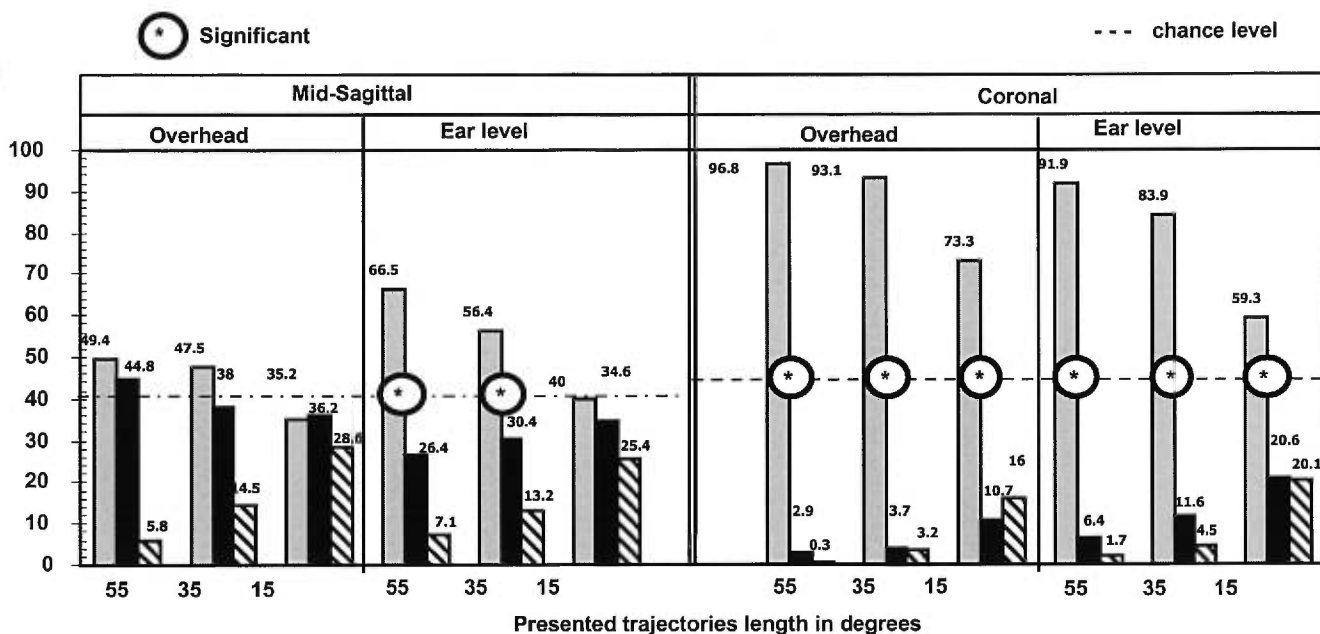


Fig. 7: Results for directionality perception at each tested position across three presented distances. At every location, decreasing the presented trajectory length increased the static perception. The number of correct direction perceptions at both “Ear level” locations (mid-sagittal and coronal) was diminished by decreasing stimulus distance. The correct discrimination of direction in the mid-sagittal locations was often at chance when compared to the performance obtained in both coronal locations.

Figure 8

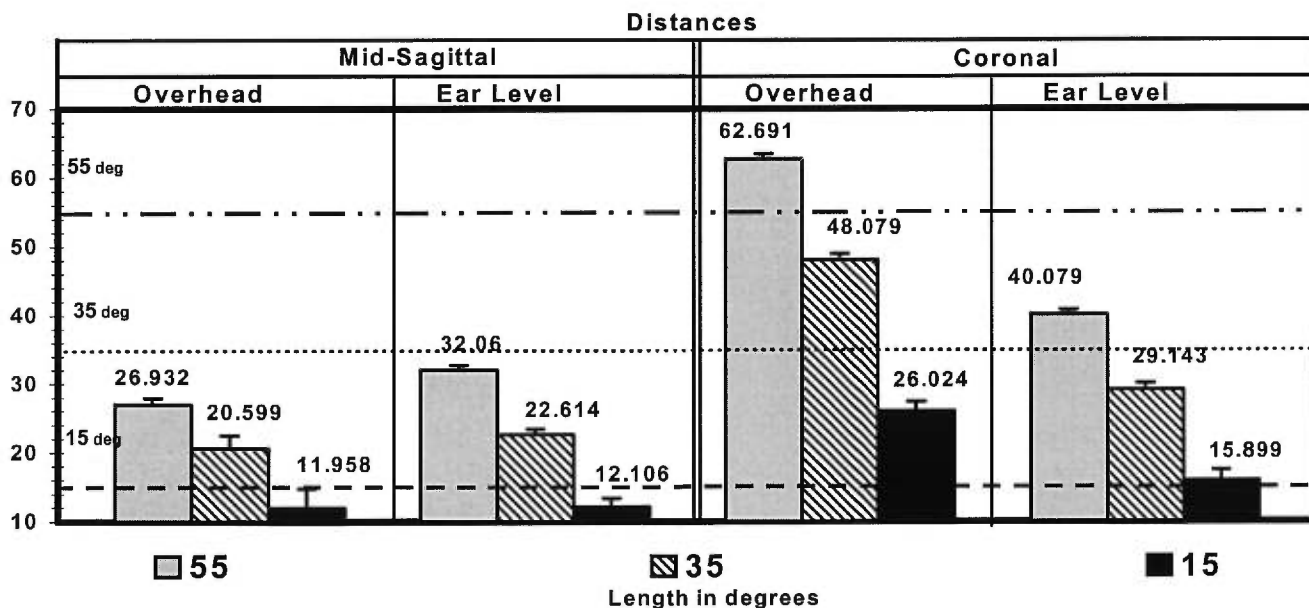


Fig. 8: Perceived trajectory lengths in degrees for each position by tested trajectory length. Dashed lines represent the expected trajectory length values. Both locations in the mid-sagittal plane generated similar trajectory lengths, whereas the perceived distances in the coronal locations were wider. The longest distances produced the widest trajectory length perceptions, which were proportionally decreased by diminishing the presented distance. This was true at each tested location.

Figure 9

Gain error on the presented distances

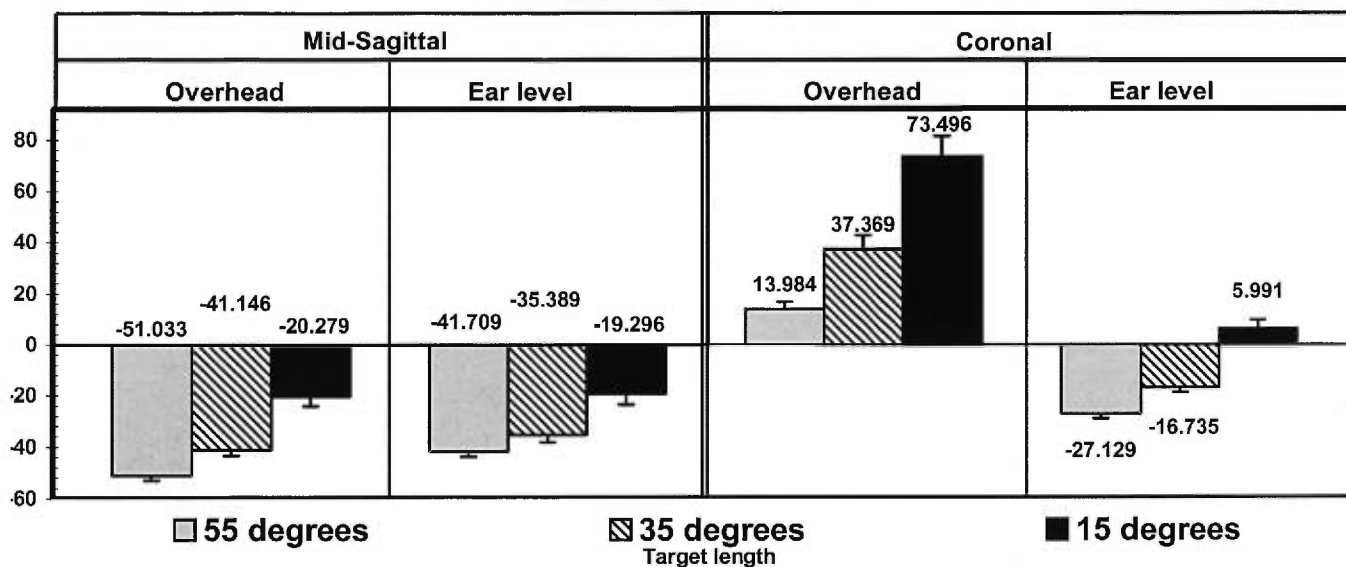


Fig 9: Gain error measurements (MAMA) obtained for each presented trajectory length at each of the four locations. The longest distance (55 degrees) is in gray, the middle (35 degrees) is in cross-line, and the smallest (15 degrees) is in black. Gain error (MAMA) is directly related to the presented trajectory length except in the case of the coronal orientation at the "Overhead" location where it was inversely related.

**Article #2**

## **A Role for the Corpus Callosum in Auditory Spectral Cue Processing: a Binaural Perception Task in Acallosal Subjects**

J. Villemagne<sup>1</sup>, M. Lassonde<sup>1</sup>, J-P Guillemot<sup>2</sup>, N. Lessard<sup>1</sup> and F Lepore<sup>1</sup>

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:** spectral disparity, pinna spectral transformation capabilities, spectrum, perceived distance, directionality discrimination.

---

Correspondence should be addressed to Franco Lepore (Ph.D.), 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](mailto:Leporef@ere.umontreal.ca)

**Abstract :**

The present study evaluates the involvement of the corpus callosum (CC) in spectral cue processing during a vertical mid-sagittal sound localization task. It has been demonstrated that callosal fibers are sensitive to interaural time and intensity differences that reproduce the central area of the auditory field. Therefore, it is proposed that the CC might play a role in the spectral cue processing that allows vertical auditory movement perception in such plane. In order to achieve this goal, sound stimuli from various spectral ranges, directions, and pinna spectral disparities (PSD) were presented from 4 different positions located within two vertical orientations (the mid-sagittal and coronal planes). Each orientation was tested at two heights (ear level and overhead). Three spectral ranges restricted to being either within or below the pinna spectral transformation capabilities (PSTC) were selected. The presented broadband noise bursts bandwidths (BBNBB) were as follows: one octave within PSTC (5.5-11 KHz), another octave under the PSTC (1.25-2.5 KHz), and a third stimulus covering both of these spectrums (1.25-12 KHz). PSDs were also tested in two conditions. In the altered condition, a paste was applied to the contours of one pinna, in order to experimentally increase the PSD. All stimuli were controlled for intensity, speed, and trajectory length. Ten control subjects (Cs) and 2 acallosal patients (As) were asked to localize the beginning and the end point of simulated moving sound trajectories. Results indicate that the As were more sensitive to motion detection and perceived greater trajectory length but showed no advantage in the discrimination of direction. Further, the As were unable to reliably discriminate direction during specific altered PSD condition, whereas the Cs were unaffected by this manipulation. These data point to the conclusion that the CC is needed in adapting to an altered disparity environment.

**Introduction:**

During everyday activity normal listeners use several acoustic cues to localize a sound in the auditory field. The most commonly studied of the disparity factors, which result from the distance between the ears, are the interaural time difference (ITD) and the interaural intensity difference (IID) [28,36,41]. The former is based on the difference in time that it takes for a sound to arrive at each ear [55,57,58], while the latter is based on sound pressure level differences between the ears [51,59]. These two factors are generated when a sound source is located outside the equidistant mid-sagittal plane and are most relevant for locating horizontal sound movement and position [24,32,39].

Although the ITD and the IID are not present in the vertical mid-sagittal plane, sound localization at this position is still possible via spectral cue analysis [6,14,17,38]. This analysis is based on the pinna's spectral transformation capability (PSTC) which allows for characteristic spectral transformations of incoming sound waves as a function of sound source position in the auditory field [29,30,33,53]. Spectral cue analysis is most relevant for the detection of vertical sound movement [3,8,42]. It also plays a substantial role in the estimation of azimuthal displacement [9,13,42], which can be advantageous in the avoidance of front/back confusion [5,34]. Auditory cues (spectral analyses and disparity factors) are likely to be more efficient within specific spectrum ranges. Indeed, the PSTC is most effective for frequencies higher than 4 kHz [7,33,54], whereas the ITD is reliable when a sound contains frequencies lower than 2 kHz [5,6,8]. The IID is effective for frequencies higher than 5 kHz [53,60], which can be attenuated by up to 30 dB in the most lateralized position.



Spectral disparity studies, aimed at demonstrating that the auditory system is sensitive to spectral interaural differences, have reported equivocal results. Some suggest that spectral disparity improved sound localization when a stimulus is presented with a genuine PSD discrepancy as opposed to without any spectral disparity [38,50]. Other experiments report that binaurality does not provide any further advantage over monaural localization abilities [16,17] in the vertical mid-sagittal plane and therefore that disparity do not improve localisation. Further, Asano et al. (1990) have demonstrated that when the spectral envelope is simplified by digitally smoothing the shape of the amplitude variations among frequencies contour, human listeners can still estimate sound elevation [5]. It could mean that the need for small amplitude variations required in spectral disparity seemed to be rather irrelevant. However, these variations were necessary around a 2 kHz frequency in order to avoid front-back confusion. Another study reported that when the PSTC was altered in both ears for a long period of time, subjects were unable to perceive vertical sound movements for a few days, but subsequently regained this ability [20]. When the genuine PSTC was restored, subjects regained their previous abilities without delay.

Disparity processing depends on the lateralized organization of the auditory pathways [10]. Although it has been shown that auditory projections are not as anatomically lateralized as those of the visual system (mainly because of numerous crossover points at various brain levels) [47,49], behavioral studies have clearly demonstrated that the auditory system should be considered as lateralized from a functional point-of-view. In numerous studies, animals with unilateral brain lesions have shown auditory deficits limited to the hemifield contralateral to the lesion [25,40,41]. Among humans, studies have shown that unilateral brain lesions severely interfere with the ability to localize a static sound in the contralateral hemifield [28,45,46].

Moreover, ablations in animal studies have revealed that the integrity of the primary auditory cortex (A1) is essential for the accurate localization of a sound source [18,19,27]. The total destruction of A1 abolishes the ability to localize a sound under binaural presentation, although discrimination of sound pressure level and pitch are preserved in most mammalian species [26,39,40]. It should be noted that studies with dogs report that bilateral cortical lesions abolish the correct discrimination of direction, whereas this ability is only slightly affected by unilateral lesion [4]. Given that the integrity of both hemispheres is necessary for the highest level of discrimination of direction, it is plausible that the CC may play a role in this ability by allowing cross talk between hemispheres. Especially, when complex sounds are used instead of pure tones as for the latest experiment with dogs. This is more than relevant considering that a complex sound requires a greater level of cortical activity than pure tones [47].

The role of the corpus callosum (CC) in sound localization remains enigmatic. Nevertheless, the anatomical distribution of CC fibers into A1 suggests that these transcortical projections might be related to spectral processing [22,37,44]. Indeed, the auditory cortex is tonotopically organized, meaning that frequency representations are physically located in isocontour columns. These columns consist of adjacent cells that respond to close-range frequency stimuli [21,23,35]. Anatomical investigation has revealed that CC projections to A1 end in isocontour columns that respond to frequencies greater than 4 KHz [11,12,43]; the very same spectral range that is affected by PSTC [52,53,54] and IID. Further, the A1 also contains alternating rows of binaural and monaural cell layers superimposed on the isocontour columns. CC projections end-up in binaural cell layers and are almost absent from monaural layers [35]. On the bases on this organization, some studies, which had simulated the auditory spatial environment by means of

ITD and IID, have concluded that the CC is involved in the central representation of the auditory field [22,36,43,45]. This evidence leads to the idea that the CC could be implicated in the spectral processing, which is in line with the PSTC. If such processing does exist, it might be possible that pinna spectral disparities (PSD) could be relevant to sound localization cueing ability.

Acallosal subjects (As) may provide insight into the relationship between the CC and PSTC, and consequently to the existence of the PSD. These subjects suffer from a congenital absence of the CC, which allows for the investigation of the involvement of this structure in various sound localization abilities. Thus, we have decided to compare the behavior of two such patients to those of control subjects (Cs) in a task where the PSD is modulated in order to generate two different increment levels.

## **Materials and method**

### **Subjects**

The investigation was carried out among two groups of human subjects. The first consisted of 10 normal volunteers (mean age = 25.2, ranging from 20 to 40; 7 woman, 3 men; 8 right-handed and 2 left-handed) without history of neurological problems who were recruited on a university campus. Two acallosal subjects (1 women, 1 man, both right-handed) who were diagnosed as having total agenesis of the corpus callosum comprised the experimental group. These subjects had been previously recruited for other research in our lab [46].

## Case reports

**Case 1:** S.E.P. is a 31-year-old, right-handed man. At birth, S.E.P presented a cleft lip with hypertelorism abnormalities, and at 4 months of age the palate was surgically corrected. He was also diagnosed with a basal transpalatal encephalocele, which was subsequently corrected by bifrontal craniotomy at 18 months. During this surgery, a complete agenesis of the corpus callosum and the anterior commissure was observed while the posterior commissure was intact. Further neuroradiological examinations also revealed the presence of two prepalatal fistulas and an hydrocele. At the age of 10, S.E.P. suffered growth disease abnormalities related to hypopituitarism and hypothyroidism, which were also successfully treated. Until the age of 28, S.E.P. showed an asymmetrical EEG rate with high amplitude left hemispheric activity, although this activity was not compatible with epilepsy. A more recent EEG also revealed the presence of a right frontal abnormality. An MRI, performed in 1996, confirmed the previous commissural observation and revealed changes in frontal lobes that could be related to past surgery, as well as colpocephaly; an abnormalities highly associated with the agenesis of CC. On the WAIS-R, S.E.P. had a verbal score of 112, a non-verbal score of 101, and a global performance of 107. S.E.P. has completed post-high school studies and is working as an assistant manager in a drugstore.

**Case 2:** S.G. is a 36-year-old, right-handed woman. She is one of four siblings among whom callosal agenesis was documented after one of the youngest children was examined following a head concussion. When S.G. sibling's congenital abnormalities were reported, her parents requested a CT-scan which showed that S.G. also suffered from a total absence of the CC despite being totally asymptomatic. Developmentally, she was considered normal although she was slow

to acquire the ability to walk (which is consistent with a motor incoordination often observed among acallosal subjects). An MRI in 1997 confirmed the agenesis of CC fibers but showed a relative sparing of the anterior commissure. S.G. has a global IQ of 84 on the WAIS-R and has completed high school. She was working in a nursing home at the time of testing.

These two subjects were selected for their relatively normal IQ's together with an absence of epileptic episodes during growth. Neither of them was suffering from a psychiatric disorder, nor any other disease, and they were not taking any medication at the time of experimentation.

Prior to the experiment, audition was tested in a soundproof chamber (Industrial Acoustical Chamber; IAC) where all subjects underwent audiometric testing with standard pure tones to measure detection thresholds for frequencies between 125 and 8000 Hz. All subjects exhibited normal hearing in both ears and had essentially symmetrical audiograms. Finally, the entire experiment was undertaken with the understanding and written consent of each subject.

### **Stimuli and Task**

#### **Insert figure 1**

Three ranges of broadband noise burst bandwidth (BBNBB) were selected in order to create wide contrasts in PSTCs across spectrums. The first BBNBB was restricted to frequencies exclusively within the PSTC (5.5-11 kHz), and the second was entirely below the PSTC (1.25-2.5 kHz). Whereas both of these bandwidths were one octave wide, the third BBNBB was 3.36 octaves wide (1.1-12 kHz) and covered both previous ranges.

**Insert figure 2**

Localization ability was tested at four different vertical positions: two in the mid-sagittal plane and two in the coronal plane. Each orientation was tested at two different heights (“Overhead” and “Ear level”) in order to generate stronger discrepancies among the PSTC across positions. To further increase the differences between spectral disparity factors, two PSD conditions were considered: one where the spectral disparity was kept natural (Genuine PSD) and one where it was altered by the addition of acoustic paste into a single pinna (Altered PSD). The acoustic paste was applied to the various pinna contours without occluding the auditory canal. This modification of the pinna’s global shape was designed to increase the spectral discrepancy between the ears and thus alter the PSD. The absence of occlusion of the auditory canal enabled subjects to use the ITD and IID cues when a sound source was located outside the mid-sagittal plane. In these latest conditions, the acoustic paste was always applied to the distal ear and sound stimuli were presented within the auditory hemifield of the non-altered ear. These measures were taken in order to affect solely the PSTC disparity and not the cues based on the optimum monaural PSTC.

**Apparatus**

Sound stimuli were delivered via a series of speakers mounted at 2.5° intervals on a perimeter frame. These speakers have a relatively linear frequency response range between 1.1 and 12 kHz. A seat and headrest were adjusted so that the subject’s head would be positioned in the center of the apparatus. A sound signal from an intercom buzzer followed by the illumination of a light-emitting diode (LED) was used to announce each trial. The LED was positioned at eye level in front of the subject to provide a visual fixation point. Stimuli were presented at 52 dB

SPL (re 20  $\mu$ Pa). The audio pressure level was determined at the estimated center position of the subject's head by a sound meter analyzer (Brüel and Kjaer, model 2230) mounted with a 12.7 mm condenser microphone, which was coupled to its filter module (model: 1625).

A single Coulbourn S81-02 white noise generator produced the experimental sound source. The signal from this unit was then filtered, when needed, by two Coulbourn S75-36 filters arranged in cascade to provide a total attenuation of 96 dB/Oct. The main signal was then split in order to feed two identical channels, one for the even speakers and one for the odds. From that point on, each channel was built with identical hardware. The signal went through a programmable attenuator, and a logic converter (Coulbourn S85-08 and S22-18) was used to adjust each individual speaker to the same output level. The signal was then processed through a Rise/Fall gate shaper (Coulbourn S84-04: rise/fall at 2 msec.) before being pre-amplified by a Coulbourn S82-24. The pre-amplification was used to (coarsely) correct the signal level variations between each filtered bandwidth and to maintain the exact 52 dB SPL. Finally, the signal was sent to the master power amplifier (Lansing Altec 1594C) before reaching the speakers. A scope (Tektronix) monitored the signal delivery at each power amplifier output.

The simulation of movement was achieved by successively activating a series of aligned speakers. Because of the speaker's electrostatic nature, the sound was required to straddle two speakers for a short period of time. The total amplitude of the output during this period corresponded to the amplitude of the stimulus plateau, thus giving the impression of continuity. These moving sounds were presented for three traveled distances (55, 35 and 15 degrees) which were presented at four different speeds (50, 100, 250 and 500 deg/sec).

The experiment took place inside an anechoic soundproof chamber (IAC; 1.3 X 3 X 1.6 m) where all surfaces (floor, walls and ceiling) were covered with thick acoustic foam wedges designed to absorb sound reflection. In order to eliminate cues such as the number and/or location of the sound sources, the speakers were hidden from the subject's view by a strip of black fabric. Subjects localized the simulated moving sounds by pointing to the beginning and the end of each perceived trajectory. The subjects wore a small button attached to their index finger which was monitored by a 3-D tracking system (V-scope: model VS-110-pro) in order to determine the exact pointing location of each given answer. Once the pointing finger had reached the desired position, (either the beginning or the end point of each trajectory), the subject had to press a push-button held in the other hand which triggered the position recording computer. The button's location was measured for 250 msec. at a sampling rate of 40 Hz. Final positioning was obtained by averaging the recorded data (10 measures), which had been previously converted into degrees. The system accuracy was  $\pm 1^\circ$  of error for each final recording. Stimulus presentation and data acquisition were entirely controlled by a single computer (Pentium 120 MHz).

### **Procedure**

Two experimenters were present during testing. The first controlled the stimulus presentation and data acquisition and sat near a computer located outside the experimental chamber. To assure the safety of the subjects, and to make sure that all experimental procedures were respected within the anechoic chamber, subjects were assisted by a technician. Subjects were required to maintain head position, with their eyes fixated on the LED, while the assistant



verified that their hands were adequately oriented during data acquisition (the button had to face the tracking system). Prior to testing, the task was explained to each subject and a block of 20 trials was delivered to familiarize them with the experimental conditions. A warning buzzer always initiated stimulus presentation, and subjects were asked to localize all moving sounds by pointing toward the perceived beginning and end-point of each trajectory. These two measures were required to determine the perceived distance and direction of each stimulus\*<sup>2</sup>.

The entire experiment consisted of twenty-four blocks (3 Spectrums X 4 Positions X 2 PSDs). The first 12 blocks (3 Spectrum X 4 Positions) constituted the “Genuine PSD” conditions. For the second part of the experiment, the same twelve blocks were repeated, but in the “Altered PSD” condition. Block presentations were randomly distributed with regard to spectrum and position factors within a given PSD condition (Genuine or Altered). Each block consisted of 72 randomly delivered trials that were used as a baseline matrix in order to avoid fatigue and/or sequencing effects. This matrix consisted of stimuli presented at 4 speeds across 3 presented distances, which were each measured six times. Subjects participated in a total of 1728 trials (2 Spectral disparities X 3 Spectrums X 4 Positions X 3 Trajectory lengths X 4 Speeds X 6 trials).

The duration of each block was approximately 10 minutes and a 10 minutes rest period was taken following every two blocks. The experiment was conducted across two days (one day for each PSD condition) for approximately three hours per day.

---

\*<sup>2</sup> localisation accuracy per se is not discussed in this paper. Only movement perception of the perceived trajectory length and the direction were reported in order to keep a format suitable for publication. Nevertheless, these missing data will be reported in the chapter called “Localisation sonore” and results will be included in the final discussion.

### **Data transformation and statistical considerations**

The error in degrees was estimated by computing the angular difference observed between the real and the perceived trajectory lengths for each trial. This error was converted into a Gain error measurement by dividing the observed error by the presented distance and multiplied by 100. Gain error could range within a continuous scale varying from negative one hundred to several thousands. Thus, a perceived distance that perfectly matched the presented target length would have a score of 0 (no error). If the perceived distance was smaller than the presented distance, the result would be a negative value. A score of  $-100$  would mean that the target was perceived as being static. If the perceived distance was larger than the presented target, the Gain error would be positive. A Gain error of 100 meant that the perceived trajectory length was exactly twice as long as the one presented. Reported Gain errors were then submitted to a multivariate analysis of variance (MANOVA). To validate significant results we have used the Greenhouse-Geisser (GG) criterion as a correction on the alpha level. This criterion is designed to rectify heterogeneity discrepancies among within subject variables.

The perceived direction was coded 0,1 or 2 for each trial before being submitted to a non-parametric analysis. The value 0 was given to trials correctly perceived, whereas a 1 was accorded to inverted perceptions, and a 2 corresponded to trials perceived as static (no static stimuli were delivered). The illusion of a static presentation occurred when the fastest speed tested (500 deg/sec) was presented within the smallest trajectory ( $15^\circ$ ). The criterion for a static perception was met when the perceived distance was smaller than or equal to the margin of error inherent to the 3-D tracking system ( $\pm 1$  degree). Given that two measures were acquired for each trial (the beginning and end of each trajectory), the static criterion was applied to any trial

for which the perceived distance was smaller than or equal to 2 degrees. Strings were then submitted to an independent frequency analysis (Chi-square) of direction (correct or inverted) for every condition. To avoid frequency bias on levels not randomly distributed during the chi-square analysis, we deliberately excluded the static perceptions (coded 2) from this analysis. It was therefore decided that a chi-square analysis would be run only on the correct and inverted directions given that both directions could be equally affected by the static illusion. The equally distribution assumption at each condition tested was thus fulfilled, even with samples of unequal size.

Although it is generally recommended to increase the sample population to maintain a variance homogeneity that reflects a specific population, it is also extremely difficult to guaranty pathological homogeneity across subjects. By increasing the sample one would also increase variability of related disease between subjects. We have deliberately chosen to select only these two subjects because they had never been diagnosed with other severe pathologies such as Anderman's degenerative disease or epileptic or psychiatric disorders, and their IQ's were within the normal range. Thus, in order to validate our results, we have opted to conduct independent statistical analysis (Manova and Chi-square) for each acallosal subject, given the fact that many trials were presented.

## Results

### Subject effects

#### **Insert figure 3a**

With regard to motion detection (see figure 3a), a main difference between Cs and As was observed. Like represented in figure 3a, the As almost never perceived static illusions when compared to the Cs (**S.E.P. results**: the large BBNBB:  $\chi^2(1) = 40,593$ ;  $p < 0.001$ , the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 83,714$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 55,921$ ;  $p < 0.001$ . **S.G. results**: the large BBNBB:  $\chi^2(1) = 46,395$ ;  $p < 0.001$ , the BBNBB below the PSTC:  $\chi^2(1) = 69,894$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 53,883$ ;  $p < 0.001$ ). Further, the As evidenced an increased proportion of motion inversion perceptions across all tested spectrums except for subject S.E.P during the BBNBB within the PSTC (**S.E.P. results**: the large BBNBB :  $\chi^2(1) = 5,469$ ;  $p < 0.019$ , the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 27,972$ ;  $p < 0.001$ . **S.G. results**: the large BBNBB :  $\chi^2(1) = 28,346$ ;  $p < 0.001$ , the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 23,407$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 35,788$ ;  $p < 0.001$ ). The Cs perceived between 8.8 and 14.4% of presentations as being static, whereas among As this percentage was near zero (0 to 1,4%). Even though the As were better able to detect motion per se, this advantage was not coupled with an increased ability to correctly estimate that motion directionality.

#### **Insert figure 3b**

A MANOVA revealed a significant subject effect for the perceived distance (**S.E.P. result**:  $F(1) = 21,21$ ;  $p < 0.001$ ; **S.G. result**:  $F(1) = 4,26$ ;  $p < 0.039$ ; see figure 3b). Estimated marginal mean pairwise comparisons (EMMEANS PC) revealed that when the PSD was kept genuine, the As

perceived longer trajectory lengths with every tested spectrum (all three spectrum by at least EMMEANS PC;  $p < 0.005$  for both As). For these spectrums, whereas Cs generally tended to undershoot trajectory lengths, the As usually overshoot them when the PSD was natural. During the Altered PSD condition, only the subjects S.E.P. still was able to perceived longer trajectories. This was observed with the used of the large BBNBB (EMMEANS PC;  $p < 0.001$ ) and the BBNBB within the PSTC (EMMEANS PC;  $p < 0.001$ ).

### *Disparity and Spectrum effect*

A MANOVA revealed a significant disparity effect for subject S.G. ( $F(1) = 7,20$ ;  $p < 0.007$ ) but not for subject S.E.P. However, a power analysis failed to validate the latest null-hypothesis ( $pw = 0.246$ ). As such, no satisfactory conclusion could be extracted from these results alone. However, a MANOVA conducted across Subjects revealed a significant Subject X Disparity interaction (**S.E.P. result:**  $F(1) = 16,20$ ;  $p < 0.001$ ; **S.G. result:**  $F(1) = 63,41$ ;  $p < 0.001$ ). This result was supported by the quadruple interaction Subject X Disparity X Position X Spectrum was also significant (**S.E.P. result:**  $GG(3,36) = 5,47$ ;  $p < 0.001$ . **S.G. result:**  $GG(3,10) = 9,18$ ;  $p < 0.001$ ). Therefore, a second MANOVA was carried-out with a symmetrical design on Cs data, which revealed a massif disparity effect for Cs ( $F(1,1438) = 8.09$ ;  $p < 0.005$ ). This convergence of factors enabled a cautious interpretation of the disparity factor across Subjects.

Relative to the unaltered condition, the Cs usually reported longer trajectory lengths once the PSD was altered (see Figure 3b). In contrast, the As perceived smaller trajectories in the Genuine as opposed to the Altered PSD condition. A disparity effect was observed for both Subjects (EMMEANS PC,  $p < 0.001$ ) with the use of the large spectrum BBNBB and the BBNBB

under the PSTC. The perceptions generated by the use of the BBNBB within the PSTC were not affected for both Subjects by either disparity condition. This was unexpected since it was hypothesized that the BBNBB related to the PSTC (5.5-11 kHz) would be directly affected by disparity manipulation.

#### **Insert figure 4a**

Results presented in figure 4a reveal that the Subjects differed during the discrimination of directionality for conditions located at the "Ear level" locations in the mid-sagittal plane. First, there was an interaction between spectrum and disparity factor that was significant across subjects when the PSD was Altered (**S.E.P. result:** the large BBNBB spectrum :  $\chi^2 (1) = 13,771$ ;  $p < 0.001$ ; **S.G. result:** the large BBNBB spectrum :  $\chi^2 (1) = 23,824$ ;  $p < 0.001$ );). Chi-square analysis on the perceived direction (correct versus inverted) revealed that both Subjects were able to discriminate the direction with the large BBNBB stimulus when the PSD was kept "Genuine" (**S.E.P. result:** large BBNBB :  $\chi^2 (1) = 6,722$ ;  $p < 0.01$ , **S.G. result:** large BBNBB :  $\chi^2 (1) = 22,222$ ;  $p < 0.01$ ) However, only the Cs were still capable of this discrimination when the PSD was "Altered" ( $\chi^2 (1) = 156.769$ ;  $p < 0.001$ ). Figure 4a reveals that the As failure to discriminate direction was not due to a general incapacity to detect motion per se.

#### **Insert figure 4b**

The perceived trajectory length was submitted to an estimated marginal means pairwise comparison for the Ear level position in the mid-sagittal plane. Results (presented in figure 4b) reveal a significant difference between As and Cs in the Genuine PSD. Cs result was different across each tested spectrum (all three by EMMEANS PC;  $p < 0.001$ ) and each spectrum was

differently affected by disparity (by at least EMMEANS PC;  $p < 0.005$ ). Subject S.E.P was not any different from Cs except for the BBNBB under PSTC (EMMEANS PC;  $p < 0.001$ ), which was also the only spectrum affected by disparity manipulation (EMMEANS PC;  $p < 0.014$ ). However, S.E.P. showed poorer results with the use of a BBNBB under PSTC than within PSTC (EMMEANS PC;  $p < 0.010$ ). Subject S.G. was also significantly different from Cs across all spectrum (by at least EMMEANS PC;  $p < 0.04$ ) except for the altered PSD where the large BBNBB result was not any different from the one obtain with the BBNBB within PSTC. Disparity affected subject S.G. during the use of a large BBNBB (EMMEANS PC;  $p < 0.001$ ) and with the BBNBB under PSTC (EMMEANS PC;  $p < 0.004$ ).

Although the As always perceived greater or similar trajectory lengths than Cs, and this for each presented BBNBB, this was not sufficient for them to generate a better or equal discrimination of direction during the Genuine PSD condition. As presented in figure 4b, subject S.G. was only able to establish adequately the direction for the large BBNBB even though the perceived distance was equal or longer than CS for each tested spectrum. In contrast, when the PSD was altered, the As still detected longer or similar trajectory lengths than Cs for the large BBNBB albeit the fact that they were then unable to establish the directionality.

### **Insert figure 5a**

Whereas it was presumed that the paste would not affect subject's responses for BBNBB under the PSTC, this hypothesis held true for the discrimination of direction but not for the perceived distance. When this specific BBNBB was presented at the Overhead location, the perceived distances were almost identical to the ones reported at the "Ear level" position within the same

disparity condition (see figure 4b). However, the effect produced by altering the PSD on the perceived distance among Cs was identical in both locations. Clearly, the paste had modified constantly the natural low frequencies filtering of the pinna related transfer function [33,52,54]. Indeed, the pinna does inflect a constant alteration that is not related to spatial representation, when the sound waves come into contact with the folds of its flesh. Therefore, low frequencies are also partially absorbed by the paste, thus modifying the natural low frequency filtering. This constant change was observed also among the As, but with more discrepancy across subjects.

Figures 4a and 5a reveal that for the Cs, direction discrimination with the large BBNBB was drastically improved during the altered PSD by changing position from the Overhead to the Ear level location ( $\chi^2(1) = 67.666$ ;  $p < 0.001$ ). However, this switch of position did not change consistently the perceived distance with any spectrum. The As were unable to correctly discriminate the direction in both locations even though their perceived distances were longer than those of the Cs (see figure 4b and 5b). Switching from the Overhead to the Ear level location improved the accuracy of directionality with all three spectrums for Cs also during the Genuine PSD condition ( $\chi^2(1) = 5.166$ ;  $p < 0.024$ ). However, only the large spectrum generated better accuracy in the altered PSD condition.

The Cs accuracy during the discrimination of directionality during the Genuine PSD was better for the mid-sagittal plane at the Ear level position with the use of the large BBNBB than when the BBNBB stimulus was within the PSTC ( $\chi^2(1) = 10.563$ ;  $p < 0.001$ ). This was also true when the PSD was increased during the altered PSD condition ( $\chi^2(1) = 20.292$ ;  $p < 0.001$ ). Each of the two spectrums produced among Cs no changes in the levels of accuracy within both PSD



conditions. Subject S.E.P. presented no significant differences between performance with these very same spectrums in the Genuine PSD condition whereas subject S.G. was only able to discriminate the direction with the use of the large BBNBB ( $\chi^2(1) = 20.222$ ;  $p < 0.001$ ). Furthermore, when the PSD was increased (altered disparity) their level of accuracy dropped with both spectrums, and their discrimination of direction fell to chance levels (**S.E.P. result:** the large BBNBB by  $\chi^2(1) = 0,5$ ;  $p < 0.480$ ; **S.G. result:** the large BBNBB by  $\chi^2(1) = 0,229$ ;  $p < 0.633$ ).

Variability during the discrimination of direction was also significantly increased across Subjects at the Ear level position in the coronal orientation (see figure 6a). At this location, a good balance between spectral and disparity factors could be observed. Thus, although disparity factors were strong, spectral cues were not totally overwhelmed by them. Figure 6a reveals that there was a significant difference between Subjects for almost every condition, the only exception being for the large BBNBB condition, which was identical between Subjects when the PSD was kept natural. Although the discrimination of the direction was well above chance levels for all tested conditions, the As showed poorer performance than the Cs (**S.E.P. results:** for the Genuine PSD: the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 13,692$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 4,633$ ;  $p < 0.031$ . for the altered PSD : the large BBNBB:  $\chi^2(1) = 7,038$ ;  $p < 0.008$ , the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 21,751$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 4,655$ ;  $p < 0.031$ . **S.G. results:** for the Genuine PSD: the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 24,152$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 19,695$ ;  $p < 0.001$ . for the altered PSD : the large BBNBB:  $\chi^2(1) = 17,253$ ;  $p < 0.001$ , the BBNBB below the PSTC :  $\chi^2(1) = 17,199$ ;  $p < 0.001$ , and the BBNBB within the PSTC :  $\chi^2(1) = 14,935$ ;  $p < 0.001$ ).

## Discussion

This experiment reveals several differences between two acallosal patients and a group of control subjects with regard to their ability to localize a moving sound source based on spectral cueing ability. First, the As seem to be more sensitive to motion detection than the Cs. This sensitivity may be the result of an improved ability to perceive longer trajectory lengths. Nevertheless, as compared to the Cs, this greater sensitivity for motion detection did not yield any advantage in their ability to correctly discriminate direction. Furthermore, the As presented deficits during the discrimination of directionality wherein the PSD was altered. Cs were not affected by this manipulation. When the moving sound was presented in the mid-sagittal orientation, the Cs discrimination showed differences as a function of the presented BBNBB stimulus. Albeit the fact that discrimination of directionality was possible, results were always superior for the large BBNBB than when the BBNBB stimulus was presented within the PSTC. In the Genuine PSD condition, the As demonstrated a level of accuracy similar to that of the Cs in determining the correct direction with the large BBNBB. Unlike the Cs, however, the As were unable to perform discrimination with a large BBNBB at the same position when the PSD was altered. Nevertheless, the relationship between the CC and high frequency representations at the cortical level, for which a significant difference between Subjects was expected during the use of the BBNBB within the PSTC, was not confirmed due to opposing results across As for the BBNBB within PSTC.

These findings are in line with those reported by Poirier and al. (1993) who found that As were more likely to commit sound localization errors during the use of a moving sound stimulus.

They concluded that As were experiencing difficulties with their spectral cue processing because the deficits were observed across the entire auditory field and tended to be more frequent within the central area where sound localization relies more heavily on spectral cue processing. In a recent research not yet published, Lessard and al. (1999) have also reported that As committed more localization errors than Cs with moving auditory targets during a binaural task. However, these As were more accurate than Cs during the same task in monaural presentation. The As were basically more accurate to determine the location of a target in the contralateral auditory hemifield. These authors concluded that As spectral cue processing, which is required for monaural sound localization task, had probably benefit from cerebral plasticity. Because the As have never benefited from inter-hemispheric callosal exchange, it is assume that their brains might have compensated with the remaining structures during development to optimized their functions. It is therefore possible that overall spectral processing may have been altered due to this re-organization.

Findings reported in the present study lead us also to believe that cortical plasticity may have played a role in the As sound localization behavior. Indeed, the fact that the As generally perceived longer trajectory lengths suggests that cortical re-organization has taken place [31,46,56]. As such, a lack of normal CC to cortex connections may have also modified further development of the auditory cortex and by extension, the normal processing of the PSTC. If the CC is normally involved in spectral cue processing related to PSTC disparity, the altered PSD should increase variability among the Cs and not among As. Whereas the As demonstrated difficulty in the discrimination of direction and an absence of deficits in distance perception, the Cs showed a different pattern (smaller or similar trajectory perception that yielded good

discrimination of directionality). Moreover, variability across PSD (from the Genuine to the Altered condition) among Cs for the perception of distance obtained with a BBNBB within the PSTC (see figure 4b) supports the relationship between the CC and PSTC processing. On the contrary, both As showed no modification of the perceived distance from one PSD to the other. We also notice that discrimination of directionality for that BBNBB was more variable across As. One was able to discriminate direction in both PSD whereas the other was unable to do so in both PSD. For the Cs, improved accuracy by switching from one mid-sagittal location to the other can only be explained by the pinna orientation, which provides the optimum PSTC processing when located at the "Ear Level" location. By virtue of the superior PSTC processing of high frequencies, interactions of high and low frequencies are also potentiated. This explains why the Cs were better in discriminating the direction with a large BBNBB than with a BBNBB within PSTC and perceived greater trajectory length.

It is probable that the CC provides high frequency cross-talk between the cerebral hemispheres. As such, it could be involved in the global processing of PSTC bandwidths (intra-spectrum) rather than interhemispheric. Moreover, both As were unable to perform the task with the large BBNBB. This suggests that when this sound was presented outside their natural PSD, the As were unable to simultaneously use monaural high and low frequency information in order to establish the direction, as was the case when such spectral cues were embedded within a larger spectrum. Thus, As showed weaker performance and more vulnerability to PSD changes, whereas Cs were more stable across PSD conditions and were able to adjust easily to changes in spectral disparity.

The relationship between motion detection, trajectory length, and the discrimination of directionality is not clear. However, current results suggest that motion detection and trajectory length perception might rely on similar processing. They also indicate that wider trajectory length perceptions, which seem to facilitate motion detection, are not sufficient to generate improvement in the discrimination of direction. This suggests the possibility that the auditory processing involved in the discrimination of direction may be dissociated from the other abilities. This finding suggests that the ability to determine the correct direction does not rely simply on the ability to determine the trajectory length per se, but rather necessitates further processing. Greater deficits in the discrimination of direction among the As points to a hierarchical organization of auditory processing.

Griffith et al. (1994) reports that specific areas of the cortex seems to be directly related to sound movement processing. These telencephalic areas of the brain were activated by the presentation of simulated moving sound but not during static presentation. This suggests that the dissociation between the two tested abilities evaluated in the present study (the perceived distance and the discrimination of direction) do not rely on the exact same set of cerebral structures. Furthermore, the As deficits strongly support the hypotheses that the discrimination of direction might depend strongly on cortical involvement, whereas the perception of the traveled distance might rely on subcortical structures. This is also in line with Lessard and al. (1998) who reported in another experiment that hemispherectomized patient presented deficits across the entire auditory field with the use of a moving stimulus. However, these patients also showed deficits with the use of static sounds which were almost exclusively confined to the auditory field contralateral to the lesion. The need for higher-order (cortical) hierarchical processing to

perform directionality tasks supports previous behavioral and electrophysiological [18,19,27,48] findings. However, it also suggests that even if inferior collicular cells are sensitive to motion detection for speed, directionality, and orientation [1,2], they do not seem to have been sufficient to generate correct directionality discrimination among As when the PSD was altered. Rather, this ability might be related to the simultaneous processing of high and low frequency bandwidths, which would depend on greater cortical activation. Asano et al. (1990) have shown that when sound amplitude variability is reduced among the spectral envelope levels for frequencies higher than 4 kHz, normal subjects are still able to perform elevation judgments. They also reported that genuine spectral information in the envelope for frequencies around 2 kHz was required to avoid front-back confusion. In their study, localization was optimum when both spectral ranges were presented together. Therefore, it seems possible that information from several parts of the auditory spectrum might be physically related in order to facilitate the spatial perception. This suggestion is reinforced by the fact that a large BBNBB yielded trajectory lengths that were always between the ones generated by both other spectrums (the BBNBB below the PSTC and the BBNBB within the PSTC).

Our results have led to the presumption that the CC is involved in the processing of spectral information required during the discrimination of direction. There is a good possibility that the simultaneous integration of spectral information from high and low frequency bandwidths, which seem to be required for good static sound localization, as proposed by Asano and al. (1990), might be involved in the ability to discriminate direction. The present research suggests that the CC is involved in the ability to discriminate direction rather than for the ability to perceive distance. It is possible that spectral processing may have to do with motion

discrimination and that the CC is somehow required in such processing. This question will be elucidated in future studies.

### **Acknowledgments**

This research was supported, in parts, by grants from the FCAR (Quebec) and the NSERC (Canada).

## Reference List

1. Aitkin, L.M. and Phillips, S.C. (1984). Is the inferior colliculus an obligatory relay in the cat auditory system? Neurosciences Letters, 44:259-264.
2. Altman, J.A. (1968). Are neurons detecting direction of sound source motion. Experimental Neurology, 22:13-25.
3. Altman, J.A. (1987). Information processing concerning moving sound sources in the auditory centers and its utilization by brain integrative and motor structures. In: *Auditory Pathway: Structure and Function*, edited by J.Syka and R.B.Masterton, pp. 349-354. Plenum Press, New York.
4. Altman, J.A. and Kalmykova, I.V. (1986). Role of the dog's auditory cortex in discrimination of sound signal imulating sound source movement. Hearing Research, 24:243-253.
5. Asano, F., Suzuki, Y., and Sone, T. (1990). Role of spectral cues in median plane localization. Journal of the Acoustical Society of America, 88:159-168.
6. Batteau, D.W. (1967). The role of the pinna in human localization. Proceedings of the Royal Society (B), 168:158-180.
7. Bloom, P.J. (1977). Creating source elevation illusions by spectral manipulation. Journal of Audio Engineering Society, 25:560-565.
8. Burlingame, J.A. and Butler, R.A. (1998). The effects of attenuation of frequency segments on binaural localization of sound. Perception and Psychophysics, 60:1374-1383.
9. Butler, R.A. and 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.
10. Casseday, J.H. and Neff, W.D. (1975). Auditory localization: role of the auditory pathways in brain stem of the cat. Journal of Neurophysiology, 16:842-856.
11. Diamond, I.T., Jones, E.G., and Powell, T.P.S. (1968). Interhemispheric fiber connections of the auditory cortex of the cat. Brain Research, 11:177-193.
12. Ebner, F.B. and Myers, R.E. (1965). Distribution of corpus callosum and anterior commissure in cat and racoon. Journal of Comparative Neurology, 124:353-375.
13. Flannery, R. and Butler, R.A. (1981). Spectral cues provides by the pinna for monaural localization in the horizontal plane. Perception and Psychophysics, 29:438-444.
14. Gardner, M.B. and 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.
15. Griffiths, T.D., Bench, C.J., and Frackowiak, R.S.J. (1994). Human cortical areas selectively activated by apparent sound movement. Current Biology, 4:892-895.
16. Hebrank, J. and Wright, D. (1974a). Are two ears necessary for localization of sound sources on the median plane ? Journal of the Acoustical Society of America, 56:935-938.



17. Hebrank, J. and Wright, D. (1974b). Spectral cues used in the localization of sound sources on the median plane. Journal of the Acoustical Society of America, 56:1829-1834.
18. Heffner, H.E. (1978). Effect of auditory cortex ablation on localization and discrimination of brief sounds. Journal of Neurophysiology, 41:963-976.
19. Heffner, H.E. and Masterton, R.B. (1975). Contribution of auditory cortex to sound localization in monkey (macaca mulatta). Journal of Neurophysiology, 38:1340-1358.
20. Hofman, P.M., Van Riswick, J., and Van Opstal, A. (1998). Relearning sound localization with new ears. Nature Neurosciences, 5:337-339.
21. Imig, T.J. and Adrian, H.O. (1977). Binaural columns in the primary auditory cortex of the cat. Brain Research, 138:241-257.
22. Imig, T.J. and Brugge, J.F. (1978). Source and terminations of callosal axons related to binaural and frequency maps in auditory cortex of the cat. Journal of Comparative Neurology, 182:637-660.
23. Imig, T.J., Reale, R.A., Brugge, J.F., Morel, A., and Adrian, H.O. (1986). Topography of the cortico-cortical connections related to tonotopic and binaural maps of cat auditory cortex. In: *Two hemispheres-One brain: Function of the Corpus Callosum*, edited by M.P.a.H.H.J. F.Lepore, pp. 103-115. Alan R. Liss Inc., New York.
24. Irvine, D.R.F. (1987). Neural intensity differences in cat: change in sound pressure level and azimuthal displacement in the frontal horizontal plane. Hearing Research, 26:267-286.
25. Jenkins, W.M. and Masterton, R.B. (1982). Sound localization: effects of unilateral lesions in central auditory system. Journal of Neurophysiology, 47:987-1016.
26. Jenkins, W.M. and Merzenich, M.N. (1984). Role of cat primary auditory cortex for sound localization behavior. Journal of Neurophysiology, 52:819-847.
27. Judge, P.W. and Kelly, J.B. (1983). The effects of auditory central lesions on seven choice sound localization by the rat. Neuroscience Abstract, 9:956-956.
28. Klingon, G.H. and Bontecou, D.C. (1966). Localization in auditory space. Neurology, 16:879-886.
29. Kuhn, G.F. (1979). The effect of the human torso, head and pinna on the azimuthal directivity and on the median plane vertical directivity. Journal of the Acoustical Society of America, 65:58-58.
30. Kulkarni, A., Isabelle, S.K., and Colburn, H.S. (1999). Sensitivity of human subjects to head-related transfer-function phase spectra. Journal of the Acoustical Society of America, 105:2821-2840.
31. Lessard, N., Lepore, F., Poirier, P., Villemagne, J., and Lassonde, M. (1998). Sound localization in hemispherectomized patients: the contribution of crossed and uncrossed cortical afferent. Experimental Brain Research, (submitted):
32. Martin, R.L. and Webster, W.R. (1987). The auditory spatial acuity of the cat in the interaural horizontal and median vertical planes. Hearing Research, 30:239-252.
33. Mehrgardt, S. and Mellert, V. (1977). Transformation characteristics of the external human ear. Journal of the Acoustical Society of America, 61:1567-1576.

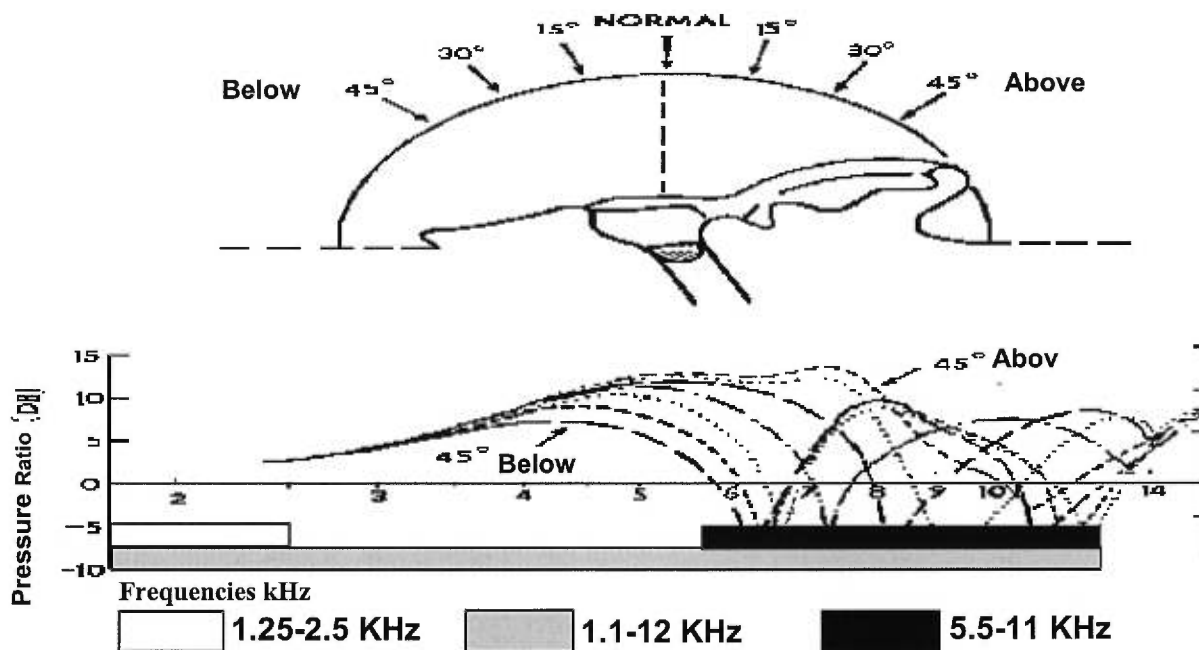
34. Middlebrooks, J.C. (1992). Narrow-band sound localization related to external ear acoustics. Journal of the Acoustical Society of America, 92:2607-2624.
35. Middlebrooks, J.C., Dykes, R.W., and Merzenich, M. (1980). Binaural response specific bands in A1: Topographic organization orthogonal to isofrequency contours. Brain Research, 18:131-148.
36. Middlebrooks, J.C. and Pettigrew, J.D. (1981). Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by the sensibility to sound location. Journal of Neurosciences, 1:107-120.
37. Musicant, A.D. and Butler, R.A. (1984). The psychophysical basis of monaural localization. Hearing Research, 14:185-190.
38. Neff, W.D. (1968). Localization and lateralization of sound in space. In: *Sensory-Communication*, edited by A.V.S.de Reuk et J.Knight, pp. 259-278. Technology Press and Wiley, New York.
39. Neff, W.D. and Casseday, J.H. (1977). Effects of unilateral ablation of auditory cortex on monaural cat's ability to localize sound. Journal of Neurophysiology, 40:44-52.
40. Neff, W.D., Diamond, I.T., and Casseday, J.H. (1975). Behavioral studies auditory discrimination: central nervous system. In: *Handbook of Sensory Physiology*, edited by W.D.Keidel and W.D.Neff, pp. 307-400. Springer-Verlag, New York.
41. Oldfield, S.R. and Parker, S.P.A. (1986). Acuity of sound localization: a topography of auditory space III. Monaural hearing conditions. Perception, 15:67-81.
42. Pendya, D.N., Hallett, M., and Murherjee, S.K. (1969). Intra- and interhemispheric connections of neocortical auditory system in the rhesus monkey. Brain Research, 15:49-65.
43. Pendya, D.N. and Seltzer, B. (1986). The topography of commissural fibers. In: *Two hemispheres-One brain: Function of the Corpus Callosum*, edited by M.P.a.H.H.J. F.Lepore, pp. 47-73. Alan R. Liss Inc., New York.
44. Poirier, P., Lassonde, M., Villemure, J.G., Geoffroy, G., and Lepore, F. (1994). Sound localization in hemispherectomized patients. Neuropsychologia, 32:541-541.
45. Poirier, P., Miljours, S., Lassonde, M., and Lepore, F. (1993). Sound localization in acallosal human listener. Brain, 116:53-69.
46. Ramussen, G.L. and Windle, W.F. (1960): *Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular System*. Charles C. Thomas, Springfield.
47. Rauschecker, J.P. (1997). Processing of complex sounds in the auditory cortex of cat, monkey, and man. Acta Otolaryngol Suppl (Stockh), 532:34-38.
48. Rouiller, E.M. (1997). Functional Organization of the Auditory Pathways. In: *The Central Auditory System*, edited by G. Ehret, et al, pp. 3-98. Oxford University Press, New York.
49. Searle, C.L., Braid, L.D., Cuddy, D.R., and Davis, M.F. (1975). Binaural pinna disparity: another auditory localization cue. Journal of the Acoustical Society of America, 57:448-455.
50. Semple, M.N. and Kitzes, L.M. (1987). Binaural processing of sound pressure level in the inferior colliculus. Journal of Neurophysiology, 57:1130-1147.

51. Shaw, E.A.G. (1974). Transformation of sound pressure level from free field to the eardrum in the horizontal plane. Journal of the Acoustical Society of America, 56:1848-1861.
52. Shaw, E.A.G. (1982). External ear response and sound localization. In: *Localization of Sound: Theory and applications*, edited by R.W.Gatehouse, Amphora,
53. Shaw, E.A.G. and Teranishi, R. (1968). Sound pressure generated in an external-ear replica and real human ears by a nearby point source. Journal of the Acoustical Society of America, 44:240-249.
54. Tobias, J.V. and Schubert, E.D. (1959). Effective onset duration of auditory stimuli. Journal of the Acoustical Society of America, 31:1595-1605.
55. Wadhwa, S., Anand, P., and Bhowmick, D. (1999). Quantitative study of plasticity in the auditory nuclei of chick under conditions of prenatal sound attenuation and overstimulation with species specific and music sound stimuli. International Journal of Developmental Neuroscience, 17:239-253.
56. Wakeford, O.S. and Robinson, D.E. (1974). Lateralization of tonal stimuli by cat. Journal of the Acoustical Society of America, 55:649-652.
57. Wiener, F.M. (1947). On the diffraction of a progressive sound wave by the human head. Journal of the Acoustical Society of America, 19:143-150.
58. Wiener, F.M., Pfeiffer, R.R., and Backus, A.S.N. (1966). On the sound pressure transformation by the head and auditory meatus of the cat. Acta Otolaryngologica, 61:255-269.
59. Yost, W.A. (1974). Discrimination of interaural phase differences. Journal of the Acoustical Society of America, 55:1299-1303.

**Figures article #2**

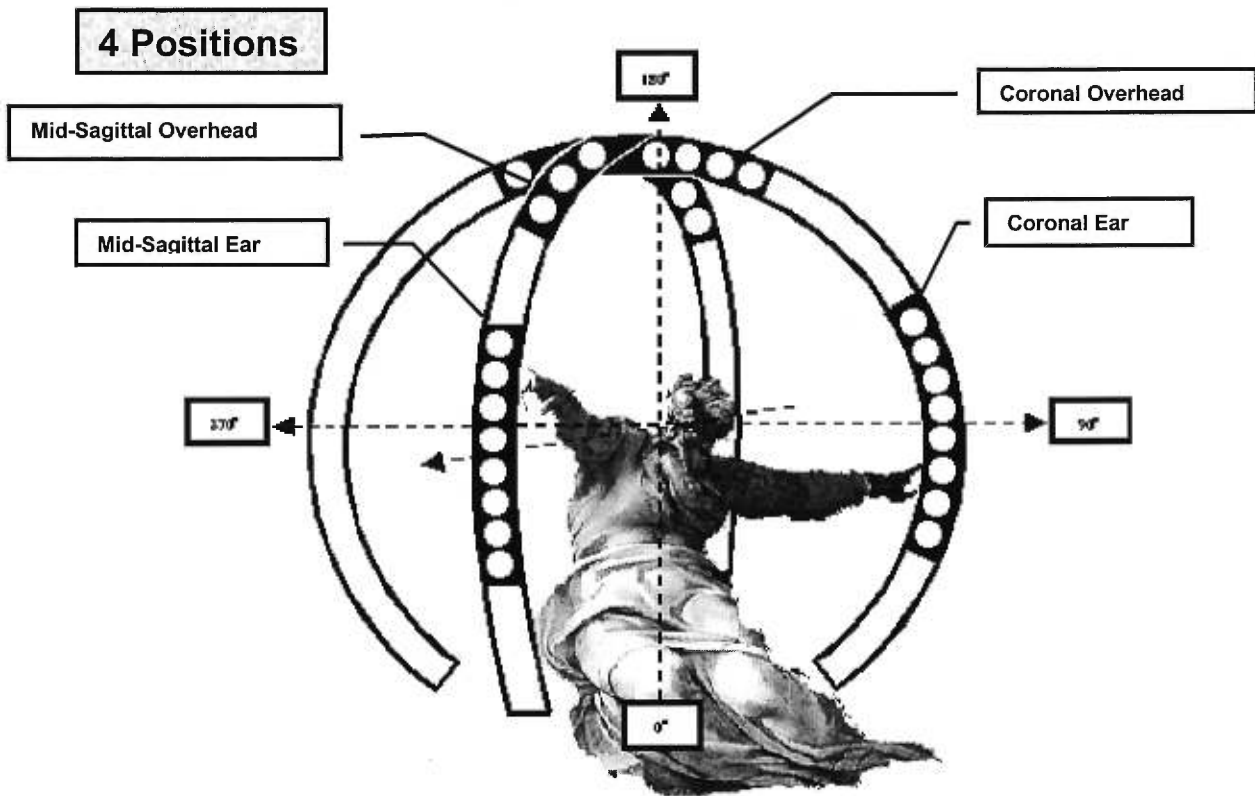
Figure 1

Elevation of the sound source



**Fig 1:** the lower BBNBB (1.25-2.5 kHz), which is in white, is under the pinna spectral transformation capabilities (PSTC) whereas the BBNBB in black is made of frequencies exclusively located within the PSTC (5.5-11 kHz). Finally, the large BBNBB spectrum (1.1-12 kHz) comprise both previous bandwidth.

Figure 2



**Fig 2 :** Two orientations were tested (mid-sagittal and coronal) at two heights (overhead and ear level positions) Stimuli were controlled for direction, length of trajectory, and speed. Trajectory lengths were equally distributed on either side of the horizontal interaural intercept when the target was located at ear level locations or on the vertical intercept for positions located at the overhead sectors.

Figure 3

A-

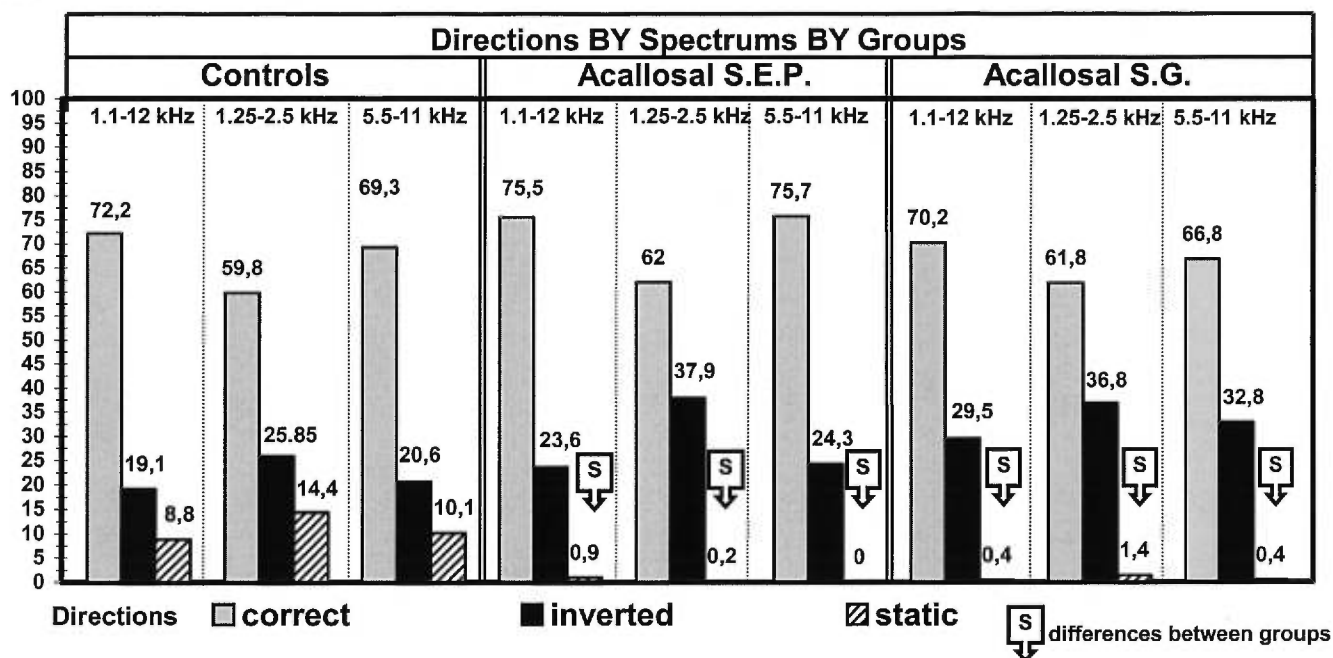


Fig. 3A) Perception of the directionality for both subjects across each tested spectrum. Both subjects were significantly different during the discrimination of directionality. Control subjects were more often tricked by the static illusions when compared to acallosal subjects. These latest subjects seem to be more sensitive to motion detection.

B-

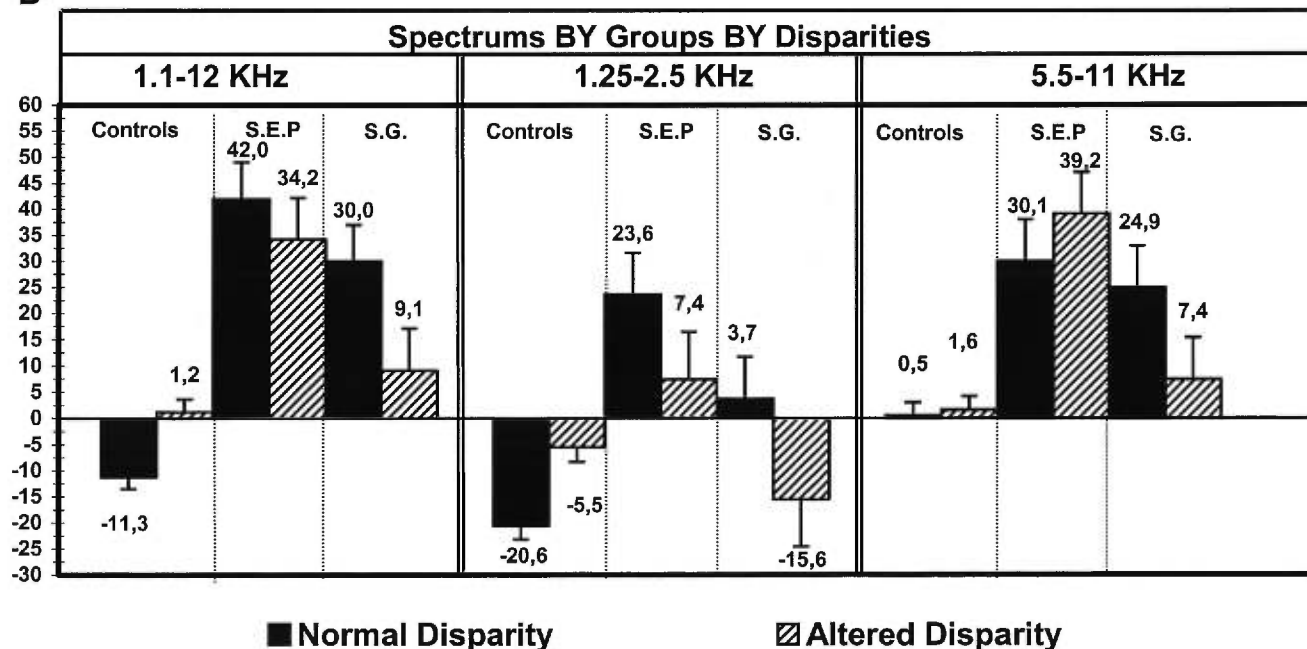


Fig. 3B) Gain error perceived during the trajectory length perception for both Subjects across tested spectrum. Subjects also reacted differently during each presented PSTC. First, control subjects perceived shorter trajectory length across spectrum. On the contrary, the acallosal subjects perceived longer trajectory length and undershot their natural PSTC perceived distance whereas the controls stretch it.

Figure 4

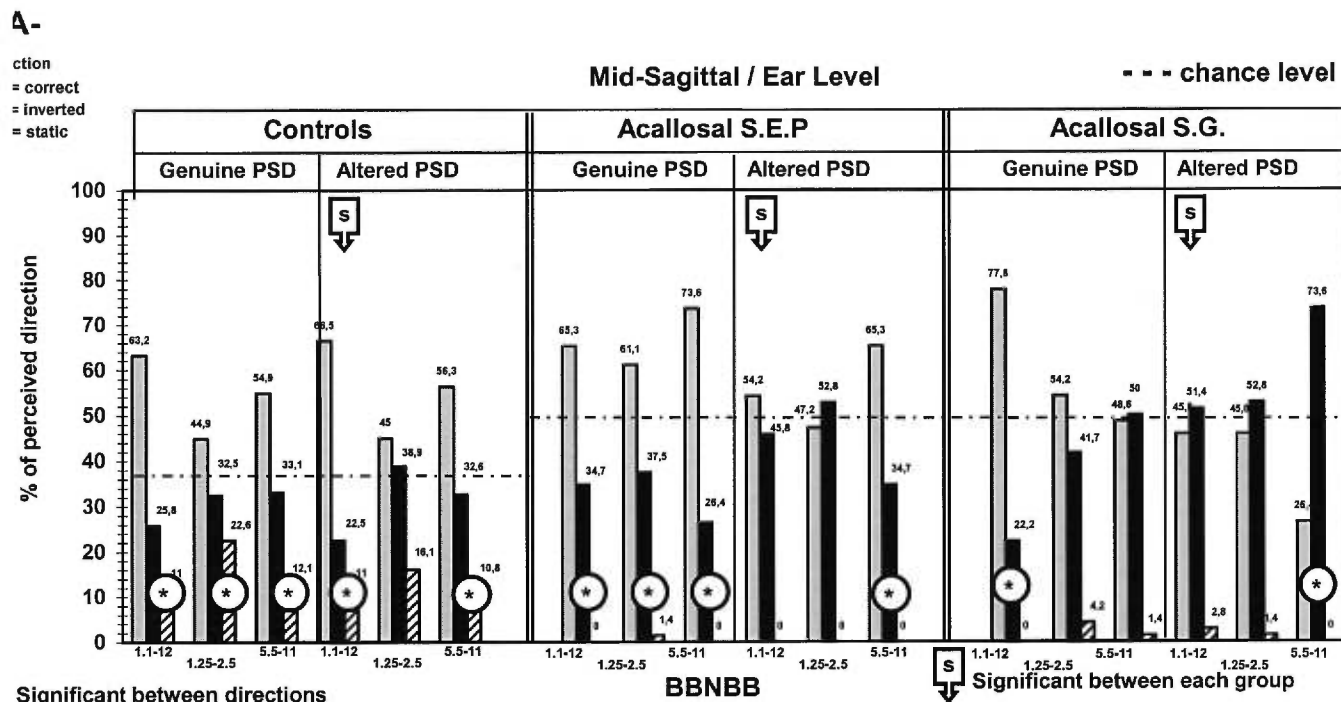


Fig. 4A) Perception of the directionality for both Subjects in the mid-sagittal orientation for the Ear level positions across both interaural spectral disparity (ISD). Subjects were significantly different during the altered PSTC for the large BBNBB (1.1-12 kHz) and for the BBNBB within the PSTC (5.5-11 kHz). In such conditions, the control subjects were able to discriminate the direction whereas the acallosal subjects were not.

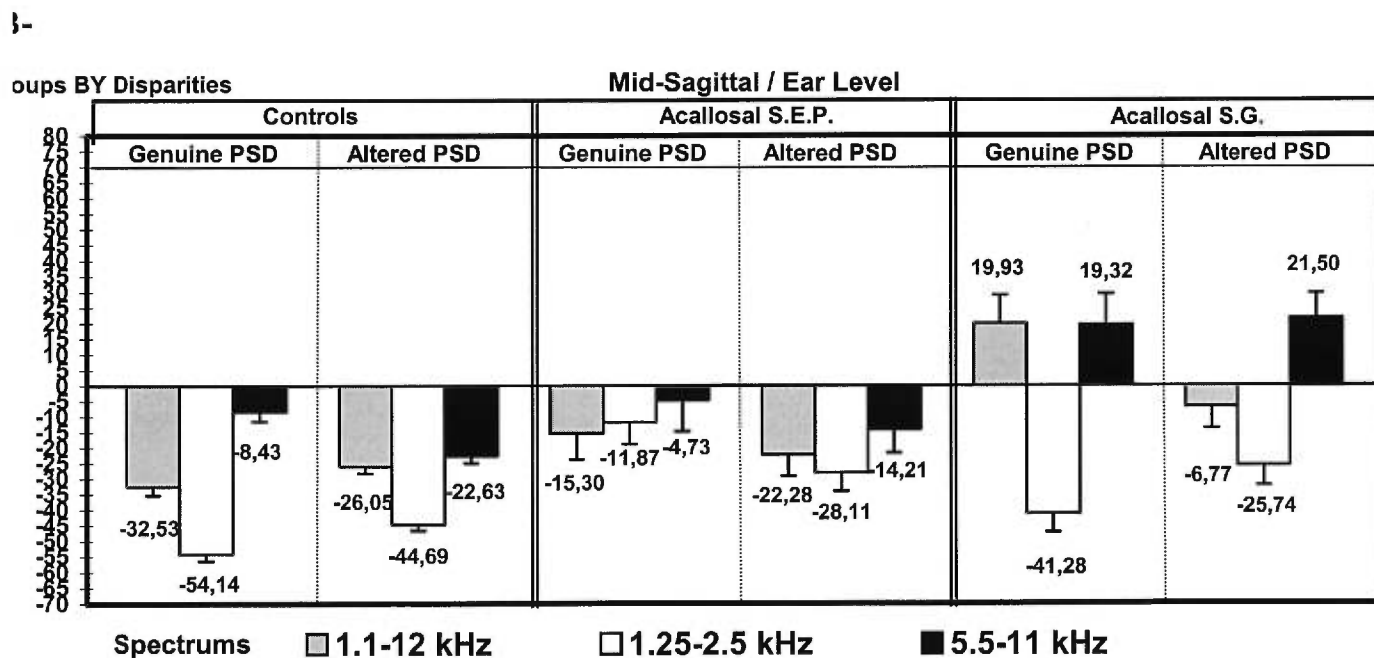


Fig. 4B) Perception of the traveled distance for each presented spectrum across Subjects at the mid-sagittal position and for the Ear level location. Results are presented also during both ISD. Acallosal subjects always perceived longer trajectory lengths when compared to the normal subjects.



Figure 5

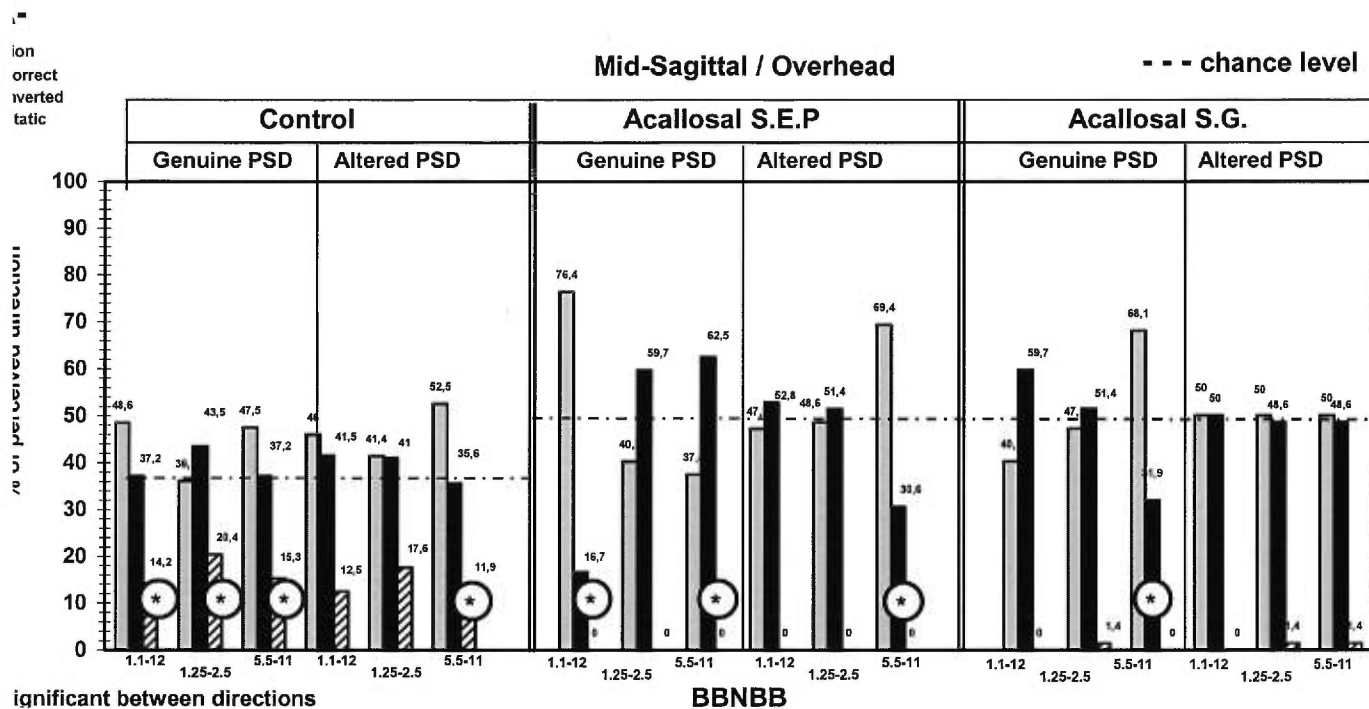


Fig. 5A) Perception of the directionality for both Subjects in the mid-sagittal orientation for the Overhead positions across both interaural spectral disparities (ISD). Subjects were different during several tested PSTC whereas the discrimination of the direction was harder to determine when compared to the result obtain during the mid-sagittal / Ear Level condition.

B-

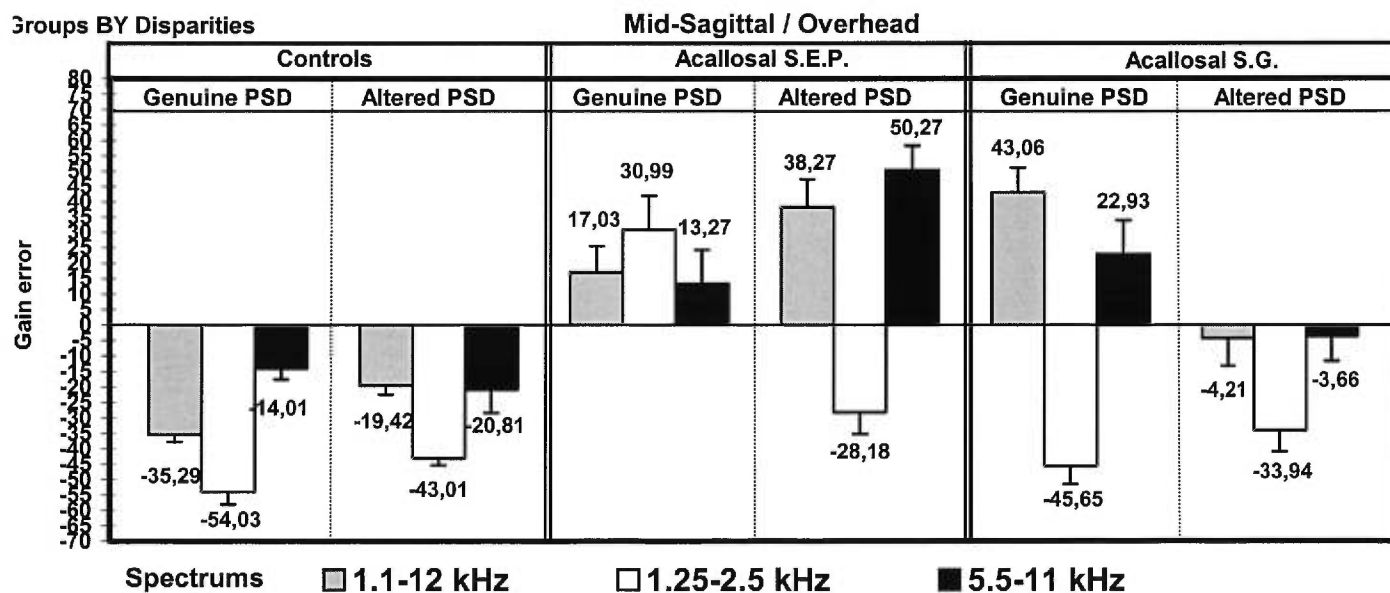


Fig. 5B) Perceived distance gain error measurements for both Subjects across spectrum and spectral disparity (ISD). Subjects were significantly different across each tested condition and acallosal subjects perceived longer trajectory length once again.

Figure 6

A-

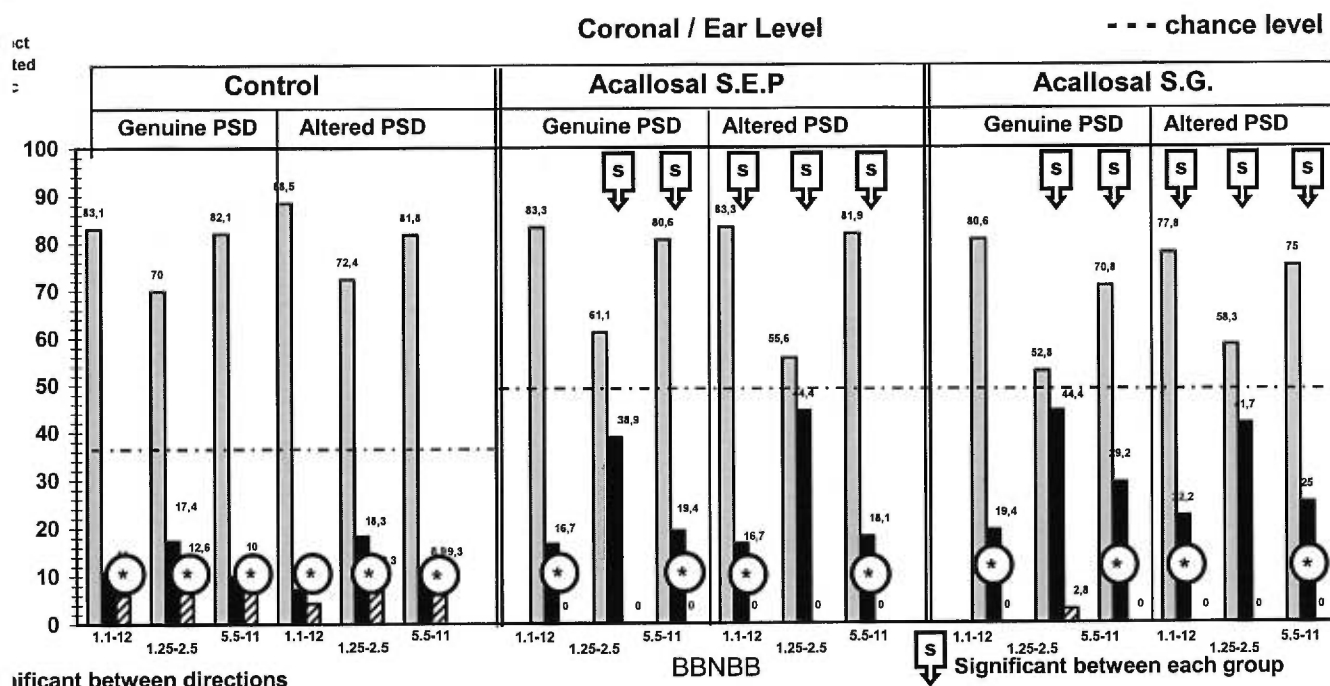
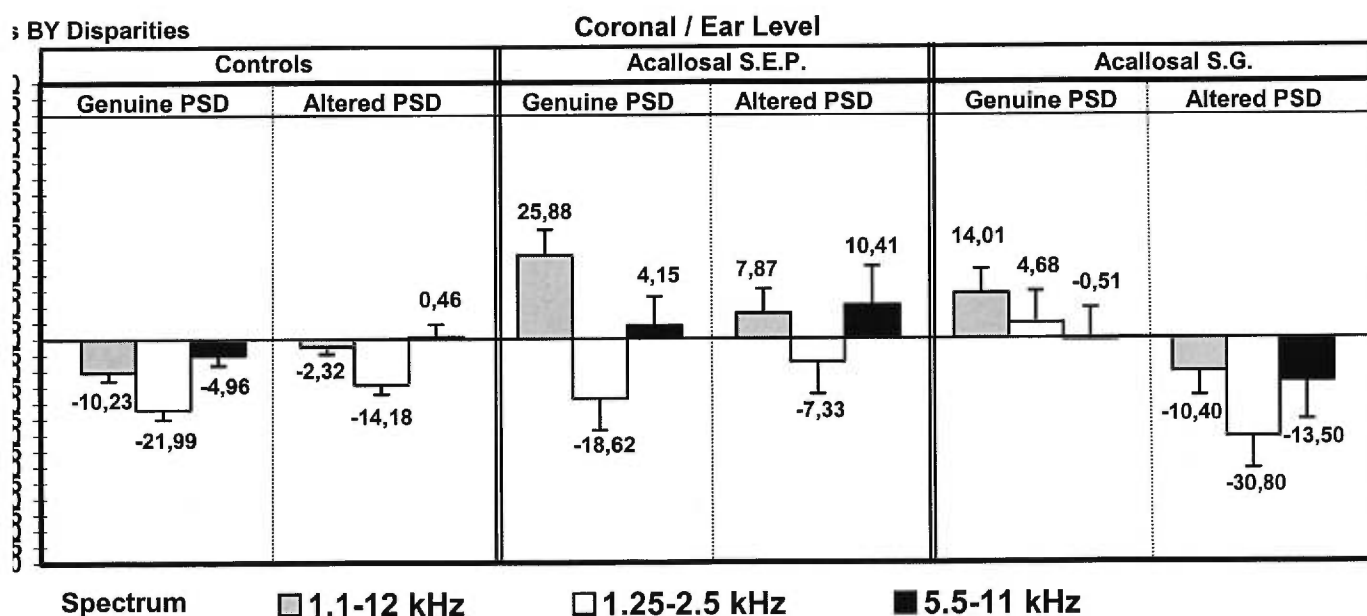


Fig. 6A) Perception of directionality for both Subjects in the coronal orientation for the Ear level positions across both ISDs. Subjects were also significantly different during several conditions. These results combine with those obtain within the mid-sagittal presentation lead us to believe that acallosal subject might have trouble to adequately process spectral cues.

BY Disparities



g. 6B) Gain error observed for both Subjects during mid-sagittal orientation and for the height at Ear level. As revealed by this figure, the discrepancy between controls and acallosal subjects is almost inexistant, as for any other condition tested at this position.

## **Localisation sonore**

Lors des deux expériences précédentes, les erreurs de localisation sonore ont été évaluées afin d'en connaître mieux leur nature. D'une part, nous voulons établir l'impact des différentes variables manipulées sur la précision de l'emplacement perçu dans l'environnement auditif. D'autre part, nous voulons évaluer le degré de parallélisme qui peut exister entre cette habileté et celle nécessaire à l'établissement de la direction ou de la distance parcourue. Ces considérations seront toutefois débattues lors de la discussion finale alors que cette section se limitera à rapporter les résultats obtenus. La localisation est mesurée en établissant l'erreur observée entre les points milieu d'une trajectoire perçue de celle présentée. De plus amples informations sur les méthodes de transformation et sur les calculs employés sont disponibles en annexe du présent document.

## **Résultats**

### Expérience #1 (Sujets normaux et disparité spectrale naturelle)

Des analyses multivariées (MANOVA) indépendantes ont été conduites pour chaque position évaluée. La variable Spectre fut considérée comme « In-between » alors que la Distance et la Vitesse furent assignées comme des variables « Within ». Le critère choisi comme étant significativement acceptable fut celui de la méthode Greenhouse-Geisser (GG). Ce critère corrige la sévérité de l'analyse statistique selon l'hétérogénéité de la variance observée. Tous les essais ont été soumis à cette première analyse nonobstant la direction perçue. Une seconde analyse multivariée identique à la première a été conduite à partir des essais dont la direction a été correctement perçue ou perçue comme immobile. Une troisième analyse fut conduite sur les essais dont la direction fut perçue inversée. Aucune différence importante n'a pu être observée entre les résultats obtenus aux trois analyses. Les résultats rapporteront donc la totalité des

essais sans exclusion, bien que les graphiques présentent les résultats des deux autres analyses pour les conditions présentant la plus grande variabilité entre les directions perçues.

Les positions situées dans l'axe sagittal-médian furent les seules à produire des effets significatifs. Seuls des effets simples sont rapportés pour chaque variable testée et aucune interaction n'est observée. Un effet simple significatif est obtenu pour la variable Spectre ( $F(2)=44,11$  ;  $p<0.001$ ) ainsi que pour la variable Distance ( $GG(2,00) = 23,8$  ;  $p<0.001$ ) et pour la variable Vitesse ( $GG(2,84) = 2,86$  ;  $p=0.039$ ).

Figures 1

1A

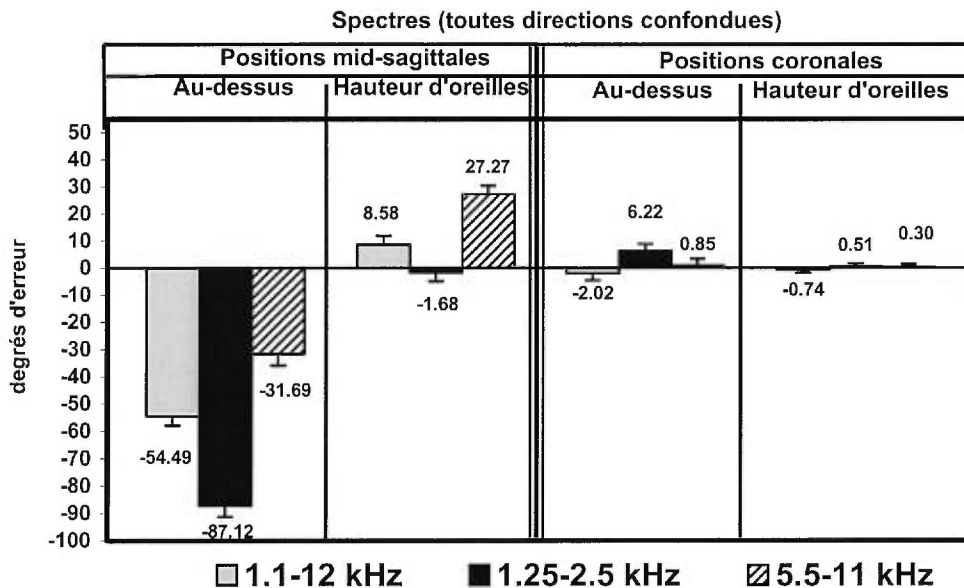


Fig. 1A : erreurs de localisation en fonction de la bande passante présentée pour chacune des positions testées sans égard à la direction perçue. Seules les positions situées dans le plan sagittal-médian ont généré des erreurs significatives. Les moyennes présentées sont obtenues à partir d'une définition de la tendance centrale selon Searle, Speed et Milliken (1980). Cette méthode établit la meilleure moyenne estimée par leur modèle et non la moyenne réelle observée des données. On appelle cette méthode EMMEANS ou « Estimated Marginal Means ».

1B

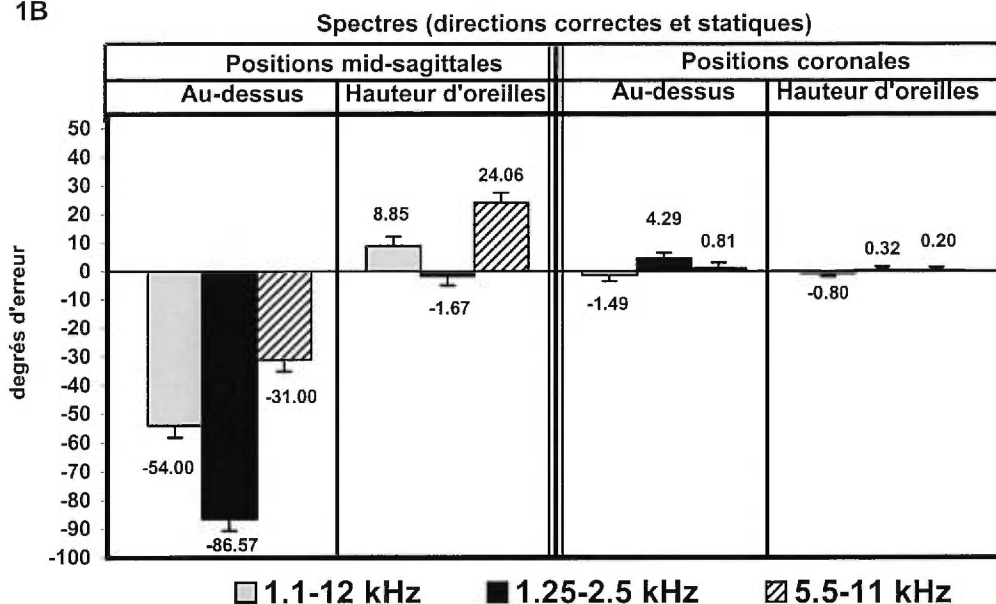


Fig. 1B : erreurs de localisation en fonction de la bande passante présentée pour chacune des positions testées. Seules les essais dont la direction est perçue correctement ou de façon statique ont été retenus ici. On ne remarque pas de différence significative entre la figure A et B selon l'ajout ou le retrait des essais dont la direction est perçue inversée.

1C

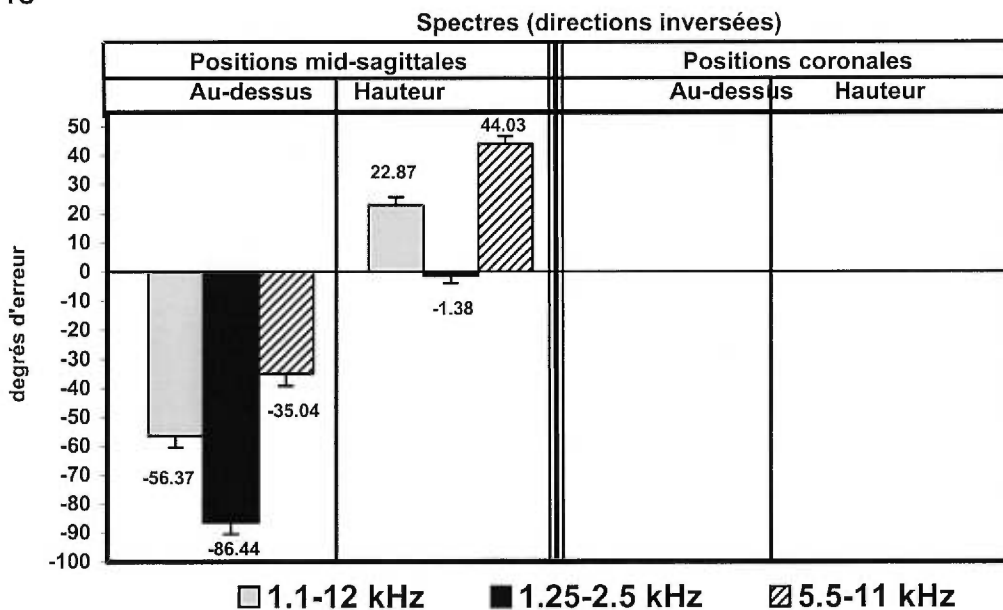


Fig. 1C : erreurs de localisation en fonction de la bande passante présentée pour chacune des positions testées. Seules les essais dont la direction est perçue inversée ont été retenus ici. On remarque une légère tendance à percevoir la localisation de façon légèrement plus élevée lorsque les sons sont situés à hauteur d'oreille. Ceci s'observe lors de l'utilisation d'une bande passante dont le registre comprend des fréquences supérieures à 4 kHz (1.1-12 et 5.5-11 kHz). L'inversion de la direction a été observée en position sagittale pour la location à hauteur d'oreille dans une proportion de 27 % et ceci tous spectres confondus.

Une analyse Post-Hoc de Scheffé, conduite sur l'ensemble des essais indépendamment de la direction perçue, révèle que les spectres génèrent des résultats différents pour chacune des positions médianes. Les spectres présentés à la position située au-dessus de la tête sont tous significativement différents par  $p < 0.001$  alors que seul le spectre de 5.5-11 kHz se démarque des deux autres par  $p < 0.001$ . On note que les essais présentés à la position située au-dessus de la tête, et à partir d'un son dont la bande passante est inférieure aux capacités de transformation spectrale des pavillons d'oreilles (CTSP) (1.25-2.5 kHz), sont perçus déplacés vers l'avant de la tête par plus de 87 degrés (voir la figure 1a). Lorsque la bande passante se situe exclusivement dans le registre des pavillons d'oreilles (5.5-11 kHz), le déplacement avant est toujours présent mais nettement moins important (32 degrés) alors que l'utilisation d'une bande passante large (1.1-12 kHz) génère un déplacement intermédiaire (55 degrés). On peut en conclure que les sons en provenance d'une position située au-dessus de la tête sont les moins bien localisés et ceci de façon marquée lors de l'utilisation d'une bande passante située sous les CTSP. Bien que la bande passante comprise dans le registre spectral du traitement des pavillons d'oreilles génère la meilleure performance, elle ne permet pas cependant de maintenir la performance lorsqu'elle est présentée simultanément à un registre situé sous les CTSP comme c'est le cas avec l'utilisation d'une bande passante large. De façon générale, l'orientation des pavillons d'oreilles par rapport à cette position est peu efficace et permet difficilement le traitement adéquat des informations comprises dans le registre spectral des CTSP surtout si elles sont en présence de fréquences inférieures.

À la position située en face de la tête, on note que les sons, dont la bande passante est située sous les CTSP, sont toujours localisés en face du sujet. Ils sont perçus au même endroit que lors de la

présentation en provenance d'au-dessus de la tête. Par contre, les sons dont la bande passante se situe dans les CTSP sont perçus légèrement plus élevés cette fois-ci (27 degrés) que leur position réelle. Toutefois, la disposition des pavillons d'oreilles permet un meilleur traitement des indices spectraux des CTSP ce qui améliore la localisation d'une bande passante élargie (9 degrés d'élévation) de façon considérable.

Une analyse de comparaison de moyenne par test-t (EMMEANS PC), révèle aussi que les distances utilisées génèrent des résultats différents pour chacune des positions médianes. Dans les deux positions, la plus grande distance présentée (55 degrés) était significativement différente des deux autres par  $p < 0,001$ .

Figure 2

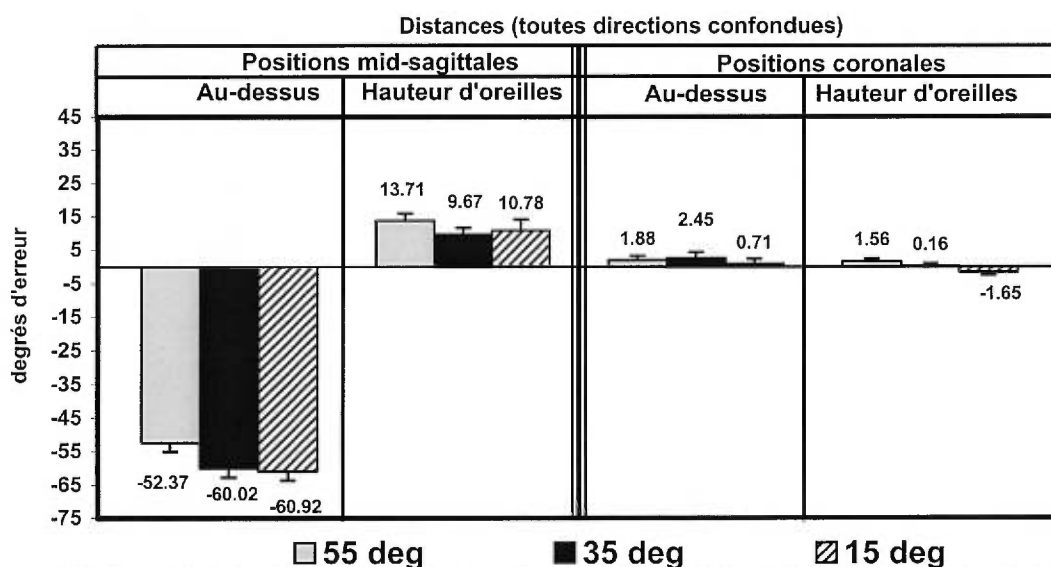


Fig. 2 : résultats pour chaque position en fonction de la distance présentée. Seule la distance la plus longue (55 deg.) s'est différenciée des autres pour les positions sagittales.

On observe que la distance la plus longue produit la plus petite marge d'erreur de localisation pour les sons en provenance de la position située au-dessus de la tête. On remarque aussi que les erreurs relevées en position située à hauteur d'oreille sont nettement moindres que celles situées



au-dessus de la tête. La distance la plus longue (55 degrés) se démarque très légèrement de celle intermédiaire (35 degrés). La distance la plus courte (15 degrés) ne se démarque pas des autres. Dans l'ensemble, la localisation à cette position ne se différencie pas de façon franche d'une distance à l'autre. Les distances utilisées produisent à peu près les mêmes erreurs de localisation.

Figure 3

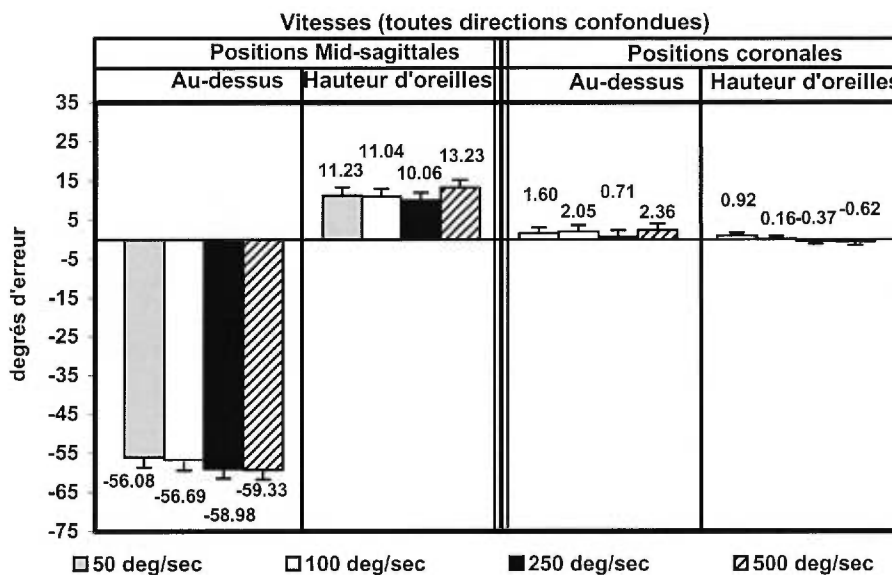


Fig. 3 : erreurs de localisation en fonction de la vitesse utilisée. On remarque peu de variation induite par le changement de vitesse à l'intérieur d'une même position. Comme pour les variables Vitesse et Spectre, les positions situées dans l'axe médian produisent des erreurs plus importantes que dans l'axe coronal.

Une analyse par comparaison de moyenne (EMMEAN PC) révèle aussi que les vitesses utilisées génèrent des résultats différents entre eux (voir la figure 3). À la position située au-dessus de la tête, les deux vitesses les plus rapides (250 et 500 deg/sec) se démarquent des deux vitesses les plus lentes (50 et 100 deg/sec). Par exemple, 50 deg/sec est significativement différent de 250 deg/sec par  $p=0.028$  et de 500 deg/sec par  $p=0.016$  alors que 100 deg/sec l'est seulement pour 500 deg/sec par  $p=0.047$ . Les vitesses les plus lentes tendent donc à produire des erreurs de

localisation légèrement moins grandes que celles plus rapides. À la position située à hauteur d'oreille, seules les deux vitesses les plus rapides (250 et 500 deg/sec) se sont différenciées l'une de l'autre par  $p=0,003$ .

Dans l'ensemble, les positions situées dans le plan médian n'ont pas généré d'erreurs de localisation très différentes les unes des autres en fonction de la vitesse ou de la distance présentée. Le changement de position a produit des changements importants ainsi que l'utilisation de bandes passantes diverses. Enfin, les variations observées sont survenues dans le plan sagittal médian et ceci principalement lors de l'utilisation des trois bandes passantes. Cette observation concorde parfaitement avec le fait que la localisation sonore en champ central dépend exclusivement du traitement des indices spectraux. Aucun facteur étudié au cours de cette expérience n'a produit de variations significatives aux positions du plan coronal (latéralisées). Les localisations obtenues dans cette orientation étaient toujours les meilleures. À ces positions, la localisation s'établissait principalement sur la base d'indices de disparités en plus du traitement des indices spectraux.

#### Expérience #2 (Sujets acalleux et contrôles lors de disparités spectrales altérées et naturelles)

Une analyse multivariée (MANOVA) a été conduite pour chaque sujet acalleux. Les performances de chaque sujet étant indépendamment comparées à celles du groupe contrôle. La variable Sujet (contrôles, S.E.P. et S.G.) fut considérée comme « In-Between » alors que les variables Disparité, Positions et Spectre furent assignées comme les variables « Within ». Le critère de signification retenu est toujours celui de Greenhouse-Geisser (GG). Il s'agit du même plan factoriel que celui utilisé lors de l'analyse multivariée décrite dans la seconde expérience. Tous les essais ont été retenus nonobstant la direction perçue et comme lors de la première

expérimentation, aucune différence importante sur la localisation sonore n'a été obtenue d'une analyse à l'autre selon la direction perçue. Les résultats seront présentés dans un premier temps (Sujet X Disparité) selon trois critères de direction et par la suite, les résultats suivants seront présentés pour toutes les directions confondues.

Des effets différents d'un sujet à l'autre sont rapportés pour plusieurs variables testées. Un effet simple significatif est obtenu pour la variable Sujet pour le sujet S.G. ( $F(1) = 122,16$ ;  $p < 0.001$ ) alors que S.E.P. demeure indifférencié (voir figure 4). Une analyse de puissance effectuée sur ce dernier résultat ne permet pas pour autant d'accepter l'hypothèse nulle (puissance à 0.043) voulant que S.E.P. soit indifférencié des contrôles. Dans les analyses indépendantes d'un sujet à l'autre, la disparité est significative (S.E.P. :  $F(1) = 101,47$ ;  $p < 0.001$ ; S.G. :  $F(1) = 15,35$ ;  $p < 0.001$ ). L'interaction Group X Disparité est significative pour S.G. ( $F(1) = 232,64$ ;  $p < 0.001$ ) alors qu'elle ne l'est pas pour S.E.P. L'analyse de puissance ne permet pas pour autant d'accepter encore l'hypothèse nulle (puissance à 0.252).

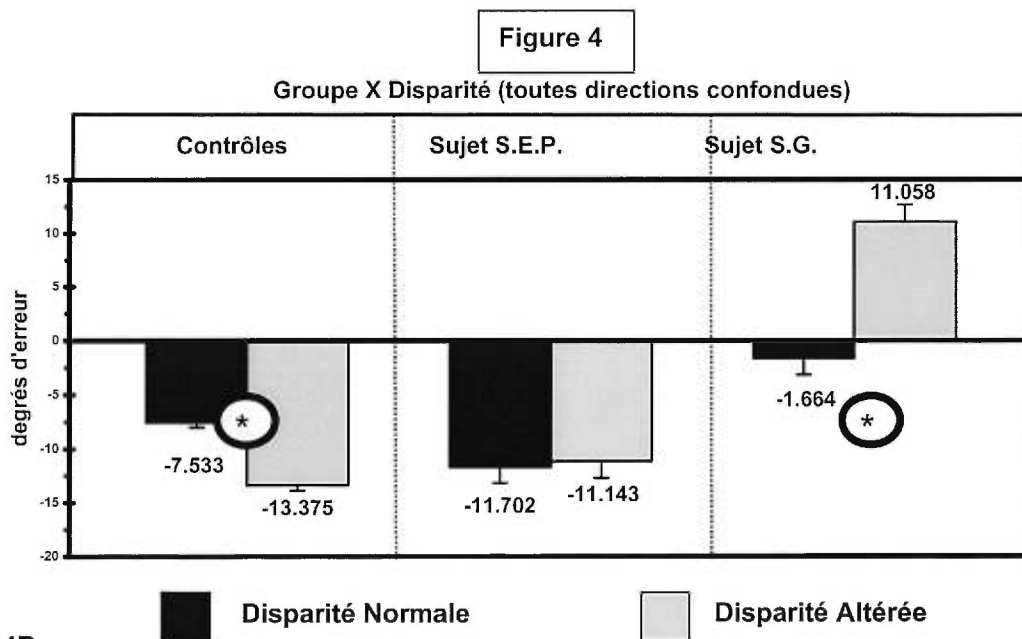


Fig. 4A : erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la disparité présentée et ceci pour toutes les directions perçues confondues. On remarque que le sujet S.E.P. est semblable aux sujets contrôles alors que le sujet S.G. est beaucoup plus différent, tant en erreurs de localisation qu'en effet de disparité. Les astérisques indiquent un effet de disparité significatif.

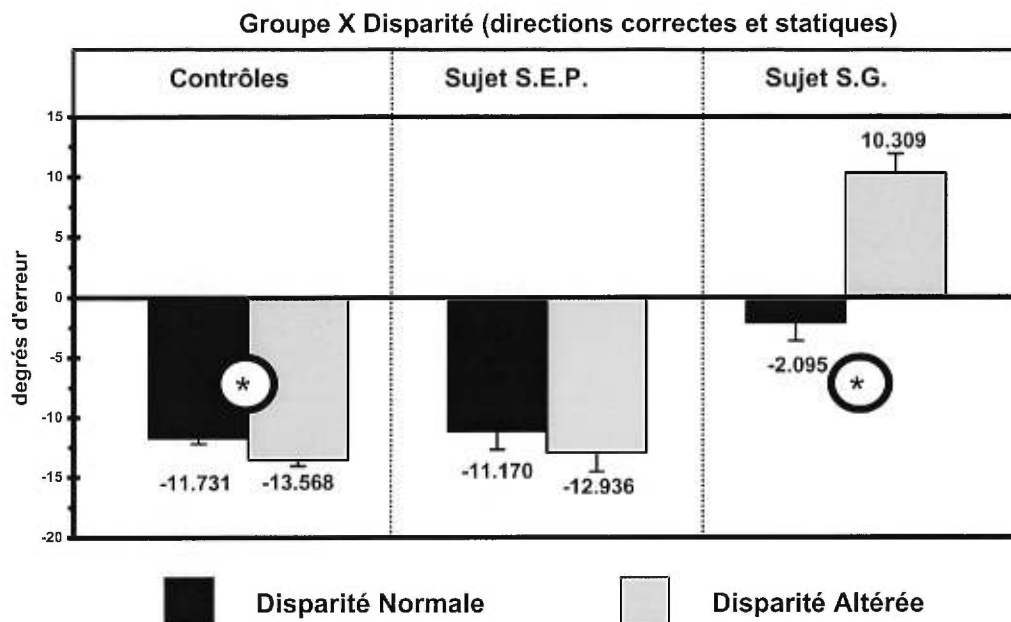


Fig. 4B : erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la disparité présentée et ceci pour les essais dont la direction est perçue comme correcte ou statique. On remarque qu'il n'existe pas de différence avec ceux présentés à la figure 4a. Les moyennes présentées sont obtenues à partir d'une définition de la tendance centrale selon Searle, Speed et Milliken (1980). Cette méthode établit la meilleure moyenne estimée par leur modèle et non la moyenne réelle observée des données. On appelle cette méthode EMMEANS ou « Estimated Marginal Means ».

4C

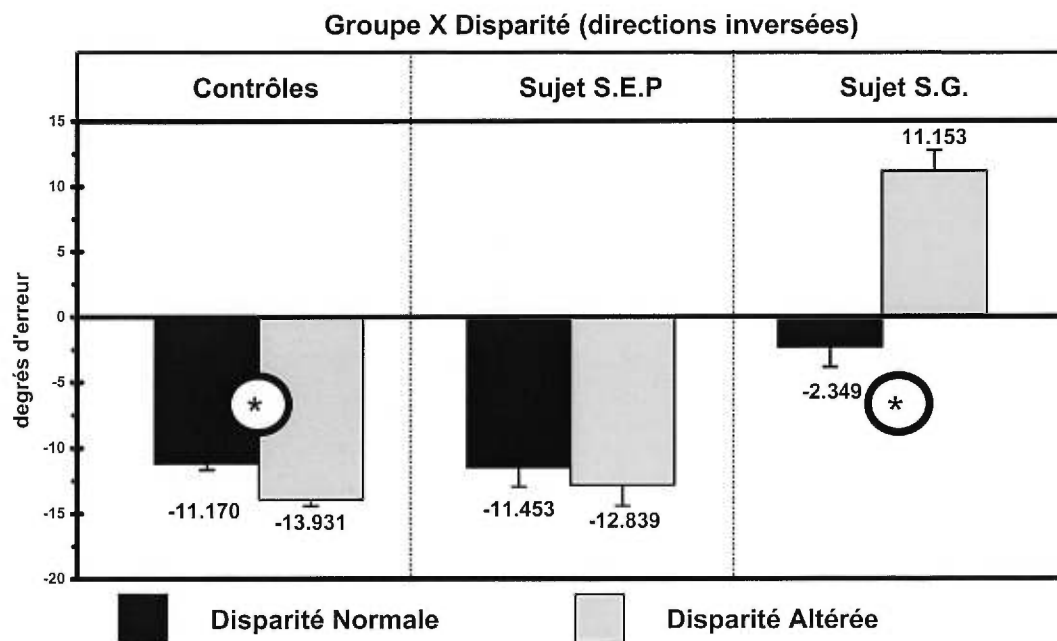


Fig. 4C : erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la disparité présentée mais pour les essais dont la direction est perçue comme inversée.

Un effet simple significatif est obtenu pour la variable Position pour les deux sujets S.G. (S.E.P. : GG (1,99)= 525,06;  $p<0.001$ ; S.G. : GG (1,99)= 765,58 ;  $p<0.001$ ) ainsi que pour l'interaction Sujet X Position (S.E.P. : GG (1,99)= 21,29;  $p<0.001$ ; S.G. : GG (1,99)= 91,87 ;  $p<0.001$ ). À toutes les positions testées, une analyse par comparaison de moyenne (EMMEAN PC) montre que les sujets acalleux sont significativement différents des sujets contrôles par  $p<0,008$ . et que toutes les positions sont différentes les unes des autres par  $p<0.001$  pour les sujets contrôles et par  $p<0,001$  pour le sujet S.G. (voir la figure 5). Toutes les positions se sont avérées significativement différentes entre elles pour le sujet S.E.P. par  $p<0.009$  sauf pour les deux positions situées à hauteur d'oreille.

Figure 5

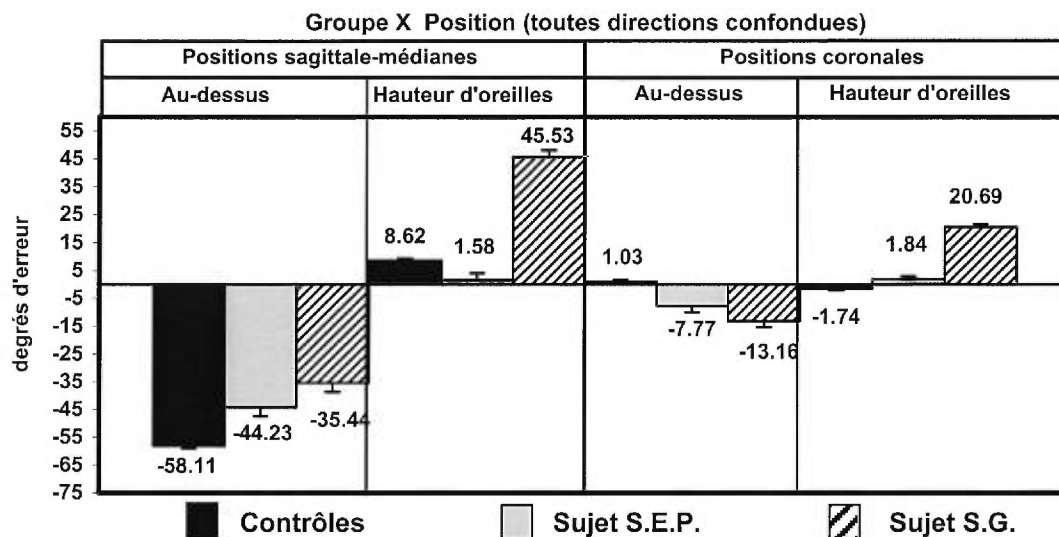


Fig. 5 : erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction de la position utilisée. On remarque que le sujet S.G. se démarque encore des sujets contrôles et du sujet acalleux S.E.P. de façon importante à trois des quatre positions.

Un effet simple significatif est aussi obtenu pour la variable Spectre pour les deux sujets (S.E.P. : GG (1,96)= 232,15;  $p<0.001$ ; S.G. : GG (1,97)= 580,77 ;  $p<0.001$ ) ainsi que pour l'interaction Sujet X Spectre (S.E.P. : GG (1,96)= 15,54 ;  $p<0.001$ ; S.G. : GG (1,97)= 81,88 ;  $p<0.001$ ). Une analyse par comparaison de moyenne (EMMEAN PC) montre que chaque spectre engendre des résultats différents pour les sujets contrôles ( $p<0,001$ ) et pour le sujet S.G. ( $p<0,001$ ). Pour le sujet S.E.P., l'utilisation d'un spectre dont la bande passante se situe sous les CTSP fut significativement différente du large spectre et du spectre situé dans le registre des CTSP ( $p<0,001$ ). La bande passante de large spectre ne se distingue pas chez ce sujet de l'utilisation d'une bande passante exclusivement située dans les CTSP. On observe aussi, en comparant les Sujets entre eux sur la question du registre spectral, que les sujets acalleux sont significativement différents des sujets contrôles durant l'utilisation d'une large bande passante (S.E.P. :  $p<0,007$  ; S.G. :  $p<0,001$ ). et que le sujet S.G. l'est aussi pour la bande passante des CTSP (5.5-11 kHz) par  $p<0,001$  (voir la figure 6).

Figure 6

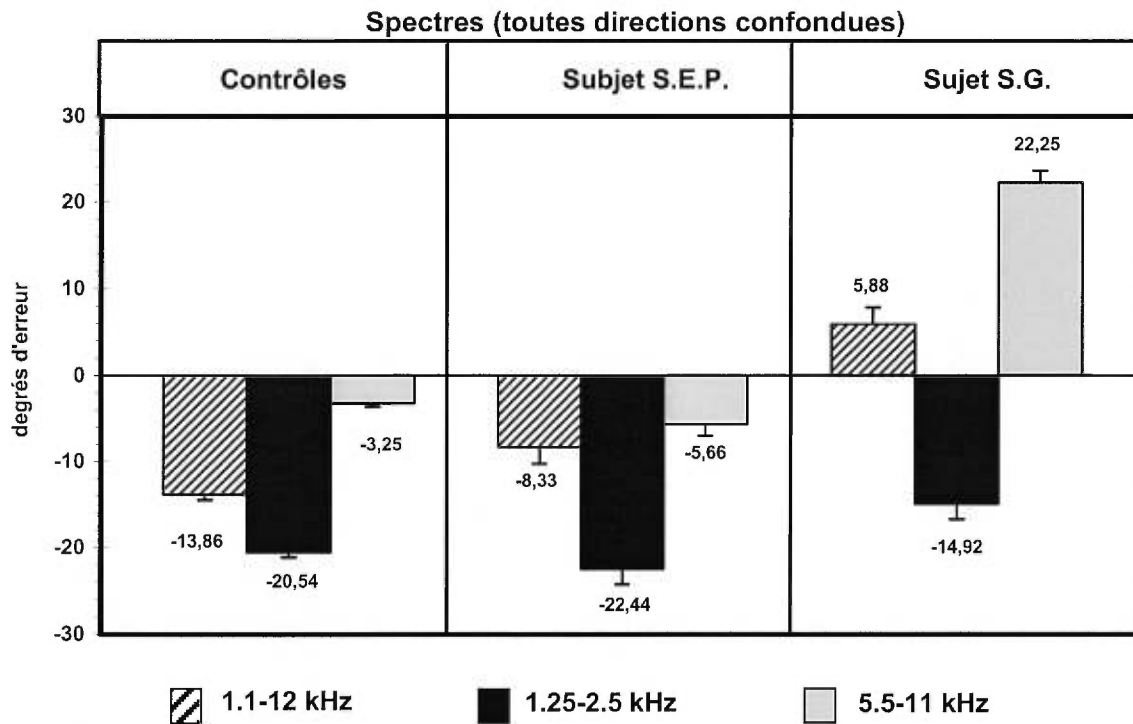


Fig. 6 : erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction du spectre de la bande passante utilisée. On remarque que le sujet S.G. se démarque encore des sujets contrôles et du sujet acalleux S.E.P. (large spectre : 1.1-12 kHz ; spectre sous les CTSP : 1.25-2.5 kHz ; spectre dans les CTSP 5.5-11 kHz). Le sujet S.E.P. localise en moyenne 8 degrés plus bas que la position de la cible présentée alors que le sujet S.G. localise 5 degrés plus haut. Les sujets contrôles localisent 13 degrés plus bas en général. On remarque par contre que le sujet S.G. se démarque davantage durant l'utilisation d'une bande passante dont le registre spectral est situé dans les CTSP. Ce sujet localise en moyenne 22 degrés plus haut la cible comparativement à 6 degrés plus bas pour le sujet S.E.P. et à 3 degrés plus bas pour les sujets contrôles.

On note que les sujets acalleux sont plus précis que les sujets contrôles lors de l'utilisation d'une large bande passante.

Enfin, la triple interaction Sujet X Position X Spectre est significativement différenciée pour les sujets S.E.P et S.G. (S.E.P. : GG (3,96)= 21,81 ;  $p < 0.001$ ; S.G. : GG (3,97)= 27,96 ;  $p < 0.001$ ).

Figure 7

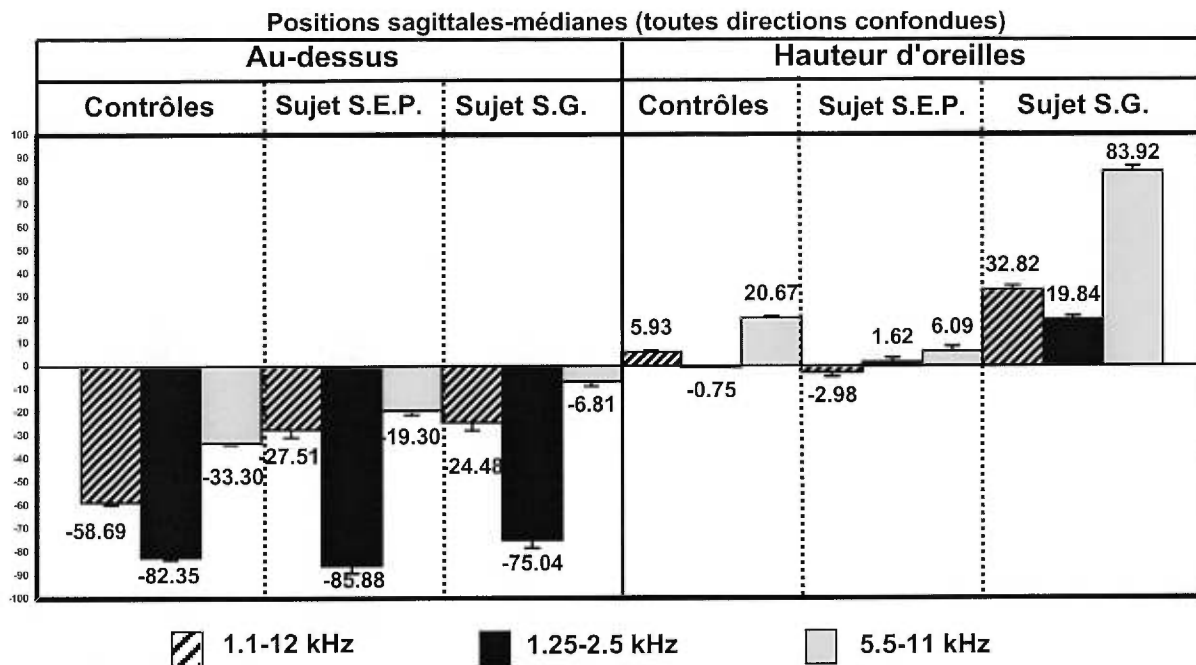


Fig. 7 : erreurs de localisation pour chaque groupe de sujets en fonction du spectre de la bande passante utilisée pour les positions situées dans l'axe sagittal-médian. On remarque que le sujet S.G. se démarque remarquablement des sujets contrôles et du sujet acallieux S.E.P. Ceci est particulièrement vrai durant l'utilisation d'une bande passante située dans le registre spectral des CTSP et pour la position située à hauteur d'oreille. Dans cette condition, le sujet S.G. localise au même endroit les stimuli que durant ceux de la condition provenant d'au-dessus de la tête.

Tel que présenté à la figure 7, une analyse par comparaison de moyenne (EMMEAN PC) révèle que les sujets (contrôles, S.E.P. et S.G.) se différencient durant l'utilisation d'un spectre de large bande et de bande passante dans le registre des CTSP pour les positions sagittales-médianes (Position au-dessus S.E.P. :  $p < 0.001$  ; S.G. :  $p < 0,001$ , Position à hauteur d'oreille S.E.P. :  $p < 0.003$  ; S.G. :  $p < 0,001$ ). Seule la bande passante dont le registre est sous les CTSP n'a pas entraîné une différence significative entre les sujets contrôles et S.E.P. lors des présentations localisées à hauteur d'oreille. Les résultats démontrent que chaque spectre se différencie l'un de l'autre pour les positions situées dans l'orientation sagittale-médiane. ( $p < 0,001$  pour chaque



spectre à chaque position) pour le groupe contrôle et le sujet S.G. Pour le sujet S.E.P., seul le spectre dont le registre se situe sous les CTSP se distingue des deux autres pour la position localisée au-dessus ( $p < 0,001$ ). Pour ce même sujet, le spectre dont le registre est large et celui des CTSP se distinguent significativement aussi ( $p < 0,001$ ). Dans l'ensemble, les sujets acalleux se sont avérés plus précis dans leur localisation sonore. On note une condition plutôt ambiguë. Les localisations sonores sont nettement moins précises pour la position située dans le plan sagittal-médian et à hauteur d'oreille. On peut observer que le sujet S.G. localise les sons dont le registre spectral se situe dans les CTSP comme s'il émanait de la position au-dessus de la tête (voir la figure 7). De plus, l'erreur de localisation est de 74,35 degrés en disparité normale et de 86,17 degrés en condition altérée, ceci lorsqu'on décortique ce résultat de S.G. à la figure 7 en fonction de la disparité spectrale utilisée. On peut donc conclure que l'erreur est importante dans les deux types de disparité et que bien qu'elle soit plus grande en condition altérée, l'erreur n'est pas causée par celle-ci. L'utilisation d'un spectre élargi améliore la localisation sonore chez ce sujet pour cette condition mais sa performance demeure encore moins efficace que l'autre sujet acalleux ou le groupe contrôle. Il en est de même lors de l'utilisation d'une bande passante sous les CTSP.

## **Discussion générale**

Cette thèse a pour but d'évaluer l'implication des processus auditifs cérébraux responsables du traitement des indices spectraux. Ceux-ci sont explorés à partir de l'étude de la perception du mouvement et de la localisation sonore dans des plans verticaux. L'évaluation des divers niveaux de traitement nécessaire à la réalisation de ces habiletés est conduite afin d'en déterminer, d'un point de vue fonctionnel, leur origine anatomique. L'hypothèse générale cherche à vérifier à quel point le traitement des indices spectraux relève d'une contribution corticale en postulant une implication de la voie calleuse dans les mécanismes fondamentaux soutenant leur intégration cérébrale. Pour ce faire, une étude comparative est dirigée afin de déterminer les différences pouvant exister entre les comportements d'un groupe de sujets normaux de ceux de deux sujets présentant une agénésie du corps calleux (CC). Les conclusions avancées reposent sur un postulat à partir duquel le degré de similarité qui existe entre le traitement des indices spectraux nécessaire à la discrimination de la direction, est comparé à celui qui est requis lors de l'évaluation de la distance parcourue et de la localisation sonore.

La première constatation qui peut être faite concerne la perception de la direction. Lorsqu'on observe attentivement les résultats rapportés aux figures 1a, 1b et 1c du chapitre « Localisation Sonore », on remarque que l'inversion de la direction n'affecte pas ou peu la localisation des stimuli. Ceci est aussi valable pour les sujets souffrant d'une agénésie du CC (voir les figures 4a, 4b et 4c du même chapitre). Une seule condition a généré des erreurs de localisation importante pour l'un des deux sujets acalleux (voir les résultats du sujet S.G. à la figure 7). Cette difficulté n'a cependant pas affecté sa capacité à établir la distance parcourue. Par contre, l'incapacité de ce sujet à établir la direction d'un son compris dans le registre des CTSP semble

être étroitement reliée à son incapacité à localiser adéquatement sa position, peu importe la DSI utilisée. On peut donc conclure dans l'ensemble que la localisation n'est pas influencée par les inversions de direction pour les sujets normaux et acallieux. L'incapacité du sujet S.G. à localiser adéquatement semble attribuable à une défaillance dans le traitement des indices spectraux des CTSP plutôt qu'à une inversion en soi.

Aussi, les résultats obtenus lors des deux études effectuées dans le cadre de cette thèse sont en faveur d'une dissociation (totale ou partielle) des substrats anatomiques pouvant contribuer aux traitements des indices spectraux impliqués dans la discrimination de la direction de ceux impliqués dans la perception de la distance parcourue et de la localisation sonore. Cette affirmation répond à la **première hypothèse** formulée *a priori* et s'appuie sur les faits suivants. Selon la modalité évaluée (localisation, perception de la direction et distance perçue), les résultats montrent que les patrons de réponses obtenus à chacune d'elles divergent suffisamment entre eux pour en envisager leur dissociation fonctionnelle et anatomique. Citons en exemple les résultats présentés à la figure 4 du premier article. On observe en orientation sagittale que la distance de la trajectoire perçue varie peu, selon que le stimulus provient d'une position située au-dessus de la tête, de celle située à hauteur d'oreilles. Les trajectoires rapportées demeurent similaires d'une position à l'autre avec l'utilisation d'un même spectre. Ceci est vrai pour chacun des spectres testés dans le plan vertical médian. Au contraire, la discrimination de la direction (voir la figure 3) s'améliore significativement dans ce plan d'orientation pour la position située à hauteur d'oreilles lors de l'utilisation d'une bande passante de large spectre (1.1-12 kHz) ainsi qu'avec celle située dans le registre des CTSP (5.5-11 kHz).

Lorsqu'on observe parallèlement ces derniers résultats à ceux présentés à la figure 1 du chapitre « Localisation Sonore », on remarque que la capacité à localiser un son présente des fluctuations partiellement différentes selon les spectres et positions considérés. On note tout d'abord que l'orientation sagittale procure plus de variations de l'erreur de localisation que l'orientation coronale. Les localisations sont moins précises dans l'orientation sagittale. On remarque aussi que la localisation dans l'axe sagittal s'améliore grandement lorsque la position de la source sonore passe du secteur situé au-dessus de la tête à celui situé à hauteur d'oreilles et ceci pour les trois spectres. Toutefois, l'utilisation d'une bande passante de large spectre n'a pas permis d'obtenir la meilleure localisation, comme ce fut le cas lors de la discrimination de la direction. C'est la bande dont le registre se situe sous les CTSP qui permet la meilleure performance à la position située à hauteur d'oreilles. On remarque aussi que la bande dont le registre spectral se situe dans les CTSP amène davantage d'erreurs de localisation à cette position alors qu'elle permet la perception de la meilleure distance parcourue (voir la figure 4 de l'article 1).

Ces résultats militent donc en faveur d'une dissociation des mécanismes de traitement impliqués dans l'élaboration de chaque habileté. Cette dissociation est attribuable à un meilleur apport du traitement des indices spectraux fournis par les pavillons d'oreilles, autant lors de la perception de la direction que durant la perception de la distance parcourue. En effet, seule l'orientation des pavillons d'oreilles par rapport aux positions des sons a changé. L'optimisation des CTSP avec l'utilisation d'un son de large spectre semble donc permettre d'établir adéquatement la perception de la direction sonore alors qu'elle ne permet pas d'établir la meilleure perception de la distance parcourue ou de sa localisation. Ainsi, lorsque l'étendue spectrale du stimulus le permet (lors de l'utilisation d'un son de large spectre ou d'un spectre situé dans les CTSP), la position située à

hauteur d'oreilles fait bénéficier le système auditif du traitement maximum possible des indices de la CTSP. C'est pourquoi l'évaluation de la distance parcourue et la discrimination de la direction ne sont aucunement altérées par ce changement de position avec l'utilisation d'une bande passante sous les CTSP (1.25-2.5 kHz). Celle-ci produit la pire performance aux deux positions testées. On remarque alors une diminution de la distance perçue et une singulière difficulté à déterminer la direction comparativement à l'utilisation des deux autres bandes présentées (l'une large et l'autre située dans le registre des CTSP). Ce registre spectral (1.25-2.5 kHz) ne permet pas d'obtenir une variation significative du contenu spectral généré à partir des CTSP, et ceci, indépendamment de la position utilisée (Mehrgardt et Mellert, 1977; Musicant et Butler, 1984; Rice et al., 1992; Hebrank et Wright, 1974c; Rodgers, 1981; Shaw, 1974a et 1974b; Shaw et Teranishi 1968). Par contre, on observe que cette bande passante ne produit pas les moins bonnes localisations à la position située à hauteur d'oreilles, bien que la distance parcourue et la discrimination de la direction aient été les pires. Ces résultats ne semblent confirmer que partiellement la **seconde hypothèse** énoncée *a priori*. Ils démontrent clairement que la bande passante dont le registre spectral se situe sous les CTSP produit la pire performance des trois spectres lors de la discrimination de la direction et de la distance parcourue alors que ce n'est pas toujours le cas lors de la localisation.

Les variations observées avec l'utilisation des diverses bandes passantes suggèrent que la perception de la direction soit davantage influencée par des facteurs spectraux se rapportant aux CTSP que ne peut l'être la capacité à déterminer la distance parcourue et la localisation. Il s'avère que le pouvoir discriminatif de la direction est à son meilleur avec l'utilisation d'une bande passante de large spectre (1.1-12 kHz), même si ce spectre englobe le registre des

fréquences situées sous les CTSP. Ceci suggère qu'une interaction entre la bande passante située sous les CSTP ait lieu avec celle située dans les CTSP (voir la figure 3 de l'article 1 et la figure 3a de l'article 2). La présence d'un registre sous les CTSP ne dégrade pas la performance de la discrimination de la direction lors de l'utilisation d'un son de large spectre. Au contraire, la performance obtenue est significativement supérieure à celle de la bande passante exclusivement située dans les CTSP. Cette variation n'est pas observée lorsque les sujets évaluent la distance parcourue par la cible sonore ou sa localisation.

En ce qui concerne la localisation sonore en fonction du traitement des indices spectraux à la position située à hauteur d'oreilles de l'axe sagittal-médian (voir la figure 1a du chapitre « Localisation Sonore »), il s'avère possible d'expliquer les résultats en les rapprochant de ceux obtenus lors de la perception de la distance parcourue. En effet, si on regarde attentivement les localisations obtenues, on note que l'utilisation d'une bande passante dont le registre se situe sous les CTSP est toujours perçue au même endroit, indépendamment de la position médiane utilisée. Les sujets percevaient ces sons comme provenant directement d'en face d'eux. Il est donc envisageable que la bonne performance obtenus avec la bande passante située sous les CTSP soit le résultat d'une attribution spatiale spécifiquement générée par l'utilisation de certaines fréquences types. Cette hypothèse rejoint les résultats de Blauert (1969/70), qui a démontré que l'utilisation de différents sons pouvait induire des perceptions de positions qui leur sont spécifiquement attribuées. On peut donc penser que la bonne performance obtenue à partir de la bande passante sous les CTSP soit le résultat d'une telle attribution. Par contre, les fréquences avoisinant les 1 à 2 kHz sont perçues comme en provenance de derrière la tête selon Blauert (1969/70). Nos résultats démontrent au contraire une perception frontale pour un

registre similaire mais dont l'étendue est de 1.25 à 2.5 kHz. Cette différence dans l'attribution de l'emplacement perçu peut être attribuable à la largeur de la bande passante utilisée. Les stimuli utilisés dans le cadre de cette thèse avaient un (1) octave de bande passante alors que ceux utilisés par Blauert avait 1/3 d'octave. Cette proposition rejoint les observations d'Asano et al. (1992) qui ont démontré que des variations minimales de l'enveloppe spectrale avoisinant les 2 kHz induisent des inversions de la perception avant-arrière.

L'utilisation d'un large spectre à cette position (sagittale à hauteur d'oreilles) produit une performance de localisation très proche de celle de la bande passante sous les CTSP, bien qu'elle soit moins précise. On peut conclure cependant que l'utilisation d'un spectre dont le registre se situe dans les CTSP nuit à la localisation lors de l'utilisation d'une bande passante de large spectre. Le stimulus de large bande contient les deux autres registres dont celui qui produisait la pire localisation à cette position ainsi que la meilleure. Ce phénomène d'interaction négative est observé de façon similaire autant lors de la perception de la distance parcourue que lors de la localisation. Les résultats enregistrés lors de l'utilisation de la large bande ressemblent à une moyenne des distances ou des localisations obtenues à partir des spectres exclusivement compris dans ou sous les CTSP. La discrimination de la direction pour sa part, semble bénéficier d'une interaction positive puisqu'il y a présence d'une valeur ajoutée attribuable à la présence des deux spectres. L'utilisation d'une large bande est significativement supérieure à celle obtenue à partir de la meilleure des deux autres bandes utilisées.

À notre connaissance, c'est la première fois qu'un résultat semblable est signalé. Toutefois, quelques recherches ont permis d'observer certains phénomènes qui peuvent être mis en lien



avec ce résultat. Asano et al. (1990) rapportent que les sujets normaux parviennent à effectuer adéquatement des jugements d'élévation alors que le spectre des fréquences rattachées aux CTSP ( $\geq 4$  kHz) est modifié de sorte à estomper les variations d'amplitude de l'enveloppe sonore lors de la simulation d'emplacements verticaux. Ces auteurs rapportent par contre que des erreurs de jugement de la discrimination avant-arrière sont rapportées si cette enveloppe est également simplifiée pour des fréquences avoisinant les 2kHz. Ceci rejoint nos résultats en ce qui concerne la localisation sonore dans l'axe médian lors de l'utilisation d'un spectre sous les CTSP (1.25-2.5 kHz). Ce registre spectral était invariablement associé à une perception avant. Selon ces auteurs, les sujets normaux démontrent ainsi des capacités différenciées d'extraction d'informations spatiales selon le registre de la bande fréquence utilisée ( $\geq 4$  kHz et  $\pm 2$  kHz). Bien que ces résultats ne soient pas discutés dans la perspective d'un effet d'une interaction spectrale, l'utilisation d'un spectre élargi permet aux sujets d'obtenir la meilleure discrimination de la direction sans pour autant obtenir la meilleure localisation ou la meilleure perception de la distance parcourue. Compte tenu que le traitement des enveloppes sonores semble solliciter des capacités différentes d'analyse d'amplitude des fréquences selon le registre utilisé, il apparaît plausible que ces traitements différenciés puissent reposer sur des substrats neuraux tout aussi différenciés. Les résultats obtenus au cours de cette thèse indiquent que les substrats neurologiques présents dans les traitements différenciés de l'analyse spectrale impliquée dans la discrimination de la direction et de la perception de la distance parcourue, pourraient être similaires à ceux rapportés par Asano et al. (1990). À l'image de ces derniers auteurs, les présents travaux démontrent bien la différence qui existe dans le traitement des registres spectraux situés dans ou sous les CTSP. Ils ont l'avantage de démontrer plus, une diversité d'interactions qui peut être différenciée selon l'habileté mesurée. Ceci suggère la possibilité

d'une autre dissociation des substrats anatomiques au sein même de ceux proposés par Asano et al. (1990).

Middlebrooks (1992) rapporte des résultats non seulement compatibles avec ceux de Asano et al. (1990) mais également compatibles avec l'hypothèse d'une interaction de fréquences telle que suggérée par les présents travaux. En effet, cet auteur a démontré que des sujets normaux présentent des erreurs systématiques de localisation d'une source sonore fixe dans le plan de l'élévation et de la discrimination avant-arrière. Ceci s'observe avec l'utilisation de sons complexes de 1/6 d'octave de bande passante, centrée sur 6, 8, 10 et 12 kHz. Cependant, l'évaluation de la position présentée dans le plan horizontal demeure relativement adéquate avec ces stimuli. Dans cette expérience, la localisation sonore verticale repose principalement sur les capacités de traitement des indices spectraux puisque ceux-ci sont responsables en bonne partie de la perception de l'élévation (Bloom, 1977). L'incapacité à effectuer de façon satisfaisante un jugement d'élévation pourrait s'expliquer par l'étroitesse de la bande passante utilisée (1/6 d'oct.). La petite étendue spectrale ne permettrait pas d'obtenir un traitement interactif satisfaisant des fréquences aiguës entre elles. Elle ne permettrait pas également une interaction suffisante avec le registre des basses fréquences (sous les CTSP), puisqu'aucune fréquence inférieure à 5 kHz n'était présentée. Il apparaît possible que les sujets ne parvenaient pas à établir le discernement avant-arrière dû à l'absence de fréquences situées autour des 2 kHz, tel que proposé par Asano et al. (1990).

La durée de présentation du stimulus (250 msec.) pouvait avoir une incidence sur les résultats rapportés par Middlebrooks (1992). Celle-ci pouvait entraîner un manque à gagner dans le

temps requis par le système auditif pour le type de traitement spectral lors de présentation dans un plan vertical. En effet, Chandler et Grantham (1992) parlent du temps minimum d'intégration nécessaire à la bonne perception de positions fixes comme étant de l'ordre de 100 à 150 ms. Toutefois, cette mesure est obtenue pour des positions présentées dans un plan horizontal avec des spectres dont les fréquences sont inférieures ou à la limite des CTSP (500-5000 Hz). Le plan utilisé par Chandler et Grantham (1992) sollicite davantage le traitement relié aux indices de disparité plutôt que celui des indices spectraux (Angell et Fites, 1901; Heyes et Ferris, 1975; Byrne et Dermody, 1975, Martin et Webster, 1987; Jonkees et Groen, 1946; Tønning, 1973). Aussi, le temps minimum requis pour traiter des fréquences situées dans le registre des CTSP risque de s'accroître considérablement lorsque que les stimuli sont présentés dans un plan vertical et il pourrait bien excéder 250 msec.

Par ailleurs, les études conduites par Shaw (1974 a, 1974 b, 1968) ont démontré que les fonctions de transfert acousticophysique du conduit auditif produisent une perte importante de l'amplitude du signal sonore pour les fréquences situées entre 3 et 4 kHz. Celui-ci estime que cette atténuation permet de marquer davantage la scission qui existe dans l'enveloppe sonore entre les informations spectrales contenues dans le registre des CTSP de celles situées en dessous. Les résultats présentés dans le cadre de cette thèse tendent à démontrer qu'il existe une démarcation similaire lors de l'utilisation de ces registres sur le plan fonctionnel et structurel. L'activité cérébrale impliquée dans le traitement de ces deux registres a permis d'obtenir des effets d'interactions différenciées, ce qui suppose aussi, par extension, une différenciation au niveau du traitement cérébral que ces effets requièrent.

L'hypothèse d'une dissociation des substrats neuraux impliqués dans le traitement des trois habiletés mesurées ici est appuyée par l'observation d'une modulation différente des patrons de réponses obtenus pour chacune d'elles. Ces modulations semblent en partie indépendantes entre elles et fonction du spectre utilisé (voir la figure 3 et 4 de l'article #1 et la figure 1 du chapitre « Localisation Sonore »). Les réponses obtenues au cours de l'évaluation de la distance parcourue ne correspondent pas à celles observées durant la discrimination de la direction d'un stimulus de large spectre (1.1-12 kHz). La distance perçue par les sujets normaux montre un effet d'interaction négative alors que cette même interaction peut être qualifiée de positive lors de la discrimination de la direction. Cette observation tend à démontrer qu'il existe une relation quelconque établissant physiquement des liens permettant des actions réciproques des diverses représentations fréquentielles entre elles. Ces liens agissent différemment d'une habileté à l'autre puisque les modulations des patrons de réponses obtenues à chacune des habiletés (la discrimination de la direction, la perception de la distance parcourue et la localisation) n'ont pas été similaires et parallèles entre elles. On peut donc prétendre que ces habiletés soient anatomiquement différenciées en totalité ou en partie.

À notre connaissance, il s'agit de la première démonstration concernant la dissociation probable des mécanismes neuraux pouvant être impliqués dans le traitement des indices spectraux nécessaires aux habiletés mesurées ici. Il est donc difficile de comparer directement ces résultats à d'autres. Cependant, certains champs de recherche en audition ont suscité de semblables discussions quant à l'indépendance de leur traitement. Celles-ci peuvent soutenir la perspective de la dissociation proposée dans le cadre des présents travaux. Ainsi, plusieurs études psychophysiques chez le sujet normal, et électrophysiologiques chez l'animal, démontrent qu'il

existe une dissociation tout aussi probable des mécanismes impliqués dans le traitement des stimuli sonores fixes et mobiles (Heffner, 1978; Heffner et Masterson, 1975; Judge et Kelly, 1983; Kelly, 1980; Neff et al, 1975; Strominger, 1969; Jenkins et Masterton, 1982; Kavanagh et Kelly, 1987; Jenkins et Merzenich, 1984; Thompson et Cortez, 1983; Poirier et al, 1994). Notamment, Perrot et Musicant (1977) ont démontré que l'angle minimum de mouvement audible (AMMA) dans un plan horizontal demeure plus grand que celui nécessaire à la distinction de deux emplacements de cibles statiques rapprochées (angle minimum audible, AMA). Dans ce contexte, il faut comprendre que la vitesse de déplacement d'une cible mobile affecte de façon directement proportionnelle l'AMMA. Plus la vélocité est grande et plus grand sera l'AMMA (Perrot et Tucker, 1988; Perrot et Musicant, 1977; Saberi et Perrot, 1990).

Il n'a pas été clairement établi que les traitements évoqués lors des études sur l'AMA et l'AMMA suggèrent pour autant des mécanismes distincts. Chandler et Grantham (1992) ont postulé que le traitement de l'AMA et de l'AMMA pouvait s'opérer en suivant un continuum. Celui-ci s'établirait à partir d'un mécanisme de traitement cérébral unique. Dans un tel cas, ces auteurs proposent que l'AMA correspond à un AMMA pour une vitesse nulle. Toutefois, leurs résultats mettent en évidence une relation non linéaire entre ces deux perceptions. Ainsi, l'hypothèse postulée n'est pas aussi franche qu'espérée et ne peut valider de façon absolue la question de l'organisation d'un traitement cérébral unique. Néanmoins, la relation observée a paru favoriser en partie l'hypothèse d'un continuum de traitement, puisque l'AMA a toujours été plus petit que l'AMMA et que la linéarité de la relation n'est plus observée à des vitesses de déplacement inférieures à 32 deg/sec. Ces auteurs proposent que les deux formes de traitement peuvent coexister (traitement parallèle et séquentiel) mais que ces aspects devaient permettre d'obtenir un

continuum d'efficacité. Il s'avère ainsi que la perception d'un son en mouvement s'effectue à partir d'une analyse auditive beaucoup plus complexe que la simple addition de positions fixes (AMA) et que le traitement de l'AMMA exigerait l'ajout d'un traitement cérébral supplémentaire. Cette hypothèse relance le modèle d'une organisation fonctionnelle bimodale du type cortical versus sous-cortical. L'analyse du mouvement pourrait solliciter un apport cortical plus important que celui de l'analyse de positions fixes (AMA). Aussi, l'utilisation de sons mobiles au cours des expériences conduites durant cette thèse, suggèrent que les dissociations fonctionnelles observées pourraient être imputables à des différences au niveau de l'activité corticale plutôt qu'ailleurs.

Les études effectuées dans le cadre de cette thèse ne permettent pas de préciser davantage l'ampleur de la dissociation rapportée entre les mécanismes rattachés aux perceptions de la direction de ceux appartenant à l'évaluation de la distance parcourue ou de la localisation sonore. Il semble cependant que ces habiletés ne dépendent pas de systèmes totalement indépendants l'un de l'autre. La hiérarchisation du traitement auditif qui sous-entend ces habiletés, à l'image du traitement des sons fixes et mobiles, partage probablement des structures cérébrales communes à l'un ou l'autre des niveaux de traitements (sous-cortical et cortical). Cette organisation permettrait d'effectuer une analyse des indices spectraux à partir d'une organisation fonctionnellement hiérarchisée. L'efficacité du traitement varierait selon un continuum à chacun des deux niveaux cérébraux sollicités.

## CONTRIBUTION DU CORTEX AUDITIF ET DU CC

Un premier argument permettant de soutenir une implication corticale dans la dissociation des mécanismes spectraux impliqués dans l'analyse du mouvement sonore est rapporté dans une étude effectuée par le biais de la tomographie par émission de positrons (PET-scan) conduite par Griffiths et al. (1994). Ces auteurs démontrent l'existence d'une activation cérébrale marquée de certaines parties du cortex (au niveau de l'insula droit et du gyrus cingulaire postérieur droit) qui sont spécifiquement sollicitées par l'utilisation de sons mobiles et non par celle de sons fixes. Il apparaît donc fort probable que la dissociation des mécanismes impliqués dans le traitement de l'AMA et de l'AMMA puisse s'établir à partir d'une participation plus ou moins importante du niveau d'activation corticale qu'elle sollicite. Par conséquent, l'utilisation d'une source sonore mobile au cours des expériences conduites dans le cadre de cette thèse favorise une plus grande activité télencéphalique. De façon analogue, il est légitime de croire que les différences observées au cours des présents travaux puissent reposer sur une différenciation anatomique similaire (corticale versus sous-corticale).

Cette supposition se trouve appuyée par diverses études effectuées auprès d'enfants dont la maturation corticale jouait un rôle prépondérant. Selon Cranford et al. (1993), la dissociation des mécanismes impliqués dans la localisation de sons fixes et mobiles subit des phases évolutives différentes sur le plan développemental. Ces auteurs ont observé que les enfants de 6 à 12 ans localisent aussi bien que les adultes les stimuli sonores fixes, peu importe leur âge. Toutefois, la localisation des sons en mouvement est moins bonne que celle des adultes, mais elle s'améliore graduellement avec l'âge. Ces résultats sont en tous points compatibles avec l'étude de Morrongiello (1987) qui a démontré que les enfants en très bas âge (6 à 18 mois)

présentaient une amélioration précoce de leur acuité spatiale de l'AMA. Il agissait cette fois de cibles fixes présentées dans un plan vertical médian. Cette dernière étude montre que l'AMA est aussi corrélée avec l'âge mais seulement chez les très jeunes enfants. Plus ces enfants avancent en âge et plus l'AMA décroît. Il semble donc que l'intégration nerveuse au niveau cortical soit nécessaire afin de déterminer l'emplacement d'un son fixe dans l'espace mais que cette intégration s'acquière plus tôt que celle permettant la discrimination d'un son en mouvement. La maturation nécessaire au traitement des sons fixes et mobiles diffère à travers leurs séquences d'apparition sur le plan de l'ontogenèse du cortex. La phase de myélinisation des projections auditives thalamo-corticales commence à s'effectuer à l'âge de 6 mois et se poursuit jusque vers 4 à 6 ans (Moore et al., 1995; Poncton et al., 1996; Moore et al., 1997). Cette période semble correspondre à celle de la maturation de l'AMA alors que la période de myélinisation du CC s'étend jusqu'à l'âge de 20 ans (Racick et Yakovlev, 1968; Pujoll et al., 1993; Luttenberg, 1966). Cette dernière période correspond en partie à celle observée durant la maturation de l'AMMA. Ceci suggère que l'AMA puisse être relié à la maturation des voies thalamo-corticales et que cette maturation serait un prérequis nécessaire à celle de l'AMMA, via le développement accru d'une myélinisation calleuse subséquente.

Les évidences soutenant l'hypothèse de la dissociation totale ou partielle des fonctions associées à la perception du mouvement, de celles associées au traitement des sons fixes, trouvent plusieurs appuis dans la littérature. Par exemple, Lessard et al. (1998) rapportent que les patients hémisphérectomisés présentent des déficits qui se répartissent à travers tout l'espace auditif lors de localisation de sons mobiles en modalité binaurale. Au contraire, les erreurs observées lors de localisation de sons fixes sont moins prononcées et demeurent presque



qu'exclusivement confinées à l'hémichamp controlatéral à la lésion. Ceci suggère que le niveau d'implication du cortex dans la perception du mouvement soit différent de celui requis durant l'analyse spatiale pour des sons fixes. Il n'est pas clairement établi par contre jusqu'à quel point la lésion corticale (hémisphérectomie) dégrade uniquement la perception de la position spatiale de la difficulté à percevoir la direction du mouvement en soi. Il se peut que ces deux perceptions soient différemment atteintes selon l'hémichamp utilisé, ce qui soutiendrait davantage une dissociation en partie corticale de leurs mécanismes de traitement.

La deuxième étude menée dans le cadre de cette thèse tend à préciser de quelle façon certaines lésions corticales peuvent dégrader des composantes de la perception du mouvement. Il appert que les sujets souffrant d'une agénésie du CC perçoivent généralement des trajectoires plus grandes que celles rapportées par des sujets normaux lors de la présentation de sons en mouvement (voir la figure 3b de l'article 2). On remarque aussi que les sujets acalleux ont une plus grande sensibilité à détecter la présence d'un mouvement à partir d'indices spectraux. Toutefois, les présentations situées dans l'axe vertical médian ne permettent pas aux sujets acalleux d'arriver à discriminer pour autant la direction du mouvement lors de l'utilisation d'un son de large spectre (1.1-12 kHz). Ceci est obtenu alors que la DSI est altérée pour la position située à hauteur d'oreilles. Pourtant, la distance perçue est inchangée d'une DSI à l'autre et demeure toujours plus grande ou similaire à celle rapportée par les sujets normaux. Cette incapacité à discriminer la direction en pareil cas ne supporte pas la 4<sup>e</sup> hypothèse avancée *a priori*. Elle permet cependant d'établir que le CC soit impliqué dans la détermination de l'orientation du mouvement, plutôt que dans l'évaluation de la distance parcourue. La 4<sup>e</sup> hypothèse se basait sur l'incapacité présumée des sujets acalleux d'utiliser les indices de DSI

spécifiquement rattachés aux CTSP (soit  $\geq 4$  kHz). Cette capacité devait s'observer seulement chez les sujets normaux. Elle devait leur procurer un avantage significatif lors de localisation en condition de DSI naturelle. Les résultats ne démontrent aucun avantage de plus chez les sujets normaux que chez les sujets acalleux lors de l'utilisation d'une DSI naturelle pour cette bande passante.

On remarque pour les positions sagittales-médianes, que peu importe la DSI, la localisation sonore amène des patrons de réponses dont les variations sont différentes d'un sujet acalleux à l'autre (voir figure 7 du chapitre « Localisation Sonore »). Il semble moins évident sur cette base de pouvoir établir une relation franche entre les fonctions du CC et la localisation sonore. À la position située au-dessus de la tête, les deux sujets acalleux sont plus précis que les sujets contrôles dans leur localisation. Cette précision accrue s'observe toujours à la position située à hauteur d'oreilles pour l'un des deux sujets acalleux alors que l'autre éprouve des difficultés plus grandes que les sujets contrôles. Comme il n'y a pas de consensus pour cette position, il se pourrait que cette divergence soit le résultat de différences personnelles autre que l'absence de CC. Toutefois, le petit nombre de sujets étudiés appelle à la prudence dans l'interprétation de ces résultats.

La discrimination de la direction semble reposer en partie sur l'intégrité des terminaisons calleuses au sein du cortex auditif et ceci indépendamment des CTSP. Il s'avérerait intéressant de comparer toutes les habiletés mesurées ici avec une population hémisphérectomisée afin d'en préciser le degré de dissociation possible en fonction de chaque hémichamp auditif. Cette future étude permettrait d'évaluer à quel point l'intégrité et la participation (conjointe ou individuelle)

des deux hémisphères est nécessaire à chacune des habiletés étudiées dans le cadre de cette thèse. Cette nouvelle étude permettrait vraisemblablement de déterminer non seulement la dissociation des mécanismes se rapportant au traitement des sons fixes ou mobiles sur le plan d'une organisation verticale (cortical/sous-cortical) mais aussi selon une organisation horizontale (au niveau bi-hémisphérique). Cela permettrait de vérifier la relation probable entre le traitement spectral de niveau cortical et celui impliqué dans les CTSP. S'il s'avérait qu'une relation bihémisphérique est nécessaire à l'intégration de stimuli compris dans le registre des CTSP, cela justifierait la nécessité d'une communication interhémisphérique via le CC. Cette relation mettrait en évidence une organisation bihémisphérique du traitement des fréquences aiguës de CTSP sans pour autant qu'il s'agisse d'une analyse de DSI. Les résultats obtenus au cours de cette thèse ne supportent pas la **4<sup>e</sup> hypothèse** qui tendait à démontrer la relation probable que devait permettre le CC entre la DSI et les CTSP.

L'évidence d'un rapport existant entre le corps calleux et le traitement des indices spectraux s'appuie d'abord sur la présomption que ces indices sont les seuls qui permettent physiquement d'élaborer une perception spatiale de l'espace auditif dans le plan vertical médian. Cependant, les résultats comportementaux obtenus ici ne corroborent pas de façon parfaite les hypothèses anatomophysiques dérivant de la distribution des afférences calleuses (Imig et Reale, 1980; Imig, 1986; Pendya et Seltzer., 1986). En effet, les auteurs précédents ont établi que les afférences calleuses se terminent au niveau de A1 dans des zones cellulaires binaurales de type EE dont les représentations fréquentielles sont supérieures à 4 kHz. Cette observation avait justifié la formulation de la **4<sup>e</sup> hypothèse**. Toutefois, les résultats ont démontré que l'utilisation d'une bande passante dont le registre spectral se situe exclusivement dans celui des CTSP a généré des

réponses opposées d'un sujet acalleux à l'autre. Nous ne pouvons parler également de déficit à proprement dit puisque les sujets acalleux ont détecté de façon non aléatoire la direction. Le premier (S.E.P.) parvient à discriminer correctement la direction du mouvement (65.3% correctement perçue) alors que le second (S.G.) l'inverse presque quasi systématiquement (73.6% d'inversions).

Cette constatation n'appuie pas la **5e hypothèse** proposée *a priori* selon laquelle les sujets acalleux ne sont pas davantage affectés en condition de DSI altérée qu'il ne le sont lors de la condition naturelle. En effet, cette hypothèse repose sur le principe que le CC soutient les mécanismes impliqués dans la DSI. L'absence de CC implique une absence des capacités de traitement de la DSI. Cette absence de traitement implique que les sujets acalleux demeurent insensibles aux manipulations de la DSI avec ou sans ajout de pâte. Les résultats obtenus ne supporte pas cette hypothèse mais ne permettent pas non plus de l'infirmier catégoriquement.

Les résultats ne supportent qu'en partie la **3e** et la **4e hypothèse** formulées *a priori*. La première partie de l'énoncé veut qu'une DSI altérée viennent perturber uniquement les performances des sujets normaux lors de l'utilisation d'un spectre situé dans les CTSP, ce qui ne fut pas le cas. On remarque que l'utilisation de la bande fréquence dont le registre correspond aux CTSP n'a conduit à aucune variation du taux d'erreur de la discrimination de la direction perçue chez le sujet normal d'une DSI à l'autre. Ceci ne supporte pas la **3e hypothèse** mais n'est valable cependant que pour les perceptions dont la position sagittale médiane se situait à hauteur d'oreilles. En contrepartie, l'utilisation d'une bande passante située sous les CTSP a démontré une absence d'altération de la discrimination de la direction et de la distance perçue tel que prévu.

Cette dernière observation respecte la seconde moitié de l'énoncé en ce qui concerne le traitement spectral de la DSI avec un son dont les fréquences se situent sous les CTSP.

La perception de la distance parcourue a davantage corroboré le postula attendu en fonction du registre d'un son dont le spectre se situe dans les CTSP, tel qu'énoncé dans la première moitié de la **4e hypothèse** ainsi que la **3e hypothèse**. En effet, l'application de la pâte chez les sujets normaux, a significativement diminué la distance perçue lors de l'utilisation de cette bande passante dans un plan médian (voir la figure 4b de l'article #2). Ce résultat n'a pas été obtenu lors de la présentation des deux autres spectres ou encore lors des présentations en provenance de la position située au-dessus de la tête (voir la figure 5b de l'article #2). Paradoxalement, l'application de la pâte d'oreille a engendré une modification de la distance perçue lors de la présentation d'un son dont le spectre se situe sous les CTSP. Ce résultat n'était pas attendu puisque l'application de la pâte d'oreille devait affecter uniquement les spectres susceptibles de correspondre aux CSTP. Toutefois, l'altération obtenue pour le groupe contrôle était constante d'une position médiane à l'autre et ce, d'une DSI à l'autre. Ce résultat est donc indépendant de la position utilisée puisque la DSI naturelle ou altérée génèrent des perceptions similaires aux deux positions testées. Ceci s'explique par une modification générale des fonctions de transfert acousticophysiques de l'oreille externe. En effet, le pavillon absorbe une partie des basses fréquences avant qu'elles ne pénètrent dans le conduit auditif. Cette absorption génère une déflexion constante au sein des fonctions de transfert de l'organe externe qui est indépendante de la position de la source sonore en soi. Un peu comme la lumière est déviée selon une constante de réfraction lorsqu'elle traverse un prisme, les basses fréquences sont déviées sur le pavillon. Cette constante de réfraction se trouve donc altérée par la présence de la pâte qui produit une

modification de sa valeur naturelle. Celle-ci est proportionnelle et indépendante à la position utilisée. C'est ce qui infère un biais perceptuel dans le traitement des représentations spatiales des basses fréquences.

On remarque de façon générale que les sujets acalleux présentent des comportements opposés à ceux des sujets normaux selon l'habileté évaluée. Par exemple (voir la figure 4b de l'article #2), l'altération de la DSI au sein de la population acalleuse engendre des pertes d'acuité au niveau de la discrimination de la direction alors que la distance perçue n'est pas modifiée de façon déficitaire. Au contraire, les sujets normaux voient plutôt leurs perceptions de la distance parcourue se modifier alors que la discrimination de la direction n'est pas affectée. Ceci s'observe lors des présentations en provenance de la position située à hauteur d'oreilles avec l'utilisation de deux bandes passantes (l'une située sous les CTSP et l'autre dans les CTSP). Seule l'utilisation de la bande de large spectre engendre chez un sujet acalleux une diminution de la distance perçue en condition de DSI altérée. Ces résultats sont aussi valables dans la position située à hauteur d'oreilles dans le plan coronal (voir la figure 6b de l'article #2).

L'ensemble des résultats suggère donc une hypothèse alternative à celle d'un rôle callaux dans l'intégration de la DSI des CTSP. Il se peut que la relation du CC avec les représentations fréquentielles en lien avec le registre des CTSP soit véridique, sans pour autant que ce traitement permette d'effectuer une analyse des DSI chez le sujet normal. Les sujets acalleux par ailleurs bénéficieraient d'une forme de compensation leur permettant d'effectuer un traitement relativement efficace des fréquences en liens avec les CTSP. Celle-ci leur permettrait d'effectuer des discriminations de direction en apparence normale lors de DSI naturelle avec l'utilisation

d'une bande passante de large spectre (voir figure 5a de l'article 2). Cette compensation serait attribuable à des phénomènes de plasticité cérébrale. Cette suggestion s'avère probable compte tenu du fait que les déficits observés n'apparaissent qu'en condition de DSI altérée alors que la discrimination de la direction en condition de DSI naturelle est réussie. Les résultats opposés d'un sujet acalieux à l'autre avec l'utilisation des autres bandes passantes peuvent suggérer une certaine fragilité des mécanismes compensatoires qui sont impliqués dans la discrimination de la direction. On note des comportements divergents entre les sujets acalieux dans une même condition de DSI, ainsi que d'un niveau de DSI à l'autre. Ceci est d'autant plus évident car les sujets normaux n'ont aucune difficulté à effectuer cette tâche dans l'une ou l'autre des DSI utilisées. Le traitement spectral d'un son dont le registre se situe de part et d'autre des CTSP semble plus instable chez les sujets acalieux. Il semble probable que la présence des deux registres au sein d'un son de large bande passante soit plus fragile que chez le sujet normal. L'altération de la DSI générerait une forte compétition de l'information spatiale binaurale comprise dans chaque partie du spectre plutôt qu'une intégration de celle-ci. Cette information spectrale serait hors des capacités de compensation des sujets acalieux. Ceci est supporté par l'aisance avec laquelle les sujets normaux arrivaient à effectuer cette tâche alors que les deux sujets souffrant d'une agénésie calleuse en étaient incapables.

Ainsi, le traitement spectral binaural serait déficitaire chez les sujets acalieux. La richesse d'information spectrale pouvant être générée par l'utilisation d'un son de large spectre permettrait aux sujets acalieux d'effectuer des discriminations de la direction en apparence efficace. L'utilisation des bandes passantes dont l'étendue est plus petite serait moins bien réussie de par la plus grande pauvreté des indices spectraux qu'ils détiennent. Cette dernière difficulté

serait dû à une limite des mécanismes compensatoires dont peuvent bénéficier les sujets acalleux. Cette limitation expliquerait les résultats ambigus des sujets acalleux lors de l'utilisation des bandes passantes de 1 octave d'étendue. Par ailleurs, l'utilisation de la pâte viendrait déstabiliser le rapport binaural normalement reconnu par les mécanismes compensatoires et ne permettrait plus aux sujets acalleux d'effectuer des discriminations de la direction qui soient efficaces avec un son de large spectre.

La présomption d'une certaine plasticité cérébrale est d'autant plus élevée que les sujets acalleux ont presque toujours perçu des trajectoires plus grandes que celles rapportées par les sujets normaux. Cela s'observe dans tous les positions de stimuli présentés. De plus, les sujets acalleux sont très peu sensibles à l'illusion d'immobilité produite par l'interaction des stimuli de grandes vitesses alors que leur trajectoire est la plus limitée. Cette condition génère de fausses perceptions d'immobilisme chez les sujets contrôles avec presque toutes les bandes passantes. Les sujets contrôles ont été plus souvent bernés par cette illusion (11.05%) que ne l'ont été les sujets acalleux (0.57%). Ces résultats apportent un soutien supplémentaire dans l'éventualité d'une plasticité qui ferait appel aux capacités résiduelles (possiblement sous-corticale). Ainsi, la capacité à établir de plus grandes distances peut expliquer la sensibilité des sujets acalleux à détecter la présence d'un mouvement, sans pour autant leur permettre d'établir la direction des déplacements présentés.

Cette dernière constatation laisse sous-entendre l'éventualité qu'au niveau fonctionnel, le traitement cérébral requis pour établir la distance parcourue reposerait davantage sur des structures sous-corticales alors que la discrimination de la direction nécessiterait un apport



cortical beaucoup plus important. Ceci expliquerait la coexistence chez les sujets acalleux d'une capacité accrue à percevoir de plus grandes distances ainsi qu'à détecter plus facilement la présence d'un mouvement sans pour autant en déterminer la direction lors de l'utilisation d'une DSI altérée. La perception de la direction s'effectuerait chez les sujets acalleux, à partir de mécanismes compensatoires qui seraient attribuables aux structures cérébrales résiduelles et pour lesquelles la discrimination de la direction chez le sujet normal ne ferait pas l'objet de leurs fonctions primaires.

Bien que cette proposition demeure spéculative, elle a toujours le mérite d'être considérée. Elle ouvre la voie à un champ d'exploration quant à la compréhension de l'apport calleux au traitement des indices spectraux et à la perception des mouvements sonores. Il existe dans la littérature, plusieurs travaux pouvant soutenir une telle implication de la voie calleuse. Par exemple, une étude de Poirier et al. (1994) montre que des sujets hémisphérectomisés font davantage d'erreurs de localisation dans l'ensemble d'un plan horizontal lors de la présentation de sons en mouvement plutôt que fixes. Ces auteurs attribuent ces résultats à une incapacité de gérer adéquatement les indices spectraux. Ils notent également chez cette population, que cette dernière tendance survient davantage dans le secteur péri-central. La relation des indices spectraux à la localisation dans un plan horizontal est appuyée par de nombreux travaux (Musicant et Butler, 1984; Butler et Flannery, 1980; Searle et al., 1976; Martin et Webster, 1987; Watkins 1978). L'absence d'un hémisphère implique aussi une absence de transfert inter hémisphérique, ce qui s'apparente en partie au phénomène qui peut être engendré par l'agénésie calleuse.

La seconde étude conduite dans le cadre de cette thèse présente des résultats qui appuient l'hypothèse d'un déficit du traitement des indices spectraux chez le sujet souffrant d'une agénésie calleuse, tel que proposé par Poirier et al. (1994). Les sujets acalleux présentent des déficits significatifs dans leurs capacités à discriminer également la direction des stimuli en provenance du champ latéral (selon une orientation coronale et dans la position située à hauteur d'oreilles). Bien que la performance à cette position soit au-dessus du niveau de la chance pour les deux groupes, les sujets souffrant d'une agénésie calleuse présentaient une baisse significative de leur taux de rendement comparativement aux sujets normaux (voir la figure 6a de l'article 2). Par exemple, lorsque les deux conditions de la DSI sont confondues pour fin d'analyse, on note que les sujets normaux parvenaient à discriminer la direction avec un taux de réussite de 85.8% pour un son de spectre large, 71.2% avec l'utilisation de la bande passante sous les CTSP et de 82% avec la bande passante dans le registre des CTSP. Les sujets acalleux parvenaient à établir en moyenne des taux respectifs à 81.25%, 56.9% et 77.1% dans ces mêmes conditions.

Bien que les facteurs de disparité (DTI et DII) facilitent grandement la perception à de telles positions (ce qui explique les taux de réussite relativement élevés pour les deux groupes), il apparaît tout à fait raisonnable de croire que les déficits rapportés sont le résultat d'une incapacité à traiter efficacement les indices spectraux. Cette présomption vient du fait que dans cette position, les facteurs de disparité ne varient pas beaucoup du début à la fin de la trajectoire présentée. En effet, la distance séparant la source sonore de chaque oreille est presque stable tout au long de la trajectoire (très peu de variations). Par exemple; un son qui se déplace dans un plan vertical positionné à 90 degrés sur l'axe horizontal (superposé au plan coronal interaural), qui apparaît à -20 degrés d'élévation pour s'étendre jusqu'à +20 degrés d'élévation, voit la moitié

de sa trajectoire correspondre exactement aux mêmes valeurs de temps et d'intensité que sa seconde moitié. Bien que des valeurs de disparités de temps et d'intensité existent à cette position, la variation demeure en soi peu importante. Au contraire, les variations spectrales fluctuent de façon maximale du début à la fin de cette même trajectoire.

La position située au-dessus de la tête produit dans le plan coronal l'effet contraire puisque les CTSP sont impossibles à réaliser de façon satisfaisante de par la mauvaise orientation des pavillons d'oreilles (ce qui signifie peu de variations des CTSP). Par contre, la variation des facteurs de disparités (DTI et DII) est maximale puisque les stimuli traversent d'un hémichamp à l'autre et franchissent la ligne médiane. Les résultats rapportés dans cette thèse n'ont démontré aucune différence significative entre les deux groupes dans cette dernière position (dans l'axe coronal pour la position située au-dessus de la tête). Les taux de discrimination de la direction sont similaires d'un groupe à l'autre, bien que les sujets acalleux percevaient des distances toujours plus grandes que celles rapportées par les sujets normaux. On remarque par ailleurs, que la localisation était bien identifiée à toutes les positions de l'orientation coronale. Ceci suggère une fois de plus que cette habileté dépend moins de facteurs reliés au traitement des indices spectraux comparativement à la capacité de discriminer la direction.

#### CORPS CALLEUX (CC) ET DISPARITÉ SPECTRALE INTERAURICULAIRE (DSI)

Certaines caractéristiques (anatomiques et électrophysiologiques) du CC peuvent suggérer une contribution de cette structure dans le traitement binaural des représentations corticales sensibles aux modulations engendrées par les CTSP. Imig et Brugge (1978) ont formulé l'hypothèse que les axones calleux présentent une préférence spatiale accrue pour les sons en provenance du

champ central, bien que non exclusive. Cette suggestion trouve un appui mitigé dans les travaux de recherches de Poirier et al. (1995). Ces auteurs rapportent que 27% des cellules du CC chez le chat présentent une préférence spatiale optimum dans une position latéralisée contre 24% dans le champ central. Toutefois, la simulation des positions est induite à partir d'une DTI. Ceci ne correspond pas aux mêmes types de stimulations utilisées par Imig et Brugge (1978). Toutefois, Poirier et al. (1995) ont remarqué qu'une majorité de cellules monaurales (OE et EO) semblent correspondre à des unités de type binaural (fausses monaurales) mais pour lesquelles une stimulation optimale n'aurait pas été atteinte. Ces cellules modulent leurs réponses en présentation binaurale lorsque la seconde oreille est stimulée, sans pour autant changer leur niveau de décharge et leur préférence spatiale selon une classification de réponses binaurales. Ces cellules pourraient donc répondre de façon optimum aux variations des indices spectraux puisque la DTI nulle ne peut expliquer à elle seule les perceptions rattachées au déplacement en élévation d'une source sonore dans le champ central.

Lors d'une précédente étude effectuée chez l'humain, les auteurs Poirier et al. (1993), ont envisagé l'éventualité d'une participation calleuse à la fusion médiane des hémichamps auditifs (théorie connue sous le nom de "midline fusion"). Cette hypothèse est d'autant plausible qu'elle s'est avérée vérifiée dans les modalités visuelle (Lepore et al., 1982; Payne et al., 1980) et somesthésique (Schiavetto et al., 1993). Néanmoins, l'hypothèse d'une contribution calleuse à la fusion médiane ne fut pas appuyée sur le plan clinique. Les sujets acalleux démontrent des déficits dans l'ensemble de l'espace auditif (Poirier et al., 1993). Ce dernier résultat demeure compatible cependant avec l'éventualité d'une implication calleuse dans le traitement des indices spectraux tel que décrit précédemment. D'autres évidences physiologiques viennent supporter

cette idée. Par exemple, 22% des cellules calleuses répondent avec un biais prononcé aux positions latéralisées en stimulation binaurale alors que 12% répondent à toutes les positions de façon indifférenciée. Ces observations démontrent que les axones calleux ne semblent pas exclusifs à la résolution spatiale d'une position péri-centrale. Si le CC est intrinsèquement lié aux CTSP, il est donc impliqué dans l'ensemble de la perception du champ auditif. Bien que les indices spectraux soient déterminants à la perception en champ central, ils sont impliqués dans la perception tout azimut.

Une étude non publiée de notre laboratoire (Provençal, communication personnelle) montre que le taux de cellules répondant à une stimulation présentée à l'oreille controlatérale au site d'enregistrement, augmente après une section calleuse alors que celui obtenu à partir de l'oreille ipsilatérale décroît. La perte de réponses des cellules répondant à la stimulation ipsilatérale serait attribuable à l'incapacité de transférer les informations des représentations auditives corticales en provenance de l'oreille ipsilatérale. Cette information se retrouve par conséquent dans l'hémisphère opposé au site d'enregistrement. Ceci supporte l'hypothèse d'une éventuelle DSI puisque les entrées (inputs) du CC proviennent du cortex controlatéral au site d'enregistrement. Dans cette perspective, l'information spectrale des représentations corticales en relation avec les CTSP en provenance de l'oreille ipsilatérale y transiterait. Les hypothèses 4 et 5 formulées dans le cadre de cette thèse postulent que cette organisation soutiendrait un traitement qui permet une analyse des différences spectrales perçues à chaque oreille (DSI).

Selon ces deux hypothèses, les projections calleuses contribuent à un traitement qui doit prendre place au niveau des cortex auditifs. Le CC ne fait que transférer l'information et ne peut la

traiter. Poirier et al. (1997) rapportent, au niveau des aires auditives primaires (A1), des patrons de décharges complexes des cellules lors du déplacement d'un bruit blanc en champ libre. 30% des cellules affichent une préférence marquée pour une direction plutôt qu'une autre alors que 10% d'entre elles sont sensibles à une seule direction. 65% des cellules modulent aussi leurs réponses de façon complexe aux changements de vitesse du stimulus. Stumpf et al. (1992) rapportent qu'une simulation de mouvement en présentation dichotique évoque des résultats semblables avec l'utilisation de sons purs. Le pourcentage de cellules sensibles aux mouvements est moins élevé lors de l'utilisation de sons purs que lors de l'utilisation de sons complexes. Cette dernière observation renforce l'idée d'une organisation fonctionnelle suivant une hiérarchisation des mécanismes impliqués dans le traitement des indices spectraux. L'apport plus ou moins important d'un traitement cortical pourrait s'obtenir à partir de la nature même du stimulus (sons purs versus complexes).

Malheureusement, les résultats rapportés dans le cadre de cette thèse ne permettent pas de démontrer de façon formelle la présomption d'un lien entre le CC et le traitement d'une analyse de la DSI spécifique aux représentations fréquentielles du registre de CTSP. Les déficits observés dans la condition de DSI altérée ne sont pas homogènes d'un sujet à l'autre et ceci lors de l'utilisation d'une bande passante confinée au registre des CTSP ( $\geq 4$  kHz). Ainsi, les 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> hypothèses se trouvent donc à moitié confirmées puisque des différences significatives entre les sujets contrôles et agénésiques ont été observées en présence de la condition de DSI altérée seulement lors de l'utilisation d'une large bande passante (1.1-12 kHz). De plus, la 4<sup>e</sup> hypothèse voulant que les sujets souffrant d'une agénésie du CC soient désavantagés en condition de DSI naturelle ne s'est pas avérée réellement démontrée. Ce résultat peut être

attribuable en partie à une certaine forme de plasticité permettant une compensation dont semblent bénéficier les sujets acalleux.

Les résultats obtenus ne permettent pas d'exclure pour autant l'hypothèse d'une contribution calleuse à un traitement des indices spectraux des CTSP autre que celui de la DSI. Les déficits notés sont observés principalement dans le plan sagittal-médian mais sont aussi présents à la position latéralisée. Ainsi, il est raisonnable de penser que les informations spectrales binaurales altérées (DSI altérée) sont venues interférer avec la capacité de discriminer la direction lors de l'utilisation d'un son de large spectre. Il est donc plausible que les mécanismes compensatoires intervenant chez les sujets acalleux n'aient pu traiter efficacement les modulations spectrales de la totalité de l'enveloppe d'un large spectre. Ceci pourrait être attribuable à une limitation du pouvoir d'adaptation des structures compensatoires dont la fonction première n'est pas utilisée à des fins d'analyse spectrale chez le sujet normal. Ainsi, il est possible que les projections calleuses chez le sujet normal permettent de consolider des informations bihémisphériques générées par les CTSP afin de les mettre en relation avec d'autres informations contenues dans d'autres parties du registre audible, sans pour autant chercher à effectuer une analyse de DSI proprement dite.

## **Conclusion**



L'implication du CC dans les phénomènes de la perception sonore demeure à ce jour quelque peu nébuleux. Plusieurs recherches ont cependant démontré aux niveaux physiologique et anatomique plusieurs propriétés spécifiques de ses patrons de réponses cellulaires, en plus d'une organisation complexe des projections qui le composent. À partir de modèles dérivés de diverses organisations sensorielles latéralisées (principalement visuelle et somesthésique), il a été proposé que le CC puisse être impliqué dans la continuité sensorielle des hémichamps perceptuels. Cette hypothèse est reconnue comme valide pour les modalités visuelle et somesthésique. Néanmoins, l'expérience clinique n'a pas encore permis de la confirmer en la modalité auditive. De surcroît, peu de propositions alternatives ont été avancées afin de permettre de nouveaux champs d'explorations sur le rôle fonctionnel qu'il peut jouer. L'implication du CC dans les phénomènes des perceptions auditives tarde à se faire démontrer de façon convaincante auprès de populations cliniques.

Les études entreprises au cours de cette thèse ont permis de préciser la nature de certains comportements déterminés par le traitement des indices spectraux lors de perceptions sonores. Les capacités à établir la discrimination de la direction ainsi que la distance de la trajectoire parcourue et la localisation, suggèrent qu'une dissociation de leurs mécanismes fonctionnels et, par extension, anatomiques existe. Cette dissociation s'observe à partir des divergences des patrons de réponses obtenus lors de l'une ou l'autre des trois tâches étudiées au cours des présents travaux. La discrimination de la direction apparaît être davantage altérée par le niveau de la qualité du traitement des indices spectraux que ne peut l'être la perception de la distance parcourue et la localisation. Ces résultats suggèrent également que le cortex joue un rôle important dans la différenciation des mécanismes sous-jacents à chacune des habiletés évaluées.

L'un dans l'autre, ces résultats nous amènent à croire que la discrimination de la direction soit davantage liée à l'activité corticale que ne peut l'être la perception de la distance parcourue ou les capacités de localisation. Cette affirmation n'exclue pas pour autant qu'un apport cortical ne soit impliqué dans la réalisation de ces deux dernières habiletés (distance perçue et localisation). Elle relativise la quantité de traitement requis au niveau cortical entre chacune d'elle.

Plusieurs études conduites auprès de populations cliniques suggèrent d'abord que le cortex auditif est nécessaire au traitement de la perception du déplacement d'un son. D'autre part, il a été démontré que la dissociation du traitement des sons fixes et mobiles est attribuable en grande partie aux capacités de traitement des indices spectraux et que l'apport cortical est davantage prédominant dans le traitement de ces indices.

Les résultats rapportés dans le cadre de cette thèse concordent avec ces dernières propositions. D'une part, l'utilisation de sons en mouvement nous permet d'établir certains parallèles avec les études de la perception du mouvement et ajoutent de nouveaux éléments de preuve d'une compétence corticale dans l'exercice de la discrimination de la direction et du mouvement. D'autre part, la manipulation de paramètres propres au traitement des indices spectraux permet de clarifier certaines présomptions quant à l'implication du corps calleux dans l'exercice de cette habileté.

L'étude de la population souffrant d'une agénésie calleuse suggère que le traitement des indices spectraux binauraux est significativement moins efficace au sein de cette population lors de la détermination de la direction du mouvement. Toutefois, la capacité des sujets acalleux à

percevoir la distance de la trajectoire parcourue est de beaucoup supérieure à celle des sujets normaux. La localisation sonore est demeurée généralement bonne pour les deux groupes sauf pour un seul sujet acalleux et ce dans une seule condition. Les sujets acalleux se sont montrés plus sensibles à la détection d'un mouvement sans être capables d'en déterminer pour autant la direction en condition de DSI altérée. Il apparaît donc que le traitement des indices spectraux nécessaire à la discrimination de la direction chez le sujet normal est tributaire en bonne partie d'une activation corticale alors que le traitement des indices spectraux nécessaire à la perception de la distance parcourue le serait moins (donc davantage de nature sous-corticale).

Certaines évidences suggèrent que les sujets souffrant d'une agénésie du CC bénéficient d'une forme de réorganisation cérébrale qui permet l'utilisation de mécanismes compensatoires qui s'obtiendraient à partir de structures cérébrales résiduelles. Les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse supportent l'hypothèse d'une implication accrue des structures sous-corticales associées aux mécanismes compensatoires du traitement des indices spectraux. C'est la raison pour laquelle les sujets acalleux parviendraient à percevoir de plus grandes distances et qu'ils sont plus sensibles à la détection du mouvement sans pour autant pouvoir établir adéquatement la perception de la direction du mouvement une fois leur DSI altérée.

Les hypothèses anatomophysiques voulant que le corps calleux soit impliqué dans le traitement des indices spectraux de la DSI spécifiquement générés par les CTSP ne sont pas formellement démontrées. Des résultats opposés chez les deux sujets acalleux jettent un doute sérieux quant à la véracité de cette relation. Néanmoins, les évidences d'une utilisation de mécanismes compensatoires suggèrent que ces résultats opposés puissent s'expliquer par une certaine fragilité

dans le traitement compensatoire des indices spectraux responsable du registre des CTSP. Cette dernière proposition s'appuie sur les faits suivants. Des déficits homogènes de la capacité à discriminer la direction ont été observés au sein de la population acallieuse seulement lors de la présentation d'une bande passante de grande étendue spectrale. Ce déficit n'est obtenu cependant que lors d'une DSI altérée. Ceci suggère que les mécanismes compensatoires du traitement spectral nécessaire à la discrimination de la direction soient limités. Ainsi, la richesse d'information spectrale, que permet d'obtenir un son de large spectre, serait suffisante à l'élaboration adéquate de cette discrimination. Cependant, une bande passante de plus petite étendue ne permettrait plus à ces mécanismes compensatoires d'être aussi efficace. Ceci expliquerait la variabilité observée entre les résultats des sujets acallieux lors de l'utilisation d'un spectre d'un octave d'étendue lorsqu'il se trouve compris dans le registre des CTSP. Il serait intéressant de varier davantage la largeur de la bande passante, selon le registre situé sous et dans les CTSP. Ceci permettrait d'établir comment différentes étendues peuvent affecter chaque groupe de sujets et préciser si la relation entre le CC et le registre des CTSP peut se démarquer davantage d'un groupe à l'autre.

L'hypothèse d'une implication callieuse voulant que le traitement des informations spectrales s'effectue selon une analyse de DSI des CTSP ne s'est pas avérée fondée. Les résultats obtenus suggèrent toutefois que le CC puisse contribuer à l'extraction d'informations spectrales impliquées dans la perception de l'élévation et du mouvement plutôt que dans la perception de la distance parcourue ou sa localisation dans l'espace auditif. Cette contribution ne peut exclure cependant qu'une relation définitive ou exclusive puisse exister entre le CC et quelques registres des représentations fréquentielles corticales, telle que postulé au départ.

## Reference List

1. Adams, J.C. (1979a). Ascending projections to the inferior colliculus. Journal of Comparative Neurology, 183:519-538.
2. Adams, J.C. (1979b). Identification of cochlear nucleus projections by removal of HRP reaction product. Brain Research, 177:165-169.
3. Ahissar, M., Ahissar, H., Bergman, H., and Vaadia, E. (1992). Encoding of sound-source location and movement: activity of single neurons and interaction between adjacent neurons in the monkey auditory cortex. Journal of Neurophysiology, 67:203-215.
4. Aitkin, L.M., Anderson, D.J., and 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.
5. Aitkin, L.M., Dickhaus, H., Schult, W., and Zimmermann, M. (1978). External nucleus of inferior colliculus: auditory and spinal somatosensory afferents and their interactions. Journal of Neurophysiology, 41:837-847.
6. Aitkin, L.M. and Martin, R.L. (1987). The representation of stimulus azimuth by high best-frequency azimuth selective neurons in the central nucleus of the inferior colliculus of the cat. Journal of Neurophysiology, 57:1185-1200.
7. Aitkin, L.M., Nelson, J.E., and Shepherd, R.K. (1994). Hearing, vocalization and the external ear of a marsupial, the northern Quoll, *Dasyurus hallucatus*. Journal of Comparative Neurology, 349:377-388.
8. Aitkin, L.M. and Phillips, S.C. (1984a). Is the inferior colliculus an obligatory relay in the cat auditory system? Neurosciences Letters, 44:259-264.
9. Aitkin, L.M. and Phillips, S.C. (1984b). The interconnections of the inferior colliculi through their commissure. Journal of Comparative Neurology, 228:210-216.
10. Aitkin, L.M. and Prain, S.M. (1974). Medial geniculate body: unit responses in the awake cat. Journal of Neurophysiology, 37:512-521.
11. Aitkin, L.M., Webster, W.R., Veale, J.L., and Crosby, D.C. (1975). Inferior colliculus. I. Comparison of response properties of neurons in central, pericentral, and external nuclei of adult cat. Journal of Neurophysiology, 38:1196-1207.
12. Altman, J.A. (1968). Are neurons detecting direction of sound source motion. Experimental Neurology, 22:13-25.
13. Altman, J.A. (1987). Information processing concerning moving sound sources in the auditory centers and its utilization by brain integrative and motor structures. In: *Auditory Pathway: Structure and Function*, edited by J.Syka and R.B.Masterton, pp. 349-354. Plenum Press, New York.

14. Altman, J.A., Balonov, L.J., and Deglin, V.L. (1979). Effects of unilateral disorder of the brain hemisphere function in man on directional hearing. Neuropsychologia, 17:295-301.
15. Altman, J.A. and Kalmykova, I.V. (1986). Role of the dog's auditory cortex in discrimination of sound signal imulating sound source movement. Hearing Research, 24:243-253.
16. Altman, J.A., Rosenblum, A.S., and Lvova, V.G. (1987). Lateralization of a moving auditory image in patients with focal damage of the brain hemisphere. Neuropsychologia, 25:435-442.
17. Altman, J.A., Syka, J., and Shingidina, G.N. (1970). Neuronal activity in the medial geniculate body. Experimental Brain Research, 10:81-93.
18. Andersen, R.A., Roth, G.L., Aitkin, L.M., and Merzenich, M.N. (1980). The efferent projections of the central nucleus and the pericentral nucleus of the inferior colliculus in the cat. Journal of Comparative Neurology, 194:649-662.
19. Andersen, R.A., Snyder, R.L., and Merzenich, M.M. (1980). The topographic organization of corticocollicular projections from physiologically identified loci in the AI, AII, and anterior auditory cortical fields of the cat. Journal of Comparative Neurology, 191:479-494.
20. Anderson, D.J., Rose, J.E., Hind, J.E., and Brugge, J.F. (1971). Temporal position of discharges in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus: frequency and intensity effects. Journal of the Acoustical Society of America, 49:1131-1131.
21. Angell, J.R. and Fite, W. (1901). The monaural localization of sound. Neurophysiology, 49:902-921.
22. Asano, F., Suzuki, Y., and Sone, T. (1990). Role of spectral cues in median plane localization. Journal of the Acoustical Society of America, 88:159-168.
23. Batra, R., Kuwada, S., and Fitzpatrick, D.C. (1999). Sensitivity to interaural temporal disparities of low- and high-frequency neurons in the superior olivary complex. I. Heterogeneity of responses. Journal of Neurophysiology, 78:1222-1236.
24. Batra, R., Kuwada, S., and Stanford, TR. (1993). High-frequency neurons in the inferior colliculus that are sensitive to interaural delays of amplitude-modulated tones: evidence for dual binaural influences. Journal of Neurophysiology, 70:64-80.
25. Batteau, D.W. (1967). The role of the pinna in human localization. Proceedings of the Royal Society (B), 168:158-180.

26. Bechterev, N.N., Syka, J., and Altman, J.A. (1975). Responses of cerebellar units to stimuli simulating sound source movement and visual moving stimuli. Experientia, 37:819-821.
27. Belendiuk, K. and Butler, R.A. (1975). Monaural location of low-pass noise bands in the horizontal plane. Journal of the Acoustical Society of America, 58:701-705.
28. Benson, D.A., Hienz, R.D., and Goldstein, M.H. (1981). Single unit activity in the auditory cortex of the monkeys actively localizing a sound source: spatial tuning and behavioral dependency. Brain Research, 219:249-267.
29. Benson, D.A. and Teas, D.C. (1976). Single unit study of binaural interaction in the auditory cortex of the chinchilla. Brain Research, 103:313-338.
30. Berkley, K.J., Blomqvist, A., Pelt, A., and Flink, R. (1980). Differences in the collateralization of neuronal projections from the dorsal column nuclei and lateral cervical nucleus to the thalamus and tectum in the cat: an anatomical study using two different double-labeling techniques. Brain Research, 202:273-290.
31. Berlucchi, G. (1972). Anatomical and physiological aspects of visual functions in the corpus callosum. Brain Research, 37:371-392.
32. Berlucchi, G. (1981). Recent advances in the analysis of the neural substrates of interhemispheric communication. In: *Brain Mechanisms of Perceptual Awareness and Purposeful Behavior.*, edited by O.Pomperano and C.A.Ajemone-Marsan, Raven Press, New York.
33. Berlucchi, G. and Rizzolatti, R. (1968). Binocularly driven neurons in the visual cortex of split chiasm cats. Science, 159:308-310.
34. Blauert, J. (1969/70). Sound localization in the median plane. Acustica, 22:205-213.
35. Bloom, P.J. (1977). Creating source elevation illusions by spectral manipulation. Journal of Audio Engineering Society, 25:560-565.
36. Bowman, E.M. and Olson, C.R. (1988a). Visual and auditory association areas of the cat's posterior ectosylvian gyrus: cortical afferents. Journal of Comparative Neurology, 272:30-42.
37. Bowman, E.M. and Olson, C.R. (1988b). Visual and auditory association areas of the cat's posterior ectosylvian gyrus: thalamic afferents. Journal of Comparative Neurology, 272:15-29.
38. Brown, C.H., Beecher, M.D., Moody, D.B., and Stebbins, W.C. (1978). Localization of primate calls by old world monkeys. Science, 201:753-754.

39. Brugge, J.F., Blatchley, B., and Kudoh, M. (1993). Encoding of amplitude-modulated tones by neurons of the inferior colliculus of the kitten. Brain Research, 615:199-217.
40. Brugge, J.F., Dubrovsky, N.A., Aitkin, L.M., and Anderson, D.J. (1969). Sensitivity of single neurons in auditory cortex of cat to binaural tonal stimulation; effects of varying interaural time and intensity. Journal of Neurophysiology, 32:1005-1024.
41. Brugge, J.F. and Merzenich, M.N. (1973). Responses of neurons in auditory cortex of the macaque monkey to monaural and binaural stimulation. Journal of Neurophysiology, 36:1138-1158.
42. Brunso-Bechtold, J.K., Thomson, G.C., and Masterton, R.B. (1981). HRP study of the organization of auditory afferents ascending to central nucleus of inferior colliculus in cat. Journal of Comparative Neurology, 197:705-722.
43. Burlingame, J.A. and Butler, R.A. (1998). The effects of attenuation of frequency segments on binaural localization of sound. Perception and Psychophysic, 60:1374-1383.
44. Butler, R.A. (1986). The bandwidth effect on monaural and binaural localization. Hearing Research, 21:67-73.
45. Butler, R.A. (1987). An analysis of the monaural displacement of sound in space. Perception and Psychophysic , 41:1-7.
46. Butler, R.A. (1994). Asymmetric performances in monaural localization of sound in space. Neuropsychologia, 32:221-229.
47. Butler, R.A. and Flannery, R. (1980). The spatial attributes of stimulus frequency and their role in monaural localization of sound in the horizontal plane. Perception and Psychophysic, 28:449-457.
48. Byrne, D. and Dermody, P. (1975). Localization of sound with binaural body-worn hearing aids. British Journal of Audiology, 9:107-115.
49. Caird, D. and Klinke, R. (1983). Processing of binaural stimuli by cat superior olivary complex neurons. Experimental Brain Research, 52:385-399.
50. Calford, M.B. and Aitkin, L.M. (1983). Ascending projections to the medial geniculate body of the cat: evidence for multiple, parallel auditory pathways through thalamus. Journal of Neurosciences, 3:2365-2380.
51. Calford, M.B., Moore, D.R., and Hutchings, M.E. (1986). Central and peripheral contributions of acoustic space by neurons in the inferior colliculus of cat. Journal of Neurophysiology, 55:587-603.



52. Calvert, G.A., Bullmore, E.T., Brammer, M.J., Campbell, R., Williams, S.C., McGuire, P.K., Woodruff, P.W., Iversen, S.D., and David, A.S. (1997). Activation of auditory cortex during silent lipreading. Science, 275:593-596.
53. Carlille, S., Delaney, S., and Corderoy, A. (1999). The localisation of spectrally restricted sounds by human listeners. Hearing Research, 128:175-189.
54. Carlille, S. and Pralong, D. (1994). The location-dependent nature of perceptually salient features of the human head-related transfer functions. Journal of the Acoustical Society of America, 95:3445-3459.
55. Casseday, J.H. and Neff, W.D. (1973). Localization of pure tones. Journal of the Acoustical Society of America, 54:365-372.
56. Casseday, J.H. and Neff, W.D. (1975). Auditory localization: role of the auditory pathways in brain stem of the cat. Journal of Neurophysiology, 16:842-856.
57. Chalupa, L.M. and Rhoades, R.W. (1977). Responses of visual, somatosensory and auditory neurones in the golden hamster's superior colliculus. Journal of Physiology, 270:595-626.
58. Chan, J.C., Yin, T.C., and Musicant, A.D. (1987). Effects of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus. II. Responses to band-pass filtered noises. Journal of Neurophysiology, 58:543-561.
59. Chandler, D.W. and Grantham, D.W. (1992). Minimum audible movement angle in the horizontal plane as a function of stimulus frequency and bandwidth, source azimuth, and velocity. Journal of the Acoustical Society of America, 91:1624-1636.
60. Conley, M., Kupersmith, A.C., and Diamond, I.T. (1991). The organization of projections from subdivisions of the auditory cortex and thalamus to the auditory sector of the thalamic reticular nucleus in Galago. European Journal of Neurosciences, 3:1089-1103.
61. Cornacchia, L., Sterzi, R., and Vallar, G. (1984). Disorders of perceived auditory lateralization after lesions of the right hemisphere. Brain, 107:37-52.
62. Covey, E. and Casseday, J.H. (1991). The monaural nuclei of the lateral lemniscus in an echolocating bat: parallel pathways for analyzing temporal features of sound. Journal of Neurosciences, 11:3456-3470.
63. Cranford, J.L., Andres, M.A., Piatz, K.K., and Reissig, K.L. (1993). Influences of age and hearing loss on the precedence effect in sound localization. Journal of Speech and Hearing Research, 36:437-441.
64. Cranford, J.L. and Igarashi, M. (1977). Effects of auditory cortex lesions on temporal summation in cats. Brain Research, 136:559-564.

65. Cranford, J.L., Morgan, M., Scudder, R., and Moore, C. (1993). Tracking of "moving" fused auditory images by children. Journal of Speech and Hearing Research, 36:424-430.
66. Diamond, I.T., Jones, E.G., and Powell, T.P.S. (1968). Interhemispheric fiber connections of the auditory cortex of the cat. Brain Research, 11:177-193.
67. Duhamel, J.R., Pinek, B., and Brouchon, M. (1986). Manual pointing to auditory targets: performances of right versus left handed subjects. Cortex, 22:633-638.
68. Ebata, M., Sone, T., and Nimura, T. (1968). Improvement of hearing ability by directional information. Journal of the Acoustical Society of America, 43:289-289.
69. Ebner, F.F. and Myers, R.E. (1965). Distribution of corpus callosum and anterior commissure in cat and racoon. Journal of Comparative Neurology, 124:353-375.
70. Eisenman, L.M. (1974). Neural encoding of sound localization: an electrophysiological study in auditory cortex (A1) of the cat using free field stimuli. Brain Research, 75:203-214.
71. Elverland, H.H. (1978). Ascending and intrinsic projections of the superior olivary complex in the cat. Experimental Brain Research, 32:117-134.
72. Evans, E.F. (1968). Cortical representation. In: *Hearing Mechanisms in Vertebrates*, edited by A.V.S.de Reuk et J.Knight, pp. 272-287. Churchill, London.
73. Evans, E.F. (1975). The sharpening of cochlear frequency selectivity in the normal and abnormal cochlea. Audiology, 14:419-442.
74. Evans, E.F. and Nelson, P.G. (1973). On the functional relationship between the dorsal and ventral divisions of the cochlear nucleus of the cat. Experimental Brain Research, 17:428-442.
75. Evans, E.F. and Wilson, J.P. (1975). Cochlear tuning properties: concurrent basilar membrane and single nerve fiber measurements. Science, 190:1218-1221.
76. Evans, E.F. and Withfield, I.C. (1964). Classification of unit responses in the auditory cortex of the unanesthetized and unrestrained cat. Journal of Physiology (London), 171:476-493.
77. Feddersen, W.E., Sandel, T.T., Teas, D.C., and Jeffress, L.A. (1957). Localisation of high-frequency tones. Journal of the Acoustical Society of America, 29:988-991.
78. Fischer, W.H. and Schafer, J.W. (1991). Direction-dependent amplification of the human outer ear. British Journal of Audiology, 25:123-130.
79. Fisher, H.G. and Freedman, S.J. (1968). Localization of sound during simulated unilateral conductive hearing loss. Acta Otolaryngologica, 66:213-220.

80. Fishman, Y.I., Reser, D.H., Arezzo, J.C., and Steinschneider, M. (1998). Pitch vs. spectral encoding of harmonic complex tones in primary auditory cortex of the awake monkey. Brain Research, 786:18-30.
81. FitzPatrick, K.A. and Imig, T.J. (1978). Projections of auditory cortex upon the thalamus and midbrain in the owl monkey. Journal of Comparative Neurology, 177:573-555.
82. Flannery, R. and Butler, R.A. (1981). Spectral cues provides by the pinna for monaural localization in the horizontal plane. Perception and Psychophysics, 29:438-444.
83. Friauf, E. (1992). Tonotopic order in the adult and developing auditory system of the rat as show by c-fos immunocytochemistry. Europeen Journal of Neurosciences, 4:798-812.
84. Fuse, T., Funakubo, T., Nakamura, T., and Aoyagi, M. (1996). Quantitative analysis of sound localization with ocular positioning. Neuroreport, 10:1589-1592.
85. Gardner, M.B. and 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.
86. Glendenning, K.K., Brunso-Bechtold, J.K., Thomson, G.C., and Masterton, R.B. (1981). Ascending auditory afferents to the nuclei of the lateral lemniscus. Journal of Comparative Neurology, 197:673-703.
87. Glendenning, K.K., Hutson, K.A., Kudo, R.J., and Masterton, R.B. (1985). Acoustic chiasm. II. Anatomical basis of binaurality in lateral superior olive of the cat. Journal of Comparative Neurology, 232:261-285.
88. Glenn, S.L. and Kelly, J.B. (1992). Kainic acid lesions of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus: effects on binaural evoked responses in rat auditory cortex. Journal of Neurosciences, 12:3688-3699.
89. Goldberg, J.M. and Brown, P.B. (1969). Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: some physiological mechanisms of sound localization. Journal of Neurophysiology, 32:613-636.
90. Goldstein, M.A. (1926). Relation of tactile impression and hearing perception. Laryngoscope, 36:729-746.
91. Gourevicht, G. (1978). Directional hearing in mammals. In: *Comparative Studies of Hearing in Vertebrates.*, edited by A.N. Popper, et al, pp. 357-373. Springer-Verlag, New York.
92. Grantham, D.W. (1984). Discrimination of dynamic interaural intensity differences. Journal of the Acoustical Society of America, 76:71-76.

93. Grantham, D.W. (1999). Adaptation to auditory motion in the horizontal plane: effect of prior exposure to motion on motion detectability. Perception and Psychophysic, 52:144-150.
94. Grantham, D.W. and Wightman, F.L. (1979). Detectability of a pulsed tone in the presence of a masker with time-varying interaural correlation. Journal of the Acoustical Society of America, 65:1509-1517.
95. Griffiths, T.D., Bench, C.J., and Frackowiak, R.S.J. (1994). Human cortical areas selectively activated by apparent sound movement. Current Biology, 4:892-895.
96. Griffiths, T.D., Rees, A., Witton, C., Shakir, R.A., Henning, G.B., and Green, G.G.R. (1996). Evidence for a sound movement area in the human cerebral cortex. Nature, 383:425-427.
97. Guillemot, J.P., Richer, L., Prevost, L., Ptito, M., and Lepore, F. (1987). Receptive field properties of somatosensory callosal fibers in the monkey. Brain Research, 402:293-302.
98. Haeske-Dewick, H., Canavan, A.G.M., and Hömberg, G.B. (1996). Sound localization in egocentric space following hemispheric lesions. Neuropsychologia, 34:937-942.
99. Hamilton, C.R., Rodriguez, K.M., and Vermeire, B.A. (1987). The cerebral commissures and midline stereopsis. Investigative ophthalmology and visual science, 28:294-294.
100. Hamilton, C.R. and Vermeire, B.A. (1986). Localization of visual function with partially split-brain monkey. In: *Two Hemispheres One Brain: Functions of the Corpus Callosum*, edited by F. Lepore, et al, pp. 315-334. Alan R. Liss, New York.
101. Harris, J.D. and Sergeant, R.L. (1971). Monaural/binaural minimum audible angle for a moving sound source. Journal of Speech and Hearing Research, 14:618-629.
102. Harris, L.R., Blakemore, C., and Donaghy, M. (1980). Integration of visual and auditory space in the mammalian superior colliculus. Nature, 288:56-59.
103. Hebrank, J. and Wright, D. (1974a). Are two ears necessary for localization of sound sources on the median plane ? Journal of the Acoustical Society of America, 56:935-938.
104. Hebrank, J. and Wright, D. (1974b). Spectral cues used in the localization of sound sources on the median plane. Journal of the Acoustical Society of America, 56:1829-1834.
105. Hebrank, J. and Wright, D. (1974c). The effect of stimulus intensity up on the localization of sound source in the median plane. Journal of the Acoustical Society of America, 56:1829-1834.

106. Heffner, H.E. (1978). Effect of auditory cortex ablation on localization and discrimination of brief sounds. Journal of Neurophysiology, 41:963-976.
107. Heffner, H.E. and Masterton, R.B. (1975). Contribution of auditory cortex to sound localization in monkey (macaca mulatta). Journal of Neurophysiology, 38:1340-1358.
108. Heffner, R.S. and Heffner, H.E. (1986). Effect of unilateral and bilateral auditory cortex lesions on the discrimination of vocalization by japanese macaques. Journal of Neurophysiology, 56:683-701.
109. Heffner, R.S. and Heffner, H.E. (1988). Sound localization acuity in the cat: effect of azimuth, signal duration, and test procedure. Hearing Research, 36:221-232.
110. Hendry, S.H. and Jones, E.G. (1991). GABA neuronal subpopulations in cat primary auditory cortex: co-localization with calcium binding proteins. Brain Research, 543:45-55.
111. Henkel, C.K. (1983). Evidence of sub-collicular auditory projections to the medial geniculate nucleus in the cat: an autoradiographic and horseradish peroxidase study. Brain Research, 259:21-30.
112. Henkel, C.K. and Shneiderman, A. (1988). Nucleus sagulum: projections of a lateral tegmental area to the inferior colliculus in the cat. Journal of Comparative Neurology, 271:577-588.
113. Henning, G.B. (1974). Detectability of interaural delay in high-frequency complex waveforms. Journal of the Acoustical Society of America, 55:84-90.
114. Heyes, A.D. and Ferris, A.J. (1975). Auditory localization using hearing aids. British Journal of Audiology, 9:102-106.
115. Hocherman, S. and Yirmiya, R. (1990). Neural activity in the medial geniculate nucleus and in the auditory cortex of the rhesus monkey reflects signal anticipation. Brain, 113:1707-1720.
116. Hofman, P.M., Van Riswick, J., and Van Opstal, A. (1998). Relearning sound localization with new ears. Nature Neurosciences, 5:337-339.
117. Hofstetter, K.M. and Ehret, G. (1992). The auditory cortex of the mouse: connections of the ultrasonic field. Journal of Comparative Neurology, 323:370-386.
118. Holmes, C. (1918). Disturbances of visual orientation. British Journal of Ophthalmology, 2:449-469.
119. Houben, D. and Gourevitch, G. (1979). Auditory lateralization in monkeys: an examination of two cues serving directional hearing. Journal of the Acoustical Society of America, 66:1057-1063.

120. Huang, A.Y. and May, B.J. (1996). Sound orientation behavior in cats. II. Mid-frequency spectral cues for sound localization. Journal of the Acoustical Society of America, 100:1070-1080.
121. Huang, A.Y. and May, B.J. (1999). Spectral cues for sound localization in cats: effects of frequency domain on minimum audible angles in the median and horizontal planes. Journal of the Acoustical Society of America, 100:2341-2348.
122. Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1967). Cortical and callosal connections concerned with the vertical meridian of the visual field in the cat. Journal of Neurophysiology, 30:1561-1573.
123. Humansky, R.A. (1992). Localization of sound in the vertical plane with and without high-frequency spectral cues. Perception and Psychophysic, 51:182-186.
124. Humansky, R.A. and Butler, R.A. (1988). The contribution of the near and far ear toward localization of sound in the saggital plane. Journal of the Acoustical Society of America, 83:2300-2310.
125. Imig, T.J. and Adrian, H.O. (1977). Binaural columns in the primary auditory cortex of the cat. Brain Research, 138:241-257.
126. Imig, T.J. and Brugge, J.F. (1978). Source and terminaisons of callosal axons related to binaural and frequency maps in auditory cortex of the cat. Journal of Comparative Neurology, 182:637-660.
127. Imig, T.J., Irons, W.A., and Samson, F.R. (1990). Single-unit selectivity to azimuthal direction and sound pressure level of noise burst in cat high-frequency primary auditory cortex. Journal of Neurophysiology, 63:1448-1466.
128. Imig, T.J. and Morel, A. (1983). Organization of the thalamocortical auditory system in the cat. Annual Review of Neuroscience, 6:95-120.
129. Imig, T.J. and Morel, A. (1985a). Tonotopic organisation in lateral part of posterior group of thalamic nuclei in the cat. Journal of Neurophysiology, 53:836-851.
130. Imig, T.J. and Morel, A. (1985b). Tonotopic organization in the ventral nucleus of the medial geniculate body of the cat. Journal of Neurophysiology, 53:309-340.
131. Imig, T.J. and Reale, R.A. (1980). Pattern of cortico-cortical connections related to tonotopic maps in cat auditory cortex. Journal of Comparative Neurology, 192:293-332.
132. Imig, T.J. and Reale, R.A. (1981). Ipsilateral corticocortical projections related to binaural columns in cat primary auditory cortex. Journal of Comparative Neurology, 203:1-14.

133. Imig, T.J., Reale, R.A., Brugge, J.F., Morel, A., and Adrian, H.O. (1986). Topography of the cortico-cortical connections related to tonotopic and binaural maps of cat auditory cortex. In: *Two hemispheres-One brain: Function of the Corpus Callosum*, edited by M.P.a.H.H.J. F.Lepore, pp. 103-115. Alan R. Liss Inc., New York.
134. Irvine, D.R.F. (1986): *The Auditory Brainstem*. Springer-Verlag, Berlin.
135. Irvine, D.R.F. (1987). Neural intensity differences in cat: change in sound pressure level and azimuthal displacement in the frontal horizontal plane. Hearing Research, 26:267-286.
136. Irvine, D.R.F. and Wise, L.Z. (1983). The neural representation of the auditory space. Proceedings of the Australian Physiological and Pharmacological Society, 14:84-96.
137. Javer, A.R. and Schwarz, D.W. (1995). Plasticity in human directional hearing. Journal of Otolaryngology, 24:111-117.
138. Jeffress, L.A. (1968). Mathematical and electrical models of auditory detection. Journal of the Acoustical Society of America, 44:187-203.
139. Jeffress, L.A. and McFadden, D. (1971). Differences of interaural phase and level in detection and lateralization. Journal of the Acoustical Society of America, 49:1169-1169+.
140. Jenkins, W.M. and Masterton, R.B. (1982). Sound localization: effects of unilateral lesions in central auditory system. Journal of Neurophysiology, 47:987-1016.
141. Jenkins, W.M. and Merzenich, M.N. (1984). Role of cat primary auditory cortex for sound localization behavior. Journal of Neurophysiology, 52:819-847.
142. Jones, E.G. (1968). The commissural connections of the somatic sensory cortex in the cat. Journal of Anatomy, 103:433-455.
143. Jones, E.G. (1975). Some aspects of the organization of the thalamic reticular complex. Journal of Comparative Neurology, 162:285-308.
144. Jongkees, L.B.W. and Groen, J.J. (1946). On directional hearing. Journal of Laryngology, 61:495-504.
145. Judge, P.W. and Kelly, J.B. (1983). The effects of auditory central lesions on seven choice sound localization by the rat. Neuroscience Abstract, 9:956-956.
146. Kavanagh, G.L. and Kelly, J.B. (1987). Contribution of auditory cortex to sound localization by the ferret (*Mustela putorius*). Journal of Neurophysiology, 57:1746-1766.

147. Kawamura, K. (1973). Cortico-cortical fiber connections of the cat cerebrum: 1 temporal region. Brain Research, 51:1-21.
148. Kelly, J.B. (1980). Effects of auditory cortical lesions on sound localization by the rat. Journal of Neurophysiology, 44:1161-1174.
149. Kelly, J.P. and Wong, D. (1981). Laminar connections of the cat's auditory cortex. Brain Research, 212:1-15.
150. King, A.J. (1993). A map of auditory space in the mammalian brain: neural computation and development. Experimental Physiology, 78:559-590.
151. King, A.J. and Carlille, S. (1994). Responses of neurons in the ferret superior colliculus to the spatial location of tonal stimuli. Hearing Research, 81:137-149.
152. Klingon, G.H. and Bontecou, D.C. (1966). Localization in auditory space. Neurology, 16:879-886.
153. Knight, P.L. (1977). Representation of the cochlea within the anterior auditory field (AAF) of the cat. Brain Research, 130:447-467.
154. Knudsen, E.I., Knudsen, P.F., and Esterly, S.D. (1984). A critical period for the recovery of sound localization accuracy following monaural occlusion in the barn owl. Journal of Neurosciences, 4:1012-1020.
155. Kollmeier, B. and Gilkey, R.H. (1990). Binaural forward and backward masking: Evidence of sluggishness in binaural detection. Journal of the Acoustical Society of America, 87:1709-1719.
156. Krier, K.D. and Ades, H.W. (1943). Studies on the function of the higher acoustic nervous centers in the cat. American Journal of Physiology, 56:501-536.
157. Kudo, M. and Niimi, K. (1980). Ascending projections of the inferior colliculus in the cat: an autoradiographic study. Journal of Comparative Neurology, 191:545-556.
158. Kuhn, G.F. (1979). The effect of the human torso, head and pinna on the azimuthal directivity and on the median plane vertical directivity. Journal of the Acoustical Society of America, 65:58-58.
159. Kuhn, G.F. (1980). Towards a model for sound localization. In: *Sound Localization: Theory and Application.*, edited by R.W.Gatehouse, pp. 51-64. Amphora Press., Connecticut.
160. Kuhn, G.F. (1982). A mathematical model for localization cues. In: *Localization of Sound: Theory and Application.*, edited by C.T. R.W.Gatehouse and Groton, Amphora press, Connecticut.



161. Kuhn, G.F. and Guernsey, R.M. (1983). Sound pressure distribution about the human head and torso. Journal of the Acoustical Society of America, 73:95-105.
162. Kulkarni, A. and Colburn, H.S. (1998). Role of spectral detail in sound-source localization. Nature, 6713:747-749.
163. Kulkarni, A., Isabelle, S.K., and Colburn, H.S. (1999). Sensitivity of human subjects to head-related transfer-function phase spectra. Journal of the Acoustical Society of America, 105:2821-2840.
164. Kuwada, S., Stanford, T.R., and Batra, R. (1987). Interaural phase-sensitive units in the inferior colliculus of the unanesthetized rabbit: effects of changing frequency. Journal of Neurophysiology, 57:1338-1360.
165. Kuwada, S. and Yin, T.C. (1983). Binaural interaction in low-frequency neurons in inferior colliculus of the cat. I. Effects of long interaural delays, intensity, and repetition rate on interaural delay function. Journal of Neurophysiology, 50:981-999.
166. Lassonde, M., Sauerweim, H., McCabe, N., Laurencelle, L., and Geoffroy, G. (1988). Extent and limits of cerebral adjustment to early section or congenital absence of corpus callosum. Behavioral Brain Research, 30:165-181.
167. Lepore, F. and Guillemot, J.P. (1982). Visual receptive field properties of cells innervated through the corpus callosum in the cat. Experimental Brain Research, 46:413-424.
168. Lepore, F., Lassonde, M., M.Poirier, P., Schiavetto, A., and Veillett, N. (1994). Midline sensory intégation in callosal agenesis. In: *Callosal Agenesis. A Natural Split Brain ?*, edited by M.Lassonde and M.A.Jeeves, pp. 155-169. Plenum Press, New York.
169. Lepore, F., Ptito, M., and Guillemot, J.P. (1986). The role of the corpus callosum in the midline fusion. In: *Two Hemispheres One Brain: Functions of the Corpus Callosum*, Anonymouspp. 211-229. Alan R. Liss, New York.
170. Lessard, N., Lepore, F., Poirier, P., Villemagne, J., and Lassonde, M. (1998). Sound localization in hemispherectomized patients: the contribution of crossed and uncrossed cortical afferent. Experimental Brain Research, (submitted):
171. Lessard, N., Pare, M., Lepore, F., and Lassonde, M. (1998). Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. Nature,
172. Li, L. and Kelly, J.B. (1992). Inhibitory influence of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus on binaural responses in the rat's inferior colliculus. Journal of Neurosciences, 12:4530-4539.
173. Lorente de No, R. (1981): *The Primary Acoustic Nuclei*. Raven Press, New York.

174. Lorenzi, C., Gatehouse, S., and Lever, C. (1999). Sound localization in noise in normal-hearing listeners. Journal of the Acoustical Society of America, 105:1810-1820.
175. Luttenberg, J. (1966). Contribution of the fetal ontogenesis of the corpus callosum in man. 3. Myelinisation in the corpus callosum. Folia Morphologica, 14:192-199.
176. Martin, R.L. and Webster, W.R. (1987). The auditory spatial acuity of the cat in the interaural horizontal and median vertical planes. Hearing Research, 30:239-252.
177. Maruyama, N. and Kanno, Y. (1961). Experimental study of functional compensation after bilateral removal of auditory cortex in cats. Journal of Neurophysiology, 24:193-202.
178. McFadden, B.J. and Pasanen, E.G. (1976). Lateralization at high frequencies based on interaural time differences. Journal of the Acoustical Society of America, 59:634-639.
179. McMullen, N.T. and de Venecia, R.K. (1993). Thalamocortical patches in auditory neocortex. Brain Research, 620:317-322.
180. Mehrgardt, S. and Mellert, V. (1977). Transformation characteristics of the external human ear. Journal of the Acoustical Society of America, 61:1567-1576.
181. Merchan, M.A., Saldana, E., and Plaza, I. (1994). Dorsal nucleus of the lateral lemniscus in the rat: concentric organization and tonotopic projection to the inferior colliculus. Journal of Comparative Neurology, 342:259-278.
182. Merzenich, M.N., Knight, P.L., and Roth, G.L. (1975). Representation of cochlea within primary auditory cortex in the cat. Journal of Neurophysiology, 38:231-249.
183. Merzenich, M.N., White, M.W., Leake, P.A., Schindler, R.A., and Michelson, R.P. (1977). Further progress in the development of multichannel cochlear implants. Trans American Academy of Ophthalmology and Otolaryngology, 84:181-182.
184. Merzenich, M.N., White, M.W., Vivion, M.C., Leake-Jones, P.A., and Walsh, S. (1979). Some considerations of multichannel electrical stimulation of the auditory nerve in the profoundly deaf; interfacing electrode arrays with the auditory nerve array. Acta Otolaryngologica, 87:196-203.
185. Merzenich, M. and Reid, M.D. (1974). Representation of the cochlea within the inferior colliculus of the cat. Brain Research, 77:397-415.
186. Middlebrooks, J.C. (1992). Narrow-band sound localization related to external ear acoustics. Journal of the Acoustical Society of America, 92:2607-2624.
187. Middlebrooks, J.C., Dykes, R.W., and Merzenich, M. (1980). Binaural response specific bands in A1: Topographic organization orthogonal to isofrequency contours. Brain Research, 18:131-148.

188. Middlebrooks, J.C. and Green, D.M. (1990). Directional dependence of interaural envelope delays. Journal of the Acoustical Society of America, 87:149-162.
189. Middlebrooks, J.C. and Green, D.M. (1991). Sound localization by human listeners. Annual Review of Psychology, 41:135-159.
190. Middlebrooks, J.C. and Knudsen, E.I. (1984). A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. Journal of Neurosciences, 4:2621-2634.
191. Middlebrooks, J.C., Makous, J.C., and Green, D.M. (1989). Directional sensitivity of sound-pressure levels in the human ear canal. Journal of the Acoustical Society of America, 86:89-106.
192. Middlebrooks, J.C. and Pettigrew, J.D. (1981). Functional classes of neurons in primary auditory cortex of the cat distinguished by the sensibility to sound location. Journal of Neurosciences, 1:107-120.
193. Middlebrooks, J.C. and Zook, J.M. (1983). Intrinsic organization of cat's medial geniculate body identify by projections to binaural response-specific bands in the primary auditory cortex. Journal of Neurosciences, 3:203-224.
194. Mills, A.W. (1958). On the minimum audible angle. Journal of the Acoustical Society of America, 30:237-246.
195. Mills, J.H. and Talo, S.A. (1972). Temporary threshold shifts produced by exposure to high-frequency noise. Journal of Speech and Hearing Research, 15:624-631.
196. Mitani, A., Itoh, K., and Mizuno, N. (1987). Distribution and size of thalamic neurons projecting to layer I of the auditory cortical fields of the cat compared to those projecting to layer IV. Journal of Comparative Neurology, 257:105-121.
197. Mitani, A. and Shimokouchi, M. (1985). Neuronal connections in the primary auditory cortex: an electrophysiological study in the cat. Journal of Comparative Neurology, 235:417-429.
198. Mitani, A., Shimokouchi, M., Itoh, K., Nomura, S., Kudo, M., and Mizuno, N. (1985). Morphology and laminar organization of electrophysiologically identified neurons in the primary auditory cortex in the cat. Journal of Comparative Neurology, 235:430-447.
199. Mitchell, D.E. and Blakemore, C.B. (1970). Binocular depth perception and the corpus callosum. Vision Research, 10:49-54.
200. Montero, V.M. and Scott, G.L. (1983). Ultrastructural identification of satellite interneurons in the rat dorsal lateral geniculate nucleus. Archives of Biology and Medical Experiment, 16:343-360.

201. Moody, D.B. and Stebbins, W.C. (1980). Localization of noise bands by Old World monkeys. Journal of the Acoustical Society of America, 68:127-132.
202. Moore, B.C., Glasberg, B.R., and Shailer, M.J. (1984). Frequency and intensity difference limens for harmonics within complex tones. Journal of the Acoustical Society of America, 75:550-561.
203. Moore, D.R., Hutchings, M.E., Addison, P.D., Semple, M.N., and Aitkin, L.M. (1984). Properties of spatial receptive fields in the central nucleus of the cat inferior colliculus. II. Stimulus intensity effects. Hearing Research, 13:175-188.
204. Moore, D.R. and Irvine, D.R.F. (1979). The development of some peripheral and central auditory responses in the neonatal cat. Brain Research, 163:49-59.
205. Moore, D.R., Semple, M.N., Addison, P.D., and Aitkin, L.M. (1999). Properties of spatial receptive fields in the central nucleus of the cat inferior colliculus. I. Responses to tones of low intensity. Hearing Research, 13:159-174.
206. Moore, J.K., Guan, Y.L., and Shi, S.R. (1997). Axogenesis in the human fetal auditory system, demonstrated by neurofilament immunohistochemistry. Anatomy and Embryology, 195:15-30.
207. Moore, J.K., Perazzo, L.M., and Braun, A. (1995). Time course of axonal myelination in the human brain stem auditory pathway. Hearing Research, 87:21-31.
208. Moore, P.W., Hall, R.W., Friedl, W.A., and Nachtigall, P.E. (1999). The critical interval in dolphin echolocation: what is it? Journal of the Acoustical Society of America, 76:314-317.
209. Morel, A. and Imig, T.J. (1987). Thalamic projections to fields A, AI, P and VP in the cat auditory cortex. Journal of Comparative Neurology, 265:119-144.
210. Morest, D.K. and Oliver, D.L. (1984). The neuronal architecture of the inferior colliculus in the cat: defining the functional anatomy of the auditory midbrain. Journal of Comparative Neurology, 222:209-236.
211. Morris, J.S., Friston, K.J., and Dolan, R.J. (1998). Experience-dependent modulation of tonotopic neural responses in human auditory cortex. Proceedings of the Royal Society of London for Biological Sciences, 1397:649-657.
212. Morrongiello, B.A. (1987). Infants' localization of sounds in the median sagittal plane: effects of signal frequency. Journal of the Acoustical Society of America, 82:900-905.
213. Musicant, A.D. (1993). Binaural localization: influence of stimulus frequency and the linkage to covert peak areas. Hearing Research, 67:220-229.

214. Musicant, A.D. and Butler, R.A. (1984a). The influence of pinnae-based spectral cues on sound localization. Journal of the Acoustical Society of America, 75:1195-1200.
215. Musicant, A.D. and Butler, R.A. (1984b). The psychophysical basis of monaural localization. Hearing Research, 14:185-190.
216. Musicant, A.D. and Butler, R.A. (1985). Influence of monaural spectral cues on binaural localization. Journal of the Acoustical Society of America, 77:202-208.
217. Musicant, A.D., Chan, J.C., and Hind, J.E. (1990). Direction-dependent spectral properties of cat external ear: new data and cross-species comparisons. Journal of the Acoustical Society of America, 87:757-781.
218. Neff, W.D. (1968). Localization and lateralization of sound in space. In: *Sensory-Communication*, edited by A.V.S.de Reuk et J.Knight, pp. 259-278. Technology Press and Wiley, New York.
219. Neff, W.D. and Casseday, J.H. (1977). Effects of unilateral ablation of auditory cortex on monaural cat's ability to localize sound. Journal of Neurophysiology, 40:44-52.
220. Neff, W.D., Diamond, I.T., and Casseday, J.H. (1975). Behavioral studies auditory discrimination: central nervous system. In: *Handbook of Sensory Physiology*, edited by W.D.Keidel and W.D.Neff, pp. 307-400. Springer-Verlag, New York.
221. Neti, C., Young, E.D., and Schneider, M.H. (1992). Neural network models of sound localization based on directional filtering by the pinna. Journal of the Acoustical Society of America, 92:3140-3156.
222. Oldfield, S.R. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburg Inventory. Neuropsychologia, 9:97-113.
223. Oldfield, S.R. and Parker, S.P.A. (1986). Acuity of sound localization: a topography of auditory space III. Monaural hearing conditions. Perception, 15:67-81.
224. Oliver, D.L. (1987). Projections to the inferior colliculus from the anteroventral cochlear nucleus in the cat: possible substrates for binaural interaction. Journal of Comparative Neurology, 264:24-46.
225. Oliver, D.L. and Shneiderman, A. (1989). An EM study of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus: inhibitory, commissural, synaptic connections between ascending auditory pathways. Journal of Neurosciences, 9:967-982.
226. Palmer, A.R. and King, A.J. (1982). The representation of auditory space in the mammalian superior colliculus. Nature, 299:248-249.
227. Paula-Barbosa, M.M., Foyo, P.B., and Sousa-Pinto, A. (1975). The association connexions of the suprasylvian fringe (SF) and other areas of the cat auditory cortex. Experimental Brain Research, 23:535-554.

228. Payne, B.R., Elberger, A.J., Berman, N., and Murphy, H. (1980). Binocularity in the cat visual cortex is reduced by sectioning the corpus callosum. Science, 207:1097-1098.
229. Pendya, D.N., Hallett, M., and Murherjee, S.K. (1969). Intra- and interhemispheric connections of neocortical auditory system in the rhesus monkey. Brain Research, 15:49-65.
230. Pendya, D.N. and Seltzer, B. (1986). The topography of commissural fibers. In: *Two hemispheres-One brain: Function of the Corpus Callosum*, edited by M.P.a.H.H.J. F.Lepore, pp. 47-73. Alan R. Liss Inc., New York.
231. Pendya, D.N. and Vignolo, L.A. (1968). Interhemispheric neocortical projections of somatosensory areas I and II in the rhesus monkey. Brain Research, 7:300-303.
232. Perrott, D.R. (1982). Dynamic factors in sound localization. In: *Sound Localization: Theory and Application*. , edited by R.W.Gatehouse, pp. 169-193. Amphora Press, Connecticut.
233. Perrott, D.R. and Marlborough, K. (1989). Minimum audible movement angle: marking the end points of the path traveled by a moving sound source. Journal of the Acoustical Society of America, 85:1773-1775.
234. Perrott, D.R. and Musicant, A.D. (1977). Minimum auditory movement angle: binaural localization of moving sound sources. Journal of the Acoustical Society of America, 62:1463-1466.
235. Perrott, D.R. and Musicant, A.D. (1981). Dynamic minimum audible angle: binaural spatial acuity with moving sound sources. Journal of Auditory Research, 21:287-295.
236. Perrott, D.R. and Pacheco, S. (1989). Minimum audible angle thresholds for broadband noise as a function of the delay between the onset of the lead and lag signals. Journal of the Acoustical Society of America, 85:2669-2672.
237. Perrott, D.R. and Saberi, K. (1990). Minimum audible angle thresholds for sources varying in both elevation and azimuth. Journal of the Acoustical Society of America, 87:1728-1731.
238. Perrott, D.R. and Tucker, J. (1988). Minimum audible movement angle as a fonction of signal frequency and the velocity of the source. Journal of the Acoustical Society of America, 83:1522-1527.
239. Phillips, D.P. and Brugge, J.F. (1985). Progress in neurophysiology of sound localization. Annual Review of Psychology, 36:245-274.

240. Phillips, D.P. and Irvine, D.R. (1981a). Responses of single neurons in physiologically defined area AI of cat cerebral cortex: sensitivity to interaural intensity differences. Hearing Research, 4:299-307.
241. Phillips, D.P. and Irvine, D.R. (1981b). Responses of single neurons in physiologically defined primary auditory cortex (AI) of the cat: frequency tuning and responses to intensity. Journal of Neurophysiology, 45:48-58.
242. Phillips, D.P. and Irvine, D.R. (1982). Properties of single neurons in the anterior auditory field (AAF) of cat cerebral cortex. Brain Res 1982 Sep 30;248(2):237-44, 248:237-244.
243. Phillips, D.P. and Irvine, D.R. (1983). Some features of binaural input to single neurons in physiologically defined area AI of cat cerebral cortex. Journal of Neurophysiology, 49:383-395.
244. Pinek, B., Duhamel, J.R., Cave, C., and Brouchon, M. (1989). Audio-spatial deficits in humans: differential effects associated with left versus right hemisphere parietal damage. Cortex, 25:175-186.
245. Poirier, P., Jiang, H., Lepore, F., and Guillemot, J.P. (1997). Positional, directional and speed selectivities in the primary auditory cortex of the cat. Hearing Research, 113:1-13.
246. Poirier, P., Lassonde, M., Villemure, J.G., Geoffroy, G., and Lepore, F. (1994). Sound localization in hemispherectomized patients. Neuropsychologia, 32:541-541.
247. Poirier, P., Lepore, F., Provençal, C., Ptito, M., and Guillemot, J.P. (1995). Binaural noise stimulation of auditory callosal fibers of the cat: responses to interaural time delays. Experimental Brain Research, 104:30-40.
248. Poirier, P., Miljourns, S., Lassonde, M., and Lepore, F. (1993). Sound localization in acallosal human listener. Brain, 116:53-69.
249. Ponton, C.W., Moore, J.K., and Eggermont, J.J. (1996). Auditory brain stem response generation by parallel pathways: differential maturation of axonal conduction time and synaptic transmission. Ear and Hearing, 17:402-410.
250. Populin, L.C. and Yin, T.C. (1998). Behavioral studies of sound localization in the cat. Journal of Neurosciences, 18:2147-2160.
251. Prieto, J.J., Peterson, B.A., and Winer, J.A. (1994a). Laminar distribution and neuronal targets of GABAergic axon terminals in cat primary auditory cortex (AI). Journal of Comparative Neurology, 344:383-402.
252. Prieto, J.J., Peterson, B.A., and Winer, J.A. (1994b). Morphology and spatial distribution of GABAergic neurons in cat primary auditory cortex (AI). Journal of Comparative Neurology, 344:349-382.

253. Ptito, M., Dalby, M., and Gjedde, A. (1999). Visual field recovery in a patient with bilateral occipital lobe damage. Acta Neurologica Scandinavica, 99:252-254.
254. Pujol, J., Vendrell, P., Junque, C., and Marti-Valalta, J.L. (1993). When does human brain development end? Evidence of corpus callosum growth up to adulthood. Annals of Neurology, 34:71-75.
255. Rajan, R., Aitkin, L.M., Irvine, D.R., and McKay, J. (1990). Azimuthal sensitivity of neurons in primary auditory cortex of cats. I. Types of sensitivity and the effects of variations in stimulus parameters. Journal of Neurophysiology, 64:872-887.
256. Rakic, P. and Yakovlev, P.I. (1968). Development of the corpus callosum and carvum septi in man. Journal of Comparative Neurology, 132:45-72.
257. Ramussen, G.L. and Windle, W.F. (1960): *Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular System*. Charles C. Thomas, Springfield.
258. Rao, K.R. and Ben-Arie, J. (1996). Optimal head related transfer functions for hearing and monaural localization in elevation: a signal processing design perspective. IEEE Transactions Biomedical Engineering, 11:1093-1105.
259. Rauschecker, J.P. (1997). Processing of complex sounds in the auditory cortex of cat, monkey, and man. Acta Otolaryngol Suppl (Stockh), 532:34-38.
260. Rauschecker, J.P. (1998). Cortical processing of complex sounds. Curr Opin Neurobiol, 4:516-521.
261. Rauschecker, J.P. (1999). Auditory cortical plasticity: a comparison with other sensory systems. Trends for Neurosciences, 22:74-80.
262. Rauschecker, J.P. and Harris, L.R. (1989). Auditory and visual neurons in the cat's superior colliculus selective for the direction of apparent motion stimuli. Brain Research, 490:56-63.
263. Rauschecker, J.P., Tian, B., and Hauser, M. (1995). Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex. Science, 5207:111-114.
264. Ravizza, R.J. and Masterton, R.B. (1972). Contribution of neocortex to sound localization in opossum. Journal of Neurophysiology, 22:374-384.
265. Rayleigh, L. (1907). On our perception of sound direction. Philosophical Magazine, 13:214-232.
266. Reale, R.A. and Imig, T.J. (1980). Tonotopic organisation in auditory cortex of the cat. Journal of Comparative Neurology, 192:265-292.



267. Reale, R.A. and Kettner, R.E. (1986). Topography of binaural organization in primary auditory cortex of the cat: effects of changing interaural intensity. Journal of Neurophysiology, 56:663-682.
268. Rice, J.J., May, B.J., Spirou, G.A., and Young, E.D. (1992). Pinna-based spectral cues for sound localization in cat. Hearing Research, 58:132-152.
269. Rockel, A.J. and Jones, E.G. (1973a). Observations on the fine structure of the central nucleus of the inferior colliculus of the cat. Journal of Comparative Neurology, 147:61-92.
270. Rockel, A.J. and Jones, E.G. (1973b). The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. I. The central nucleus. J Comp Neurol 1973 Jan 1;147(1):11-60, 147:11-60.
271. Rockel, A.J. and Jones, E.G. (1973c). The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. II. The pericentral nucleus. Journal of Comparative Neurology, 149:301-334.
272. Rodgers, C.A.P. (1981). Pinna transformation and sound reproduction. Journal of Audio Engineering Society, 29:226-234.
273. Roffler S.K. and Butler, R.A. (1968). Factors that influence the localization of sound in the vertical plane. Journal of the Acoustical Society of America, 43:1255-1259.
274. Rose, J.E., Gross, N.B., Geisler, C.D., and Hind, J.E. (1966). Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source. Journal of Neurophysiology, 29:288-314.
275. Rosenweig, M.R. (1961). Development of research of the physiologic mechanism of auditory localization. Psychological Bulletin, 58:376-389.
276. Roth, G.L., Aitkin, L.M., Andersen, R.A., and Merzenich, M.N. (1978). Some features of the spatial organization of the central nucleus of the inferior colliculus of the cat. Journal of Comparative Neurology, 182:661-680.
277. Roth, G.L., Kochhar, R.K., and Hind, J.E. (1980). Interaural time differences: implications regarding the neurophysiology of sound localization. Journal of the Acoustical Society of America, 68:1643-1651.
278. Rouiller, E.M. (1997). Functional Organization of the Auditory Pathways. In: *The Central Auditory System*, edited by G. Ehret, et al, pp. 3-98. Oxford University Press, New York.
279. Rouiller, E.M., Capt, M., Dolivo, M., and de Ribaupierre, F. (1989). Neuronal organization of the stapedius reflex pathways in the rat: a retrograde HRP and viral transneuronal tracing study. Brain Research, 476:21-28.

280. Rouiller, E.M. and de Ribaupierre, F. (1985). Origin of afferents to physiologically defined regions of the medial geniculate body of the cat: ventral and dorsal divisions. Hearing Research, 19:97-114.
281. Rouiller, E.M. and de Ribaupierre, F. (1989). Note on the tonotopic organization in the cat medial geniculate body: influence of sampling of units. Experimental Brain Research, 74:220-226.
282. Rouiller, E.M. and de Ribaupierre, F. (1990). Arborization of corticothalamic axons in the auditory thalamus of the cat: a PHA-L tracing study. Neurosciences Letters, 108:29-35.
283. Rouiller, E.M., Hornung, J.P., and de Ribaupierre, F. (1989). Extrathalamic ascending projections to physiologically identified fields of the cat auditory cortex. Hearing Research, 40:233-246.
284. Rouiller, E.M., Rodrigues-Dagaëff, C., Simm, G., de Ribaupierre, Y., Villa, A., and de Ribaupierre, F. (1989). Functional organization of the medial division of the medial geniculate body of the cat: tonotopic organization, spatial distribution of response properties and cortical connections. Hearing Research, 39:127-142.
285. Rouiller, E.M. and Welker, E. (1991). Morphology of corticothalamic terminals arising from the auditory cortex of the rat: a Phaseolus vulgaris-leucoagglutinin (PHA-L) tracing study. Hearing Research, 56:179-190.
286. Ruff, R.M., Hersh, N.A., and Pribram, K.H. (1981). Auditory spatial deficits in the personal and extra personal frames of reference due to cortical lesions. Neuropsychologia, 19:435-443.
287. Saberi, K. and Perrott, D.R. (1990). Minimum audible movement angles as a function of sound source trajectory. Journal of the Acoustical Society of America, 88:2639-2644.
288. Samson, F.K., Clarey, J.C., Barone, P., and Imig, T.J. (1993). Effects of ear plugging on single-unit azimuth sensitivity in the cat primary auditory cortex. Evidence for monaural directional cues. Journal of Neurophysiology, 70:492-511.
289. Sanchez-Longo, L.P. and Auth, T.L. (1957). A clinical test for sound localization and its application. Neurology, 7:655-663.
290. Sanchez-Longo, L.P. and Forster, F.M. (1958). Clinical significance of impairment of sound localization. Neurology, 8:119-125.
291. Schessler, T., Moody, D., and Stebbins, W. (1982). Vertical and horizontal sound localization in primates. Journal of the Acoustical Society of America, 72:1804-1811.

292. Schiavetto, A., Lepore, F., and Lassonde, M. (1993). Somesthetic discrimination thresholds in the absence of the corpus callosum. Neuropsychologia, 31:695-704.
293. Schreiner, C.E. (1991). Functional topographies in the primary auditory cortex of the cat. Acta Otolaryngol Suppl (Stockh), 491:7-15.
294. Schwartz, I.R. (1984). Axonal organization in the cat medial superior olivary nucleus. Contribution to Sensory physiology, 8:88-129.
295. Searle, C.L. (1982). A model of auditory localization: peripheral constraints. In: *Sound localization : Theory and application*, edited by R.W.Gatehouse, pp. 42-50. Amphora press, Connecticut.
296. Searle, C.L., Braida, L.D., Cuddy, D.R., and Davis, M.F. (1975). Binaural pinna disparity: another auditory localization cue. Journal of the Acoustical Society of America, 57:448-455.
297. Searle, C.L., Braida, L.D., Davis, M.F., and Colburn, H.S. (1976). Model for sound localization. Journal of the Acoustical Society of America, 60:1164-1175.
298. Semple, M.N. and Kitzes, L.M. (1987). Binaural processing of sound pressure level in the inferior colliculus. Journal of Neurophysiology, 57:1130-1147.
299. Shankweiler, D.P. (1961). Performance of brain-damaged patients on two tests of sound localization. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 54:375-381.
300. Shaw, E.A.G. (1974). Transformation of sound pressure level from free field to the eardrum in the horizontal plane. Journal of the Acoustical Society of America, 56:1848-1861.
301. Shaw, E.A.G. (1982). External ear response and sound localization. In: *Localization of Sound: Theory and applications*, edited by R.W.Gatehouse, Amphora,
302. Shaw, E.A.G. and Teranishi, R. (1968). Sound pressure generated in an external-ear replica and real human ears by a nearby point source. Journal of the Acoustical Society of America, 44:240-249.
303. Shimozawa, T., Sun, X., and Jen, P.H. (1984). Auditory space representation in the superior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. Brain Research, 311:289-296.
304. Shneiderman, A., Oliver, D.L., and Henkel, C.K. (1988). Connections of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus: an inhibitory parallel pathway in the ascending auditory system? Journal of Comparative Neurology, 276:188-208.
305. Slattery, W.H.3. and Middlebrooks, J.C. (1994). Monaural sound localization: Acute versus chronic unilateral impairment. Hearing Research, 75:38-46.

306. Smith, P.H. and Rhode, W.S. (1987). Characterization of HRP-labeled globular bushy cells in the cat anteroventral cochlear nucleus. Journal of Comparative Neurology, 266:360-375.
307. Sovijärvi, A.R.A. and Hyvärinen, J. (1974). Auditory cortical neurons in the cat sensitive to the direction of sound source movement. Brain Research, 73:455-471.
308. Spence, A.P. and Mason, E.B. (1983). Sens. In: *Anatomie et physiologie: une approche intégrée*, edited by Éditions du renouveau pédagogique inc., pp. 415-428. The Benjamin/Cummings Publishing company, Inc., Menlo Park, California, USA.
309. Spitzer, M.W. and Semple, M.N. (1991). Interaural phase coding in the auditory midbrain: influence of dynamic stimulus features. Science, 254:721-723.
310. Spitzer, M.W. and Semple, M.N. (1998). Transformation of binaural response properties in the ascending auditory pathway: influence of time-varying interaural phase disparity. Journal of Neurophysiology, 80:3062-3076.
311. Stanford, T.R., Kuwada, S., and Batra, R. (1992). A comparison of the interaural time sensitivity of neurons in the inferior colliculus and thalamus of the unanesthetized rabbit. Journal of Neurosciences, 12:3200-3216.
312. Strominger, N.L. (1969a). Localization of sound in space after unilateral and bilateral ablation of auditory cortex. Experimental Neurology, 25:521-533.
313. Strominger, N.L. (1969b). Subdivisions of auditory cortex and their role in localization of sound in space. Experimental Neurology, 24:348-362.
314. Strybel, T.Z., Manligas, C.L., and Perrott, D.R. (1992). Minimum audible movement angle as a function of the azimuth and elevation of the source. Human Factors, 34:267-275.
315. Stumpf, E., Toronchuk, J.M., and Cynader, M.S. (1992). Neurons in cat primary auditory cortex sensitive to correlates of auditory motion in three dimensional space. Experimental Brain Research, 88:158-168.
316. Thomson, G.C. and Cortez, A.M. (1983). The inability of squirrel monkeys to localize sound after unilateral ablation of auditory cortex. Behavioral Brain Research, 8:211-216.
317. Tobias, J.V. and Schubert, E.D. (1959). Effective onset duration of auditory stimuli. Journal of the Acoustical Society of America, 31:1595-1605.
318. Tolbert, L.P., Morest, D.K., and Yurgulen-Todd, D.A. (1982). The neuronal architecture of the anteroventral cochlear nucleus of the cat in the region of the cochlear nerve root. HRP labeling of identified cells types. Neuroscience, 7:3031-3052.

319. Tonning, F.M. (1973). Directional audiometry-VIII. The influence of hearing aid in the localization of white noise. Acta Otolaryngologica, 76:114-120.
320. Toronchuk, J.M., Stumpf, E., and Cynader, M.S. (1992). Auditory cortex neurons sensitive to correlates of auditory motion underlying mechanism. Experimental Brain Research, 88:169-180.
321. Trahiotis, C. (1993). Interaural temporal discrimination using two sinusoidally amplitude-modulated, high-frequency tones: conditions of summation and interference. Journal of the Acoustical Society of America, 93:480-487.
322. Tsuchitani, C. and Boudreau, J.C. (1969). Stimulus level of dichotically presented tones and cat superior olive S-segment cell discharge. Journal of the Acoustical Society of America, 46:979-988.
323. Villemure, J.G., Adams, C.B., Hoffman, H.J., and Peacock, W.J. (1993). Hemispherectomy. In: *Surgical Treatment of the Epilepsies*, edited by J.R.Engel, pp. 511-518. Raven Press, New York.
324. Wadhwa, S., Anand, P., and Bhowmick, D. (1999). Quantitative study of plasticity in the auditory nuclei of chick under conditions of prenatal sound attenuation and overstimulation with species specific and music sound stimuli. International Journal of Developmental Neuroscience, 17:239-253.
325. Wagener, J.G. (1964). Auditory discrimination behavior of brain damage monkey. Journal of Auditory Research, 4:227-254.
326. Wakeford, O.S. and Robinson, D.E. (1974). Lateralization of tonal stimuli by cat. Journal of the Acoustical Society of America, 55:649-652.
327. Wallace, M.N., Kitzes, L.M., and Jones, E.G. (1991a). Chemoarchitectonic organization of the cat primary auditory cortex. Experimental Brain Research, 86:518-526.
328. Wallace, M.N., Kitzes, L.M., and Jones, E.G. (1991b). Intrinsic inter- and intralaminar connections and their relationship to the tonotopic map in cat primary auditory cortex. Experimental Brain Research, 86:527-544.
329. Warr, W.B. (1982). Parallel ascending pathways from the cochlear nucleus: neuroanatomical evidence for functional specializations. Contribution to Sensory physiology, 7:1-38.
330. Watkins, A.J. (1978). Psychoacoustical aspects of synthesized vertical locale cues. Journal of the Acoustical Society of America, 63:1152-1165.
331. Weeks, R.A., Aziz-Sultan, A., Tian, B., Wessinger, C.M., Dang, N., Rauschecker, J.P., and Hallett, M. (1999). A PET study of human auditory spatial processing. Neurosciences Letters, 3:155-158.

332. Wegener, J.C. (1964). Auditory discrimination behavior of brain damage monkey. Journal of Auditory Research , 4:227-254.
333. Weinberger, N.M. (1982). Sensory plasticity and learning: the magnocellular medial geniculate nucleus of the auditory system. In: *Conditioning: Representation of Involved Neural Function*, edited by ed. C.D.Wood, pp. 697-710. Plenum Press, New York.
334. Weinberger, N.M. and Bakin, J.S. (1998). Research on auditory cortex plasticity. Science, 5367:1174-1174.
335. Whitfield, I.C. and Purser, D. (1972). Microelectrode study of the medial geniculate body in unanesthetized free-moving cats. Brain Behavior and Evolution, 6:311-322.
336. Wiener, F.M. (1947). On the diffraction of a progressive sound wave by the human head. Journal of the Acoustical Society of America, 19:143-150.
337. Wiener, F.M., Pfeiffer, R.R., and Backus, A.S.N. (1966). On the sound pressure transformation by the head and auditory meatus of the cat. Acta Otolaryngologica, 61:255-269.
338. Wightman, F.L. and Kistler, D.J. (1989). Headphone simulation of free-field listening. I: Stimulus synthesis. Journal of the Acoustical Society of America, 85:858-867.
339. Wightman, F.L. and Kistler, D.J. (1999a). Monaural sound localization revisited. Journal of the Acoustical Society of America, 101:1050-1063.
340. Wightman, F.L. and Kistler, D.J. (1999b). Resolution of front-back ambiguity in spatial hearing by listener and source movement. Journal of the Acoustical Society of America, 105:2841-2853.
341. Winer, J.A. (1984a). Anatomy of layer IV in cat primary auditory cortex (AI). Journal of Comparative Neurology, 224:535-567.
342. Winer, J.A. (1984b). Identification and structure of neurons in the medial geniculate body projecting to primary auditory cortex (AI) in the cat. Neuroscience, 13:395-413.
343. Winer, J.A. (1984c). The human medial geniculate body. Hearing Research, 15:225-247.
344. Winer, J.A. (1984d). The non-pyramidal cells in layer III of cat primary auditory cortex (AI). Journal of Comparative Neurology, 229:512-530.
345. Winer, J.A. (1984e). The pyramidal neurons in layer III of cat primary auditory cortex (AI). Journal of Comparative Neurology, 229:476-496.
346. Winer, J.A. and Morest, D.K. (1984). Axons of the dorsal division of the medial geniculate body of the cat: a study with the rapid Golgi method. Journal of Comparative Neurology, 224:344-370.

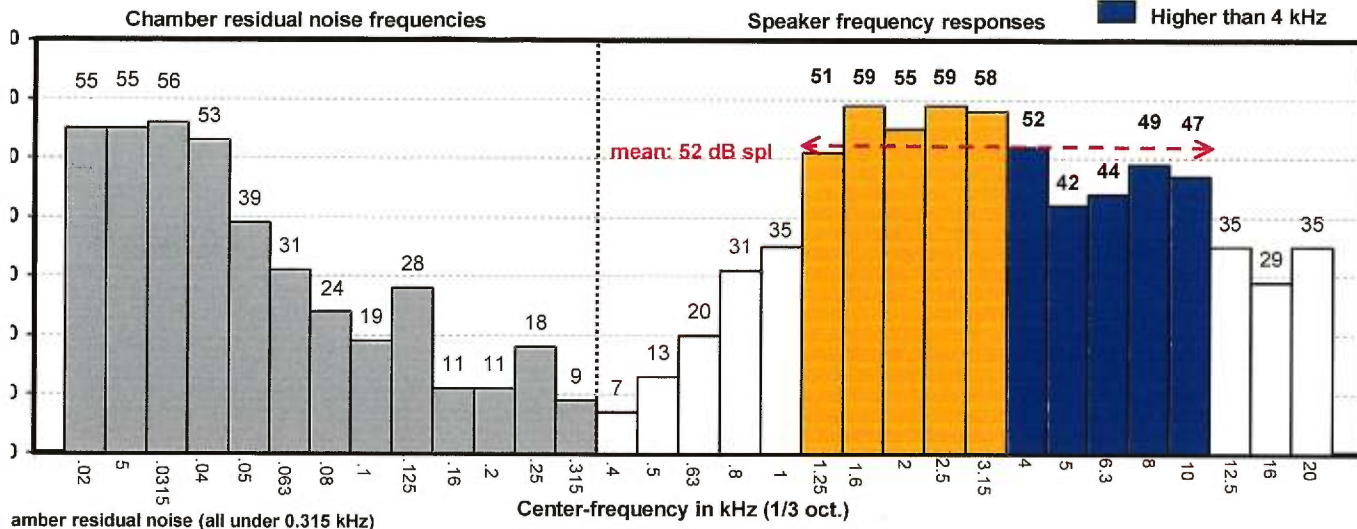
347. Winer, J.F., Pfeiffer, R.R., and Backus, A.S.N. (1966). On the sound pressure transformation by the head and auditory meatus of the cat. Acta Otolaryngologica, 61:255-269.
348. Withington-Wray, D.J., Binns, K.E., and Keating, M.J. (1990a). A four-day period of bimodality auditory and visual experience is sufficient to permit normal emergence of the map of auditory space in the guinea pig superior colliculus. Neurosciences Letters, 116:280-286.
349. Withington-Wray, D.J., Binns, K.E., and Keating, M.J. (1990b). The maturation of the superior collicular map of auditory space in the guinea pig is disrupted by developmental visual deprivation. European Journal of Neurosciences, 2:682-692.
350. Withington-Wray, D.J., Binns, K.E., and Keating, M.J. (1999). The developmental emergence of a map of auditory space in the superior colliculus of the guinea pig. Brain Research, 51:225-236.
351. Yin, T.C., Chan, J.C., and Carney, L.H. (1987). Effects of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus. III. Evidence for cross-correlation. Journal of Neurophysiology, 58:562-583.
352. Yin, T.C., Chan, J.C., and Irvine, D.R.F. (1986). Effects of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus. I. Responses to wideband noise. Journal of Neurophysiology, 55:280-300.
353. Yin, T.C., Kuwada, S., and Sujaku, Y. (1984). Interaural time sensitivity of high-frequency neurons in the inferior colliculus. Journal of the Acoustical Society of America, 76:1401-1410.
354. Yin, T.C.T. and Chan, J.C.K. (1990). Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat. Journal of Neurophysiology, 64:465-488.
355. Yost, W.A. (1974). Discrimination of interaural phase differences. Journal of the Acoustical Society of America, 55:1299-1303.
356. Zatorre, R.J., Ptito, A., and Villemure, J.G. (1995). Preserved auditory spatial localization following cerebral hemispherectomy. Brain, 118:879-889.
357. Zook, J.M. and Casseday, J.H. (1979). Connections of the nuclei of the lateral lemniscus in the mustache bat, *Pteronotus parnellii*. Journal of Neuroscience Abstract, 5:34-34.
358. Zwislocki, J. and Feldman, R.S. (1956). Just noticeable differences in dichotic phase. Journal of the Acoustical Society of America, 28:860-860.

**Appendice**

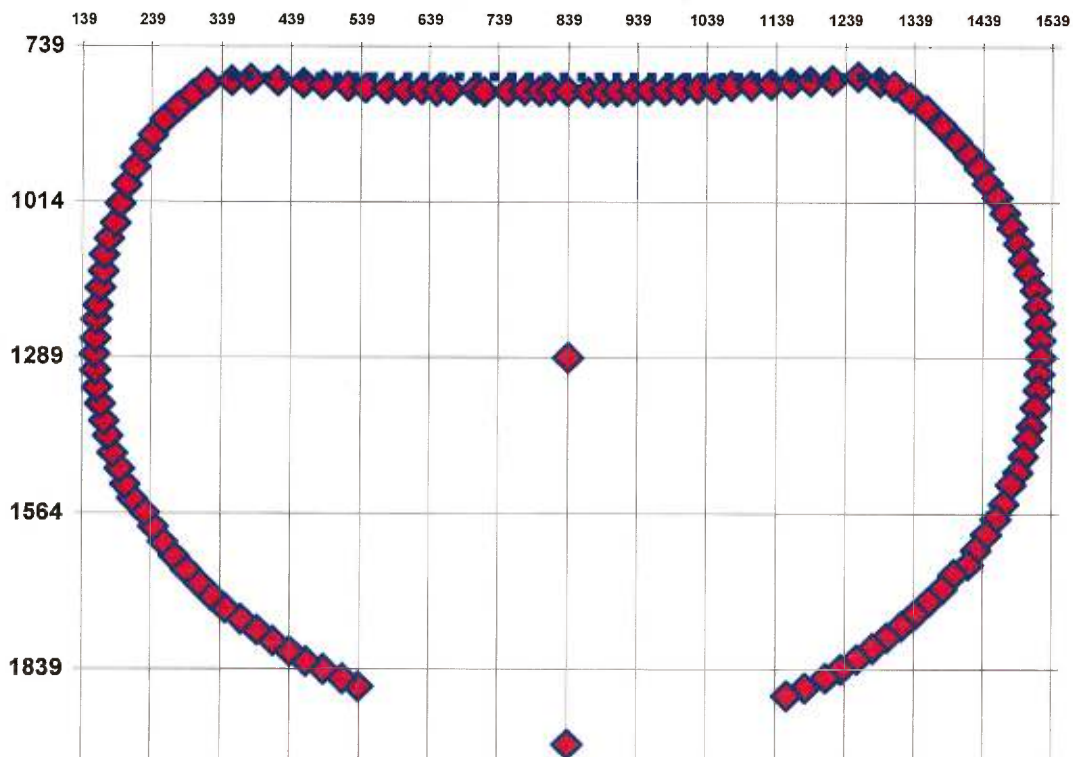


### Sound-pressure frequency responses

Stimuli frequencies  
■ Lower than 4 kHz  
■ Higher than 4 kHz



### Calibration du V-Scope



HP	Attendus	y	x	Observés	Erreur
1	27.5	537.65	1869.47	27.504	-0.004
2	30	514.42	1855.2	29.892	0.108
3	32.5	486.42	1839.27	32.716	-0.216
4	35	461.52	1824.56	35.242	-0.242
5	37.5	438.42	1807.57	37.749	-0.249
6	40	415.19	1789.33	40.329	-0.329
7	42.5	391.73	1770.45	42.953	-0.453
8	45	369.37	1750.08	45.585	-0.585
9	47.5	346.46	1731.29	48.133	-0.633
10	50	326.87	1709.56	50.662	-0.662
11	52.5	308.2	1687.3	53.169	-0.669
12	55	289.86	1663.17	55.781	-0.781
13	57.5	271.68	1638.72	58.397	-0.897
14	60	256.17	1613.96	60.904	-0.904
15	62.5	241.43	1588.56	63.419	-0.919
16	65	229.1	1563.24	65.830	-0.830
17	67.5	210.91	1538.29	68.390	-0.890
18	70	201.34	1513.29	70.657	-0.657
19	72.5	192.51	1485.88	73.096	-0.596
20	75	183	1457.8	75.600	-0.600
21	77.5	175.06	1427.88	78.213	-0.713
22	80	169.43	1401.47	80.490	-0.490
23	82.5	164.01	1371.93	83.018	-0.518
24	85	159.55	1342.38	85.527	-0.527
25	87.5	157.59	1312.7	88.025	-0.525
26	90	155.98	1283.36	90.487	-0.487
27	92.5	156.89	1255.89	92.790	-0.290
28	95	158.26	1223.15	95.533	-0.533
29	97.5	160.82	1197.66	97.676	-0.176
30	100	164.5	1165.87	100.348	-0.348
31	102.5	168.58	1136.69	102.799	-0.299
32	105	170	1108.63	105.085	-0.085
33	107.5	177	1079.23	107.576	-0.076
34	110	186	1051.64	109.967	0.033
35	112.5	193	1018.04	112.743	-0.243
36	115	202	984.44	115.538	-0.538
37	117.5	215	952.83	118.295	-0.795
38	120	228	921.21	121.025	-1.025
39	122.5	239.23	895.59	123.239	-0.739
40	125	257.12	868.44	125.832	-0.832
41	127.5	276.63	846.86	128.146	-0.646
42	130	296.99	824.55	130.563	-0.563
43	132.5	317.95	803.27	132.957	-0.457
44	135	353.19	799	135.209	-0.209
45	137.5	380.76	796.52	137.023	0.477
46	140	419.69	800.14	139.336	0.664
47	142.5	456.38	803.64	141.703	0.797
48	145	485.07	806.32	143.698	1.302
49	147.5	520.16	809.55	146.320	1.180
50	150	544.88	812.08	148.278	1.722
51	152.5	575.75	813.23	150.980	1.520

52	155	601.67	815.78	153.297	1.703
53	157.5	626.71	814.53	155.823	1.677
54	160	648.05	817.82	157.864	2.136
55	162.5	668.24	816.73	160.043	2.457
56	165	704.42	815.36	164.055	0.945
57	167.5	717.32	818.8	165.406	2.094
58	170	750.89	816.89	169.340	0.660
59	172.5	774.78	815.58	172.184	0.316
60	175	796.46	817.43	174.752	0.248
61	177.5	814.66	816.55	176.956	0.544
62	180	837.14	817.07	179.678	0.322
63	182.5	867.25	819.01	183.343	-0.843
64	185	888.43	818.94	185.906	-0.906
65	187.5	907.96	817.59	188.226	-0.726
66	190	930.34	816.66	190.848	-0.848
67	192.5	953.63	815.88	193.524	-1.024
68	195	977.4	815.59	196.202	-1.202
69	197.5	1001.05	814.6	198.768	-1.268
70	200	1024.26	812.91	201.173	-1.173
71	202.5	1049.34	812.97	203.752	-1.252
72	205	1074.12	807.97	205.965	-0.965
73	207.5	1102.01	807.33	208.555	-1.055
74	210	1131.64	805.32	211.098	-1.098
75	212.5	1160.18	801.99	213.331	-0.831
76	215	1187.19	799.47	215.352	-0.352
77	217.5	1219.27	798.69	217.729	-0.229
78	220	1255.35	791.89	219.884	0.116
79	222.5	1287	801	222.493	0.007
80	225	1309	807.31	224.238	0.762
81	227.5	1331	829	226.869	0.631
82	230	1356	851	229.675	0.325
83	232.5	1378	878	232.622	-0.122
84	235	1400.6	905.18	235.600	-0.600
85	237.5	1417.52	928.87	238.050	-0.550
86	240	1431.86	953.24	240.430	-0.430
87	242.5	1444.38	979.97	242.914	-0.414
88	245	1458.61	1005.6	245.381	-0.381
89	247.5	1470.45	1032.3	247.839	-0.339
90	250	1479.97	1058.06	250.150	-0.150
91	252.5	1489.86	1085.82	252.630	-0.130
92	255	1496.1	1115.73	255.197	-0.197
93	257.5	1504.41	1138.81	257.252	0.248
94	260	1514.25	1168.83	259.884	0.116
95	262.5	1517.71	1197.97	262.338	0.162
96	265	1520.84	1227.49	264.825	0.175
97	267.5	1521.78	1257.65	267.354	0.146
98	270	1522.4	1287.08	269.825	0.175
99	272.5	1520.46	1315.9	272.249	0.251
100	275	1519.06	1345.38	274.730	0.270
101	277.5	1514.69	1375.65	277.302	0.198
102	280	1508.96	1408.4	280.103	-0.103
103	282.5	1504.23	1432.24	282.152	0.348
104	285	1497.18	1462.55	284.775	0.225
105	287.5	1489	1489.56	287.154	0.346
106	290	1478.9	1512.12	289.231	0.769
107	292.5	1468.99	1546.85	292.271	0.229

108	295	1456.89	1573.05	294.704	0.296
109	297.5	1443.52	1600.9	297.309	0.191
110	300	1428.8	1628.17	299.922	0.078
111	302.5	1417.08	1654.38	302.319	0.181
112	305	1396.32	1671.26	304.472	0.528
113	307.5	1379.47	1696.48	307.043	0.457
114	310	1360.59	1718.98	309.532	0.468
115	312.5	1340.99	1741.37	312.058	0.442
116	315	1321.66	1761.67	314.437	0.563
117	317.5	1299.42	1782.28	317.013	0.487
118	320	1278.55	1801.45	319.420	0.580
119	322.5	1256.25	1820.96	321.934	0.566
120	325	1233.01	1838.62	324.410	0.590
121	327.5	1210.85	1854.1	326.702	0.798
122	330	1180.95	1871.17	329.622	0.378
123	332.5	1155.12	1885.16	332.117	0.383

Point zero	0	839	1970.79	0.066	-0.066
	X	Y	Z		
Centre	839.79	1289.17	807.950		
HP #1	1869.47	537.65	796.9		
HP #123	1885.16	1155.12	796.9		
Rayon virtuel		683.21 mm			

## Méthode de calcul et de conversion des données brutes

Formule de conversion des données cartésiennes en degré à partir d'un centre de rotation (langage utilisé selon Excel de Microsoft)

$$90 + \text{ATAN}((Y - 1289.17) / (X - 839.79)) * (180 / \text{PI}) + (((Z - 839.79) / \text{ABS}(Z - 839.79)) + 1) * 90$$

ATAN : arc tangente

PI : pi (3,1416)

ABS : valeur absolue d'une valeur. La valeur absolue est toujours signifiée par le terme ABS dans toute les formules utilisées.

\* : multiplication (X)

/ : division (÷)

n.b. le centre de rotation du système angulaire, qui est établi à partir du centre du périmètre où se trouvait la tête du sujet, a été mesuré aux valeurs de 1289.17 dans l'axe des y (largeur), de 839.79 en X (hauteur) et de 839.79 en z (profondeur). Le zéro absolu virtuel se situait à l'extérieur de la pièce et le zéro relatif, soit le centre de rotation du système, était établi aux coordonnées X, Y et Z mentionnées plus hauts. L'angle obtenu est établi à partir des plans x et y. Les essais bien perçus par le sujet selon l'axe des z furent un critère d'acceptation de la mesure. Le taux de rejet fut quasiment nul puisque la structure globale du périmètre guidait les sujets selon l'axe de z alors qu'un tissu cachait les haut-parleurs et permettait d'éliminer les

reprises selon l'axe des x et des y. Une fois le système de mesure établi, il fut mis à l'épreuve. Le graphique intitulé **calibration du v-scope** représente cette vérification finale et fait foi de la fiabilité des mesures. Le bouton émetteur, que les sujets portaient sur le doigt lors de la cueillette des données angulaires, a été installé directement à l'emplacement des haut-parleurs. Une erreur moins de 1 degré par mesure a été obtenue. La ligne bleue représente un ensemble de données imprécises dû à une erreur humaine. Compte tenu que le bouton ne pouvait être fixé au haut-parleur à ces positions dû à l'orientation de ceux-ci (ils faisaient face au sol alors que le système de triangulation se trouvait au plafond), des approximations ont été effectuées à partir d'un système peu fiable afin de conserver une continuité des données (des mesures 45 à 78 inclusivement au tableau récapitulatif). Il est à noter que le sujet devait pointer à une distance minimale de 30 cm des tours de triangulation sans quoi la mesure ne pouvait être valable. Les sujets portaient un système d'attache au doigt sur lequel était fixé le bouton émetteur. Cette attache permettait à l'émetteur de toujours faire face aux tours de triangulation fixées au plafond.

#### Erreur sur le point de départ et d'arrivé des trajectoires.

((Angle observé)-(angle réel))

n.b. le signe obtenu déterminait si la mesure consistait en une sous estimation ou une surestimation des points mesurés (ex : angle perçu 95 deg. Angle réel 90 deg.  $95-90= +5$  soit 5 degrés d'erreur plus haut que le point réel donc une surestimation).

#### Erreurs sur le point milieu des trajectoires :

((erreur point de départ) + (erreur point d'arrivé)) / 2

n.b. ils faut conserver les signes + ou – des erreurs observées sur les points de départ et d'arrivé.

#### Mesure de la distance parcourue :

((abs (erreur point d'arrivé))-(abs (erreur point de départ)))

n.b. la polarité obtenue signifie que la trajectoire perçue suivait une série d'angulaire croissante si le signe était + alors que le – voulait dire que la trajectoire angulaire était décroissante. Par exemple, pour la position situé en face du sujet dans l'axe sagittal-médian, un + voulais dire que la trajectoire était perçue comme montante alors qu'un + pour la position située au-dessus de la tête était descendante. Le haut-parleur #1 est situé face au sujet vers le bas et était localisé à 27,5 deg. Le dernier haut-parleur est le # 123 et était localisé à l'arrière du sujet à 332,5 degrés. Un total de 123 couvrait cette l'étendue. Le haut-parleur #26 se situait à 90 deg, soit face au sujet. Le haut-parleur # 62 se situait directement au-dessus de la tête à 180 deg. Le haut-parleur #98 se situe à 270 deg soit directement derrière la tête. Le zéro angulaire se trouve localisé sous le siège du sujet.

Erreur sur la distance perçue :

((distance présentée)-(distance perçue))

n.b. Il faut établir une polarité aux trajectoires présentées suivant la même logique que celle établie précédemment. Il faut également préserver la polarité des distances observées. Par exemple, une trajectoire qui parcourt de 20 à 40 deg est de + 20 deg alors que celle de 40 à 20 deg est de - 20 deg, qu'elle soit présentée ou perçue). De cette façon, une erreur de distance qui est -10 deg et une perception qui sous estimation de la trajectoire alors qu'une erreur de +10 deg est une surestimation de celle-ci.

Conversion des trajectoires perçues selon la direction perçue (correcte, inversée et statique) :

Selon le langage utilisé avec SPSS

Logical syntax #1

```
IF (filter_$=1) n01dire = (((n01dr < -2) and (n01dp < -2)) or ((n01dr > 2) and
(n01dp > 2)))= 0 and (((n01dr < -2) and (n01dp > 2)) or ((n01dr > 2) and
(n01dp < -2)))= 1.
```

EXECUTE .

Logical syntax #2

```
IF (filter_$=1) n01dire = ((n01dp ≥ -2) and (n01dp ≤ 2))= 2.
```

EXECUTE .

Lexique de syntaxe

n01dire = variable direction selon la condition n01. Une valeur de direction (0,1,2) est attribuée à chaque essai à partir des distances perçues.

n01dr = mesure de la distance présentée (avec sa polarité)

n01dp = mesure de la trajectoire perçue (avec sa polarité)

n.b. si les polarités concordent entre la trajectoire présentée et celle perçue et que la mesure de la distance perçue excède 2 deg ( $\pm 2$  deg selon la polarité) une valeur de 0 est attribuée à l'essai. Ceci signifie que la direction a bien été perçue. Si les polarités ne concordent pas entre la trajectoire présentée et celle perçue et que la mesure de la distance perçue excède 2 deg ( $\pm 2$  deg selon la polarité) une valeur de 1 est attribuée à l'essai, ce qui signifie que la direction a été inversée. Si la distance perçue est égale ou inférieure à 2 deg ( $\pm 2$  deg selon la polarité), l'essai est considéré comme étant perçue de façon statique et une valeur de 2 est attribuée à cet essai. Le critère de 2 deg est établi à partir du degré d'erreur de la mesure attribuable au système. Le système est précis à 1 degré près par mesure. La distance perçue s'établit à l'aide de deux mesures (point de départ et point d'arrivée des trajectoires) donc avec une précision de  $\pm 2$  deg. Une distance obtenue à partir d'un doigt immobile peut voir sa mesure fluctuer de  $\pm 2$  deg.