

2m11. 2970.8

Université de Montréal

Caractéristiques spatiales des cellules auditives  
des couches profondes du collicule supérieur du rat

Par  
François Champoux

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention de la maîtrise  
en psychologie

Décembre, 2001

©François Champoux, 2001



BF

22

U54

2002

v.033

Handwritten notes or a stamp, mostly illegible due to fading and blurring.

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Caractéristiques spatiales des cellules auditives  
des couches profondes du collicule supérieur du rat

Présenté par  
François Champoux

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

<u>Jean-Paul Guillemot Ph.D.</u>	Président-rapporteur
<u>Franco Lepore Ph.D.</u>	Directeur de recherche
<u>Tony Leroux Ph.D.</u>	Membre du jury

Mémoire accepté le: 19 juin 2002

## RESUME

La représentation de l'espace acoustique au niveau des couches profondes du collicule supérieur (CS) du rat demeure méconnue malgré les études effectuées sur les substrats neuronaux de la localisation sonore.

L'objectif de ce travail est d'étudier les propriétés spatiales des champs récepteurs auditifs des cellules situées dans les couches profondes du CS du rat.

Lors de cette expérience, 11 rats adultes sont utilisés. Les enregistrements unitaires sont effectués sous anesthésie générale.

Les cellules auditives des couches profondes du CS du rat répondent à une stimulation sonore présentée dans l'hémichamp auditif controlatéral au site d'enregistrement. L'étude des limites campimétriques des champs récepteurs démontre que la majorité de ceux-ci occupe un espace limité en azimut et en élévation. Les résultats de la recherche démontrent aussi qu'il existe une représentation topographique de l'espace auditif dans les couches profondes du CS du rat tel que retrouvé chez les autres mammifères.

**Mots clés :** Représentation spatiale auditive – Enregistrement extra-cellulaire – Collicule supérieur

## ABSTRACT

Auditory space in the deeper layers of the superior colliculus (SC) has not been investigated so far in rat.

The goal of this study was to determine the spatial receptive fields characteristics of the auditory neurons in the deep layers of the SC.

Extracellular activity from auditory neurons was recorded in the deep layers of the SC of 11 anesthetized rats.

Results show that auditory neurons in the deeper layers of the SC of the rat respond to a broadband noise in the contralateral hemifield. Most auditory receptive fields in the deep layers of the SC occupied a limited space in azimuth and in elevation.

The results also indicate that the rat superior colliculus contains a representation of auditory space similar to that describe for other mammals.

**Key words:** Auditory space representation – Extracellular recording – Superior colliculus

## TABLE DES MATIÈRES

<b>RESUME .....</b>	<b>iii</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>iv</b>
<b>LISTE DES FIGURES .....</b>	<b>vii</b>
<b>REMERCIEMENTS .....</b>	<b>x</b>
<b>CONTEXTE THÉORIQUE .....</b>	<b>1</b>
<b>Introduction.....</b>	<b>2</b>
<b>Organisation anatomique des voies auditives ascendantes.....</b>	<b>3</b>
<b>Le noyau cochléaire.....</b>	<b>6</b>
<b>Le complexe de l'olive supérieur.....</b>	<b>7</b>
<b>Le lemnisque latéral.....</b>	<b>8</b>
<b>Le collicule inférieur.....</b>	<b>9</b>
<b>Le corps genouillé médian.....</b>	<b>10</b>
<b>Le cortex auditif.....</b>	<b>10</b>
<b>Neurophysiologie des voies auditives.....</b>	<b>11</b>
<b>Sensibilité à la fréquence et à l'intensité.....</b>	<b>11</b>
<b>Les types de réponse cellulaire.....</b>	<b>12</b>
<b>Binauralité et interaction binaurale.....</b>	<b>15</b>
<b>La localisation sonore.....</b>	<b>16</b>
<b>Le collicule supérieur.....</b>	<b>19</b>
<b>Les afférences du collicule supérieur.....</b>	<b>20</b>
<b>La représentation de l'espace dans le collicule supérieur.....</b>	<b>21</b>
<b>HYPOTHÈSES.....</b>	<b>32</b>
<b>MÉTHODOLOGIE.....</b>	<b>34</b>
<b>Sujets.....</b>	<b>35</b>
<b>Matériel et méthode.....</b>	<b>35</b>
<b>Procédure expérimentale.....</b>	<b>37</b>

<b>ANALYSE DES RÉSULTATS .....</b>	<b>40</b>
<b>Classification cellulaire.....</b>	<b>41</b>
<b>Courbes de réponses à l'intensité sonore.....</b>	<b>43</b>
<b>Caractéristiques des champs récepteurs auditifs.....</b>	<b>47</b>
<b>DISCUSSION .....</b>	<b>64</b>
<b>CONCLUSION.....</b>	<b>71</b>
<b>RÉFÉRENCES .....</b>	<b>72</b>

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1</b> : Principales voies ascendantes du système auditif du chat.....	5
<b>Figure 2</b> : Courbes de syntonisation aux fréquences sonores et histogrammes péri-stimulus de la réponse des cellules du noyau cochléaire.....	13
<b>Figure 3</b> : Représentation de l'espace visuel dans les couches superficielles du collicule supérieur du rat et du chat.....	22
<b>Figure 4</b> : Représentation de l'espace visuel dans les couches profondes du collicule supérieur du chat. ....	23
<b>Figure 5</b> : Représentation du corps dans les couches profondes du collicule supérieur du chat.....	25
<b>Figure 6</b> : Représentation de l'espace auditif dans les couches profondes du collicule supérieur du chat .....	27
<b>Figure 7</b> : Relation entre les positions des sources sonores suscitant des réponses optimales de la part des cellules en fonction des positions rostro-caudales des sites d'enregistrement dans les couches profondes du collicule supérieur du furet.....	28
<b>Figure 8</b> : Vue dorsale du crâne du rat indiquant le site de la craniotomie.....	36



<b>Figure 9 :</b> Histogrammes de réponses péri-stimulus de cellules auditives.....	43
<b>Figure 10 :</b> Courbe de réponses à l'intensité sonore et histogrammes de réponses péri-stimulus montrant les réponses d'une cellule auditive tonique.....	44
<b>Figure 11 :</b> Courbes de réponses à l'intensité sonore de deux cellules auditives.....	45
<b>Figure 12 :</b> Distribution des seuils d'intensités sonores des cellules enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal.....	46
<b>Figure 13 :</b> Histogrammes péri-stimulus et courbes de réponses à différentes positions en azimut et en élévation d'une cellule auditive 073.....	48
<b>Figure 14 :</b> Représentation polaire des limites campimétriques de la cellule auditive 073 en azimut et en élévation. ....	50
<b>Figure 15 :</b> Représentation polaire des limites campimétriques en azimut de quatre cellules auditives ayant un champ récepteur clos sur le plan horizontal.....	52
<b>Figure 16 :</b> Distribution de la position optimale en azimut suscitant le plus haut taux de réponses des cellules ayant un champ récepteur clos dans l'hémichamp controlatéral.....	53

<b>Figure 17 :</b> Représentation polaire des limites campimétriques et courbes de sensibilité à la position de la source sonore en azimut de trois cellules auditives.....	54
<b>Figure 18 :</b> Représentation polaire des limites campimétriques en élévation de quatre cellules auditives.....	56
<b>Figure 19 :</b> Distribution des positions en élévation de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponses des cellules.....	57
<b>Figure 20 :</b> Coordonnées en azimut et en élévation de la source sonore suscitant le plus haut de réponses pour chacune des cellules auditives.....	58
<b>Figure 21 :</b> Représentation polaire des limites campimétriques en azimut et en élévation des champs récepteurs auditifs de six cellules enregistrées successivement lors d'une même descente dorso-ventrale.....	60
<b>Figure 22 :</b> Relation entre les positions en azimut et en élévation de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs de 12 cellules colliculaires.....	61
<b>Figure 23 :</b> Relation entre les positions en azimut de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs de 12 cellules colliculaires.....	62

## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à exprimer ma reconnaissance à mon directeur, M. Franco Lepore, pour m'avoir accepté comme étudiant au laboratoire, pour m'avoir proposé ce projet, pour ses conseils judicieux, pour m'avoir soutenu et guidé durant mes moments difficiles. Je veux également le remercier pour sa patience et pour m'avoir fait confiance. Je tiens aussi à exprimer ma gratitude à M. Jean-Paul Guillemot pour m'avoir fait confiance, pour avoir cru en mes capacités, pour m'avoir donné les moyens de mettre sur pied un laboratoire auditif à ses côtés, pour son grand support, sa présence, son intérêt et son implication. Cet encadrement a grandement contribué à ma formation.

J'aimerais aussi remercier mes collègues du Groupe de Recherche en Neuropsychologie Expérimentale pour leur support, leurs encouragements et tout particulièrement Marie-Soleil Houde pour son assistance et Daniel Mimeault pour ses sages conseils et son amitié.

## **CONTEXTE THÉORIQUE**

## INTRODUCTION

Les stimuli audibles de notre environnement sont essentiellement produits par la vibration de molécules d'air. Ceci provoque des variations de pression qui se propagent dans le milieu aérien. Lorsque ces variations de pression sont périodiques elles sont perçues sous la forme de sons purs ou complexes; et comme des bruits, si elles ces variations de pression sont irrégulières et apériodiques. L'amplitude de ces variations de pression détermine l'intensité du stimulus auditif: plus l'amplitude est importante plus les stimuli auditifs sont perçus intensément. L'intensité de la stimulation auditive est mesurée selon son niveau de pression sonore (dB SPL). Les sons purs, relativement rares dans l'environnement, ont la forme d'ondes sinusoïdales. La répétition du nombre de phases de compression et de détente en un certain laps de temps détermine la hauteur ou la fréquence (cycle/s:Hertz) du signal sonore par unité de temps.

L'analyse de Fourier permet de décomposer un son complexe périodique en ses différentes harmoniques et la somme de celles-ci permet de reconstituer le signal sonore alors que l'analyse spectrale d'un bruit blanc permet d'observer les fréquences le constituant ainsi que l'amplitude de chacune d'entre elles. Ainsi, si la fonction de transfert de modulation du système auditif est linéaire il est possible de vérifier le fonctionnement des différentes structures du système auditif en mesurant leurs réponses à différentes ondes sinusoïdales. La réponse à tout son complexe peut alors être déduite de la somme des réponses aux ondes sinusoïdales simples (Moore, 1997).

Aussi, bien que son pouvoir de résolution soit limité, le système auditif effectue possiblement une analyse spectrale analogue à l'analyse de Fourier. Ainsi, il est possible d'entendre deux sons distincts et de déterminer la hauteur tonale de chacun d'entre eux, lors de la présentation simultanée de deux ondes sinusoïdales dont les fréquences et les amplitudes sont suffisamment différentes

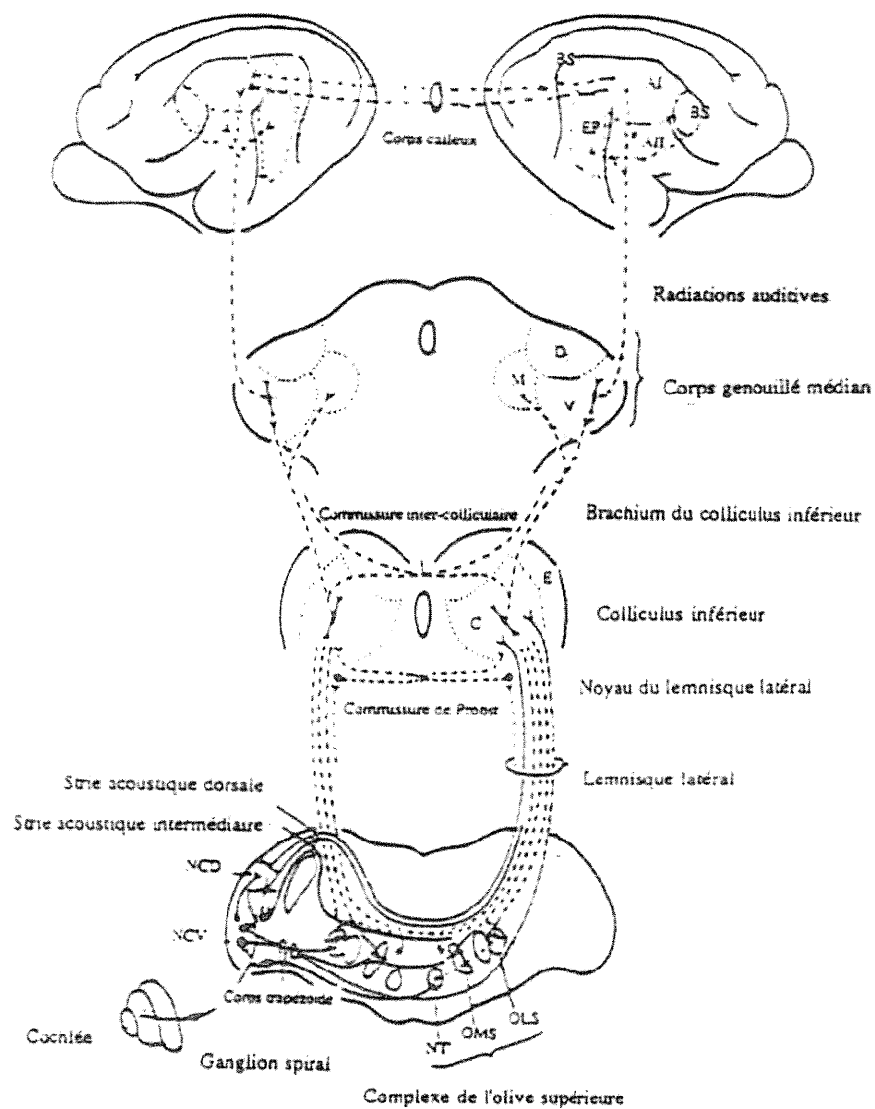
### **ORGANISATION ANATOMIQUE DES VOIES AUDITIVES ASCENDANTES**

L'oreille externe est constituée du pavillon et du conduit auditif externe. Le pavillon de l'oreille joue un rôle important dans la capacité à localiser une source sonore. Le spectre des sons est modifié par le pavillon qui détermine la direction dans laquelle se trouve la source sonore ce qui permet à un sujet de savoir si un son est émis en avant ou en arrière de lui. Les vibrations sonores parvenant au tympan sont transmises par les trois osselets de l'oreille moyenne; le marteau, l'enclume et l'étrier. Puis, les sons transmis atteignent la fenêtre ovale qui débouche sur la cochlée. La fonction de l'oreille moyenne est essentiellement d'améliorer la transmission sonore aux liquides contenus dans la cochlée en amplifiant les signaux. Les petits muscles attachés aux osselets peuvent avoir un rôle de protection de la cochlée. Pour ce, ces muscles se contractent lors de l'exposition à des bruits intenses diminuant ainsi la transmission sonore. Ils participent aussi à la réduction des basses fréquences sonores ayant des intensités élevées provenant soit de l'environnement ou soit de notre propre voix. Sans cette réduction, les fréquences sonores élevées seraient atténuées par effet de masque. Une membrane dite basilaire court tout le long de la cochlée. Cette membrane est plus large à l'apex qu'à la base et sa rigidité diminue de la base vers l'apex. En

réponse à une onde sonore sinusoïdale, une onde hydro-mécanique parcourt la membrane basilaire de la base vers l'apex, son amplitude diminuant au fur et à mesure que l'onde parcourt la membrane de la base vers l'apex. Cette vibration mécanique de la membrane basilaire est plus ample près de la base pour les hautes fréquences sonores et près de l'apex pour les basses fréquences sonores. La membrane basilaire est donc sensible aux fréquences sonores, puisque différentes fréquences provoquent une activité spécifique en divers endroits de la membrane basilaire (Pickles, 1988).

L'énergie mécanique ainsi modifiée par les structures moyennes et internes de l'oreille est ensuite transmise aux récepteurs auditifs, les cellules ciliées qui sont localisées dans l'organe de Corti. Ces cellules ciliées assurent donc la transduction et sont sensibles à une certaine étendue de fréquences sonores. Cette spécificité se retrouve à l'intérieur de chacun des relais auditifs, de la cochlée jusqu'au cortex. Les cils de ces cellules réceptrices sont situés entre la membrane tectoriale et la lame réticulaire et ils se courbent selon la déformation de la membrane basilaire. Les cellules du ganglion spiral ainsi stimulées émettent des influx nerveux qui sont acheminés par les fibres du nerf auditif.

Le traitement des informations auditives entre la cochlée et le cortex cérébral s'effectue au niveau d'une série de noyaux formant les différents relais des voies auditives ascendantes; ce sont les noyaux cochléaires, les complexes de l'olive supérieur, les noyaux du lemnisque latéral, les collicules inférieurs et supérieurs et les corps genouillés médians.



**Figure 1 :** Principales voies ascendantes du système auditif du chat. Représentation des projections ipsilatérales (à gauche) et contralatérales (à droite) de la cochlée gauche sur le cortex auditif: NCD : noyau cochléaire dorsal, NCV: noyau cochléaire ventral, NT : noyau du corps trapézoïde, OMS: noyau médian de l'olive supérieure OLS : noyau latéral de l'olive supérieure, C : noyau central du corps genouillé médian, E: noyau externe du corps genouillé médian, AI : aire primaire du cortex auditif, AII: aire secondaire du cortex auditif, BS : bordure suprasylvienne, EP aire ectosylvienne postérieure du cortex auditif (tiré de Evans, 1982).



## **Le noyau cochléaire**

Les cellules ciliées font synapses avec les neurones du ganglion spiral dont les axones forment le nerf auditif. Ces axones projettent vers le noyau cochléaire ipsilatéral. Ces fibres afférentes du nerf auditif se divisent alors en deux, formant ainsi la branche ascendante et la branche descendante. Les fibres de la branche ascendante projettent vers le noyau cochléaire antéroventral et les fibres de la branche descendante projettent vers le noyau cochléaire postéroventral et au noyau cochléaire dorsal.

Les axones du noyau cochléaire antéroventral passent par le corps trapézoïde et projettent 1) au noyau latéral de l'olive supérieur ipsilatérale 2) au noyau médian de l'olive supérieur ipsilatérale et controlatérale 3) au noyau du corps trapézoïdale controlatérale et 4) aux noyaux périolivaires.

Certaines fibres du noyau cochléaire postéroventral empruntent la strie intermédiaire et projettent aux complexes de l'olive supérieure ipsilatérale et controlatérale et aux noyaux du lemnisque latéral. Les fibres des autres noyaux cochléaires postéroventral passent par le corps trapézoïde pour rejoindre le collicule inférieur et envoient des collatérales aux complexes de l'olive supérieure ipsilatérale et controlatérale (Warr, 1982).

Les axones des cellules du noyau cochléaire dorsal empruntent aussi la strie dorsale et contournent le complexe de l'olive supérieure pour rejoindre le lemnisque latéral controlatéral. Les axones des cellules du noyau cochléaire dorsal projettent au collicule inférieur controlatéral et envoient des collatérales aux noyaux périolivaires ainsi qu'aux noyaux du lemnisque latéral.

Un petit nombre d'axones, venant des régions caudales du noyau cochléaire ventral, passent aussi par le corps trapézoïde latéral et se projette au collicule inférieur controlatéral et aux noyaux du lemnisque latéral ipsilatéral (Warr, 1982).

### **Le complexe de l'olive supérieure**

Le complexe de l'olive supérieure du pons est constitué, au niveau du système nerveux auditif ascendant, du noyau latéral de l'olive supérieure, du noyau médian de l'olive supérieure ainsi que des noyaux du corps trapézoïde, des noyaux périolivaires dorsal, des noyaux périolivaires dorsolatéral, des noyaux périolivaires ventromédian et des noyaux périolivaires dorsomédian.

Les projections vers le noyau latéral de l'olive supérieure sont bilatérales et proviennent des noyaux cochléaires antéroventral ipsilatérale et controlatéral (Warr, 1982). Le noyau cochléaire antéroventral controlatéral projettent ses fibres sur le noyau latéral de l'olive supérieure et sur le noyau médian du corps trapézoïde qui, à son tour, projette sur le noyau latéral de l'olive supérieure. Les projections bilatérales du noyau de l'olive supérieure proviennent autant des fibres controlatérales des noyaux périolivaires dorsomédian et ventromédian et du noyau médian du corps trapézoïde que des fibres ipsilatérales provenant du noyau latéral du corps trapézoïde (Glendending et al., 1985).

Le noyau médian de l'olive supérieure reçoit des projections des noyaux cochléaires antéroventraux ipsilatéral et controlatéral ainsi que des projections collatérales des noyaux périolivaires (Warr, 1982).

Le noyau médian du corps trapézoïde médian reçoit des projections controlatérales du noyau cochléaire antéroventral controlatéral alors que le noyau latéral du corps trapézoïde reçoit des projections uniquement ipsilatérales. Par ailleurs, les cellules de l'olive supérieure latérale sont plus sensibles aux hautes fréquences sonores (Brugge et Geisler, 1979).

Les noyaux de l'olive supérieure sont les premières structures où siègent des neurones répondant à une stimulation binaurale. Ces projections du complexe de l'olive supérieure se regroupent et forment le lemnisque latéral.

### **Le lemnisque latéral**

Les noyaux des lemnisques latéraux comprennent les noyaux dorsaux, ventraux et intermédiaires. Le noyau dorsal du lemnisque latéral reçoit ses projections du complexe de l'olive supérieure ipsilatérale et controlatérale, des noyaux cochléaires ipsilatéraux et controlatéraux, du noyau ventral du lemnisque latéral ipsilatéral et du noyau dorsal du lemnisque latéral controlatéral (Glendending et al., 1981). Pour leur part, les projections du noyau ventral du lemnisque latéral proviennent du noyau cochléaire ipsilatéral et controlatéral et du complexe de l'olive supérieure ipsilatérale et controlatérale. Finalement, les fibres ascendantes du noyau intermédiaire proviennent majoritairement du noyau médian du corps trapézoïde ipsilatéral, du noyau latéral du corps trapézoïde ipsilatéral et controlatéral ainsi que du noyau cochléaire ventral controlatéral (Oliver et al., 1987). Les cellules des noyaux intermédiaires du lemnisque latéral, tout comme celles des noyaux ventraux du lemnisque latéral, répondent exclusivement à des stimulations de type monaurales (Aitkin et al., 1970).

Les fibres des noyaux du lemnisque latéral projettent ensuite massivement vers le collicule inférieur ipsilatéral et controlatéral.

### **Le collicule inférieur**

Le collicule inférieur peut être divisé en deux grandes parties: dorsale et centrale. La partie dorsale reçoit des afférences auditives et somesthésiques. Son importance au plan fonctionnel reste cependant incertaine. La région centrale du collicule inférieur reçoit des afférences auditives. Cette partie se divise en quatre sous-régions et est entourée des noyaux paracentraux latéral, ventrolatéral, rostral, dorsomédian et commissural. La région centrale du collicule inférieur est surmontée dorsalement et caudalement d'une zone dénommée le cortex colliculaire.

La partie centrale du collicule inférieur est principalement innervée par les fibres du lemnisque latéral mais reçoit aussi des projections controlatérales des noyaux cochléaires, du noyau latéral de l'olive supérieure ipsilatérale et controlatérale, des noyaux dorsal, ventral et intermédiaire du lemnisque latéral, du noyau médian de l'olive supérieure ipsilatérale et du noyau médian du corps trapézoïde ipsilatéral. La région centrale du collicule inférieur ipsilatéral envoie aussi des projections au collicule inférieur controlatéral, celles-ci passent par la commissure du collicule inférieur.

Le collicule inférieur est un relais obligatoire de l'information auditive vers le cortex auditif. Les cellules qu'il contient, en plus d'être regroupées de façon tonotopique (Semple et Aitkin, 1979) sont sensibles à de nombreuses propriétés du stimulus sonore : la fréquence du son, l'intensité, l'étendue spectrale et la modulation de fréquences. Parmi ces cellules, le trois

quart répondent à la différence interaurale de temps (DIT) ou à la différence interaurale d'intensité (DII).

### **Le corps genouillé médian**

Le corps genouillé médian du thalamus est constitué de trois régions : ventrale, médiane et dorsale. Les principales projections du corps genouillé médian proviennent des axones passant par le brachium du collicule inférieur ipsilatéral. Les cellules de la région centrale du collicule inférieur projettent vers le noyau ventral et le noyau médian du corps genouillé médian. Pour leur part, les cellules de la région centrale du collicule inférieur envoient leurs projections vers les zones superficielles du noyau dorsal du corps genouillé médian et au noyau ventral du corps genouillé médian. Finalement, les cellules de la région externe du collicule inférieur projettent vers les couches profondes du noyau dorsal du corps genouillé médian.

Les parties médiane et dorsale du corps genouillé médian reçoivent aussi de multiples projections secondaires provenant du collicule supérieur, du complexe de l'olive supérieure et du lemnisque latéral.

### **Le cortex auditif**

Du corps genouillé médian, l'information auditive est acheminée vers le cortex auditif qui, chez la majorité des mammifères, est impliqué non seulement dans l'analyse spectrale des sons mais aussi dans la localisation des sons. Les cellules du cortex auditif sont sensibles aux différences interaurales de temps et d'intensité. Toutefois, chez le rat les fonctions des aires corticales auditives demeurent obscures. Une seule aire de la région du cortex temporal a pu

être identifiée comme étant réceptrice de l'information auditive: l'aire 41, désignée comme étant l'aire auditive primaire (A1) chez le rat (Krieg, 1946). Cette région est organisée de façon tonotopique chez le rat. La partie rostrale de l'aire 41 du rat semble responsable du traitement des basses fréquences et la partie caudale des hautes fréquences (Sally et Kelly, 1988). Chez le rat, une région de l'aire pariétale postérieure a aussi pu être identifiée comme étant réceptrice d'information auditive: l'aire rostrale 7, soit Oc2M (Nakamura, 1999) ou AM (Krieg, 1946). Les propriétés des cellules auditives contenues dans cette aire demeurent méconnues. Nakamura (1999), a cependant démontré que les cellules de l'aire pariétale postérieure du rat normal sont impliquées dans la perception et la représentation de l'espace auditif.

## NEUROPHYSIOLOGIE DES VOIES AUDITIVES

### **Sensibilité à la fréquence et à l'intensité**

Le système auditif périphérique est responsable du décodage de la fréquence du stimulus sonore et non du décodage de sa position spatiale. Ainsi, chacune des fréquences audibles est représentée non seulement en un point précis de la membrane basilaire, mais cette représentation tonotopique est préservée tout le long des voies auditives ascendantes.

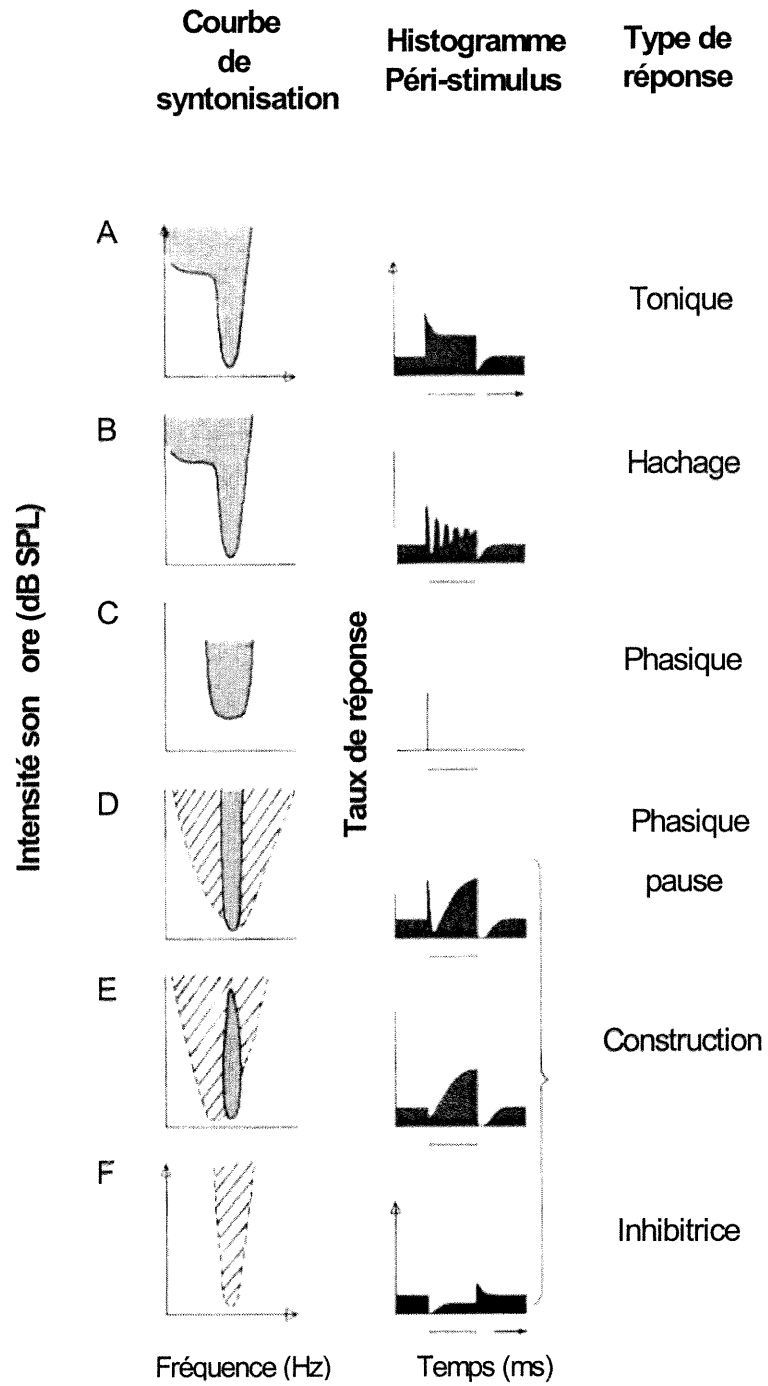
Les neurones auditifs sont sensibles à une certaine étendue (bande passante) de fréquences sonores (figure 2). Cependant, pour ces cellules, il existe une fréquence sonore qui provoque une réponse cellulaire lorsque celles-ci sont stimulées avec une pression sonore liminaire. Cette fréquence sonore est appelée fréquence caractéristique (FC). La réponse de ces neurones à toute autre fréquence nécessitera une intensité plus élevée pour provoquer une

réponse cellulaire. La sélectivité de la cellule aux fréquences sonores est déterminée par la largeur de la bande passante des fréquences auxquelles la cellule peut répondre. Plus cette bande passante est étroite, plus la cellule est sélective aux fréquences sonores (Phillips et Irvine, 1981). En fait, à une fréquence plus basse ou plus élevée que la FC il est nécessaire d'utiliser une intensité sonore plus élevée pour provoquer une réponse cellulaire. La FC varie d'une cellule à l'autre (Phillips et Irvine, 1981).

L'ampleur du déplacement de la membrane basilaire est directement reliée à la pression sonore, c'est-à-dire à l'intensité du stimulus sonore. Lorsque l'intensité d'une source sonore augmente, la membrane basilaire vibre à une plus grande amplitude. La courbe de réponse à l'intensité sonore correspond au taux de décharge cellulaire aux différentes intensités sonores testées (Evans, 1975). Il existe essentiellement deux types de courbes de réponse à l'intensité sonore. Cette courbe de réponse peut-être monotone et se caractérise par une augmentation du taux de réponse cellulaire au fur et à mesure que l'intensité sonore augmente ; aux intensités sonores élevées la réponse cellulaire sature (Evans, 1975). Un deuxième type de courbe de réponse à l'intensité sonore est dite non-monotone et elle se caractérise, dans un premier temps, par une augmentation de la réponse cellulaire aux basses intensités sonores, puis par une diminution du taux de réponses aux intensités sonores élevées (Evans, 1975). En fait, la courbe de réponse non-monotone à l'intensité sonore, est caractérisée par la présence d'une bande passante plus ou moins étendue.

### **Les types de réponse cellulaire**

Les réponses cellulaires observées dans les différents noyaux des voies auditives varient énormément. Alors que les axones du nerf auditif ne répondent à la stimulation sonore



**Figure 2 :** Courbes de syntonisation aux fréquences sonores et histogrammes péri-stimulus des réponses des cellules du noyau cochléaire. Colonne de droite : courbes de syntonisation excitatrices (section pleine) et inhibitrices (section hachurée) aux fréquences sonores. Colonne de gauche : histogrammes de réponse péri-stimulus lors de la stimulation sonore avec la fréquence caractéristique (tiré de Barlow et Mollon, 1982).



que par une réponse excitatrice tonique, les cellules auditives, à partir du noyau cochléaire, peuvent répondre à la stimulation de façon plus variée (Pfeiffer, 1966).

Certaines cellules montrent une réponse tonique qui se caractérise par une augmentation drastique dès le début de la présentation du stimulus du taux de réponse et par une adaptation lente de cette réponse pendant le reste de la durée de la stimulation (figure 2A). D'autres cellules présentent une réponse dite à hachage; ce type de réponse est soutenue tout au long de la stimulation auditive et présente une série d'oscillations successives régulièrement espacées (figure 2B). D'autre part, certaines autres cellules présentent une réponse phasique lors de la stimulation auditive; ce type de réponse est caractérisé par une augmentation brusque du taux de réponses cellulaires (figure 2C); ce type de réponse est de courte durée (adaptation rapide) et n'est présente qu'au début ou à la fin de la stimulation sonore .

D'autres types de cellule montrent à la fois une réponse excitatrice ou inhibitrice lors d'une stimulation sonore (figure 2). Ce type de réponse peut-être mise en évidence lors de la stimulation simultanée des deux oreilles avec des sons purs ayant une fréquence différente dans chacune des oreilles. Les sections hachurées de la figure 2 représentent l'inhibition de la réponse à certaines fréquences sonores alors que les régions grises représentent les fréquences sonores provoquant une réponse excitatrice. Une réponse phasique avec pause, présente une décharge cellulaire dès l'apparition du son puis il y a arrêt de la réponse pendant un certain laps de temps et celle-ci reprend graduellement jusqu'à la cessation de la stimulation sonore (figure 2D). D'autres types de cellules dites de construction cessent de répondre à l'apparition de la stimulation mais leurs taux de réponses augmentent graduellement jusqu'à la cessation

de la stimulation (figure 2E). Finalement, certaines cellules auditives diminuent leurs taux de réponses lors de l'apparition de la stimulation mais leurs taux de réponses augmentent à la cessation de la stimulation (figure 2F) (Guinan et al., 1972).

### **Binauralité et interaction binaurale**

Les neurones du complexe de l'olive supérieure sont les premiers neurones ascendants à recevoir des inputs provenant des deux oreilles. Cependant, leurs réponses peuvent varier en fonction de l'oreille stimulée. Ainsi, certaines cellules sont excitées que la stimulation monaurale provienne de l'oreille ipsilatérale ou controlatérale, ces cellules sont appelées EE ou (la réponse controlatérale est décrite en premier et la réponse ipsilatérale en second). D'autres types de cellules sont essentiellement excitées lors de la stimulation ipsilatérale et elles sont inhibées lors d'une stimulation de l'oreille controlatérale, ce sont les cellules IE (Brownell et al., 1979). Ces neurones sont particulièrement sensibles aux différences interaurales d'intensité et jouent donc un rôle important dans les processus de localisation auditive (Brugge et Geisler, 1979). D'autres types de cellules sont essentiellement excités lors de la stimulation controlatérale et inhibée lors d'une stimulation ipsilatérale, ces cellules-ci sont nommées EI.

Règle générale, les réponses des cellules binaurales du noyau médian de l'olive supérieure sont du type EE. Par contre, les réponses des cellules binaurales du noyau latéral de l'olive supérieure sont essentiellement du type IE (Glendending et al., 1991). Les cellules du type EE représentent environ 70% des cellules binaurales du corps trapézoïde (Guinan et al., 1972). De plus, alors que les cellules binaurales du noyau central du collicule inférieur sont en forte proportion du type EI, ou de type EE à dominance controlatérale en faible

proportion. Les cellules monaurales du collicule inférieur sont des types EO, c'est-à-dire que l'input excitateur provient seulement de l'oreille controlatérale (Irvine et Gago, 1990). Les cellules binaurales du corps genouillé médian sont aussi majoritairement dominées par des cellules de type EI (Aitkin et Webster, 1972).

### **La localisation sonore**

Le système auditif périphérique est essentiellement sensible aux fréquences des stimuli sonores et non pas à leurs positions spatiales. À tous les niveaux du traitement de l'information auditive dans le système nerveux central, que ce soit au niveau de la membrane basilaire, de l'ensemble des différents noyaux sous-corticaux ou encore au niveau des différentes aires auditives, les cellules sont regroupées en une organisation tonotopique, c'est-à-dire une représentation de l'ensemble du spectre audible (Kitzes et al., 1980; Phillips and Irvine, 1981; Reale and Kettner, 1986; Mendelson, 1992). En fait, aucune représentation topographique de l'espace n'est présente dans le système nerveux auditif.

La représentation de l'espace auditif dans le système nerveux des différentes espèces animales est le résultat d'un processus exclusivement computationnel basé sur le calcul d'indices binauraux de disparités (King et Palmer, 1983; Knudsen, 1982; Middlebrooks and Knudsen 1984). En fait, selon la théorie duplex de Rayleigh (Blauert, 1983), deux types de disparités interaurales permettent de localiser une source sonore : la différence interaurale temporelle et la différence interaurale d'intensité. Ainsi, selon Rayleigh, le son émis par une source éloignée et située à la droite du récepteur, parvient à l'oreille droite avant d'atteindre l'oreille gauche puisque ce son doit voyager sur une distance supplémentaire pour atteindre l'oreille gauche. Ainsi, la DIT est nulle lorsque la source sonore est situé en face d'un sujet

(0°), alors que la DIT est maximum lorsque la source sonore est située à 90°, soit à droite ou à gauche de la tête du sujet; à ce moment la différence entre le temps d'arrivée d'un son à chacune des deux oreilles est d'environ 700 ms chez l'humain. La différence de distance que doit parcourir le son pour atteindre chaque oreille produit aussi une différence de phase. La différence de phase est surtout efficace pour les fréquences plus basses que 1500 Hz (Mills, 1960). Évidemment, cette différence de distance varie d'une espèce à l'autre en fonction du diamètre de la tête. Les possibilités de localisation auditive à partir de la différence de phase sont donc limitées.

Rayleigh a aussi observé que les ondes sonores sont diffractées par la tête. Ceci provoque une différence significative entre les niveaux d'intensité sonore parvenant aux deux oreilles. En effet, la tête agit un peu comme un écran et atténue l'intensité d'un son parvenant soit d'un côté ou de l'autre de la tête. Il s'ensuit que l'intensité de la même source sonore n'est pas identique lorsqu'elle parvient à chacune des deux oreilles. Cette DII est fortement dépendante de la fréquence sonore; aux basses fréquences sonores, lorsque la longueur d'ondes du son est longue et il y a peu de différences de pression entre les deux oreilles. Cependant, aux fréquences élevées, lorsque la longueur d'ondes est courte, il peut y avoir plus de 20 dB SPL de différence de pression entre les deux oreilles. Cette variation est aussi dépendante des caractéristiques physiques de la tête.

Selon la théorie duplex, la DII et la DIT sont complémentaires. Tel que mentionné, aux basses fréquences sonores une DII est négligeable. Cependant, à de basses fréquences sonores, les changements de DIT peuvent être détectés à partir d'une fraction du cycle de l'onde sonore. Aux hautes fréquences, on retrouve certaines difficultés à établir une DIT et ce

à cause du nombre de cycles trop élevés dans l'onde sonore; il devient par conséquent difficile de déterminer une différence de phase. Cependant, la DII résout cette ambiguïté directionnelle. En effet, la DII ne tient pas compte du nombre de cycle de l'onde. La théorie duplex de Rayleigh affirme que la DII et la DIT fournissent ensemble l'information nécessaire à la localisation dans la gamme des fréquences audibles.

Tandis que les indices de localisation en azimuth sont binauraux, les indices de localisation en élévation sont monauraux. En effet, le fait de d'entendre avec une seule oreille n'affecte pas la localisation du son sur le plan vertical contrairement à la localisation dans le plan horizontal (Slattery et Middlebrooks, 1994). L'oreille externe agit comme une antenne acoustique. Les cavités résonantes de l'oreille externe amplifient les basses fréquences et sa géométrie atténue les hautes fréquences (Butler et Humanski, 1992). De plus, l'oreille externe agit comme un réflecteur mais elle est plus efficace pour les sons provenant en avant du sujet que pour des sons provenant au-dessus de la tête du sujet (Butler et Humanski, 1992).

Au niveau des cellules binaurales du noyau médian de l'olive supérieur, une sensibilité à la différence interaurale de phase a pu être établie (Yin et Chan, 1990), de même qu'au niveau des cellules binaurales du noyau dorsal du lemnisque latéral (Brugge et al., 1970), du noyau central du collicule inférieur (Spitzer et Semple, 1993), du noyau ventral du corps genouillé médian (Aitkin et Webster, 1972) et du cortex auditif (Reale et Brugge, 1990).

La sensibilité à la DII a été démontrée au niveau des cellules du noyau latéral de l'olive supérieure (Masterson et al., 1967; Brugge et Geisler, 1979), au niveau des cellules du noyau dorsal du lemnisque latéral (Brugge et al., 1970), au niveau des cellules du collicule

inférieur (Irvine et Gago, 1990), ainsi que des couches profondes du collicule supérieur (Yin et al., 1985), du noyau ventral du corps genouillé médian (Aitkin et Webster, 1972) et du cortex auditif (Phillips et Irvine, 1981).

La sensibilité à la DIT et la DII constituent donc les principaux indices de la localisation auditive sur le plan horizontal.

### **LE COLLICULE SUPÉRIEUR**

Le CS est une structure nerveuse située au niveau dorsal du mésencéphale, dont l'organisation anatomique fonctionnelle permet d'intégrer les différentes informations sensorielles provenant des modalités visuelles, auditives et somesthésiques. L'intégration et l'organisation spatiales de ces inputs sensoriels sont pré-requises à la fixation oculaire et au déclenchement des mouvements oculogyres et céphalogyres (Meredith et Stein, 1983; Stein et Meredith, 1993; Knudsen et Brainard, 1995; Chabli et al., 2000).

Le CS est composé de sept couches de cellules. Celles-ci se regroupent en deux parties : la partie superficielle (couches I à III) et la partie profonde (couches IV à VII). Les parties superficielles et profondes du CS, possèdent des neurones répondant à des stimulations visuelles, mais ce ne sont que les cellules visuelles des couches profondes qui reçoivent aussi des signaux des modalités auditives et somesthésiques. En effet, les neurones situés dans les couches profondes du CS montrent des interactions importantes lorsqu'ils sont stimulés simultanément avec des stimuli soit visuels et auditifs, soit auditifs et somesthésiques ou avec les trois modalités simultanément (Stein et Meredith, 1993).

### **Les afférences du collicule supérieur**

Les afférences rétiniennes du CS proviennent pour la plupart de l'œil controlatéral et sont confinées essentiellement à la partie rostro-dorsale du CS (Beckstead et Frankfurter, 1983). Contrairement aux couches superficielles, il y a peu d'afférences rétiniennes directes qui aboutissent aux couches profondes du CS. D'autres afférences visuelles parvenant aux couches superficielles du CS proviennent du corps genouillé latéral ventral et du prétectum (Edward et al., 1979; Huerta et Harting, 1984). Il est particulièrement intéressant de noter que les neurones des couches superficielles du CS établissent de très nombreuses connexions avec les neurones des couches profondes du CS (Mooney et al, 1990; Behan et Appel, 1992). Par ailleurs, les cellules des couches superficielles du CS reçoivent des afférences corticales provenant des aires visuelles extrastriées 18 et 19 (Huerta et Harting, 1984). De même, un très important contingent d'afférences visuelles corticales aboutissent sur les cellules des couches profondes du CS. Celles-ci proviennent aussi des régions visuelles extrastriées 18 et 19 (Huerta et Harting, 1984), de même que des aires visuelles suprasylviennes latérales (Tortelly et al., 1980; Berson 1985) et de l'aire ectosylvienne antérieure (Wallace et al. 1991).

Les projections somatosensorielles corticotectales arrivent principalement de la partie dorsale de l'aire ectosylvienne antérieure et des aires somatosensorielles SIV (Clemo et Stein, 1982; Burton et al., 1982) et SV (Clemo et Stein 1984; Mori et al., 1991). De plus, certaines afférences somesthésiques ascendantes proviennent de structures nerveuses sub-colliculaires : le complexe trigéminal, les noyaux de la colonne dorsale, le noyau cervical latéral et la moëlle épinière (Edward et al., 1979; Huerta et Harting 1984; Blomquist et al., 1978).

Les afférences descendantes auditives des cellules des couches profondes du CS proviennent, selon Meredith et Clemo (1989), uniquement de l'aire auditive ectosylvienne antérieure. Par contre, les composantes auditives ascendantes proviennent de sources diverses et elles sont principalement controlatérales. Ces afférences ascendantes proviennent des noyaux de l'olive supérieure dorsomédiane et de la région médiane du corps trapézoïde (Edwards et al., 1979). De plus, les cellules des couches profondes du CS reçoivent de nombreuses afférences provenant de la partie centrale du collicule inférieur (Edward et al., 1979; Druga et Syka, 1984; King et al., 1998a). Ce dernier est un relai obligatoire de l'information auditive vers les noyaux thalamiques et les aires auditives, mais aussi vers les couches profondes du CS (Druga et Syka, 1984). De plus, les afférences auditives parvenant aux couches profondes du CS sont beaucoup plus nombreuses que celles qui proviennent des cellules visuelles des couches superficielles du CS (Stein et Meredith, 1993).

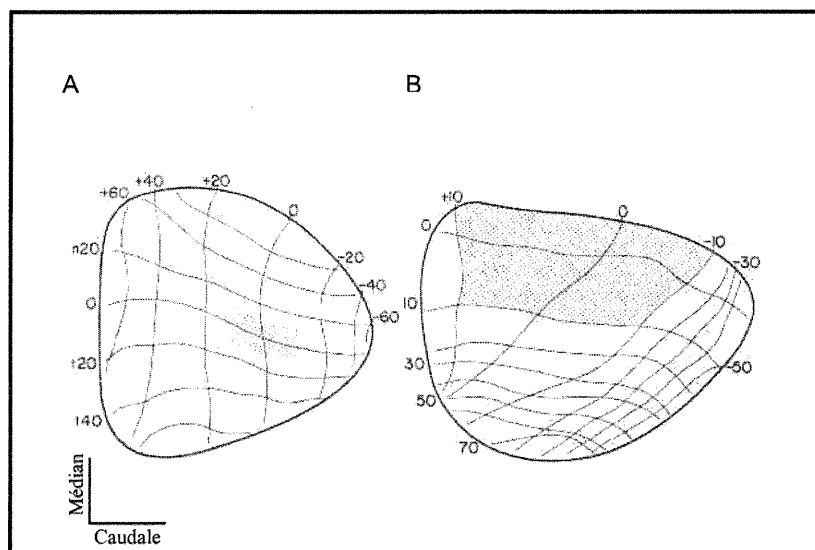
### **La représentation de l'espace dans le collicule supérieur**

Plusieurs représentations topographiques de l'espace existent au niveau du CS. En effet, des représentations de l'espace auditif, visuel et somatique propre au CS ont été décrites dans le CS de plusieurs espèces animales : la souris (Dräger et Hubel, 1976), le cochon d'inde (Palmer et King, 1985; King et Palmer, 1983), le chat (Middlebrooks et Knudsen, 1984) de même que chez le furet (King et Hutchings, 1987). Cependant, chez le rat, la représentation de l'espace auditif au niveau du CS semble inconnue contrairement aux représentations de l'espace visuel et de l'espace somatique.

Les neurones des couches superficielles du CS du chat (figure 3B) sont organisés de manière rétinotopique et les neurones recevant des inputs visuels de la zone nasale du champ



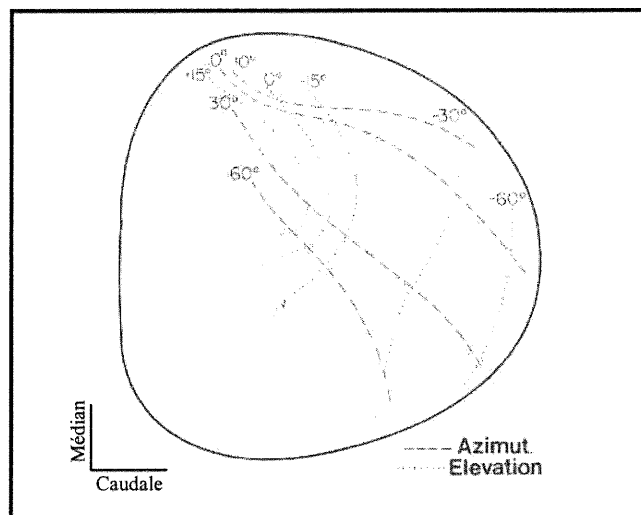
visuel sont situés dans la partie rostrale du CS alors que les neurones qui reçoivent des inputs de la zone temporale du champ visuel sont situés dans la partie caudale du CS (Stein, 1981). Par ailleurs, chez le rat (figure 3A), les neurones des couches superficielles qui reçoivent des inputs visuels de la zone nasale du champ visuel sont situés dans la partie médiane du CS. La partie du champ visuel qui est situé devant l'animal est représentée dans la partie rostrale du CS alors que la zone temporale du champ visuel est représentée dans la partie postérieure du CS (Stein, 1981).



**Figure 3 :** Représentation de l'espace visuel dans les couches superficielles du collicule supérieur du rat (A) et du chat (B) (tiré de Stein et Meredith, 1993).

Aussi, la partie supérieure du champ visuel de l'animal est représentée dans la partie médiane du CS alors que la zone inférieure du champ visuel de l'animal est représentée dans la partie latérale du CS (Stein, 1981).

De même, la représentation de l'espace visuel dans les couches profondes du CS (figure 4) est organisée de façon rétinotopique; et cette représentation de l'espace visuel est en registre, quoique grossièrement, avec la représentation de l'espace visuel dans les couches superficielles (Meredith et Stein 1990). Les neurones visuels du CS du chat sont organisées de la même manière dans les couches profondes (figure 4). Les neurones des couches profondes du CS recevant des inputs visuels de la zone nasale du champ visuel sont situés dans la partie rostrale du CS alors que les neurones qui reçoivent des inputs de la zone temporale du champ visuel sont situés dans la partie caudale du CS (Stein, 1981). La partie supérieure du champ visuel de l'animal est représentée dans la partie médiane du CS alors que la partie inférieure du champ visuel de l'animal est représentée dans la partie latérale du CS (Stein, 1981).

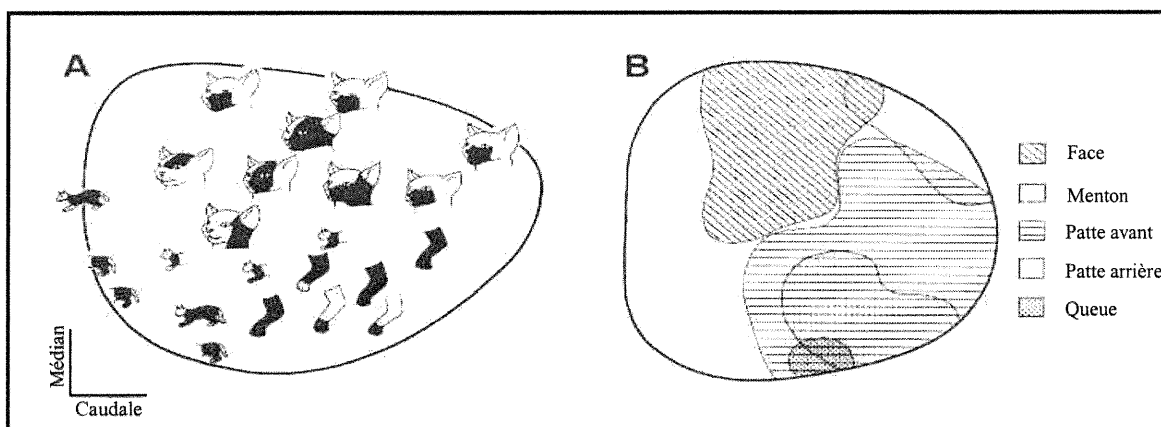


**Figure 4 :** Représentation de l'espace visuel dans les couches profondes du collicule supérieur du chat (tiré de Stein et Meredith, 1993).

Les CR visuels des neurones situés dans les couches profondes du CS sont nettement plus étendus que ceux retrouvés dans les couches superficielles du CS pour une même position spatiale. De plus, certaines régions du champ visuel sont magnifiées dans les couches profondes du CS : la zone périphérique du champ visuel et la zone inférieure du champ visuel (Meredith et Stein, 1990). Contrairement aux CR des cellules visuelles des couches profondes du CS, les limites des CR des cellules visuelles des couches superficielles du CS sont très bien définies. Ces neurones sont essentiellement sensibles aux déplacements des stimuli et insensibles à la forme des stimuli. D'ailleurs, les cellules des couches superficielles du CS ont une réponse optimale lorsque les stimuli mobiles, lumineux ou obscurs, sont plus petits que la région excitatrice du CR (Berman et Cynader, 1972). Généralement, les cellules des couches superficielles du CS préfèrent les déplacements s'effectuant de la partie nasale vers la partie temporale du champ visuel (Berman et Cynader, 1972). Bien qu'elles soient sensibles à la direction du déplacement des stimuli, elles le sont moins que les cellules corticales. Ainsi, la direction du déplacement du stimulus doit être déviée d'au moins  $30^\circ$  pour que le taux de réponses cellulaires soit modifié. Selon Behan et Appel (1992), les propriétés spatio-temporelles des CR des couches profondes du CS dépendent essentiellement de celles des CR des couches superficielles. Il semble donc que le traitement de l'information visuelle s'effectue, grosso modo, à deux niveaux dans le CS : tandis que dans un premier temps les cellules des couches superficielles procèdent à la localisation et à la détection des stimuli visuels mobiles dans l'espace, les cellules des couches profondes du CS procèdent, dans un second temps, à l'initiation de mouvements des yeux vers la source de stimulation visuelle (Hardy et Stein, 1988). Ainsi, l'information visuelle acheminée par les cellules des couches superficielles du CS vers les cellules des couches

profondes, serait essentielle à l'initiation des mouvements saccadiques des yeux et de la tête vers un objet dans l'espace (Behan et Appel, 1992).

La représentation de l'espace visuel dans les couches profondes du CS et celle de la représentation du corps dans le CS possèdent quelques similitudes. En effet, les neurones des modalités visuelles et somatosensorielles dans les couches profondes du CS ont des CR très larges (Stein et Meredith, 1993). Aussi, tout comme la représentation visuelle, la représentation du corps dans les couches profondes du CS privilégie certaines régions somesthésiques tels que la face, le cou et les membres antérieurs. En effet, la tête possède la plus grande représentation (figure 5A et 5B) au niveau des couches profondes du CS, occupant presque toute la partie rostrale de la structure. Alors que la représentation (figure 5A et 5B) des membres antérieurs et postérieurs occupent la partie latéro-caudale des couches profondes du CS; les autres parties du corps, soit le tronc et la queue, occupent la partie médiane des couches profondes du CS (Stein et Meredith, 1993).



**Figure 5 :** Représentation du corps dans les couches profondes du collicule supérieur du chat (tiré de Stein et Meredith, 1993).

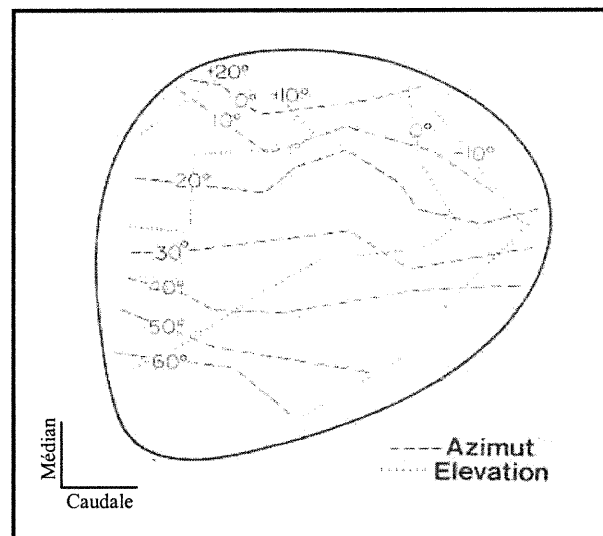
Tout comme la représentation du champ visuel dans les couches profondes du CS, la représentation du corps semble assez grossière. Cette dernière, quoique somatotopique, consiste en des regroupements de cellules formant des amas (cluster); de telle sorte que, la stimulation d'un neurone somesthésique au niveau de la patte antérieure provoque une réponse non seulement au niveau des cellules ayant leurs CR sur la patte antérieure, mais aussi au niveau des cellules ayant leurs CR somesthésiques au niveau de la face (Stein et al., 1976). C'est donc dire que les CR somesthésiques des cellules des couches profondes du CS, se chevauchent énormément. De plus, ces cellules se regroupent en amas fonctionnels plutôt qu'en une représentation topographique (somatotopie) du corps (Meredith et al., 1991).

La représentation de l'espace auditif non-computationnel semble être une caractéristique propre à l'organisation des cellules dans les couches profondes du CS. Ces cellules colliculaires ne possèdent pas d'organisation tonotopique à travers le CS (Stein et Meredith, 1993) et elles répondent surtout à des bruits ayant un large spectre sans être particulièrement sensibles à une fréquence spécifique (Dräger et Hubel, 1975) et si elle le sont, c'est avec un seuil très élevé ( $\geq 40$  dB SPL) (Middlebrooks et Knudsen, 1984). Chaque cellule du CS possède un CR auditif, soit frontal (en avant de l'animal), hémisphérique (c'est-à-dire s'étendant sur tout un hémichamp soit à l'avant ou à l'arrière de l'animal) ou omnidirectionnelles (Middlebrooks et Knudsen, 1984). Chacune des cellules des couches profondes du CS recevant des inputs auditifs répondent de façon optimale à une source bien définie de l'espace auditif en azimuth et en élévation (Middlebrooks et Knudsen, 1984).

Lorsqu'ils sont stimulés à l'aide de sons intenses, les neurones des couches profondes du CS ont tendance à étendre leurs CR (Middlebrooks et Knudsen, 1987) et cela jusqu'à

couvrir l'ensemble de l'espace auditif controlatéral et ipsilatéral. Cependant, en stimulant avec une source sonore légèrement plus intense que le seuil du bruit auquel réagit la cellule colliculaire, il est possible de déterminer un CR bien circonscrit (Middlebrooks et Knudsen, 1987) dont l'étendue, en azimut, varie entre  $10^\circ$  et  $20^\circ$  dans l'espace auditif controlatéral au site d'enregistrement chez la chouette (Cohen et Knudsen, 1999).

L'espace auditif dans les couches profondes du CS semble représenté de telle manière qu'à  $0^\circ$  en azimut, les CR auditifs des neurones des couches profondes du CS (voir figure 6) situés en face de l'animal (frontal) occupent la partie rostrale des couches profondes du CS, alors que les neurones ayant des CR auditifs latéraux sont situés caudalement. Par ailleurs, les neurones ayant des CR auditifs situés en-dessous du plan horizontal (azimut  $0^\circ$ ) occupent la partie latérale des couches profondes du CS alors que les neurones ayant des CR au-dessus du plan horizontal sont situés dans la partie médiane des couches profondes du CS (Middlebrooks et Knudsen, 1984; Cohen et Knudsen, 1999).



**Figure 6:** Représentation de l'espace auditif dans les couches profondes du collicule supérieur du chat (tiré de Stein et Meredith, 1993).

Selon King (1999), cette représentation de l'espace auditif dans les couches profondes du CS se retrouve chez le furet, le hibou, le chat, le cochon d'inde et chez le rat. En effet, l'espace auditif dans les couches profondes du CS du furet semble être représenté de la même manière que chez le chat (King, 2001). Ainsi, à 0° en azimuth, les CR auditifs des neurones des couches profondes du CS situés en face de l'animal (frontal) occupent la partie rostrale des couches profondes du CS, alors que les neurones ayant des CR auditifs latéraux à 0° en azimuth sont situés caudalement (figure 6). La proportion des cellules répondant à des stimuli sonores situés à des positions latérale à 0° en azimuth est cependant beaucoup plus importante chez le furet (figure 7) que chez le chat (figure 6).

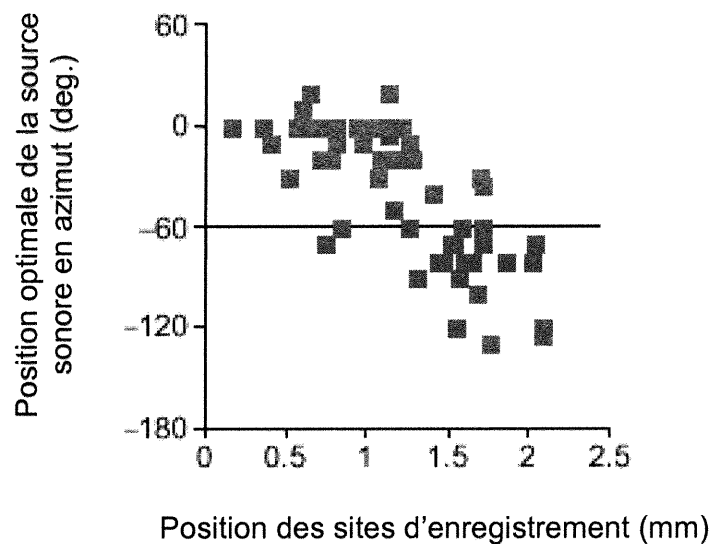


Figure 7: Relation entre les positions (azimut) des sources sonores suscitant des réponses optimales de la part des cellules colliculaires en fonction des positions rostro-caudales (référence: bregma) des sites d'enregistrement dans les couches profondes du collicule supérieur du furet (tiré de King, 2001).

Chez le rat, les études effectuées sur les substrats neuronaux de la localisation sonore montrent l'importance des couches profondes du CS; en effet, l'ablation bilatérale du CS abolit le comportement d'orientation vers des cibles sonores (Milner et Taylor, 1990). De même, la destruction de l'olive supérieure entraînent d'importants déficits lors de la localisation d'une source sonore chez le rat (Kelly et Li, 1997). Il en est de même après une lésion du lemnisque latéral (Kelly et al., 1996) et du collicule inférieur (Ito et al., 1996; Zrull et Coleman, 1999). A l'opposé, les lésions du corps genouillé médian (Kelly et Judge, 1985) et même la destruction complète du cortex auditif n'entraîne aucun déficit de localisation sonore chez le rat (Kelly, 1980; Kelly et Kavanagh, 1986). En effet, après l'ablation bilatérale du cortex auditif, les rats sont capable de localiser une source sonore de façon précise sur le plan horizontal (Kelly, 1980). Chez le furet, l'ablation bilatérale de l'aire primaire auditive n'affecte que très superficiellement la localisation des sources sonores situées en avant de l'animal mais perturbe la localisation des sources sonores dans le champ auditif plus à l'arrière de l'animal (Kavanagh et Kelly, 1987).

D'autre part, il semble que, pour les neurones des couches profondes du CS, l'expérience visuelle ainsi que le développement harmonieux de la sensibilité des CR aux différentes caractéristiques du stimulus visuel, soit essentiel au développement d'une représentation de l'espace auditif au niveau des couches profondes du CS (King, 1999). Withington-Wray (1990) a démontré que le développement de la représentation de l'espace auditif dans le CS est retardée chez des cochons d'inde élevés à la noirceur. King et al. (1998b) ont aussi démontré que l'excision de la région caudale des couches superficielles du CS droit chez le furet provoque une altération de la représentation auditive dans les couches profondes du CS. En effet, un élargissement des CR auditifs en azimuth est observé. Chez la



chouette, un déplacement horizontal du champ visuel de 23°, effectué à l'aide de prismes, dès le 12<sup>ème</sup> jour après la naissance, provoque un changement de la représentation de l'espace visuel et de l'espace auditif dans les couches profondes du CS (Knudsen et Brainard, 1991). En effet, à la suite d'une déviation du champ visuel chez la jeune chouette, les cellules auditives dans les couches profondes du CS déplacent leur CR auditif de manière à correspondre à la déviation de 23° observés au niveau des CR visuels dans le CS. Cet effet est marquant chez la chouette jusqu'au 200<sup>ème</sup> jour après la naissance (Brainard et Knudsen, 1998). Après cette période, l'introduction d'une déviation du champ visuel ne provoque pas de changement de position des CR auditifs. En effet, même si les CR des cellules visuelles sont déplacés de 23° horizontalement les CR des cellules auditives demeurent sensibles à des stimuli sonores présentés à la même position dans l'espace (Knudsen et Brainard, 1991; Brainard et Knudsen, 1998). King et al. (1988) ont également démontré ces mêmes effets en effectuant un désalignement latéral de l'un des yeux chez le furet âgé de 23 à 28 jours.

Chez le rat, la période critique du développement du système visuel est d'environ six semaines après la naissance (Berardi et al., 2000). Par ailleurs, l'élaboration de la représentation de l'espace auditif chez la souris se produit au cours des huit premières semaines après la naissance (Webster, 1983). C'est au cours de ces périodes que la plasticité neuronale est la plus efficace (Brainard et Knudsen, 1998). Il semble, d'après les études faites auprès d'animaux privés visuellement, que les structures nerveuses recevant des afférences de plus d'une modalité sensorielle, comme le CS, ont de meilleures chances de montrer des changements compensatoires à la suite d'une privation sensorielle (Meredith et al., 1992). En effet, les résultats de Vidyasagar (1978) montrent, chez le rat élevé à la noirceur, qu'en absence d'une stimulation visuelle normale, les modalités auditives ou

somesthésiques montrent des changements compensatoires dans les couches profondes du CS : le nombre de cellules répondant à des stimulations auditives passent de 4% à 11%, les cellules répondant à des stimuli somesthésiques passent de 38% à 61% et le nombre de cellules répondant à la fois à des stimuli somesthésiques et auditifs passent de 1% à 3%. Rauschecker et Harris (1983) ont aussi démontré que des changements compensatoires encore plus marquant surviennent chez le chat dont les paupières sont suturées depuis la naissance et ce jusqu'à l'âge adulte. En effet, les cellules auditives situées dans les couches profondes du CS non seulement quadruplent en nombre, mais leur présence devient marquée dans les couches superficielles du CS.

## HYPOTHÈSES

Les caractéristiques spatiales des cellules auditives des couches profondes du CS du rat demeurent méconnues malgré les études effectuées sur les substrats neuronaux de la localisation sonore.

Les caractéristiques fonctionnelles des cellules des couches profondes du CS ont pu être démontrées chez la chouette, le chat et le furet (Middlebrooks et Knudsen, 1984; Cohen et Knudsen, 1999). King (1999) suppose que les caractéristiques spatiales des CR des cellules auditives colliculaires sont les mêmes que chez le rat. Cependant, cela reste à vérifier.

Selon les études effectuées chez d'autres animaux, les cellules des couches profondes du CS du rat devraient répondre à une stimulation sonore de type bruit blanc dans l'hémichamp auditif controlatéral au site d'enregistrement en azimut. En élévation, l'étude des limites campimétriques des CR auditifs des cellules enregistrées dans les couches profondes du CS devraient démontrer que ces dernières répondent optimalement à une position se situant de part et d'autre du plan horizontal.

Afin de mettre en évidence une organisation de l'espace auditif dans les couches profondes du CS, l'activité bio-électrique de plusieurs cellules auditives sera enregistrée lors de différentes pénétrations dorso-ventrales effectuées à différentes positions rostro-caudales et médio-latérales dans les couches profondes du CS du rat.

La représentation de l'espace auditif en azimut, dans les couches profondes du CS du rat, devrait être organisée de manière plus ou moins symétrique le long de l'axe rostro-caudal du CS; les CR auditifs des neurones des couches profondes du CS situés en face de l'animal devraient occuper la partie rostrale des couches profondes du CS, alors que les neurones ayant des CR auditifs latéraux au niveau de l'azimut  $0^\circ$  devraient être situés caudalement. Les neurones des couches profondes du CS du rat ayant des CR auditifs situés en dessous du plan horizontal (azimut  $0^\circ$ ) devraient occuper la partie latérale des couches profondes du CS alors que les neurones des CR au-dessus du plan horizontal (azimut  $0^\circ$ ) devraient être situés dans la partie médiane des couches profondes du CS.

## **MÉTHODOLOGIE**

**Sujets:**

Lors de cette expérience, 11 rats adultes sont utilisés. Ceux-ci pèsent entre 350g et 400g et ne sont soumis à aucune autre expérience de laboratoire. Chaque animal a subi un examen otoscopique afin de s'assurer que les canaux auditifs sont libres et sains. De plus, la réaction d'orientation de chacun des rats est testée en utilisant différents stimuli auditifs (claquements des doigts, bruits brusques, etc.).

Les protocoles expérimentaux sont réalisés selon les normes du Conseil Canadien de la Protection des Animaux et sont autorisés par le Comité Institutionnel de la Protection des Animaux de l'Université de Montréal.

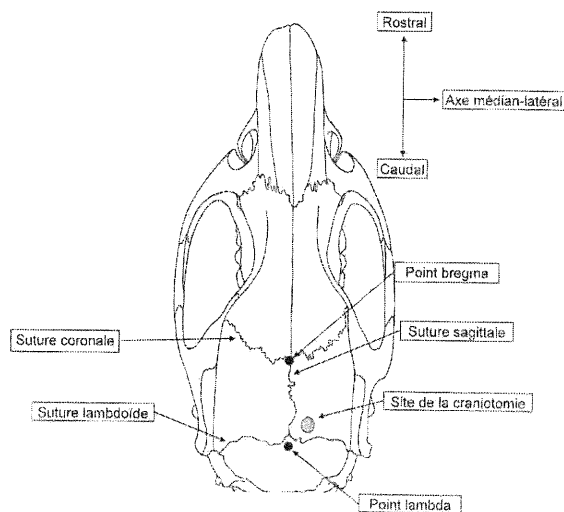
**Matériel et méthode:**

Lors de la chirurgie préparatoire et lors des enregistrements unitaires, l'anesthésie générale est induite par injection i.m. d'une solution de kétamine (100mg/kg de chlorhydrate de kétamine) et de xylazine (25mg/kg de Rompum). Lorsque nécessaire le niveau d'anesthésie générale est ajustée à l'aide d'une injection de rappel équivalente au tiers de la dose initiale. La profondeur de l'anesthésie générale est contrôlée périodiquement en testant la présence de réflexes et en monitorant continuellement l'ECG et l'EEG. Pour réduire les sécrétions bronchiques, les animaux reçoivent, avant l'induction de l'anesthésie générale, une injection i.m. d'atropine sulfate (0.5 mg/kg).

Lors de la chirurgie préparatoire, l'animal anesthésié est placé en décubitus ventral dans un appareil stéréotaxique modifié. La peau du crâne est rasée et désinfectée. Une incision longitudinale est effectuée et les différents plans musculaires recouvrant le crâne sont

rétractés. Une trépanation (diamètre : 3mm) est pratiquée au-dessus du CS. Puis, la dure-mère est incisée et repliée sans endommager ni le cortex ni les systèmes veineux et artériels. Une tige d'ancrage est fixée au crâne avec des vis d'ancrage et de l'acrylique dentaire afin de pouvoir placer la tête de l'animal dans une position physiologique adéquate sans qu'il y ait obstruction des conduits auditifs.

Dès que la chirurgie est terminée, les points de contact et les plaies sont infusés périodiquement (2-3 h) avec un analgésique local (xylocaïne 2%). La température corporelle est maintenue constante (38<sup>0</sup> C) par un coussin hydraulique chauffant incorporé dans un système rétroactif. L'EEG de l'animal ainsi que son rythme cardiaque sont sous observation constante pendant toute la durée de l'expérience afin de contrôler son état physiologique et le niveau d'anesthésie.



**Figure 8:** Vue dorsale du crâne du rat indiquant le site de la craniotomie.

Une électrode d'enregistrement est abaissée dans le CS (A-P : -3.8 - 6.8 mm à partir du point bregma, D-V : 2.0 à -1.0 mm et L: 3.0 à -3.0 mm) à l'aide d'un micro-descendeur hydraulique.

Cette électrode de tungstène possède une impédance de 3 à 6 M $\Omega$ , mesurée à 1000 Hz. Le signal bioélectrique est d'abord amplifié (100x) avec un amplificateur de tête à haute impédance (bande passante: 300Hz à 30KHz) puis acheminé à une chaîne d'amplification (10000x). Le signal bioélectrique, amplifiés et filtrés (bande passante : 300Hz à 30kHz), est acheminé à un déclencheur de Schmitt afin d'isoler l'activité unitaire ayant la plus grande amplitude et une durée déterminée. Ces signaux électriques sont aussi transmis à un moniteur audio (TDT: modèle MS2), à un oscilloscope à quatre canaux (Tektronix, modèle 5111 A) et à un micro-ordinateur (PC 486).

### **Procédure expérimentale**

L'expérience est effectuée à l'intérieur d'une chambre Faraday à double paroi, insonorisée (>600Hz) et rendue anéchoïque (>700Hz). Les stimuli auditifs sont générés grâce à un générateur de bruits blancs à large bande (10Hz à 20kHz) (Coulbourn instruments, audio source module; modèle V85-05). Ceux-ci sont amplifiés (TDT, modèle ED1), l'intensité de ces bruits blanc est contrôlée pas des atténuateurs (TDT, modèle PA 5) puis transmis à 12 hauts-parleurs piézo-électrique (TDT, modèle ES1) disposés sur un arc de cercle vertical. Cet arc de cercle, lorsque déplacé horizontalement, permet de couvrir plus de la moitié du champ auditif de l'animal (240°).



En premier lieu, l'activité d'une cellule est isolée. Un premier test permet de vérifier si cette cellule répond à un stimulus sonore (bruit blanc; intensité : 70 dB SPL). Puis avec un stimulus supraliminaire, la zone spatiale de réponse de la cellule est explorée manuellement en azimut et en élévation afin de déterminer les limites campimétrique du CR de cette cellule. Par la suite, l'exploration systématique des propriétés du CR auditif est effectué en dressant des histogrammes péri-stimuli lors de 20 stimulations auditives. Lors de chacune des présentations, chaque stimulus est présenté pendant 100 ms (montée : 5ms, plateau : 90 ms et descente : 5ms) et l'intervalle inter-essai est de 1,5s. Les réponses émises pendant les 100 ms précédant la présentation du stimulus sont aussi enregistrées afin de déterminer le taux de réponse de la cellule en l'absence de stimulation auditive. Le taux de réponse enregistré pendant la stimulation sonore est déduite du taux de réponse de base de la cellule. Les histogrammes péri-stimuli sont constitués de 200 bins ayant une durée de une milliseconde. Les réponses cellulaires sont enregistrées de la stimulation auditive (durée : 100ms) et 100ms suivant l'arrêt de la stimulation sonore. Ces histogrammes permettent de tracer une courbe de l'évolution du taux de réponse durant la stimulation auditive (durée = 100 ms) selon l'intensité utilisée. L'intensité sonore liminaire de la cellule est ensuite déterminée. Celui-ci correspond à l'intensité minimale de bruit requise pour que la cellule provoque une réponse au-dessus du niveau de base lors de 70% des présentations.

Le CR est ensuite cartographié en azimut et en élévation par pas de 15° grâce à un bruit blanc à large spectre d'intensité allant de 10 à 30 dB au-dessus du seuil de la cellule. Des histogrammes péri-stimuli sont dressés (20 stimulations auditives/ position). Une courbe de sensibilité à la position est dressée; chaque point de la courbe représente la somme des

réponses duquel est déduit la réponse de base (100ms précédant la stimulation), obtenue lors de la stimulation sonore (durée = 100 ms). Des courbes de réponses en fonction de chacune des positions spatiales en azimut et en élévation sont dressés. Ces courbes de sensibilités définissent le CR de la cellule.

Lors d'une séance d'enregistrement, une électrode d'enregistrement est abaissée perpendiculairement dans le CS à six ou huit emplacements différents (médian à latéral et antérieure à postérieure). Lors de chacune de ces descentes le CR auditif de deux à trois cellules sont cartographiées. L'enregistrement de plusieurs cellules des couches profondes du CS à différentes positions rostro-caudales, médio-latérales et dorso-ventrale, à partir du point bregma, permet d'effectuer la cartographie de la structure.

Les enregistrements dans le CS sont vérifiés par une analyse histologique. Pour ce faire, des lésions électrolytiques (20 micro-ampères, durée: 10s) sont effectuées à la fin de chaque pénétration. Lorsque l'expérience est terminée, l'animal est profondément anesthésié, perfusé avec une solution saline (NaCl, 0.9%) et fixé avec une solution de formaline (4%). Le cerveau est extrait de la boîte crânienne, congelé, sectionné (épaisseur: 50 $\mu$ m) dans le plan coronal et finalement colorié avec du crésyl-violet. L'analyse histologique montre que les enregistrements ont bien été effectués dans les couches profondes du CS du rat.

## **ANALYSE DES RÉSULTATS**

L'analyse des résultats porte sur 168 cellules enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal ; de ce nombre, 119 cellules répondent à la stimulation auditive. Parmi celles-ci un petit nombre de cellules ( $n = 11$ ) ont été exclues de l'analyse car ces cellules présentent soit des réponses instables et aléatoires ( $n = 9$ ) ou encore elles sont sensibles à des stimulations auditives complexes (claquements de doigts, cris, sifflets, etc) mais elles ne répondent pas à la stimulation auditive avec des bruits blancs ( $n = 2$ ).

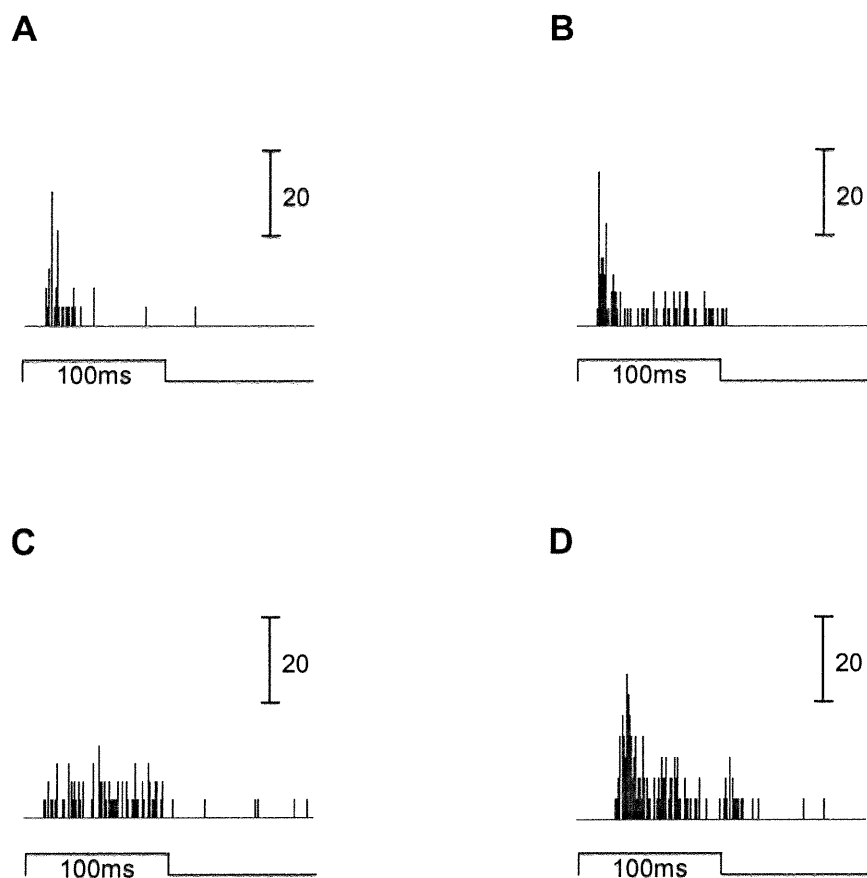
Lors de la présentation en champ libre d'un bruit blanc, le seuil et la courbe de réponse à l'intensité sonore ont été déterminés pour 108 cellules. Puis, en second lieu, les courbes de syntonisation à la position spatiale de la source sonore en azimut (108 cellules) et en élévation (105 cellules) ont été dressées. Ces enregistrements ont été effectués lors 39 pénétrations différentes dans le CS.

### **Classification cellulaire**

Les 108 cellules auditives ont été classifiées après l'enregistrement de leurs réponses à des stimulations auditives (bruit blanc variant de 5 à 15 dB SL) présentées en champ libre à la position spatiale optimale en azimut. Les réponses de l'ensemble des cellules auditives, présentent soit une réponse phasique ou une réponse tonique lors de la stimulation auditive. Aucun autre type de réponse à la stimulation auditive n'a été rencontré. La figure 9A montre la réponse d'une cellule auditive enregistrée dans les couches profondes du CS du rat lors de la présentation d'un bruit blanc supraliminaire ; la stimulation auditive provoque une augmentation brusque du taux de réponse cellulaire. Cette réponse est de courte durée (adaptation rapide) et sa latence est également très courte. Ce type de réponse phasique est présent chez 12 % des cellules auditives des couches profondes du CS du rat. Il est aussi

important de souligner que toutes les cellules phasiques enregistrées montrent une réponse ON lors de la présentation du stimulus auditif mais aucune cellule ne présente une réponse OFF à la cessation de la stimulation auditive.

Un deuxième type de réponse à la stimulation auditive (bruit blanc) supraliminaire est présent au niveau des cellules des couches profondes du CS du rat : il s'agit d'une réponse tonique. Ce type de réponse (figures 9B-D, 10B, 13A-B), présent chez 88% des cellules auditives, se caractérise par une augmentation importante du taux de réponse pendant toute la durée de la stimulation auditive (réponse ON). De plus, cette augmentation du taux de réponse des cellules toniques lors de la stimulation auditive se manifeste de deux façons différentes. Certaines cellules toniques (64.4 %) montrent une bouffée initiale brusque des réponses dès la présentation du stimulus auditif, elle est suivie d'une diminution du taux de réponse pendant le reste de la durée de la stimulation (figures 9B, 9D, 10B, 13A-B). Par contre, près du tiers des cellules toniques (35.6 %) montre une augmentation de leur taux de réponses pendant la durée de la stimulation sans qu'il y ait présence d'une bouffée initiale de réponses au début de la présentation du stimulus auditif (figure 9C). Ce type de réponse tonique montre peu de variations importantes dans l'augmentation du taux de réponse pendant la durée de la stimulation. Parmi les cellules toniques, une seule montre une réponse à la cessation de la stimulation (réponse OFF). La réponse de cette cellule à la stimulation auditive (bruit blanc supraliminaire) est illustrée à la figure 9D. Celle-ci montre une réponse OFF claire, de courte durée mais de moindre importance que la réponse ON présente lors de la stimulation.

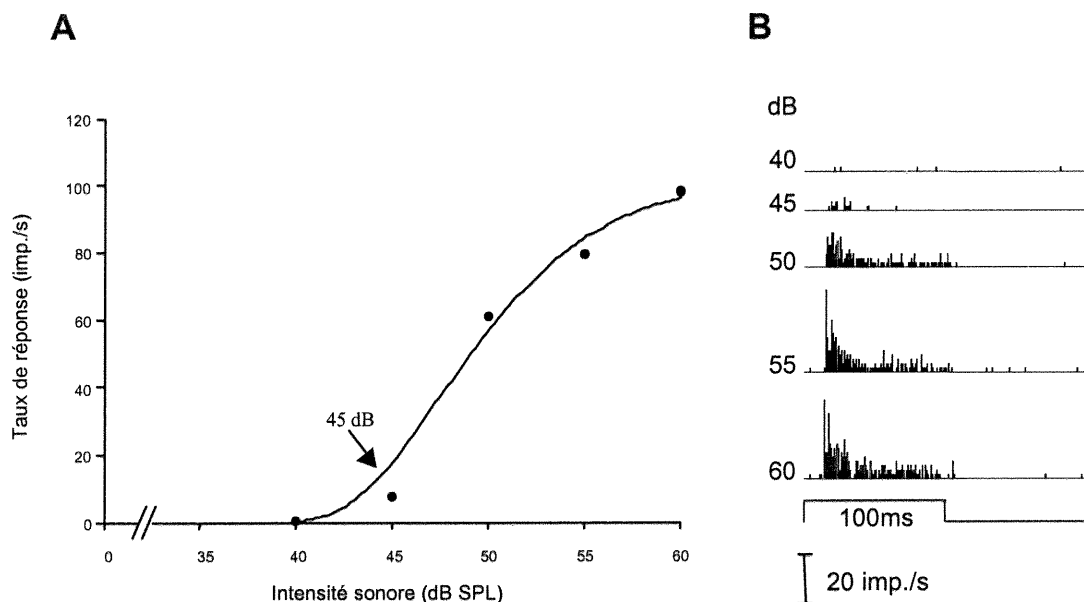


**Figure 9:** Histogrammes de réponses péri-stimulus (durée : 200 ms, nombre de bin : 200) de cellules auditives enregistrées. La cellule 023 (A) présente une réponse phasique tandis que les cellules 009 (B), 108 (C) et 073 (D) montrent des réponses toniques. Ces réponses unitaires sont évoquées lors de la présentation en champ libre d'un bruit blanc supraliminaire (intensité: 60 dB SPL, durée de la stimulation: 100 ms).

### Courbes de réponses à l'intensité sonore

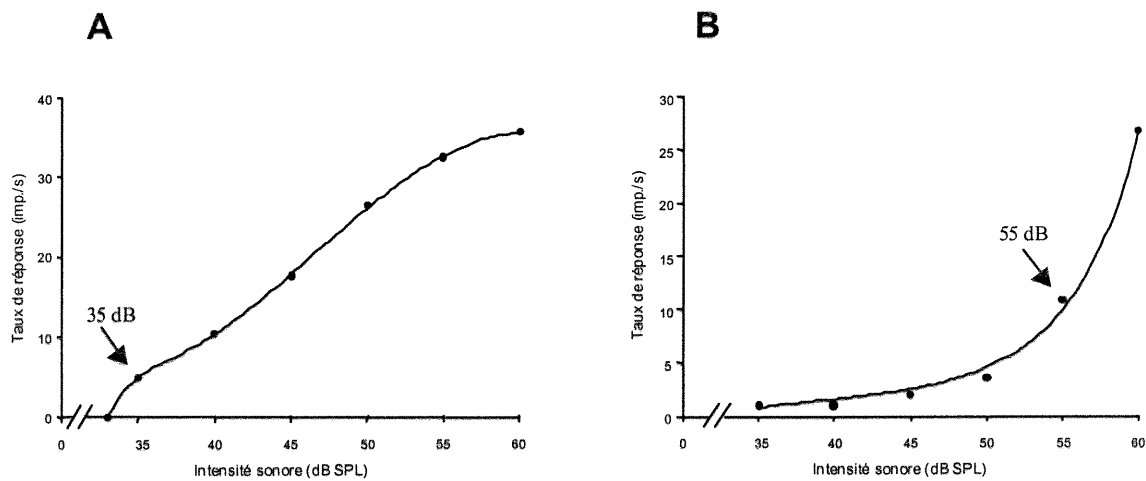
La courbe de réponses à l'intensité sonore a été établie pour 108 cellules auditives enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal. Ces courbes de réponses sont dressées lors de stimulations avec un bruit blanc dont l'intensité sonore relative est supérieure

de 1 à 40 dB SPL au bruit ambiant (30 dB SPL). Ces stimuli sonores sont présentés à une élévation de 0° ainsi qu'à la position spatiale optimale en azimut pour chacune des cellules. Sauf pour quelques cellules ( $n = 9$ ), la majorité ( $n = 101$ ) des cellules testées montrent une augmentation rapide de leur taux de réponses lorsque l'intensité sonore augmente au-delà du seuil (figures 10 et 11). La figure 10 montre la courbe de réponses (figure 10A) et les histogrammes des réponses péri-stimulus (figure 10B) de la cellule 043 en fonction de l'intensité sonore relative au bruit de fond (30 dB SPL). Lors de la présentation d'un bruit blanc ayant une intensité sonore de 40 dB la cellule ne montre aucune réponse liée à la présentation du stimulus, alors qu'à 45 dB la cellule présente une faible bouffée de réponse.



**Figure 10:** Courbe de réponses (A) à l'intensité sonore et histogrammes de réponses (B) péri-stimulus (durée : 200 ms, nombre de bins : 200) montrant les réponses d'une cellule auditive tonique enregistrée dans collicule supérieur du rat. Le stimulus présenté ( $n = 20$ ), à une fréquence de présentation de 0,25 Hz, est un bruit blanc (durée : 100ms) de différentes intensités sonores. La source sonore est placée (distance : 57 cm) à  $-90^\circ$  en azimut et à  $0^\circ$  en élévation dans l'hémichamp auditif gauche (controlatérale). La cellule 043 présente une réponse tonique dont le taux de réponse croît en fonction de l'augmentation de l'intensité sonore. La flèche indique le seuil d'intensité sonore (45 dB SPL) nécessaire pour déclencher une réponse cellulaire au-dessus du niveau de base lors de 70% des présentations. Bruit ambiant : 30 dB SPL.

Par ailleurs, lors de la présentation du stimulus à des intensités allant de 50 à 60 dB le taux de réponse de la cellule croît drastiquement et la réponse cellulaire commence à saturer à ces fortes intensités. Seulement 9.3% des cellules testées montrent une saturation de leur réponse aux hautes intensités sonores tandis que 90.7% des cellules testées ne montrent pas de saturation. D'autre part, il est important de noter que 17.2 % des cellules toniques montrent un pattern de réponse phasique aux faibles ( $\leq 45$  dB) intensités sonores (figure 10B) alors qu'aux intensités sonores élevées ces cellules montrent un pattern stable de réponses toniques. Cette modification du pattern de réponses en fonction de l'intensité sonore ne se rencontre pas chez les cellules phasiques.

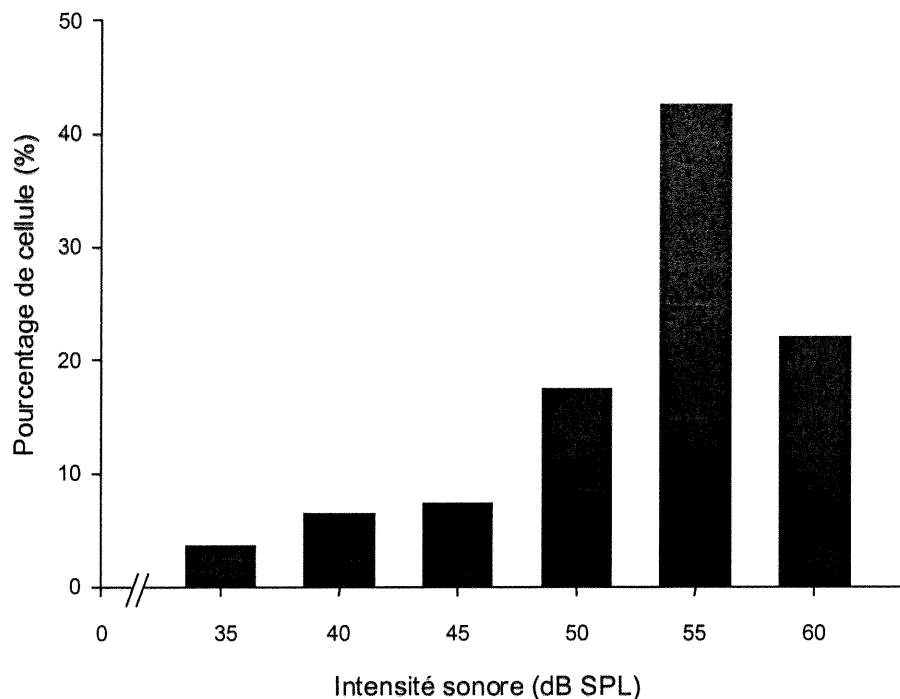


**Figure 11 :** Courbes de réponses à l'intensité sonore de deux cellules auditives du collicule supérieur du rat normal. Le stimulus utilisé est un bruit blanc (durée : 100 ms) présenté à la position optimale en azimut (A:  $-105^\circ$ , B:  $-120^\circ$ ) et à une élévation de  $0^\circ$  dans l'hémichamp auditif gauche (controlatéral). Les flèches indiquent les seuils d'intensités sonores nécessaires pour déclencher une réponse cellulaire au-dessus du niveau de base lors de 70% des présentations (n = 20). Bruit ambiant: 30 dB SPL.



L'intensité sonore liminaire a été déterminée pour 108 cellules enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal. Celle-ci est définie comme étant l'intensité sonore minimale provoquant une réponse cellulaire au-dessus du niveau de base de la cellule lors de 70% des présentations du stimulus sonore (bruit blanc). Ce seuil d'intensité sonore varie d'une cellule colliculaire auditive à l'autre. En effet, les cellules 043 (figure 10A) et 028 (figure 11A) présentent un faible seuil à l'intensité sonore, soit 45 dB et 35 dB respectivement ; alors que la cellule 061 (figure 11B) répond à un seuil d'intensité sonore (55 dB) nettement plus élevé.

La figure 12 présente la distribution des seuils d'intensités sonores des 108 cellules auditives enregistrés dans les couches profondes du CS du rat normal. Cette figure montre

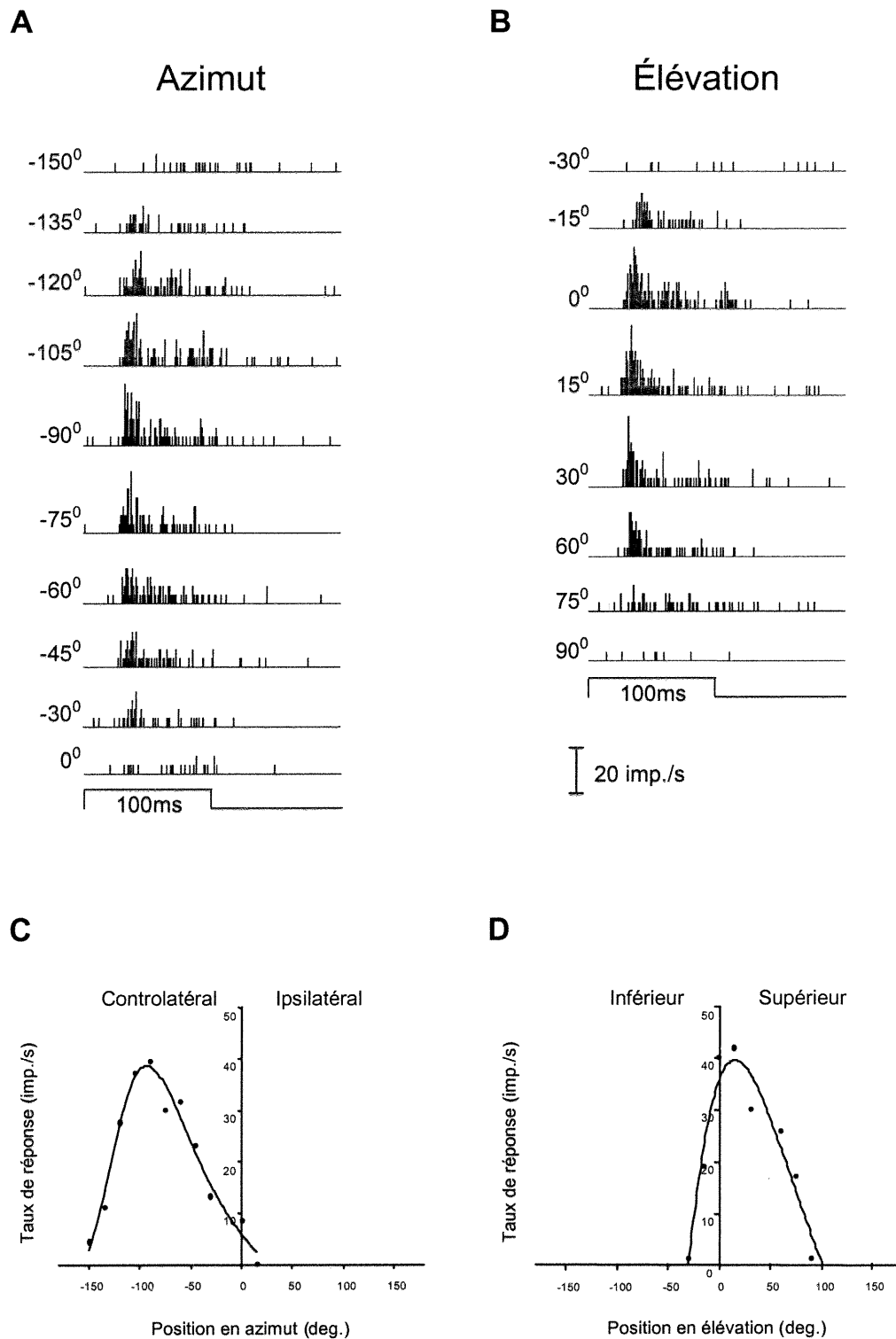


**Figure 12 :** Distribution des seuils d'intensités sonores des cellules (n = 108) enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal.

que les seuils d'intensités sonores auxquelles répondent les cellules auditives du CS varient énormément d'une cellule à l'autre allant de 35 dB (3.7% des cellules) à un maximum de 60 dB (22.2% des cellules). Cette distribution fait aussi ressortir que 64.8% des cellules répondent à des seuils d'intensité sonore élevés ( $\geq 50$  dB) alors que peu de cellules (17.6%) sont sensibles à de faibles intensités sonores ( $\leq 45$  dB). En effet, le seuil d'intensité sonore moyen auquel répondent les cellules auditives du CS est de 55 dB SPL.

### **Caractéristiques des champs récepteurs auditifs**

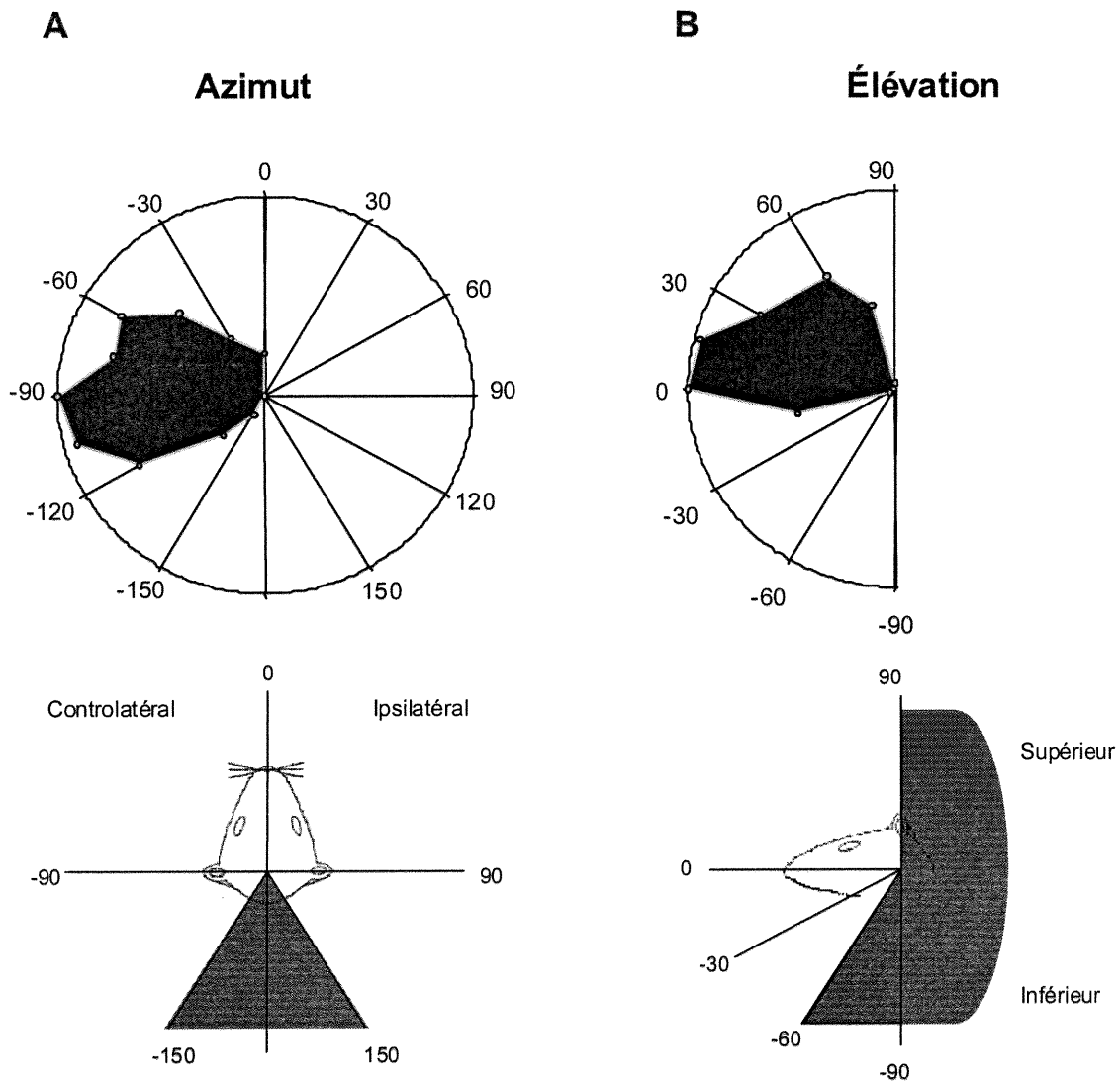
Au cours de cette expérience, la zone de sensibilité spatiale en azimuth et en élévation a été déterminée et explorée systématiquement pour les 108 cellules enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal. Pour ce, un bruit blanc ayant une intensité de 10-30 dB au-dessus du seuil de réponse est présenté en champ libre à différentes positions en azimuth et en élévation. La figure 13 permet d'illustrer comment sont dressées les courbes cartésiennes (figures 13C-D) de sensibilité à la position en azimuth et en élévation pour chacune des cellules enregistrées. Dans un premier temps, différentes positions en azimuth sont explorées par pas de  $15^\circ$  ou de  $30^\circ$ . Les histogrammes péri-stimulus de la figure 13A montrent les réponses toniques de la cellule 073 à différentes positions en azimuth. Le taux de réponse de cette cellule varie avec la position en azimuth dans l'hémichamp controlatéral (figures 13A et 13C). En effet, alors que le taux de réponse est très faible à  $-150^\circ$  (en arrière de la tête du rat) il augmente graduellement; puis il atteint un maximum à  $-90^\circ$  (position orthogonale à l'oreille controlatéral) pour finalement décroître graduellement au fur et à mesure que la source sonore est déplacée vers l'avant de l'animal ( $0^\circ$ ). Par contre, lorsque le stimulus est présenté dans l'hémichamp ipsilatéral ( $15^\circ$ ) le taux de réponse de la cellule baisse drastiquement.



**Figure 13** : Histogrammes péri-stimulus et courbes de réponse à différentes positions en azimut et en élévation de la cellule auditive 073. Lors de la présentation ( $n = 20$ ) de la source sonore dans le plan horizontal (A et C) et dans le plan vertical (B et D), le stimulus utilisé est un bruit blanc (durée : 100 ms, intensité 45 dB SPL au-dessus du bruit ambiant : 30 dB SPL).

Dans un second temps, lorsque la position en azimut suscitant le plus haut taux de réponses est déterminée, le même type d'exploration spatiale est entrepris pour déterminer la position optimale en élévation. Les histogrammes péri-stimulus présentés à la figure 13B et la courbe de réponse en fonction de la position en élévation (figure 13D) montrent que le taux de réponse de la cellule 073 est très faible lorsque le son est présenté (azimut :  $-90^\circ$ ) dans l'hémichamp auditif inférieur ( $-30^\circ$  en-dessous de la tête de l'animal). Par contre, la réponse cellulaire croît rapidement et atteint des valeurs maximales à une élévation de  $15^\circ$ , c'est-à-dire lorsque le stimulus sonore est présenté dans l'hémichamp auditif supérieur. Puis la réponse cellulaire diminue graduellement lorsque le son est présenté à des positions au-dessus de la tête  $\geq 30^\circ$ . Finalement, le taux de réponse de cette cellule baisse drastiquement lorsque le stimulus sonore est présenté à la verticale ( $90^\circ$ ) de la tête du rat.

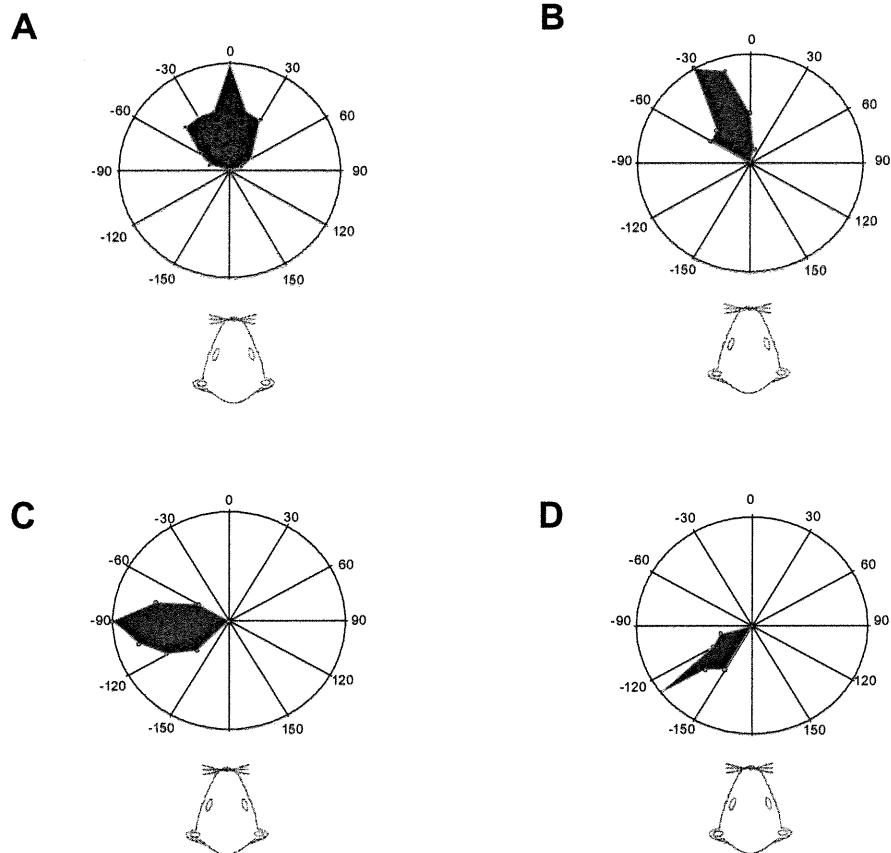
Les résultats obtenus lors de l'exploration spatiale en azimut et en élévation permettent de dresser la zone de sensibilité maximale d'une cellule auditive mais aussi de dresser les limites campimétriques du CR auditif. Ceci est illustré à la figure 14; dans cette figure la longueur des vecteurs des graphiques polaires correspond au taux de réponse évoquées lors de la stimulation de la cellule 073 dont les courbes cartésiennes sont présentées aux figures 13B (azimut) et 13D (élévation). En fait, les graphiques polaires de la figure 14 permettent de visualiser les limites de l'espace en azimut (figure 14A) et en élévation (figure 14B) dans lequel la cellule 073 répond à une source sonore (bruit blanc) à une intensité supraliminaire lorsque cette source sonore est présentée à une distance de 57 cm du centre de la tête de l'animal.



**Figure 14** : Représentation polaire des limites campimétriques de la cellule auditive 073 en azimut (A) et en élévation (B). La longueur des vecteurs représente le taux de réponse normalisé de la cellule lors de la présentation ( $n = 20$ ) d'un bruit blanc (durée : 100 ms, intensité : 45 dB SPL au-dessus du bruit ambiant : 30 dB SPL) à différentes positions en azimut et en élévation dans les zones supérieures et inférieures des hémichamps auditifs controlatéral et ipsilatéral. Les zones ombragées indiquent les limites mécaniques du système de stimulation en azimut (en bas à gauche) et en élévation (en bas à droite).

L'analyse des limites en azimut des CR auditifs des 108 cellules enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal permet de faire ressortir que toutes les cellules possèdent un CR dans l'hémichamp auditif controlatéral et que peu de cellules (13%) possèdent un CR dont les limites spatiales débordent dans l'hémichamp auditif ipsilatéral. De plus, lorsque les CR auditifs s'étendent dans l'hémichamp ipsilatéral le débordement n'excède pas 30° (figure 15A) sauf dans un cas particulier (figure 17C) où il s'étend jusqu'à 90° dans l'hémichamp auditif ipsilatéral.

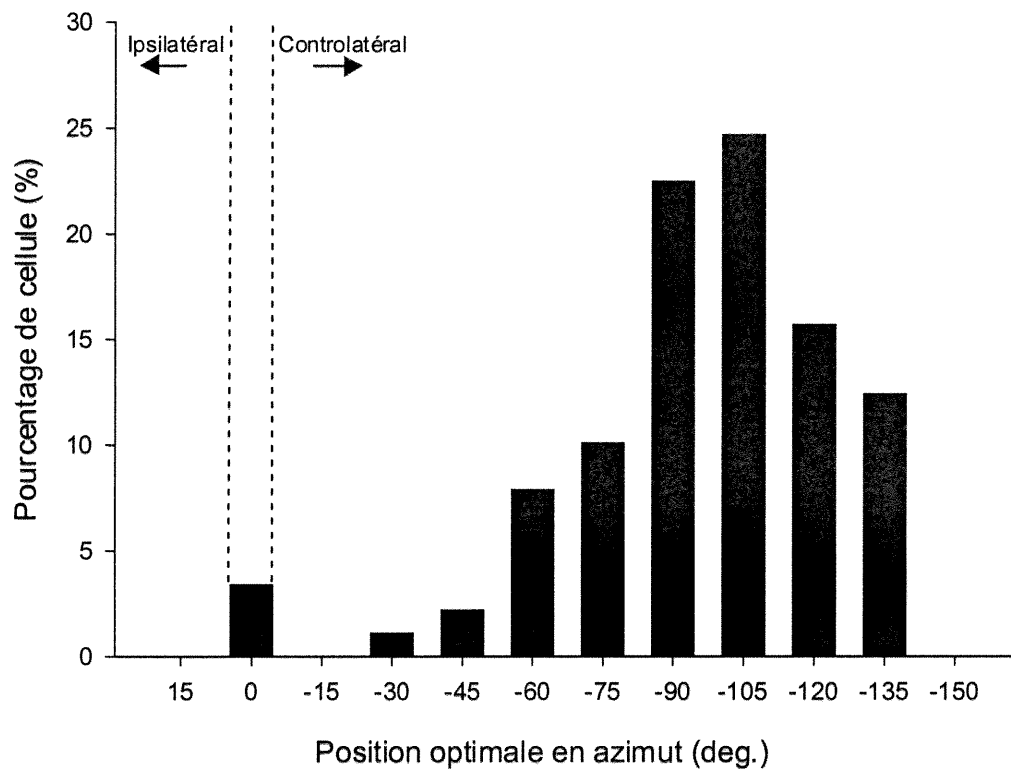
Cependant, l'examen attentif des limites campimétriques des CR auditifs permet de mettre en évidence deux classes de CR : l'une d'elles possède en azimut des CR clos (figure 15) tandis que l'autre possède en azimut des CR ouverts (figure 17). Les CR clos représentent 82.5% et les CR ouverts 17.5% des CR auditifs des couches profondes du CS. Les CR clos des quatre cellules présentés à la figure 15 possèdent des limites campimétriques circonscrites à un espace défini et clos; en dehors de cet espace, la présentation d'une source sonore ne suscite pas de réponses cellulaires. Ces CR clos sont peu étendus et se retrouvent soit dans la partie antérieure (figures 15A et 15B), latérale (figures 14A et 15C) ou encore dans la partie postérieure (figure 15D) de l'hémichamp auditif controlatéral. Les CR clos sont aussi caractérisés par la présence d'une position spatiale en azimut qui suscite une réponse maximale lors de la présentation d'un stimulus sonore à cette position. Ainsi, les cellules 080, 032, 014 et 030 présentées aux figures 15A-D répondent optimalement à 0°, -30°, -90° et -135° respectivement. La figure 16 présente la distribution de la position optimale en azimut des 89 cellules ayant des CR clos que enregistrées au cours de cette expérience. Il est intéressant de souligner que peu de cellules (6.7%) possèdent un CR clos dans la partie antérieure (0° à -45°)



**Figure 15 :** Représentation polaire des limites campimétriques en azimut de quatre cellules auditives enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal ayant un champ récepteur clos sur le plan horizontal. La cellule 080 (A) répond optimalement à  $0^\circ$  en azimut et présente un champ récepteur auditif dont les limites débordent dans l'hémichamp auditif ipsilatéral tandis que la cellule 032 (B) montre un champ récepteur auditif frontal limité à l'hémichamp controlatéral (réponse optimale à  $30^\circ$ ). La cellule 014 (C) possède un champ récepteur latéral (réponse optimale à  $90^\circ$ ) tandis que la cellule 032 (D) possède un champ récepteur dans la zone postérieure de l'hémichamp auditif controlatéral (réponse optimale à  $135^\circ$ ).

de l'hémichamp auditif controlatéral. Alors que 57.3% des cellules ayant un CR clos répondent optimalement entre  $-75^\circ$  et  $-105^\circ$ , soit orthogonalement à l'oreille controlatérale. Le pourcentage de cellule ayant un CR clos dont la position de sensibilité optimale est située

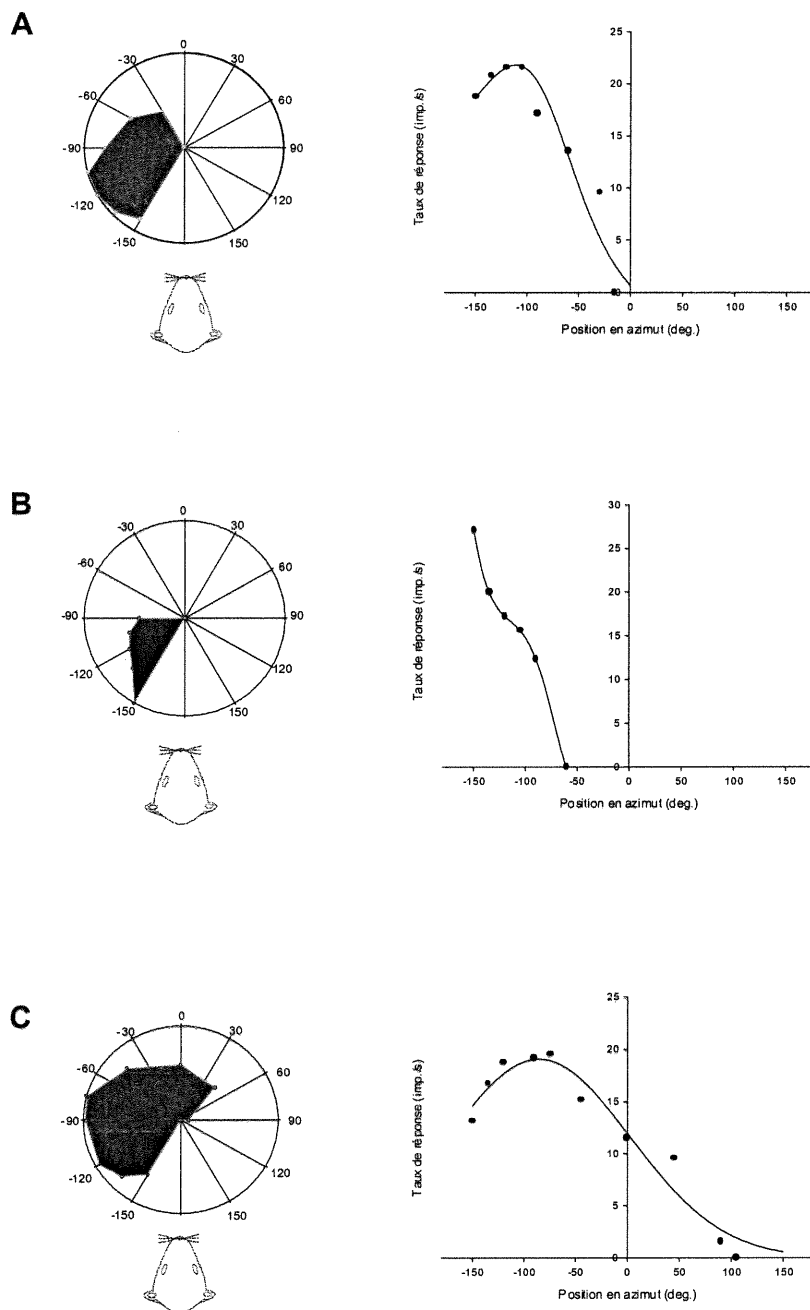
dans la partie postérieure ( $-120^{\circ}$  à  $-135^{\circ}$ ) de l'hémichamp auditif controlatéral s'élève à 28.1%.



**Figure 16 :** Distribution de la position optimale en azimut suscitant le plus haut taux de réponses des cellules ( $n = 89$ ) ayant un champ récepteur clos dans l'hémichamp controlatéral. Les cellules ont été enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal.

Les CR auditifs ouverts qui constituent près de 20% des CR auditifs des couches profondes du CS se retrouvent surtout dans la partie postérieure de l'hémichamp auditif controlatéral (figure 17A-C) et sont relativement vastes (figure 17A) couvrant parfois



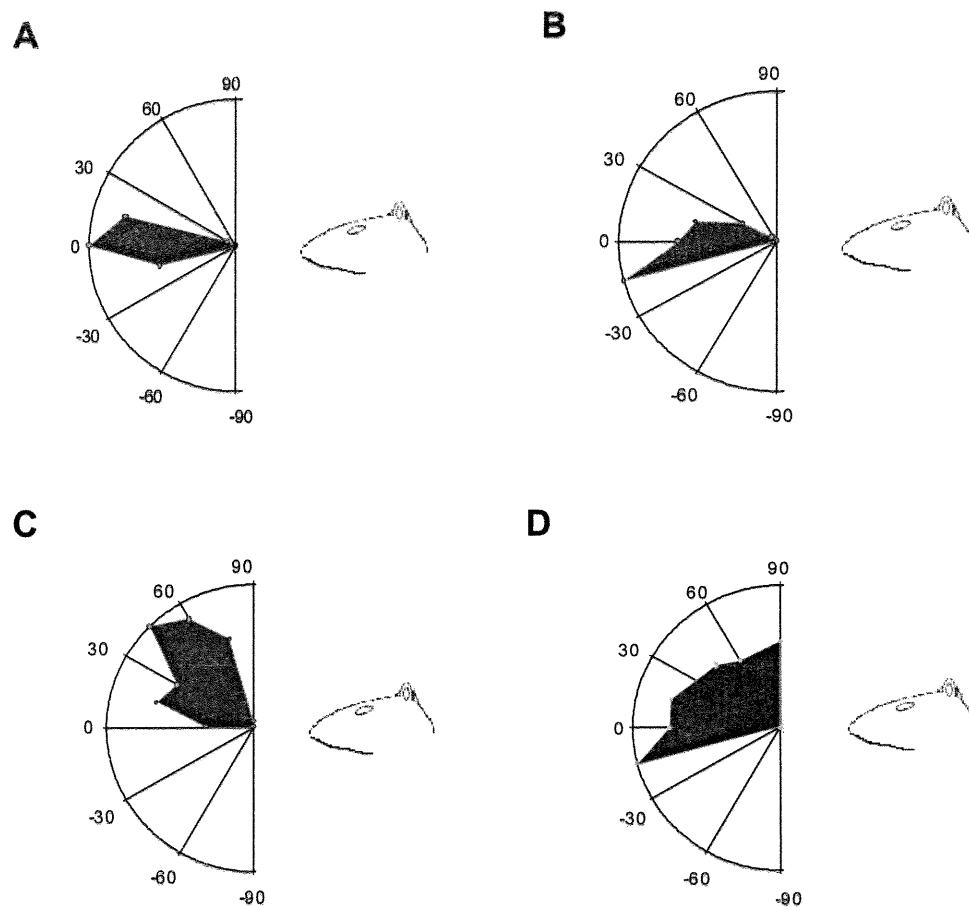


**Figure 17 :** Représentation polaire des limites campimétriques (gauche) et courbes de sensibilité à la position de la source sonore en azimut (droit) de trois cellules auditives enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal. La cellule 051 (A), présente un vaste champ récepteur auditif ouvert. Cette cellule répond surtout dans la partie postérieure de l'hémichamp auditif controlatéral. La cellule 037 (B) présente un champ récepteur auditif ouvert, peu étendu, répondant fortement à des stimuli sonores présentés très postérieurement dans l'hémichamp controlatéral. La cellule 010 (C) montre un champ récepteur couvrant l'hémichamp auditif controlatéral tout en débordant jusque'à 90° dans l'hémichamp auditif ipsilatéral.

l'hémichamp auditif controlatéral tout en débordant dans l'hémichamp auditif ipsilatéral (figure 17C). Un petit nombre (22.9 %) de ces CR ouverts sont peu étendus (figure 17B). La principale caractéristique des cellules à CR ouverts est de répondre fortement lorsque des stimuli sonores sont présentés très postérieurement ( $\geq -120^\circ$ ) et ce, sans qu'il y ait une baisse notable du taux de réponse aux positions extrêmes (figure 17A-C) en azimut. Il est regrettable qu'à cause des limites mécaniques du système de stimulation utilisé il est impossible de tester la sensibilité de ces cellules à des positions ( $-165^\circ$  et  $-180^\circ$ ) situées complètement en arrière de la tête du rat. Cependant, les résultats obtenus laissent supposer que les CR ouverts sont surtout sensibles aux stimuli auditifs présentés en arrière de la tête de l'animal.

L'analyse des limites en élévation des CR auditifs de 108 cellules enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal montre que 97.2% des cellules possèdent un CR clos en élévation (figures 14B et 18A-C). Seulement quelques cellules (2.8%) ont des CR ouverts en élévation (figure 18D). Les cellules possédant ce dernier type de CR sont caractérisées par un taux de réponse élevé aux positions extrêmes ( $90^\circ$ ) soit au-dessus de la tête de l'animal. Aucune cellule, qu'elle ait un CR clos ou ouvert, ne répond à une stimulation auditive située en-dessous de  $-15^\circ$ , soit sous la tête de l'animal (figures 14B, 18A-C et 21A-F). D'autre part, seulement un petit nombre (5.6 %) de cellules auditives ont un CR clos qui s'étend au-delà de  $30^\circ$  en élévation (figures 18C et 21F).

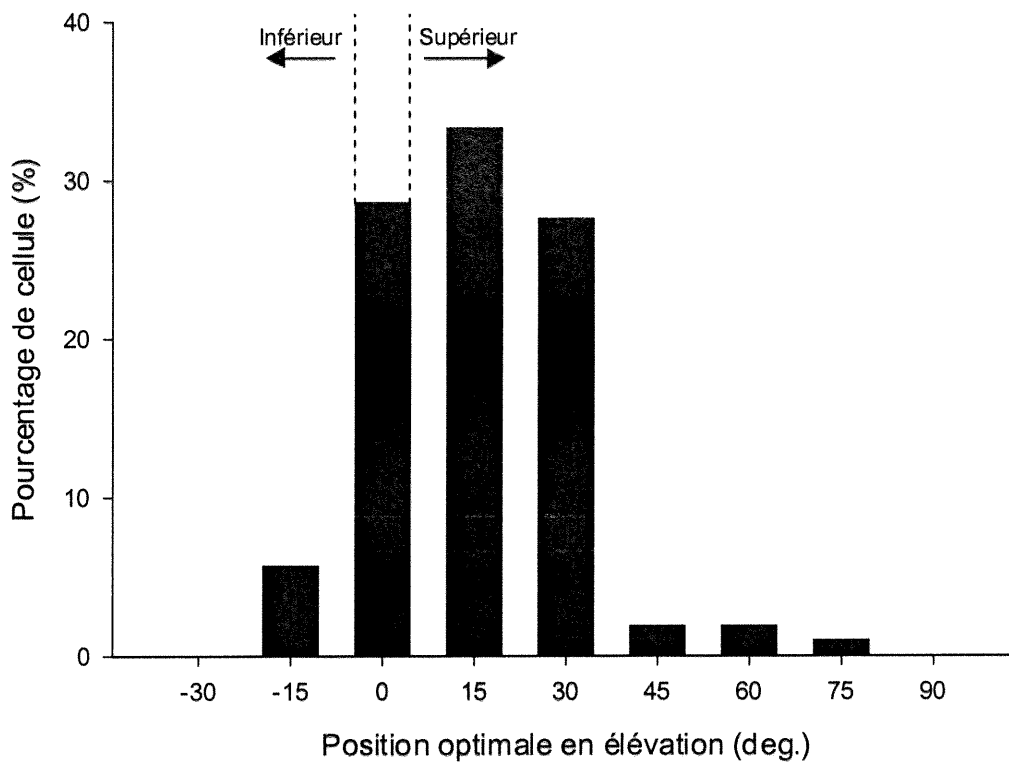
Comme le montrent les figures 14B, 18A-B, 19 et 21A-F, la majorité des cellules (67.6%) répond optimalement à une position se situant à plus ou moins  $15^\circ$  de part et d'autre du plan horizontal. La figure 19 montre la distribution de la position optimale en élévation de



**Figure 18 :** Représentation polaire des limites campimétriques en élévation de quatre cellules auditives du collicule supérieur du rat normal. La cellule 029 (A) possède un champ récepteur auditif clos dont la réponse optimale est située à  $0^\circ$  en élévation lorsque la stimulation sonore est présentée à  $-105^\circ$  en azimuth. La cellule 006 (B) possède aussi un champ récepteur auditif clos et la réponse optimale de cette cellule est présente lorsqu'elle est stimulée à  $-15^\circ$  en élévation et que la source sonore est positionnée à  $-60^\circ$  en azimuth. La cellule 011 (C) possède également un champ récepteur auditif clos et la réponse optimale de cette cellule se manifeste lorsqu'elle est stimulée avec une source sonore située à  $45^\circ$  au-dessus de l'horizon et à  $-75^\circ$  en azimuth dans l'hémichamp controlatéral. Finalement, la cellule 080 (D) possède un champ récepteur auditif ouvert et manifeste une réponse

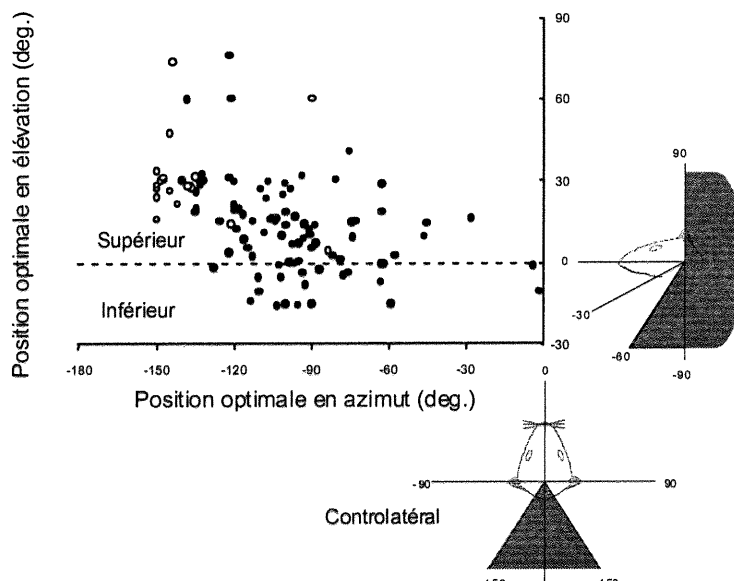
l'ensemble des cellules. Seulement 5.7% des cellules auditives répondent optimalement à une source sonore présentée à  $-15^\circ$  sous la tête de l'animal alors que 65.7% répondent

optimalement dans l'hémichamp auditif supérieur. Par ailleurs, 28.6% des cellules répondent optimalement à 0° alors que 33.3% des cellules ont une réponse préférentielle lorsque le stimulus auditif est présenté dans la partie supérieur de l'hémichamp auditif qui se situe entre 15° et 30°. Un très faible pourcentage (4.8%) de cellules répondent optimalement lors de stimulations auditives situées entre 45° et 75° dans l'hémichamp auditif supérieur. Aucune cellule ne répond préférentiellement à une stimulation auditive présentée juste au-dessus de la tête du rat (90°).



**Figure 19 :** Distribution des positions en élévation de la source sonore (dans les hémichamps auditifs supérieur et inférieur) suscitant le plus haut taux de réponse des cellules (n = 108) enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal.

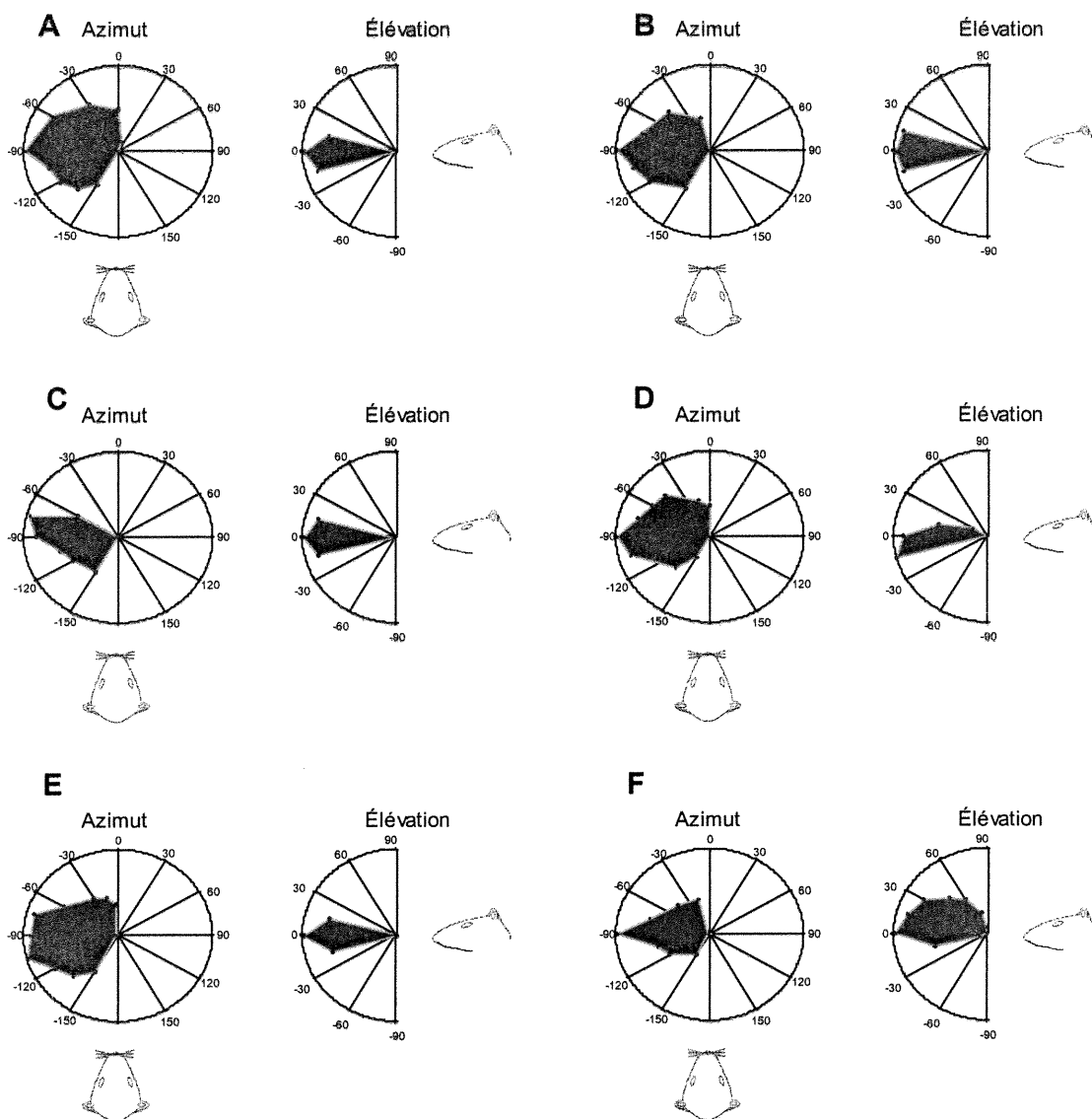
La figure 20 présente la position optimale en élévation et en azimut de la source sonore (bruit blanc) qui a suscité le plus haut taux de réponse chez chacune des 108 cellules auditives enregistrées dans les couches profondes du CS du rat normal. Cette figure montre que la moitié des cellules auditives du CS sont sensibles optimalement à des stimulations auditives produites par une source sonore située dans la partie supérieure de l'hémichamp auditif controlatéral. En effet 52% des cellules auditives du CS détectent optimalement les sources sonores situées entre  $-60^\circ$  et  $-120^\circ$  en azimut et  $0^\circ$  et  $30^\circ$  en élévation. Cette zone d'excitation maximale est située essentiellement sur le plan médian et dans la partie latérale supérieure de l'espace auditif du rat c'est à dire orthogonalement à la position de ses oreilles.



**Figure 20 :** Coordonnées en azimut et en élévation de la source sonore suscitant le plus haut de réponse pour chacune des cellules auditives ( $n = 108$ ) enregistrées dans les couches profondes du collicule supérieur du rat normal. Les cercles blancs représentent la position optimale de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs ouverts et les cercles noirs indiquent la position optimale de la source sonore provoquant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs clos.

Au cours de cette expérience les enregistrements ont été effectués lors 39 pénétrations dorso-ventrales différentes dans le CS de 11 rats. Les coordonnées des sites d'enregistrements ont été notées en ayant le point bregma comme référence. Les descentes des électrodes d'enregistrements à travers le CS sont effectuées le plus perpendiculairement possible à la surface du CS et un soin particulier a été pris pour cartographier le CS de chacun des rats dans les axes antéro-postérieur et médio-latéral. La figure 21 présente la position en azimuth et en élévation de 6 cellules enregistrées lors d'une même descente dorso-ventrale à travers les couches profondes du CS. Cette figure montre que la première cellule enregistrée lors de cette descente répond optimalement à  $-90^\circ$  en azimuth et à  $0^\circ$  en élévation, la seconde cellule enregistrée répond optimalement à  $-75^\circ$  en azimuth et à  $0^\circ$  en élévation, la troisième cellule enregistrée répond optimalement à  $-90^\circ$  en azimuth et à  $0^\circ$  en élévation et il en est de même des trois cellules suivantes. De plus, les CR de ces six cellules ont sensiblement la même étendue en azimuth et en élévation. Ceci montre clairement que les cellules auditives semblent se regrouper dorso-ventralement selon que leurs CR occupent la même position en azimuth.

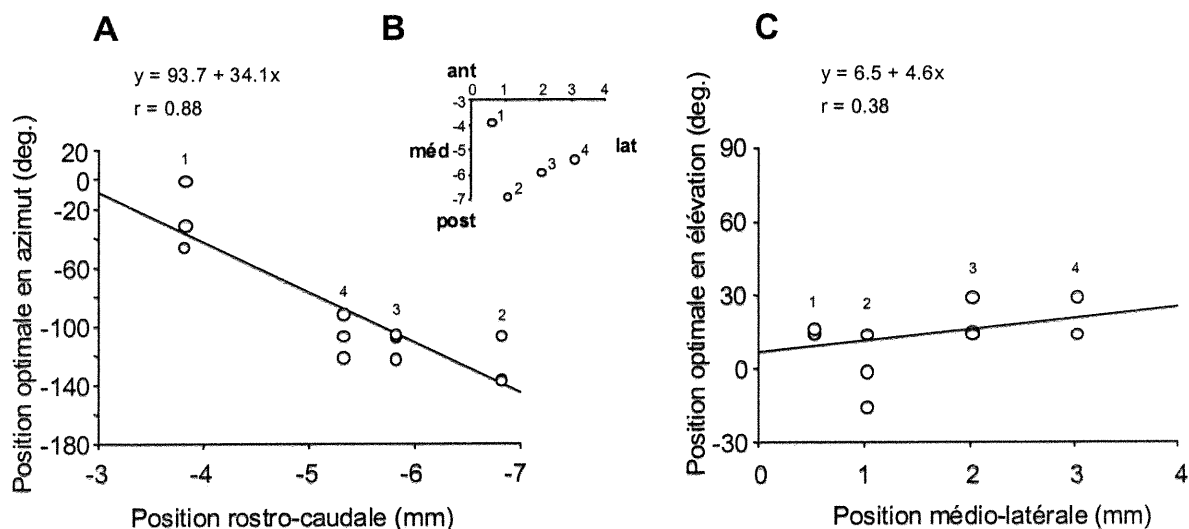
Afin de mettre en évidence une organisation de l'espace auditif dans les couches profondes du CS, nous avons enregistré l'activité bio-électrique de plusieurs cellules auditives lors de pénétrations effectuées à différentes positions rostro-caudales (référence: bregma) et médio-latérales chez un même rat. La figure 22 illustre les résultats obtenus lors de ce type d'expérience. La figure 22A montre les positions optimales en azimuth des CR de 12 cellules colliculaires enregistrées lors de quatre pénétrations différentes (figure 22B) dans le CS d'un rat; et ce, à différentes positions rostro-caudales (référence: bregma). Les résultats montrent que lors de la première pénétration (postérieur :  $-3.8$  mm; latéral :  $0.5$  mm) dans le CS la



**Figure 21** : Représentation polaire des limites campimétriques en azimut et en élévation des champs récepteurs auditifs de six cellules (A-F) enregistrées successivement (intervalle :  $100\mu\text{m}$ ) lors d'une même descente dorso-ventrale d'une micro-électrode à travers les couches profondes du collicule supérieur d'un rat normal.

position optimale de réponse en azimut des trois cellules enregistrées est située dans la partie antérieure de l'hémichamp auditif controlatéral comprise entre  $0^\circ$  et  $-45^\circ$ . Lors de la

deuxième pénétration (postérieur : -6.8 mm; latéral : 1.0 mm) les cellules enregistrées répondent optimalement entre  $-105^\circ$  et  $-135^\circ$ , c'est-à-dire dans la partie postérieure de l'hémichamp auditif controlatéral. Les deux autres pénétrations, effectuées moins postérieurement que la précédente, montrent que les CR des cellules enregistrées se situent à environ  $-105^\circ$  dans l'hémichamp auditif controlatéral. Ainsi, lors de pénétrations effectuées dans la partie antérieure des couches profondes du CS, les cellules enregistrées répondent optimalement lorsqu'elles sont stimulées dans la partie antérieure de l'hémichamp auditif alors que si les enregistrements sont effectués dans la partie postérieure des couches profondes, les cellules répondent optimalement à des stimuli auditifs présentés dans la partie postérieure de l'hémichamp auditif controlatéral. Cette relation est significative ( $r = 0.89$ ,  $p \leq 0.01$ ). De plus, ce type d'expérience, effectué chez trois rats différents, montre des résultats similaires.

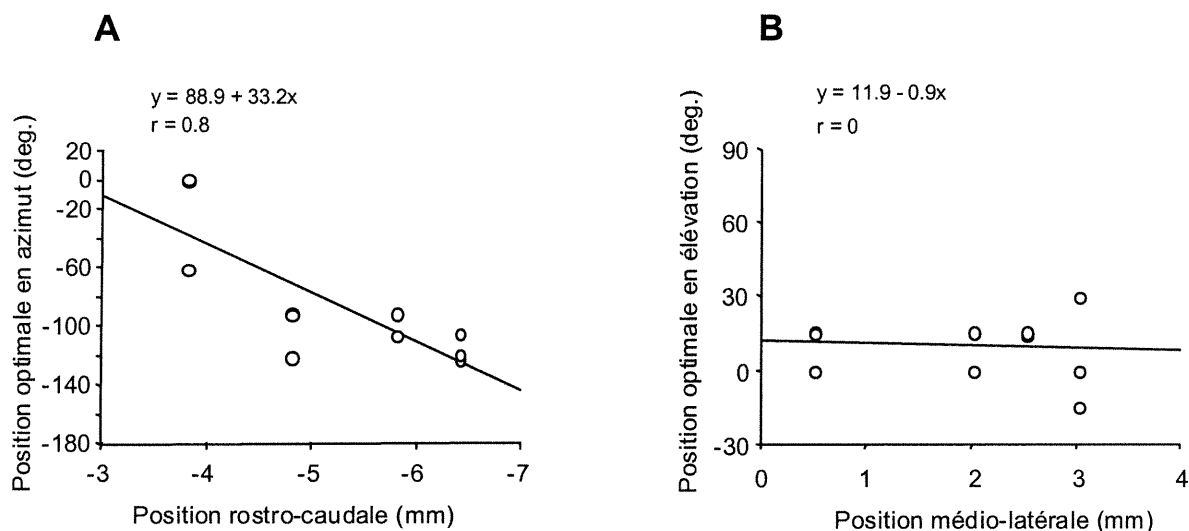


**Figure 22 :** Relation entre les positions en azimut (A) et en élévation (C) de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs de 12 cellules colliculaires. Les enregistrements ont été effectués dans les couches profondes du collicule supérieur d'un rat à l'aide d'une micro-électrode lors de quatre pénétrations dorso-ventrales différentes, à différentes positions rostro-caudales (référence : bregma) et à différentes positions médio-latérales (B).



Cependant, comme le montre la figure 22C, il n'existe aucune relation entre la position médio-latérale des sites d'enregistrements dans les couches profondes du CS et la position optimale de réponse en élévation dans l'hémichamp auditif. Il en va de même pour la relation entre la position optimale en azimut et le site médio-latéral d'enregistrements dans le CS. De même, il n'existe pas de relation entre la position de la réponse optimale en élévation dans l'hémichamp auditif controlatéral et la position rostro-caudale des sites d'enregistrement des cellules dans les couches profondes du CS.

La figure 23A montre également chez un autre rat qu'il existe une relation significative ( $r = 0.80$   $p \leq 0.01$ ) entre la position de réponse optimale en azimut dans



**Figure 23 :** Relation entre les positions en azimut (A) de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs de 12 cellules colliculaires. Les enregistrements ont été effectués dans les couches profondes du collicule supérieur d'un rat à l'aide d'une micro-électrode lors de quatre pénétrations dorso-ventrales différentes et à différentes positions rostro-caudales (référence : bregma). Cette relation entre la position rostro-caudale du site d'enregistrement dans le collicule supérieur et la position optimale de la source sonore est significative. Relation entre les positions en élévation (B) de la source sonore suscitant le plus haut taux de réponse dans les champs récepteurs auditifs de 12 cellules colliculaires enregistrées lors de 4 pénétrations dorso-ventrales différentes d'une micro-électrode dans les couches profondes du collicule supérieur d'un autre rat à différentes positions médio-latérales. Il n'y a aucune relation entre la position médio-latérale du site d'enregistrement dans le collicule supérieur et la position optimale de la source sonore dans les champs récepteurs auditifs du collicule supérieur.

l'hémichamp controlatéral des cellules situées dans les couches profondes du CS et la position rostro-caudale des sites d'enregistrements dans le CS. Par contre, la figure 23B montre, chez un autre rat, qu'il n'existe aucune relation entre la position médio-latérale des sites d'enregistrements et la position optimale de réponse en élévation des cellules enregistrées lors de différentes pénétrations dans le CS.

## **DISCUSSION**

La présente expérience a pour but de vérifier les caractéristiques spatiales des cellules auditives du CS et l'organisation des CR auditifs dans les couches profondes du CS du rat normal.

L'étude des caractéristiques fonctionnelles des cellules auditives des couches profondes du CS du rat porte sur les courbes de réponse à l'intensité sonore relative. L'étude de l'organisation des CR auditifs porte sur la zone de sensibilité spatiale en azimut et en élévation tirée des courbes de sensibilité en fonction de la position de la source sonore.

Tout comme il avait été observé chez la chouette, le chat et le furet, les cellules des couches profondes du CS du rat répondent surtout à des bruits ayant un large spectre. Lors de la présentation d'un bruit blanc en champ libre, le seuil des cellules colliculaire du rat varie de 35 à 60 dB SPL.

Cette recherche a permis d'établir quels sont les différents types de réponse, des cellules des couches profondes du CS du rat, lors d'une stimulation auditive avec des bruits blancs. Quatre types de réponse des cellules colliculaires ont pu être identifiées. La majorité des cellules colliculaires démontrent une réponse caractéristique pour la plupart tonique avec réponse ON. Certaines cellules des couches profondes du CS répondent de manière phasique. Une importante proportion de cellule de type tonique est observée mais peu de cellules démontrent une réponse lors de l'arrêt de la stimulation.

L'influence de l'intensité sonore sur la réponse caractéristique des cellules auditives dans les couches profondes du CS a été grandement discutée depuis un bon nombre d'années.

Une influence de l'intensité sonore sur la réponse cellulaire du cochon d'inde a pu être observée dans les couches profondes du CS (Palmer et King, 1985) mais non chez le chat (Middlebrooks et Knudsen, 1984). Chez le rat, nous avons pu observer, au cours de cette recherche, que le taux de réponse cellulaire augmente avec l'intensité et cela pour toutes les cellules enregistrées.

De plus, le type de réponse cellulaire, phasique ou tonique, dans les couches profondes du CS peut changer en fonction de l'intensité. Le type de réponse observé est dépendant de l'intensité du bruit blanc utilisé chez 17.2 % des cellules étudiées. En effet, il est possible d'observer, pour la même cellule, une réponse de type phasique à 60 dB SPL dont le type de réponse devient tonique à 50 dB SPL. Toutefois, étant donné les limitations mécaniques du système de stimulation utilisé, il a été impossible d'observer si ces changements auraient été retrouvés en plus grande proportion en présence de stimuli auditifs plus intenses (>60 dB SPL).

Les données recueillies ont permis de mettre en évidence les types de CR en azimut et en élévation des cellules des couches profondes du CS du rat. Deux types de CR auditifs ont pu être identifiés d'après l'examen des limites campimétriques en azimut de ces CR; les CR clos et les CR ouverts. La plupart des CR clos démontrent des limites campimétriques circonscrites à un espace bien défini contrairement aux CR auditifs ouverts. Effectivement, 20% des CR auditifs des couches profondes du CS se retrouvent dans la partie postérieure de l'hémichamp auditif controlatéral. Cependant, compte tenu des limites mécaniques du système de stimulation auditive, il est impossible de tester la sensibilité des cellules à des positions excédant  $-150^{\circ}$  ; soit des positions se trouvant complètement en arrière de la tête

de l'animal. Il devient par conséquent difficile d'estimer si la plupart de ces CR auditifs ouverts répondent ou non de façon plus circonscrites à une position précise dans l'espace auditif. Ces résultats démontrent du moins que les CR ouverts, tels que classifiés selon cette étude, sont surtout sensibles aux stimuli auditifs présentés à l'arrière de la tête de l'animal.

Middlebrooks et Knudsen (1984) affirment que chaque cellule du CS possède un CR, soit frontal, hémisphérique ou omnidirectionnel et répondent de façon optimale à une source bien définie de l'espace auditif en azimuth et en élévation. Les résultats soutiennent aussi cette hypothèse. En effet, la plupart des CR testés ont démontré une préférence précise se situant entre 0° et -150°. Certains types de CR ont démontré une préférence à une position frontale à l'animal en débordant même du côté ipsilatéral. Toutefois, aucune cellule n'a démontré un CR avec une réponse optimale du côté ipsilatéral au site d'enregistrement dans les couches profondes du CS. D'autres cellules ont montré un CR frontal sans toutefois déborder du côté ipsilatéral. Certains CR démontre une préférence pour les positions en arrière de l'animal. Seulement, deux cellules n'ont pas démontré de préférence particulière à la position dans les couches profondes du CS du rat, répondant ainsi à chaque position controlatérale au site d'enregistrement, allant même jusqu'à répondre à une stimulation auditive du côté ipsilatéral au site d'enregistrement.

Il est aussi possible d'observer, en stimulant avec des sons intenses que les neurones des couches profondes du CS étendent leurs CR jusqu'à couvrir l'ensemble de l'espace auditif controlatéral (Middlebrooks et Knudsen, 1987). Cependant, selon Cohen et Knudsen (1999), en stimulant avec un bruit à peine plus élevé que le seuil d'intensité sonore, il est possible de déterminer un CR plus limité et donc un espace moins étendue. Il est possible que certains

des CR ouverts soient le résultat de l'utilisation d'une intensité trop élevée, ce qui a eu pour conséquence de déterminer un CR plus étendu, voire même jusqu'à déborder du côté ipsilatéral; l'augmentation du taux de réponse avec l'augmentation de l'intensité, même minime, étant très variable d'une cellule à l'autre.

La plupart des CR démontrent une préférence pour les positions se situant entre 0° et 45° en élévation. D'autres cellules ont démontré un CR se situant seulement sous l'animal. Certaines cellules ont, quant à elles, démontré un CR ayant des préférences pour les positions situées au-delà de 45° en élévation. Seulement 6% des cellules n'ont pas démontré de CR spécifique pour les positions en élévation.

Il est important de noter que très peu de réponse, sur le plan vertical, ont pu être notées en dessous de 15° par rapport à la tête de l'animal. Au niveau comportemental, il est possible que ces positions dans l'espace auditif ne soient pas très utiles chez le rat étant donné la position de la tête très rapprochée du sol.

Les résultats démontrent aussi que, tout comme chez les autres mammifères, la représentation de l'espace auditif non-computationnel semble être une caractéristique propre à l'organisation des cellules dans les couches profondes du CS du rat normal.

Selon King (1999), la représentation de l'espace auditif dans les couches profondes du CS, présente chez le furet, le hibou, le chat, le cochon d'inde est la même chez le rat. En effet, il est possible de démontrer cette hypothèse sur le plan horizontal : l'espace auditif dans les couches profondes du CS semble représenté de sorte qu'à 0° en azimut, les CR auditifs des

neurones des couches profondes du CS situés en face de l'animal (frontal) occupent la partie rostrale des couches profondes du CS, alors que les neurones ayant des CR auditifs latéraux à 0° en azimut sont situés caudalement.

Toutefois, il a été impossible d'évaluer s'il existe une représentation de l'espace auditif sur le plan vertical dans les couches profondes du CS du rat normal. En effet, les neurones enregistrés dans les parties latérales ou médianes des couches profondes du CS ne montrent pas de préférence particulière que les stimuli auditifs soient présentés en dessous ou au-dessus du plan horizontal. Parmi tous les enregistrements, très peu de cellules démontrent une préférence spatiale à des positions se situant sous l'animal; la plupart des réponses se retrouvant entre -15° et 30° en élévation. Il devient par conséquent plus difficile d'évaluer avec précision la représentation de l'espace sur le plan vertical. En effet, les CR auditif dans les couches profondes s'étendent sur toute cette zone, ce qui réduit la précision de l'évaluation des limites campimétriques des CR auditifs et donc de l'évaluation de la topographie dans les couches profondes du CS du rat. La préférence à ces positions précises en élévation peut être expliquée par l'efficacité à localiser avec précision les autres positions sur le plan vertical; les mouvements de la tête peuvent suffire à localiser les bruits provenant d'au-dessus et au-dessous de la tête.

Les résultats de cette recherche montrent que plus de la moitié des cellules auditives des couches profondes du CS détectent les sources sonores situées entre -60° et -120° en azimut et 0° et 30° en élévation. Cette zone d'excitation maximale est située essentiellement sur le plan médian et dans la partie latérale supérieure de l'espace auditif du rat. Cette zone d'excitation est située orthogonalement à la position des oreilles de l'animal. Il est important



de noter que cette zone correspond à la zone visuelle centrale définie dans les couches superficielles du CS du rat. La représentation de l'espace auditif tel qu'observée dans les couches profondes du CS (voir figure 5) semble être en registre, quoique grossièrement, avec la représentation de l'espace visuel dans les couches profondes et superficielles du CS du rat normal.

De plus, tout comme chez le furet (King, 2001), il est possible d'observer une magnification de l'espace auditif dédiée aux positions plus latérales à 0° en azimut dans les couches profondes du CS du rat.

Par contre, aucune étude ne fait mention de la représentation de l'espace auditif dans les couches profondes du CS en fonction de la position dorso-ventrale. Il a été démontré dans cette étude qu'il n'y a pas de différence quant à la préférence de la position spatiale selon la position dorso-ventrale dans les couches profondes du CS. Une réponse enregistrée à la surface de la structure ne démontre donc pas de différence significative quant à la préférence spatiale en azimut et en élévation qu'une réponse enregistrée à une position ventrale à la structure si les positions rostro-caudales et médio-latérales dans les couches profondes du CS du rat sont demeurées constantes. La figure 21 montre bien qu'au niveau dorso-ventral, il n'existe aucune organisation de l'espace auditif à travers les différentes couches du CS. Cependant, il est important de noter que ces cellules auditives semblent se regrouper selon la préférence spatiale optimale en azimut et en élévation. En effet, au niveau dorso-ventral, les CR auditifs semblent occuper la même position en azimut et en élévation. Cette hypothèse n'a cependant pu être vérifiée avec ce protocole de recherche.

## CONCLUSION

La principale thématique du présent mémoire est d'observer les caractéristiques spatiales auditives des cellules des couches profondes du CS du rat et ce, dans la perspective d'améliorer nos connaissances au niveau de ce modèle animal.

Il a été démontré que, les caractéristiques fonctionnelles des cellules des couches profondes du CS observé chez la chouette, le chat et le furet (Middlebrooks et Knudsen, 1984; Cohen et Knudsen, 1999; King, 1999), sont les mêmes que chez le rat normal.

En effet, les cellules auditives des couches profondes du CS du rat répondent à une stimulation sonore présentée dans l'hémichamp auditif controlatéral au site d'enregistrement. L'étude des limites campimétriques des champs récepteurs démontrent que la majorité de ceux-ci occupent un espace limité en azimut et en élévation.

Les résultats de la recherche démontrent aussi qu'il existe une représentation topographique de l'espace auditif dans les couches profondes du CS du rat tel que retrouvé chez les autres petits mammifères.

À partir de ces résultats, il serait intéressant de vérifier l'impact d'une privation visuelle précoce complète sur l'organisation de la représentation de l'espace auditif dans les couches profondes du CS du rat afin de mieux connaître les processus d'une compensation visuelle au niveau du mésencéphale.

## Références

- Aitkin, L.M., Anderson, D.J., & Brugge, J.F. (1970). Tonotopic organization and discharge characteristics of single neurons in nuclei of the lateral lemniscus of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 33, 421-440.
- Aitkin, L.M., & Webster, D.B. (1972). Medial geniculate body of the cat: organisation and responses to tonal stimuli of neurons in ventral division. *Journal of Neurophysiology*, 35, 365-380.
- Barlow, H.B. & Mollon, J.D. (1982). *The senses*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Beckstead, R.M. & Frankfurter, A. (1983). A direct projection from the retina to the intermediate gray layer of the superior colliculus demonstrated by anterograde transport of horseradish peroxidase in monkey, cat and rat. *Experimental Brain Research*, 52, 261-268.
- Behan, M. & Appell, P.P. (1992). Intrinsic circuitry in the cat superior colliculus: Projections from the superficial layers. *Journal of Comparative Neurology*, 315, 230-243.
- Berardi, N., Pizzorusso, T. & Maggei, L. (2000). Critical periods during sensory development. *Current Opinion in Neurobiology*, 10, 138-145.

- Berman, N. & Cynader, M. (1972). Comparison of receptive-field organization of the superior colliculus in Siamese and normal cats. *Journal of Physiology* (London), 224, 363-389.
- Berson, D.M. (1985). *Reviews of Oculomotor Research*, Volume 1: Adaptive Mechanisms in Gaze Control. New York: Elsevier.
- Blauert, J. (1983). *Spatial Hearing*. The standard reference on the psychophysics for three-dimensional hearing. Cambridge: MIT Press.
- Blomquist, A., Flink R., Bowsler D., Griph S. & Westman J. (1978). Tectal and thalamic projections of dorsal column and lateral cervical nucleus: A quantitative study in the cat. *Brain Research*, 141, 335-341.
- Brainard, M.S & Knudsen, E.,I (1998). Sensitive periods for visual calibration of the auditory space map in the barn owl optic tectum. *Journal of Neuroscience*, 18, 3929-3942.
- Brownell, W.E., Manis, P.B. & Ritz, L.A. (1979). Ipsilateral inhibitory responses in the cat lateral superior olive. *Brain Research*, 177, 189-193.
- Brugge, J.F., Anderson, D.J. & Aitkin, L.M. (1970). Responses of neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation. *Journal of Neurophysiology*, 33, 441-458.

- Brugge, J.F. & Geisler, C.D. (1979). Auditory mechanisms of the lower brainstem. *Annual Review of Neuroscience*, 1, 363-394.
- Burton, H., Mitchell, G. & Brent, D. (1982). Second somatic sensory area in the cerebral cortex of cats: somatotopic organization and cytoarchitecture. *Journal of Comparative Neurology*, 210, 109-135.
- Butler, R.A. & Humansky, R.A. (1992). Localization of sound in the vertical plane with and without high-frequency spectral cues. *Perception and Psychophysics*, 51, 182-186.
- Chabli, A., Guitton, D., Fortin, S. & Molotchnikoff S. (2000). Cross-correlated and oscillatory visual responses of superficial-layer and tecto-reticular neurons in cat superior colliculus. *Experimental Brain Research*, 131, 44-56.
- Clemo, H.R. & Stein, B.E. (1982). Somatosensory cortex: A “new” somatotopic representation. *Brain Research*, 235, 162-168.
- Clemo, H.R. & Stein, B.E. (1984). Topographic organization of somatosensory corticotectal influences in cat. *Journal of Neurophysiology*, 51, 843-858.
- Cohen, Y.E. & Knudsen, E.J. (1999). Maps versus clusters: different representations of auditory space in the midbrain and forebrain. *Trends in Neuroscience*, 22, 128-135.

- Dräger, U.C. & Hubel, D.H. (1975). Responses to visual stimulation and relationship between visual, auditory and somatosensory inputs in mouse superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 38, 690-713.
- Dräger, U.C. & Hubel, D.H. (1976). Topography of visual and somatosensory projections to mouse superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 39, 91-101.
- Druga, R. & Syka, J. (1984). Projections from auditory structures to the superior colliculus in the rat. *Neuroscience Letters*, 45, 247-252.
- Edward, S.B., Binsburgh, C.L., Henkel, C.K. & Stein, B.E. (1979). Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, 184, 309-330.
- Evans, E.F. (1975). Cochlear nerve and cochlear nucleus. In: *Handbook of sensory physiology*, Keidel, W.D. & Neff, W.D. (eds.). New York, Academic Press, 1-108.
- Evans, E.F. (1982). Functional anatomy of the auditory system. In: *The senses*, Barlow, B. & Mollon, D. (eds.). Cambridge, Cambridge University Press, 251-306.
- Glendending, K.K., Brunso-Bechtold, J.K., Thompson, G.C. & Masterton, R.B. (1981). Ascending auditory afferents to the nuclei of the lateral lemniscus. *Journal of Comparative Neurology*, 197, 673-704.

- Glendending, K.K., Hutson, K.A., Nudo, R.J. & Masterton, R.B. (1985). Acoustic chiasm II: anatomical bases of binaurality in lateral superior olive of cat. *Journal of Comparative Neurology*, 232, 260-285.
- Glendending, K.K., Masterton, R.B., Baker, B.N. & Wenthold, R.J. (1991). Acoustic chiasm III: Nature, distribution and sources of afferents to the lateral superior olive in cat. *Journal of Comparative Neurology*, 310, 377-400.
- Guinan, J.J., Guinan, S.S. & Noris, B.E. (1972). Single auditory units in the superior olive complex I. Responses to sounds and classifications based on physiological properties. *International Journal of Neuroscience*, 4, 101-120.
- Hardy, S.C. & Stein, B.E. (1988). Small lateral suprasylvian cortex lesions produce visual neglect and decreased visual activity in the superior colliculus. *Journal of Comparative Neurology*, 273, 527-542.
- Huerta, M.F. & Harting, J.K. (1984). The mammalian superior colliculus: Studies of its morphology and connections. In: *Comparative Neurology of the Optic Tectum*, H. Venagas (ed.). New York, Plenum, 687-773.
- Irvine, D.R.F. & Gago (1990). Binaural interaction in high-frequency neurons in inferior colliculus of the cat: effects of variations in sound pressure level on sensitivity to interaural intensity differences. *Journal of Neurophysiology*, 63, 570-591.

- Kavanagh, G.L. & Kelly, J.B. (1987). Contribution of auditory cortex to sound localization by the ferret (*Mustela putaruis*). *Journal of Neurophysiology*, 57, 1746-1766.
- Kelly, J.B. (1980). Effects of auditory cortical lesions on sound localization by the rat. *Journal of Neurophysiology*, 44, 1161-1174.
- Kelly, J.B. & Judge, P.W. (1985). Effects of medial geniculate lesions on sound localization by the rat. *Journal of Neurophysiology*, 53, 361-372.
- Kelly, J.B. & Kavanagh, G.L. (1986). Effects of auditory cortical lesions on pure-tone sound localization by the albino rat. *Behavioral Neuroscience*, 100, 569-575.
- Kelly, J.B., Li, L. & van Adel, B. (1996). Sound localization after kainic acid lesions of the dorsal nucleus of the lateral lemniscuses in the albino rat. *Behavioral Neuroscience*, 110, 1445-1455.
- Kelly, J.B. & Li, L. (1997). Two sources of inhibition affecting binaural evoked responses in the rat's inferior colliculus : the dorsal nucleus of the lateral lemniscuses and the superior olivary complex. *Hearing Research*, 104, 112-126.
- King, A.J. & Palmer, A.R. (1983). Cells responsive to free-field auditory stimuli in guinea-pig superior colliculus : distribution and responses properties. *Journal of Physiology (London)*, 342, 361-381.



- King, A.J. & Hutchings, M.E. (1987). Spatial responses properties of acoustically responsive neurons in the superior colliculus of the ferret: a map of auditory space. *Journal of Neurophysiology*, 57, 596-652.
- King, A.J., Jiang, Z.D. & Moore, D.R. (1998a). Auditory brainstem projections to the ferret superior colliculus : anatomical contribution to the neural coding of sound azimuth. *Journal of Comparative Neurology*, 390, 342-365.
- King, A.J., Schnupp, J.W.H & Thompson, I.D. (1998b). Signals from the superficial layers of the superior colliculus enable the development of the auditory space map in the deeper layers. *Journal of Neuroscience*, 15, 9393-9408.
- King, A.J. (1999). Sensory experience and the formation of a computational map of auditory space in the brain. *BioEssays*, 21, 900-911.
- King, A.J. (2001). Multisensory integration : perceptual grouping by eye and ear. *Current Biology*, 11, 322-325.
- Kitzes, L.M., Wrege, K.S. & Cassady, M. (1980). Patterns of responses of cortical cells to binaural stimulation. *Journal of Comparative Neurology*, 192, 455-472.
- Knudsen, E.I. (1982). Auditory and visual maps of space in the optic tectum of the owl. *Journal of Neuroscience*, 2, 1177-1194.

- Knudsen, E.I. & Brainard, M.S. (1991). Visual instruction of the neural map of auditory space in the developing optic tectum. *Science*, 253, 85-87.
- Knudsen, E.I. & Brainard, M.S. (1995). Creating a unified representation of visual and auditory space in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 18, 1819-1843.
- Krieg, W.J.S. (1946). Connection of the cerebral cortex. I. The albino rat : a topography of the cortical areas. *Journal of Comparative Neurology*, 84, 221-275.
- Masterson, R.B., Jane, J.A. & Diamond, I.T. (1967). Role of brainstem auditory structures in sound localization. II. Inferior colliculus and its brachium. *Journal of Neurophysiology*, 31, 96-108.
- Mendelson, J.R. (1992). Neural selectivity for interaural frequency disparity in cat primary auditory cortex. *Hearing Research*, 58, 47-56.
- Meredith, M.A. & Stein, B.E. (1983). Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science*, 221, 389-389.
- Meredith, M.A. & Stein, B.E. (1990). The visuotopic component of the multisensory map in the deep laminae of the cat superior colliculus. *Journal of Neuroscience*, 10, 3215-3229.

- Meredith, M.A. & Clemo, H.R. (1989). Auditory cortical projections from the anterior ectosylvian sulcus (Field AES) to the superior colliculus in the cat: An anatomical and electrophysiological study. *Journal of Comparative Neurology*, 289, 687-707.
- Meredith, M.A., Clemo, H.R. & Stein, B.E. (1991). Somatotopic component of the multisensory map in the deep laminae of the cat superior colliculus. *Journal of Comparative Neurology*, 312, 353-370.
- Middlebrooks, J.C. & Knudsen, E.I. (1984). A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. *Journal of Neuroscience*, 4, 2621-2634.
- Middlebrooks, J.C. & Knudsen, E.I. (1987). Changes in external ear position modify the spatial tuning of auditory units in the cat superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 57, 672-687.
- Mills, A.W. (1960). Lateralization of high frequency tones. *Journal of Acoustical Society of America*, 3, 132-134.
- Mills, A.W., (1972). Auditory localization. *Foundations of Modern Auditory Theory*, 11, 303-348.
- Milner, A.D. & Taylor, M.J. (1990). Auditory orienting and detection in rats following lesions of the superior colliculus. *Behavior Brain Research*, 37, 293-296.

- Mooney, R.D., Huang, X. & Rhoades, R.W. (1990). Effects of inactivation of the superficial laminae upon the visual responsivity of deep layer neurons in the hamster's superior colliculus. *Society for Neuroscience Abstract*, 16, 109.
- Moore, C.J. (1997). *An introduction to psychology of hearing*. London: Academic Press.
- Mori, A., Hanashima, N., Tsuboi, Y., Hiraba, H., Goto, N. & Sumino, R. (1991). Fifth somatosensory cortex (SV) representation of the whole body surface in the medial bank of the anterior suprasylvian sulcus of the cat. *Neuroscience Research*, 11, 198-208.
- Nakamura, K. (1999). Auditory spatial discriminatory and mnemonic neurons in rat posterior parietal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 82, 2503-2517.
- Oliver, D.L., Shneiderman, A. & Henkel, C. (1987). Morphological substrates for binaural interactions in the midbrain afferents to the dorsal nucleus of the lateral lemniscus. *Society for Neuroscience Abstract*, 151.3, 547.
- Palmer, A.R. & King, A.J. (1985). A monoral space map in the guinea-pig superior colliculus. *Hearing Research*, 17, 267-280.
- Pfeiffer, (1966). Classification of response patterns of spike discharge for units in the cochlear nucleus: Tone burst stimulation. *Experimental Brain Research*, 1, 220-235.

- Phillips, D.P. & Irvine, D.R.F. (1981). Responses of single neurons in physiologically defined area A1 of cat cerebral cortex: sensitivity to interaural intensity differences. *Hearing Research*, 4, 299-307.
- Pickles, J.O. (1988). *An introduction to the physiology of hearing*. London: Academic Press.
- Rauschecker, J.P. & Harris, L.R. (1983). Auditory compensation of the effects of visual deprivation in the cat's superior colliculus. *Experimental Brain Research*, 50, 69-83.
- Reale, R.A. & 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.
- Reale, R.A. & Brugge, J.F. (1990). Auditory cortical neurons are sensitive to static and continuously changing interaural phase cues. *Journal of Neurophysiology*, 64, 1247-1260.
- Sally, S.L. & Kelly, J.B. (1988). Organization of auditory cortex in albino rat: sound frequency. *Journal of Neurophysiology*, 59, 1627-1638.
- Semple, M.N. & Aitkin, L.M. (1979). Representation of sound frequency and laterality by units in central nucleus of cat inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 42, 1626-1639.

- Slattery, W.H., & Middlebrooks, J.C. (1994). Monaural sound localization: Acute versus chronic unilateral impairment. *Hearing Research*, 75, 38-46.
- Spitzer, M.W. & Semple, M.N. (1993). Response of inferior colliculus neurons to time-varying interaural phase disparity: effects of shifting the locus of virtual motion. *Journal of Neurophysiology*, 69, 1245-1263.
- Stein, B.E., Magalhaes-Catro, B. & Kruger, L. (1976). Relationship between visual and tactile representation in cat superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 39, 401-419.
- Stein, B.E. (1981). Organization of the rodent superior colliculus: some comparisons with other mammals. *Behavioral Brain Research*, 3, 175-188.
- Stein, B.E. & Meredith, M.A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge: MIT press.
- Tortely, A., Reinoso-Suarez, F., Llamas, A. (1980). Projections from non-visual cortical areas to the superior colliculus demonstrated by retrograde transport of HRP in the cat. *Brain Research*, 188, 543-549.
- Vidyasagar, T.R. (1978). Possible plasticity in the rat superior colliculus. *Nature*, 275, 140-141.
- Wallace, S.F., Meredith, M.A., Stein, B.E. (1991). Cortical convergence on multisensory output neurons of cat superior colliculus. *Society for Neuroscience Abstract*, 17, 1379.

- Warr, W.B. (1982). Parallel ascending pathways from the cochlear nucleus: neuroanatomical evidence for functional specialization. In: *Contributions to sensory physiology*. Neff WD (ed.), New York: Academic Press, 1-38.
- Webster, D.B. (1983). A critical period during postnatal auditory development of mice. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*, 6, 107-118.
- Withington-Wray, D.J., Binns, K.E. & Keating, M.J. (1990). The maturation of the superior collicular map of auditory space in the guinea pig is disrupted by developmental visual deprivation. *European Journal of Neuroscience*, 2, 682-692.
- Yin, T.C.T., Hirsch, J.A. & Chan, J.C.K. (1985). Responses of neurons in the cat's superior colliculus to acoustic stimuli. II. A model of interaural intensity sensitivity. *Journal of Neurophysiology*, 53, 746-758.
- Yin, T.C.T. & Chan, K.C.L. (1990). Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat. *Journal of Neurophysiology*, 64, 465-488.
- Zrull, M.C. & Coleman, J.R. (1999): Spatial sound detection and the role of the inferior colliculus in the Long-Evans rat. *Acta Otolaryngology*, 119, 326-332.