

Université de Montréal

**Plasticité cérébrale et comportement en modalité auditive  
chez la personne non-voyante**

par

Frédéric Gougoux

Département de psychologie

Faculté des arts et sciences

Thèse présentée à la Faculté des études supérieures  
en vue de l'obtention du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)  
en psychologie recherche-intervention  
option neuropsychologie

22 Décembre, 2006

© Frédéric Gougoux, 2006



BF

22

U54

2007

v. 017

**Direction des bibliothèques**

**AVIS**

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

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

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

**NOTICE**

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

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

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

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Cette thèse intitulée :

Plasticité cérébrale et comportement en modalité auditive chez la personne non-voyante

présentée par :  
Frédéric Gougoux

a été évaluée par un jury composé des personnes suivantes :

Yves Joannette	, président-rapporteur
Franco Lepore	, directeur de recherche
Robert J. Zatorre	, co-directeur de recherche
Dave Saint-Amour	, membre du jury
Lotfi Merabet	, examinateur externe
	, représentant du doyen de la FES

## Résumé

Dans son interaction avec l'environnement, la personne non-voyante s'en remet aux autres modalités que la vision pour obtenir de l'information. L'accent étant mis sur ces autres modalités, il apparaît plausible que les personnes non-voyantes puissent compenser voire même montrer une performance supérieure dans ce genre de tâches. Plusieurs études vont dans ce sens et suggèrent un tel type de compensation comportementale notamment en localisation sonore, en langage ou en mémoire. Cependant, les résultats demeurent parfois plus équivoques notamment dans un contexte de tâches moins complexes. La première étude de cette thèse s'intéressera donc à un tel type de tâche comportementale avec des personnes non-voyantes ayant perdu la vue à différents âges. L'épreuve de jugement de la direction de hauteur tonale permettra d'étudier la performance à des niveaux de complexités croissants pour les domaines spectral et temporel. De plus, il sera possible d'explorer si l'âge de survenue de la cécité a une influence sur la performance dans ce type de tâche à saveur musicale.

Constatant ces différences comportementales, certains auteurs proposèrent qu'un processus de plasticité intermodale pourrait sous-tendre cette compensation. Chez la personne non-voyante, les aires visuelles pourraient alors être recrutées pour différentes tâches impliquant d'autres modalités. La littérature dans le domaine propose déjà des études ayant pu faire le lien entre le comportement et la plasticité cérébrale sous-jacente dans certaines conditions. La seconde étude s'adressera à ce genre de lien chez la personne non-voyante mais dans le contexte précis de la localisation sonore. La tomographie par émission de positons (TEP), une technique d'imagerie cérébrale, sera mise à contribution afin d'explorer la réorganisation pouvant être reliée à de potentielles différences comportementales.

Les bases cérébrales de fonctions perceptives et cognitives peuvent être connues de manière générale chez l'humain mais restent souvent mal définies chez des populations

particulières. Dans ce sens, la troisième étude se penchera particulièrement sur l'exploration des bases cérébrales de la perception de la voix chez les personnes non-voyantes ayant perdu la vue à différents âges. À l'aide d'une autre technique d'imagerie cérébrale, l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), la possible plasticité cérébrale due à une absence ou à une perte sensorielle pourra à nouveau être étudiée.

Les résultats des études de cette thèse vont dans le sens d'une compensation au niveau comportemental. En effet, les personnes ayant perdu la vue en jeune âge ont montré une meilleure performance en jugement de la direction de hauteur tonale. Aussi, certaines personnes de la seconde étude étaient supérieures en condition de localisation sonore monaurale. En termes de réorganisation intermodale, cette étude propose d'ailleurs que ces dernières personnes pourraient utiliser des aires visuelles pour mener à bien cette tâche. Finalement la dernière étude d'imagerie suggère que dans le contexte de perception de la voix, les personnes non-voyantes depuis la naissance pourraient bénéficier non pas seulement de la plasticité intermodale mais bien d'une plasticité intramodale plus importante.

**Mots-clés:** réorganisation inter/intramodale, cécité, localisation sonore, hauteur tonale, voix, compensation, audition, imagerie cérébrale

## Abstract

Blind persons rely on nonvisual modalities in order to extract information in their environment. Thus, they might show some kind of compensation or even superior performance in this type of nonvisual tasks. Many studies in the field have suggested this kind of compensation for different tasks implying sound localization, language and memory. However, these results remain unclear especially for less complex tasks. The first study in this thesis will address this question with one of these nonspatial tasks and will be performed in blind persons having lost sight at different ages. Both spectral and temporal domains at increasing complexity levels will be studied by a task requiring the judgement of direction of pitch change. Also, it will be possible to verify whether age of onset of blindness will be associated with performance at this task close to musical domain.

In line with these behavioural differences in blind persons, some authors have proposed that crossmodal plasticity might explain this compensation. In other words, for the blind person, visual areas might be recruited for different nonvisual tasks. Some studies in the field already suggest a link between the behaviour and the underlying cerebral plasticity in some nonvisual conditions. The second study in this thesis will put the focus on this kind of link especially in the specific context of sound localization. A brain imaging technique (PET) will be used in order to study reorganization that might take place under these behavioural differences.

Neural bases of different cognitive and perceptual functions might be well described in humans but remain to be explored in some particular populations. In this line, the third experiment will explore the neural bases of voice perception in person blind since birth or at different ages. Again, a brain imaging technique (fMRI) will be used to verify the possible cerebral plasticity related to the absence or the loss of sight.

First of all, results from these different studies are in line with the proposed theory of behavioral compensation. Indeed, persons who are blind since birth or their first years have shown a superior performance in judging the direction of a pitch change. Also, some early blind persons seen in the second study were superior in monaural sound localization task. Concerning the crossmodal reorganization, this study also suggests that blind persons with a better performance could use visual areas in order to complete the task. Finally the last imaging study suggests that persons blind since birth could benefit more from intramodal than crossmodal plasticity in a context of voice perception.

**Keywords:** cross/intramodal reorganization, blindness, sound localization, pitch, voice, compensation, hearing, brain imaging



## Table des matières

<b>Résumé (français).....</b>	<b>iii</b>
<b>Résumé (anglais).....</b>	<b>v</b>
<b>Table des matières.....</b>	<b>vii</b>
<b>Liste des tableaux.....</b>	<b>x</b>
<b>Liste des figures.....</b>	<b>xi</b>
<b>Liste des sigles et abréviations.....</b>	<b>xiii</b>
<b>Remerciements.....</b>	<b>xvi</b>
<b>Introduction Générale.....</b>	<b>1</b>
Plasticité cérébrale : définition et généralités.....	2
La plasticité cérébrale : les deux côtés de la médaille.....	4
Plasticité cérébrale intramodale et pathologie : quand l’handicap façonne la carte.....	5
Plasticité cérébrale intramodale et apprentissage : un reflet de nos labeurs et acquis.....	7
La plasticité intermodale et les personnes non-voyantes.....	9
Plasticité cérébrale : réorganisation fonctionnelle, nuisible ou épiphénomène?.....	19
Discrimination de la direction du changement de hauteur tonale.....	23
Localisation sonore.....	26
Perception de la voix.....	28
Conclusions et hypothèses de recherche.....	30

<u>Expérience I</u> : Discrimination de la direction de la hauteur tonale chez les personnes non-voyantes .....	30
<u>Expérience II</u> : Bases cérébrales de la localisation sonore chez les personnes non-voyantes.....	31
<u>Expérience III</u> : Bases cérébrales de la perception de la voix chez les personnes non-voyantes.....	33
<b>Articles</b> .....	<b>35</b>
Article 1: “Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind”.....	36
Article 2: “A Functional Neuroimaging Study of Sound Localization: Visual Cortex Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals”.....	44
Article 3: “Voice perception in blind persons: a Functional Magnetic Resonance Imaging Study”.....	85
<b>Discussion Générale</b> .....	<b>125</b>
Jugement de la direction du changement de la hauteur tonale chez la personne non-voyante : sur la voie de la musique, le plus tôt le mieux?.....	127
Réorganisation cérébrale et localisation sonore chez les personnes non-voyantes : la plasticité intermodale à l’oeuvre, mais pas chez tous... ..	131
Réorganisation cérébrale et perception de la voix chez les personnes non-voyantes : l’utilisation accrue des aires prédestinées à cette fonction? .....	140

**Conclusion.....145**

**Références pour Introduction et Discussion générales.....I**

**Appendice : Curriculum Vitae (articles).....XIX**

## Liste des tableaux

### Article 1: “Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind”

Suppl. Audio 1. ....	41
Suppl. Table 1. Characteristics of Blind Participants.....	43

### Article 2: “A Functional Neuroimaging Study of Sound Localization: Visual Cortex Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals”

Table 1. Stereotaxic Coordinates and <i>t</i> -values of Activation and Deactivation Foci in Occipital Areas.....	69
Table 2. Characteristics of Blind and Sighted Subjects.....	70
Suppl. Table 1. Stereotaxic Coordinates and <i>t</i> -values of Activation and Deactivation Foci.....	74

### Article 3: “Voice perception in blind persons: a Functional Magnetic Resonance Imaging Study”

Table 1. Characteristics of Blind and Sighted Participants.....	115
Table 2. Stereotaxic Coordinates and <i>t</i> -values of Activation and Deactivation Foci in Occipital and Temporal Areas.....	117

## Liste des figures

### Article 1: “Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind”

- Figure 1. Judgement of direction of pitch change by early-blind, late-blind and sighted participants.....42

### Article 2: “A Functional Neuroimaging Study of Sound Localization: Visual Cortex Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals”

- Figure 1. Binaural Sound Localization in PET Experiments Performed in the Three Groups of Subjects.....79

- Figure 2. Monaural Sound Localization in PET Experiments Performed in the Three Groups of Subjects.....80

- Figure 3. Intergroup Contrasts in Binaural Sound Localization minus Control Task.....81

- Figure 4. Intergroup Contrasts in Monaural Sound Localization minus Control Task.....82

- Figure 5. Correlational Analysis for Monaural Sound Localization in Blind Persons.....83

- Supplementary Figure S1. Parietal activation foci in binaural localization task.....84

### Article 3: “Voice perception in blind persons: a Functional Neuroimaging Study”

- Figure 1. Intergroup contrasts in All sounds versus silence condition.....121

Figure 2. Vocal versus non-vocal condition: Voice-sensitive activations in FMRI experiments for the three groups of participants.....122

Figure 3. Intergroup contrasts in Vocal versus Non-vocal condition.....123

Figure 4. Correlational analysis for Vocal versus Non-vocal condition.....124

## Liste des sigles et abréviations

- AEA : Aire ectosylvienne antérieure  
AES : Anterior ectosylvian sulcus  
ALL vs. SIL: All stimuli (vocal and non-vocal) versus the silent baseline  
BA: Brodmann area  
BOLD: Blood oxygenation-level dependent  
BSL: Binaural sound localization  
CBF: Cerebral blood flow  
DII : Différence d'intensité interaurale  
DTI : Différence de temps interaurale  
EBNP: Early blind with normal performance  
EBSP: Early blind with superior performance  
ERP: Event-related potential  
FFA: Fusiform face area  
fMRI: Functional magnetic resonance imaging  
IRM : Imagerie par résonance magnétique  
IRMf : Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle  
LO : Lateral occipital  
MEG : Magnétoencéphalographie  
MMN: Mismatch Negativity  
MRI: Magnetic resonance imaging  
MSL: Monaural sound localization  
PET: Positron emission tomography  
S: Spectral  
SIG: Sighted control group

SPL: Sound pressure level

ST: Reference condition for spectral and temporal

STG: Superior temporal gyrus

STM : Stimulation magnétique transcrânienne

STS : Sulcus temporal supérieur ou Superior temporal sulcus

T: Temporal

TEP: Tomographie par émission de positons

VOC vs. NVO: Vocal versus non-vocal stimuli

WHO: World Health Organization



*« On ne voit bien qu'avec le coeur. L'essentiel est invisible pour les yeux. »*  
**Antoine de Saint-Exupéry**

## Remerciements

Tout d'abord, j'aimerais remercier mes directeurs, Franco Lepore et Robert Zatorre, qui ont su m'accompagner tout au long de cette thèse. Malgré des horaires souvent chargés, leurs portes étaient toujours ouvertes et leur support tangible. Merci pour ces beaux échanges sur la science et d'autres sujets, pour les différentes opportunités de recherche et pour votre rigueur scientifique.

Je voudrais aussi remercier Maryse Lassonde pour son appui très apprécié tant en clinique qu'en recherche et ce depuis mes premières années au baccalauréat. Merci également à Pascal Belin, Jean-Paul Guillemot et Patrice Voss pour leur importante collaboration à différentes parties des projets de recherche au cours de cette thèse ou parallèlement à celle-ci.

Un merci à tout le personnel des différents laboratoires qui ont su m'aider lors de différentes étapes, notamment Marc Bouffard, Stéphane Denis, Maria Sanchez, Kate Hanratty, Mike Ferreira et les techniciens en imagerie cérébrale de l'Institut Neurologique de Montréal. Une pensée particulière également pour cette chère Suzanne qui nous a quittés lors de la dernière année.

J'aimerais aussi souligner le support financier accordé par les organismes subventionnaires CRSNG et FRSQ pour le travail de recherche au baccalauréat et tout au long du doctorat.

Les projets de cette thèse n'auraient pu être complétés sans la collaboration des participants et de ceux qui nous ont aidés à les approcher. Je tiens à remercier tous les participants qui m'ont accordé leur temps lors des différentes expérimentations et qui, de par leurs histoires personnelles m'ont fait découvrir d'autres réalités. Merci également à l'Institut Nazareth et Louis-Braille (Pierre Rondeau), l'Association Montréalaise pour les Aveugles (Patricia Ferrarezi, Maria Moschopoulos) et le Regroupement pour les Aveugles

et Amblyopes de Montréal (Serge Poulin) pour leur aide dans le recrutement des participants non-voyants.

Lors de projet à long terme, le support des proches est le plus souvent important. J'aimerais remercier tout d'abord mes parents, Monique et André pour leur support inconditionnel, notamment lors de mon cheminement académique et de mes différentes décisions. Merci aussi à ma soeur Marie-Christine et à mon frère Patrick et aussi à Francis, Mireille, Benoît, François, Sébastien, Alexandre, Louis-Jaque, Charles, Elsa et tous les autres qui m'ont supporté tout au long de ce processus. Un gros merci également aux ami(e)s du laboratoire avec qui j'ai pu partager cette expérience : Jocelyn, Manu, Marie-Catherine, Patrick, Charles, Philipe, Anne, Mimi, Shirley, Mathieu, François, Nadia, Odile, Caro, Marie-Ève, Raby, les deux Sarah et tous les autres.

Et enfin merci à ma chère Catou, ma douce moitié qui partage mon quotidien et qui a su si bien m'accompagner lors des derniers tours de piste de cette thèse.

## **Introduction générale**

## **Plasticité cérébrale : définition et généralités<sup>1</sup>**

L'hérédité transmet un bagage fort important de génération en génération. Cependant, elle ne détermine pas seule l'évolution de ce qui suivra. L'environnement exerce aussi son influence sur les organismes et leur impose de s'adapter au rythme des événements, faute de quoi la survie serait en péril. La plasticité cérébrale est la capacité du système nerveux de s'adapter à l'environnement intérieur comme extérieur. Plus spécifiquement elle peut être définie comme suit : *« la plasticité est une propriété intrinsèque du cerveau et représente une particularité de l'évolution pour permettre au système nerveux d'échapper aux restrictions de son propre génome et donc de s'adapter aux pressions environnementales, aux changements physiologiques et aux expériences. »*(traduction libre de Pascual-Leone et al., 2005).

Cette plasticité se manifeste chez l'animal comme chez l'humain et ce, particulièrement au cours du développement initial alors qu'elle est considérée maximale. Les contextes de l'apprentissage, à tout âge, ou encore des circonstances dites plus exceptionnelles proposent des manifestations multiples de ce phénomène qu'est la plasticité : perte sensorielle depuis la naissance, perte sensorielle accidentelle, maladie, chirurgie, déprivation sensorielle, apprentissage intensif, etc. Par ailleurs, il serait plus juste, en effet, de considérer la plasticité comme un processus étant toujours à l'oeuvre, à différents degrés, et ce peu importe l'âge de l'individu, plutôt que comme un phénomène propre à l'enfance ou à des conditions exceptionnelles.

Cette plasticité peut être manifeste ou non selon le niveau d'étude emprunté par les chercheurs. Celle-ci peut en effet prendre différents visages et par conséquent être étudiée

---

<sup>1</sup> Le masculin a valeur d'épicène dans la présente thèse

à plusieurs niveaux : génétique, moléculaire, synaptique, neuronal, circuit neuronal, système neuronal, comportemental. Devant tant de possibilités, certains ont même proposé une ébauche de théorie de la neuroplasticité laquelle aurait pour but d'identifier les facteurs communs entre les multiples niveaux et à tisser, si possible des liens entre ceux-ci (Shaw & McEachern, 2001). Il faut d'ailleurs se rappeler que le fait de ne pas voir « les traces » de cette plasticité dans le contexte spécifique d'une telle expérimentation pourrait bien signifier que notre outil de mesure n'est peut-être pas suffisamment précis. Ceci est important car auparavant, un certain dogme en neurosciences prônait la stabilité du cerveau adulte, considéré comme peu sujet à des transformations parce que rendu à maturité. Or depuis, de nombreuses études ont fortement suggéré que la plasticité pouvait être à l'oeuvre même à l'âge adulte. Bien sûr, il demeure que la phase de développement représente tout de même une période de plasticité fort importante étant donné la nécessité de l'organisme de s'adapter à son environnement. La « période critique » permettrait certaines adaptations importantes, lesquelles ne pourraient pas facilement être accomplies après la dite période.

Le phénomène de la plasticité peut être à l'oeuvre en différents endroits du système nerveux. Dans le cadre de cette thèse, nous nous intéresserons particulièrement à la plasticité cérébrale et aux comportements qui pourraient y être associés. Cette plasticité peut s'exercer localement dans une telle modalité (plasticité intramodale). Par exemple, une spécialisation musicale pour tel instrument de musique pourrait commander une plus grande représentation corticale de certaines fréquences selon l'instrument du musicien (Pantev et al., 1998). Fait surprenant de prime abord, la plasticité pourrait également dépasser les « limites » normalement établies et recruter d'autres territoires à savoir des zones normalement vouées à d'autres modalités : c'est ce qu'on appelle la plasticité intermodale. Par exemple, une personne non-voyante pourrait utiliser davantage de cortex « visuel » pour une tâche de lecture de Braille, comme nous le verrons plus loin (Sadato et al., 1996). Nous aurons l'occasion de parler de ces types de plasticité lors de la présente

thèse. Regardons tout d'abord, les avantages et inconvénients qui pourraient être associés à ce phénomène.

## **La plasticité cérébrale : les deux côtés de la médaille**

A priori, cette plasticité semble comporter son lot d'avantages d'un point de vue fonctionnel et dès lors il apparaît précieux d'en connaître davantage sur ses mécanismes. En effet, tel apprentissage se répercutera par une plus grande représentation au niveau cortical ou encore tel déficit sensoriel semble avoir été compensé par une utilisation d'aires cérébrales plus polyvalentes que prévues. Nous présenterons plusieurs de ces études dans les prochains paragraphes. Cependant, il s'avère que dans certaines conditions la plasticité présenterait un côté plus sombre qu'il ne faudrait pas passer sous silence. Par exemple, certains musiciens atteints de dystonie focale subiraient en fait les affres de la plasticité et ne pourraient continuer à jouer facilement (Elbert et al., 1998; Pujol et al., 2000). Le phénomène de la « crampe de l'écrivain » pourrait également être le résultat d'une réorganisation peu profitable. Aussi, la réorganisation corticale qui serait en jeu chez les personnes amputées pourrait être tenue responsable de sensations anormales, tel un membre fantôme mais également, d'une douleur bien réelle et d'autant plus insupportable qu'elle répond peu aux traitements analgésiques conventionnels. Une étude d'imagerie cérébrale semble d'ailleurs indiquer que le corrélat de cette douleur pourrait être la réorganisation cérébrale retrouvée chez les patients amputés (Flor et al., 1995). La plasticité pathologique pourrait aussi être en cause lors du phénomène des acouphènes, ces fantômes auditifs qui sont rapportés par les patients ayant subi une perte d'audition surtout ciblée au niveau des hautes fréquences (Mühlnickel et al., 1998; Lockwood et al., 1998; Rauschecker, 1999). Il est possible que les phosphènes rapportés par les personnes atteintes de rétinite pigmentaire puissent impliquer un mécanisme semblable au niveau de la vision (Rauschecker, 1999). Il a aussi été suggéré qu'une plasticité intermodale précoce pourrait nuire à la bonne efficacité et même nuire à

l'utilisation d'une prothèse de type implant cochléaire (Lee et al., 2001). Certains suggèrent l'hypothèse que des conditions aussi variées que la dyslexie, l'aphasie, l'autisme et même les expériences traumatiques pourraient en fait être des conséquences d'une réorganisation fonctionnelle inadéquate (Elbert & Heim, 2001). Enfin, il serait plausible de penser que la plasticité, loin d'être une fontaine de jouvence, aient certaines limites. Bien qu'elle semble beaucoup plus importante chez le sujet jeune, il est possible qu'une réorganisation massive en jeune âge se fasse au détriment de la plasticité observée chez l'adulte. Il est possible que l'utilisation des ressources ou de ce « pool de plasticité » puisse hypothéquer l'avenir, comme par exemple, le fait de s'adapter harmonieusement au vieillissement (Kolb, 1995). Regardons maintenant certaines études animales s'étant intéressé au domaine de la plasticité.

### **Plasticité cérébrale intramodale et pathologie : quand l'handicap façonne la carte**

Parmi les expériences pionnières dans le domaine, plusieurs viennent des études s'intéressant au domaine somatosensoriel et elles ont permis d'observer les manifestations parmi les plus évidentes de la plasticité. Une des premières études dans ce sens montra, suite à la section du nerf médian chez le singe, une réorganisation dramatique de la carte somatosensorielle en faveur de la zone cutanée adjacente (Merzenich et al., 1983). De même, suite à l'amputation d'un ou de deux doigts, toujours chez le singe, le cortex déafférenté en venait à répondre aux inputs sensoriels des doigts adjacents (Merzenich et al., 1984). Les chercheurs ont alors proposé que l'étendue de la réorganisation observée pourrait s'expliquer par l'utilisation de connexions horizontales ou de fibres thalamocorticales auparavant silencieuses car inhibées. Un exemple encore plus éloquent de réorganisation corticale chez le singe a été rapporté par Pons et ses collaborateurs (1991). Suite à une déafférentation des segments C2 à T4 des racines dorsales de la moelle épinière plusieurs années auparavant, les régions corticales jadis utilisées par le bras et la main étaient maintenant occupées par le



visage. Ce dernier envahissement cortical impliquait une réorganisation massive de l'ordre de 15 à 20 mm ce qui dépassait de beaucoup les estimations proposées par les études précédentes.

Toujours dans la même modalité, mais cette fois-ci chez l'humain, les travaux sur la problématique du membre fantôme se sont avérés fort intéressants à ce sujet (Ramachandran et al.1992; Halligan et al., 1993; Doetsh, 1997; Knecht et al., 1998). Ramachandran et ses collaborateurs (1992) ont montré que chez un premier patient ayant subi une amputation du bras quatre semaines auparavant, la stimulation tactile de la partie inférieure du visage a provoqué des sensations spécifiques au niveau du membre fantôme. De plus, chez un autre patient ayant subi l'amputation un an avant l'expérimentation, la stimulation de régions au niveau du visage, du thorax et de l'aisselle ont donné des résultats similaires. Selon les auteurs, ces sensations seraient en fait le corrélat perceptif des observations faites lors des études animales. Pour expliquer ces résultats, ils proposèrent que suite à une amputation, les nombreux inputs latents ne subiraient plus l'inhibition et seraient donc en mesure de s'exprimer et de causer ainsi ces sensations anormales. Les changements observés chez le premier patient seraient en fait trop rapides pour être expliqués par un phénomène de bourgeonnement.

Au niveau des modalités visuelle et auditive, certaines expériences ont également suggéré le phénomène de plasticité cérébrale dans les limites d'une modalité. Certaines études animales s'intéressant à la modalité visuelle ont montré que des lésions rétiniennes bilatérales ou la combinaison d'une lésion rétinienne et d'une énucléation de l'autre oeil menèrent à des résultats suggérant une réorganisation dans la modalité. En effet, la région corticale déafférentée fut rapidement envahie par les régions avoisinantes, puisque les neurones répondaient dorénavant à des localisations autour de la lésion rétinienne (Kaas et al., 1990; Chino et al., 1992; Gilbert et al.,1996). Une récente étude d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle chez des singes adultes va cependant à l'encontre de ces résultats

(Smirnakis et al., 2005). En effet, plus de sept mois après les lésions rétiniennes, la réorganisation au niveau de l'aire V1 se faisait toujours attendre... Pour ce qui est de la modalité auditive, des lésions faites au niveau de la cochlée semblaient responsables d'une réorganisation au niveau du cortex auditif. Cette modification de la tonotopie se ferait au détriment des fréquences atteintes lesquelles ne seraient plus représentées au niveau du cortex auditif alors que les fréquences avoisinantes envahiraient le territoire délaissé. Ces résultats furent démontrés chez le rongeur (Robertson et al., 1989), le chat (Rajan et al., 1993) et le singe (Schwaber et al., 1993).

### **Plasticité cérébrale intramodale et apprentissage : un reflet de nos labeurs et acquis**

L'apprentissage, surtout s'il est intensif, donne également l'occasion à la plasticité de se manifester. On présentera ici certaines études mettant en relief le processus de plasticité lors d'un apprentissage assez important pour qu'il puisse être visible au niveau des cartes cérébrales. Par exemple, pour ce qui est du cortex somatosensoriel, cet apprentissage peut être dû, à une sur-utilisation de certains doigts ou à l'utilisation corrélée de deux doigts. Certaines études animales démontrent bien cette situation. Des singes entraînés intensivement à une tâche tactile ont montré une réorganisation importante au niveau du cortex somatosensoriel en faveur du doigt entraîné à détecter les différences de vibrations. En plus de cette représentation plus importante, les champs récepteurs de la portion de peau impliquée sont devenus plus grands que ceux d'un doigt non-entraîné. Enfin, il y aurait un plus grand nombre de neurones impliqués ainsi qu'un meilleur synchronisme entre ceux-ci, ce qui pourrait en partie expliquer la meilleure performance comportementale des singes entraînés (Recanzone et al., 1992). Une étude semblable a été faite mais cette fois-ci en audition alors que les singes ont été entraînés à une tâche de discrimination de fréquences auditives. La représentation corticale des fréquences utilisées lors de l'expérience était plus

importante chez les singes entraînés avec celles-ci que chez des singes entraînés avec des fréquences différentes ou n'ayant pas subi d'entraînement (Recanzone et al., 1993). La meilleure performance comportementale a encore une fois été corrélée avec la plus grande représentation corticale. Enfin, une étude s'intéressant au cortex moteur a montré que des singes entraînés à exécuter des mouvements particuliers permettant l'accès à de la nourriture ont présenté par la suite une représentation corticale plus importante de ces mouvements au niveau du cortex (Nudo et al., 1996).

En plus du recrutement d'une population plus importante de neurones, une plus grande cohérence entre ces neurones pourrait être critique lors de certains apprentissages. Des études ont souligné l'importance des corrélations temporelles dans l'élaboration de la carte corticale. Par exemple, chez le singe, la fusion chirurgicale de deux doigts a fait en sorte que leurs représentations corticales respectives se fusionnent également. En effet, les représentations des deux doigts n'étaient plus « séparées » au niveau du cortex moteur mais formaient dorénavant une représentation commune et donc plus importante (Clark et al., 1988; Allard et al., 1991). Une expérience faite auprès de sujets humains souffrant d'une syndactylie congénitale a laissé voir que chez ceux-ci, la représentation corticale était partagée par les deux doigts avant la chirurgie alors qu'elle était séparée suite à celle-ci (Mogilner et al., 1993). D'ailleurs, des études faites auprès de lecteurs Braille non-voyants utilisant trois doigts pour leur lecture ont également montré des résultats intéressants à ce sujet. En effet, la représentation corticale de ces doigts était diffuse voire désordonnée chez les personnes non-voyantes et venait de pair avec une difficulté à localiser un stimulus tactile à l'un de ces doigts (Sterr et al., 1998; Sterr et al., 2003).

Toujours chez l'humain, l'étude d'Elbert et de ses collaborateurs (1995) illustre bien la plasticité à l'oeuvre dans l'apprentissage. En effet, en utilisant la technique de magnétoencéphalographie (MEG), ils ont pu montrer que la représentation corticale des doigts de la main gauche de violonistes était plus importante que celle des mêmes doigts

chez des non-musiciens. De plus, cette plus grande représentation au niveau de l'aire somatosensorielle primaire (S1) était corrélée avec l'âge auquel les musiciens avaient débuté leur apprentissage de la musique. Ces résultats suggéraient à nouveau que la représentation corticale pouvait être modifiée selon l'utilisation préférentielle d'une partie spécifique du corps et par conséquent selon les besoins de l'individu. Dans la même veine, l'étude de Pantev et de ses collaborateurs (1998) a su montrer que la représentation corticale pour les tons spécifiques au piano était plus importante pour des pianistes qualifiés comparativement à celle de non-musiciens. Encore une fois, cette augmentation était corrélée avec l'âge auquel les musiciens avaient commencé à apprendre cet instrument. La réorganisation suite à un apprentissage spécifique serait donc également possible au niveau du système auditif. Enfin, Pascual-Leone et Torres (1993), en utilisant la technique des potentiels évoqués et la SMT, ont pu montrer que la représentation sensori-motrice corticale du doigt utilisé par des lecteurs de Braille non-voyants était plus importante que celle du même doigt sur l'autre main ou que chez les voyants.

### **La plasticité intermodale et les personnes non-voyantes**

Les études précédentes s'intéressaient particulièrement à la plasticité dans une même modalité. La plasticité intermodale semble devoir être commandée par une modification plus importante telle l'absence ou la perte d'un sens, fut elle temporaire. Une population grandement étudiée à cet égard fut celle des personnes ayant perdu la vue (ainsi que tous les modèles animaux de cécité). La population sourde le fut également, et de nombreux articles rapportent des résultats éloquentes (voir entre autre Neville et al., 1983; Neville & Lawson, 1987; Neville et al., 1998; Finney et al., 2001). Mais avant de regarder les évidences de réorganisation cérébrale pour la population non-voyante, prenons le temps de comprendre pourquoi ces personnes (au même titre que les personnes sourdes) deviennent une population privilégiée dans l'étude de la plasticité cérébrale.

Tout d'abord, il s'avère que ces individus proposent un modèle « naturel » de plasticité cérébrale puisque la cécité congénitale ou acquise peut être due à différentes causes naturelles ou accidentelles et ce tout au long de la vie. De plus, étant donné les possibles modifications comportementales reliées à cet handicap, l'étude de ces individus permet de vérifier si la réorganisation cérébrale est corrélée à un tel comportement de compensation ou même encore à une certaine « hyper-compensation » comportementale. À cet effet, nous ne serons pas surpris d'apprendre que la réalité des personnes non-voyantes en fascine plus d'un depuis fort longtemps et donna lieu à toutes sortes d'interprétations au fil des siècles. Vos comme ayant des pouvoirs presque surnaturels à certaines époques, pris en charge ou encore persécutés à d'autres, les non-voyants ont su inspirer une littérature qui regorge de mythes, écrits, nouvelles, romans et anecdotes pouvant alimenter les discussions à ce sujet. Nous n'avons qu'à penser aux musiciens non-voyants de différents styles musicaux auxquels on attribua leur grand talent voire leur virtuosité du fait de leur cécité (Ray Charles, Jose Feliciano, Steeve Wonder, Andrea Bocelli, etc.). De plus, qui n'a pas déjà entendu parler d'accordeurs de piano non-voyants qui excellaient dans leur métier. Enfin, il est connu que certaines sociétés, à l'époque où les écrits étaient plus rares, s'en remettaient presque systématiquement à la mémoire de personnes aveugles afin d'assurer la transmission d'informations importantes voire sacrées.

Parmi les penseurs qui s'attardèrent davantage à cette question, nous devons mentionner le philosophe Denis Diderot, un des pères de la grande Encyclopédie, qui avec sa *Lettre pour les aveugles*, suggéra une supériorité de certaines personnes non-voyantes dans plusieurs tâches non-visuelles. Il y décrivit le comportement d'individus non-voyants qui surpassaient à bien des niveaux les voyants pour des tâches tactiles, auditives et même de raisonnement (Diderot, 1749). Plus près de nous, au début du siècle dernier, William James défendait, dans les *Principes de Psychologie* (1891), la thèse voulant que les aveugles puissent compenser à plusieurs niveaux malgré leur handicap visuel. De plus, autre indice de

sa grande intuition et de son éclectisme, il fut l'un des premiers à avoir fait référence à la plasticité en neurosciences et ce plus spécifiquement en ce qui a trait à la modification du comportement humain, jetant les bases d'un champ d'étude captivant. La table était donc mise pour que l'on puisse faire le lien entre plasticité et cécité.

Même la nature, au rythme de sa lente évolution, nous a elle-même donné des exemples fort éloquents d'espèces animales ayant su se « spécialiser » dans d'autres modalités que la vision. Par exemple les chauve-souris insectivores ne sont pas reconnues pour leurs prouesses visuelles et pourtant s'en tirent fort bien pour s'orienter la nuit en se fiant sur un système d'écholocation très efficace. Des modifications anatomiques ont même été nécessaires à cette fin (*Encyclopédie Larousse de la Nature, La flore et la faune*, 1993, p332). Force est d'admettre cependant que pour cet exemple, la réorganisation ne s'est pas faite au cours d'une génération mais bien au gré de l'évolution...

Signe du grand intérêt pour cette question, la littérature scientifique regorge d'études qui se sont intéressé aux comportements compensatoires attribuables à la cécité chez l'animal comme chez l'humain. Tout d'abord, du côté animal, certaines études comportementales sont fort intéressantes à ce sujet. Par exemple, des chatons privés de vision depuis la naissance montraient des comportements de localisation dans l'espace efficaces au point tel qu'ils ne pouvaient être distingués des chatons voyants (Wiesel & Hubel, 1963). Aussi, des travaux plus récents ont rapporté que chez les chats ayant subi une chirurgie de suture des paupières (tarsorrhaphie) à l'âge de trois semaines, la performance lors d'une tâche de localisation sonore était non seulement adéquate mais même supérieure à celle de chats n'ayant pas subi une telle chirurgie (Rauschecker & Kniepert, 1994). Enfin, une étude faite avec des furets a montré que suite à une suture des paupières 25 jours après la naissance, ceux-ci ont montré une meilleure performance en localisation auditive lorsque les stimuli auditifs étaient présentés latéralement comparativement aux furets n'ayant pas subi cette chirurgie (King &

Parson, 1999). Les expériences faites chez l'humain se sont également révélées fort intéressantes quant aux possibles comportements compensatoires reliés à la cécité.

Tout d'abord, de nombreuses études ont montré des performances supérieures chez les personnes non-voyantes. Cette supériorité a été rapportée, entre autres pour des tâches de mémoire (Hull & Mason, 1995; Amedi et al. 2003), en localisation sonore (Kellogg, 1962; Rice et al., 1970; Muchnick et al., 1991; Ashmead et al., 1998; Lessard et al., 1998, Roder et al., 1999; Doucet et al. 2005; Fieger et al., 2006), en reconnaissance de la voix (Bull et al., 1983), en discrimination langagière (Niemeyer & Starlinger, 1981; Muchnick et al., 1991), en musique (Hamilton et al., 2004) ainsi que pour les capacités de perception tactile (Van Boven et al., 2000; Goldreich & Kanics, 2003). Et la liste précédente n'est même pas exhaustive...

Toutefois, il est important de noter qu'à l'inverse, certains auteurs ont rapporté que les performances pourraient être inférieures, par exemple en contexte de localisation sonore (Fisher, 1964; Jones, 1975; Zwiers et al., 2001). Aussi, il existe d'autres études qui n'ont pu trancher entre les performances des populations voyantes et non-voyantes. D'ailleurs, il est fort possible que d'autres études de cette dernière catégorie soient restées sur les tablettes étant donné la difficulté inhérente à la publication de résultats négatifs.

Avant de nous pencher sur quelques études représentatives chez la personne non-voyante, prenons le temps de discuter des deux premières « positions » dans le contexte spécifique de la localisation sonore. La question de la localisation sonore semble demeurée quelque peu épineuse étant donné les résultats contradictoires rapportés à ce sujet. Ceux-ci semblent appuyer chacun à leur façon l'une des deux positions articulées au sujet du calibrage spatial chez les non-voyants. D'une part, la première position prône que les personnes non-voyantes peuvent compenser leur déficit en utilisant leurs autres sens pour bien s'orienter dans l'espace (théorie de la compensation; voir Rice et al., 1970). Elle reçoit évidemment l'appui des nombreuses études comportementales citées plus haut qui

corroborent cette théorie. Dans le même sens, une étude récente a suggéré une telle compensation car des résultats similaires ont été observés pour les groupes voyants et non-voyants lors d'une tâche tactile d'orientation spatiale (Fortin et al., 2006). D'autre part, la seconde position suggère que ces personnes ne pourraient percevoir adéquatement l'espace étant donné leur cécité (théorie du déficit; voir Thinus-Blanc et al., 1997). Cette dernière position reçoit entre autres un appui des études d'Eric Knudsen faites chez la chouette effraie, lesquelles études suggèrent que la vision serait nécessaire pour la calibration de l'espace. Par exemple, la modification de l'expérience visuelle des chouettes à l'aide d'un prisme déformant aurait pour effet de biaiser la concordance entre les expériences auditives et visuelles chez celles-ci (Knudsen & Brainard, 1991). De même, la représentation auditive était dégradée chez des chouettes ayant été privées de vision depuis la naissance (Knudsen et al., 1991). Revenons maintenant à nos études comportementales chez la personne non-voyante.

Tout d'abord, regardons un exemple d'étude qui prône que la compensation avantageuse est en jeu. L'étude comportementale de Lessard et al. (1998), citée plus haut, a pu comparer la performance de personnes non-voyantes et voyantes en localisation auditive. En condition binaurale, la performance très comparable de l'ensemble des sujets a suggéré que les personnes non-voyantes étaient capables de calibrer l'espace adéquatement, du moins aussi bien que les personnes voyantes. Lors de la condition monaurale, au cours de laquelle les participants avaient une oreille bouchée, la moitié des personnes non-voyantes montrèrent une capacité nettement supérieure aux personnes voyantes puisqu'ils réussissaient à localiser adéquatement les sons et ce, peu importe l'origine des sons sur le périmètre. Ceci laissait croire que certaines personnes non-voyantes seraient plus sensibles que les voyants pour l'utilisation des indices spectraux, et que cette sensibilité pourrait donner un avantage comportemental.



D'autre part, certaines études ont suggéré que le déficit était relié à la cécité dans un contexte de localisation sonore. Par exemple, l'étude de Zwiers et ses collaborateurs (2001) a comparé des participants voyants et non-voyants lors de tâches de localisation sonore avec l'ajout de bruit de fond. Lorsque l'importance relative du bruit de fond était plus importante, la performance des sujets non-voyants devenait plus rapidement altérée que celle des voyants sur le plan vertical. Cette différence comportementale n'était pourtant pas visible en azimut, les performances étant alors similaires pour les deux groupes. Les auteurs ont alors suggéré que dans ce plan vertical, l'absence de vision empêcherait la calibration optimale des indices spectraux, et qu'un déficit comportemental en découlerait.

Laissons maintenant de côté le comportement, le temps de quelques paragraphes, afin de regarder de plus près les études s'intéressant à la réorganisation cérébrale suite à une privation visuelle. Notre attention se portera tout d'abord sur certaines études animales très importantes qui ont suggéré qu'une telle plasticité cérébrale intermodale était à l'oeuvre.

Une première étude, faite chez des chatons, a mis l'accent sur l'aire ectosylvienne antérieure (AEA ou « AES region » en anglais), une aire dite polymodale puisque ses cellules pouvaient répondre à différentes modalités sensorielles (Rauschecker & Korte, 1993). Une transformation dramatique s'est opérée au niveau de cette aire suite à la suture des paupières en très bas âge chez les chatons : les cellules « visuelles » répondaient alors à des stimuli provenant d'autres modalités. En effet, les zones normalement dédiées au traitement visuel se trouvaient à être carrément prises en charge par d'autres modalités : l'audition et la somesthésie dans l'étude présentée ici. C'est comme si la nature, parcimonieuse, utilisait le plus efficacement possible le précieux substrat neurologique disponible. De plus, il est intéressant de noter que les cellules bimodales de l'AEA de ces chats montrèrent une sélectivité spatiale plus fine que les cellules de chats voyants (Korte & Rauschecker, 1993). Cette plus grande sélectivité pourrait expliquer les comportements

supérieurs présentés chez les chatons précédemment dans ce texte (Rauschecker & Kniepert, 1994). Notons que chez une autre espèce animale, à savoir le rat, l'étude des résultats d'une énucléation faite à la naissance a pu montrer des réponses somatosensorielles dans le cortex visuel (Toldi et al., 1994a). Aussi, certaines évidences ont pu suggérer que les champs récepteurs du cortex somatosensoriel étaient plus grands (Toldi et al., 1994b).

Nombreuses sont les études chez l'humain qui vont également dans le sens d'une réorganisation cérébrale chez les personnes non-voyantes. Tout d'abord, vers la fin des années 80, un groupe de chercheurs s'est intéressé à l'activité des aires occipitales chez les personnes non-voyantes en comparant leurs performances lors de tâches auditives, somesthésiques ainsi qu'au repos. L'activité du cortex occipital, telle que mesurée par le métabolisme du glucose en tomographie par émission de positons (TEP), était plus élevée chez les personnes non-voyantes et ce, autant au repos que lors de tâches auditives ou tactiles, suggérant que le cortex visuel pouvait être beaucoup plus actif que prévu chez la personne non-voyante (Wanet-Defalque et al., 1988; Veraart et al., 1990).

Par la suite, la technique des potentiels évoqués permit, lors de plusieurs études, d'évaluer la possibilité d'une réorganisation cérébrale suite à la cécité. Elle permettait de mesurer l'activité électrique corticale générée lors de la présentation de stimuli. Des études forts intéressantes à ce sujet viennent d'un groupe chercheurs scandinaves (voir entre autres Kujala et al., 1992; Alho et al., 1993; Kujala et al., 1995; Kujala et al., 1997). Par exemple, lors de la présentation de stimuli auditifs en écoute dichotique, ils ont pu montrer que des potentiels évoqués auditifs ont été générés au niveau des régions plus postérieures (pariétales et occipitales) chez les personnes non-voyantes, et ce pour des stimuli auxquels ils devaient prêter attention ou non (Alho et al., 1993). Cette distribution plus postérieure n'a pas été observée chez les personnes voyantes. Une étude subséquente s'intéressa aux potentiels évoqués lorsque l'attention était portée sur une modalité alors que l'autre était

négligée (Kujala et al., 1995). Des stimuli somesthésiques et auditifs étaient utilisés. Les résultats ont à nouveau suggéré une distribution plus postérieure des composantes de potentiels évoqués en contexte de discrimination dans les deux modalités. De plus, une plus grande « mismatch negativity » (MMN) a été révélée chez les personnes non-voyantes lorsqu'un stimulus auditif rare était présenté en condition somesthésique. Selon les auteurs, ce dernier résultat pourrait signifier une plus grande capacité pour les personnes non-voyantes à traiter d'une manière automatique les stimuli auditifs rares. Une étude de potentiels évoqués auditifs plus récente suggéra même qu'une distribution plus postérieure des composantes était visible non seulement pour les personnes non-voyantes depuis le très jeune âge mais également depuis un âge plus avancé (Kujala et al., 1997).

Par ailleurs, d'autres études électrophysiologiques un peu plus récentes utilisant des tâches d'attention auditive rapportèrent également une modification des amplitudes et de la distribution des composantes chez les personnes non-voyantes (Liotti et al., 1998; Röder et al., 1999). Notons enfin qu'une autre étude utilisant cette technique avait également montré que les aires visuelles pouvaient être possiblement utilisées mais en contexte de tâche tactile cette fois-ci (Uhl et al., 1991). Les participants non-voyants montraient alors une négativité occipitale plus importante que les personnes voyantes en contexte de tâche tactile de lecture Braille mais aussi en contexte plus passif.

Plus près de nous, l'étude de Leclerc et collaborateurs (2000) s'est intéressée à la localisation sonore chez des personnes non-voyantes en utilisant également la technique des potentiels évoqués. Les personnes non-voyantes ayant préalablement montré une performance supranormale lors d'une tâche de localisation auditive en condition monaurale étaient comparées à un groupe de personnes voyantes. Les composantes de potentiels évoqués auditifs N1 et P3 des personnes non-voyantes ont été retrouvées, non seulement au niveau de leurs zones habituelles, mais également au niveau des aires occipitales ce qui n'était pas le cas pour les personnes voyantes. Ces résultats ont suggéré une utilisation des

régions postérieures ou occipitales, normalement vouées à la vision, à des fins de traitement auditif.

Certaines études d'imagerie cérébrale fonctionnelles (notamment en TEP et IRMf) ont pu corroborer également les résultats électrophysiologiques suggérant une réorganisation intermodale chez les non-voyants. Ainsi, au niveau somesthésique, Sadato et ses collaborateurs (1996) ont utilisé la TEP pour montrer une telle réorganisation. En effet, des non-voyants lecteurs de Braille présentèrent une activation au niveau des aires visuelles primaires et secondaires lors de la lecture de ces caractères et également lors d'une tâche de discrimination tactile, quoiqu'à un moindre niveau. Les personnes voyantes, pour leur part, ne montraient pas un tel patron d'activation dans ces deux tâches. Cependant, cette différence entre les deux groupes n'était visible que lorsqu'une certaine discrimination était requise mais non lorsque l'information tactile était traitée passivement. D'autres études ont aussi montré que les aires occipitales pouvaient répondre à des stimulations tactiles, soit en lecture de Braille ou lors d'autres tâches non reliées à la lecture (Sadato et al., 1998; Büchel et al., 1998; Melzer et al., 2001; Sadato et al., 2002; Burton et al., 2002a; Amedi et al., 2003; Burton et al., 2004). Fait à noter, dans le domaine de la substitution sensorielle, une étude a pu montrer que suite à un apprentissage relativement court, des personnes non-voyantes pouvaient recruter le cortex visuel à des fins tactiles. En effet, l'utilisation d'un système électrotactile placé sur la langue chez ces personnes allait de pair avec une plasticité intermodale, ce qui n'était pas le cas pour les personnes voyantes (Ptito et al., 2005).

Quant à la sphère auditive, quelques études d'imagerie cérébrale fonctionnelle ont également suggéré une réorganisation cérébrale. Par exemple, les travaux de Weeks et al. (2000) ont pu suggérer une plasticité intermodale chez des personnes non-voyantes suite à une condition congénitale (i.e. rétinopathie de prématurité, anophtalmie bilatérale, glaucome congénital) mais cette fois-ci en faveur de l'audition. Ils ont utilisé un casque

d'écoute afin de présenter les tâches de localisation auditive virtuelle aux participants à l'intérieur d'un appareil de TEP. Ces tâches ont eu pour effet d'activer les zones pariétales postérieures de l'ensemble des participants mais également certaines zones du cortex occipital droit chez les personnes non-voyantes, normalement vouées à la localisation visuo-spatiale et à la détection du mouvement chez la personne voyante. D'autres études ont démontré qu'il y avait activation du cortex occipital dans la modalité auditive en contexte non-spatial comme lors de la génération d'un verbe compatible avec le nom entendu (Burton et al., 2002b; Amedi et al., 2003) ou d'autres tâches langagières (Röder et al., 2002; Burton et al., 2003; Noppeney et al., 2003). Pour ce qui est de la substitution sensorielle, une autre étude suggéra que l'activité au niveau du cortex occipital serait plus élevée lors de l'utilisation d'un appareil de substitution permettant l'écholocalisation par le biais d'ultrasons (De Volder et al., 1999). En effet, le métabolisme du glucose s'étendait toujours aux aires occipitales mais on remarquait une augmentation de ce métabolisme par rapport à celui observé lors de tâches auditives ne demandant pas l'utilisation de l'appareil en question. Les auteurs ont suggéré que le cortex occipital de ces personnes non-voyantes pourrait être recruté en quelque sorte afin de procéder à ce nouvel apprentissage relativement exigeant, à savoir l'utilisation de ce système permettant l'écholocalisation.

Enfin, dans la foulée des résultats de l'équipe de Kujala, d'autres chercheurs ont pu apporter des résultats suggérant que la plasticité intermodale n'était pas seulement le lot des gens ayant perdu la vue en jeune âge. En effet, les personnes ayant perdu la vue à un âge plus avancé pourraient également montrer une certaine forme de réorganisation (Büchel et al., 1998; Burton et al., 2002a; Burton et al., 2002b; Burton et al., 2004; Voss et al., 2005). Par exemple, l'étude de Büchel et ses collaborateurs (1998) utilisa la technique de la TEP lors d'une tâche de lecture de Braille avec des personnes ayant perdu la vue à différents âges. Toutes les personnes non-voyantes montrèrent une activation des aires visuelles extrastriées alors que celles qui avaient perdu la vue à un âge plus avancé montrèrent également une activation des aires striées. Les auteurs avancèrent l'hypothèse que l'imagerie visuelle

des sujets ayant eu accès à la vision en jeune âge pourrait être tenue responsable de ce patron d'activation différentiel. Les autres études mentionnées ont suggéré une réorganisation également présente chez ces sujets en contexte de lecture de Braille (Burton et al., 2002a), de stimulation vibro-tactile (Burton et al., 2004) d'une tâche verbale de génération de verbe compatible avec le nom entendu (Burton et al., 2002b) ou encore de localisation sonore (Voss et al., 2005). Par ailleurs, sans même parler de cécité, la privation sensorielle, même relativement brève, pourrait montrer des résultats dans ce sens. En effet, chez des personnes voyantes privées de vision pour quelques temps, une certaine réorganisation serait possible quoique d'une durée plus éphémère. Par exemple, une étude a pu montrer qu'une période de 5 jours de privation visuelle chez des personnes voyantes était suffisante pour observer un recrutement des aires visuelles lors de stimulation tactile (Pascual-Leone & Hamilton, 2001). Plus récemment, une expérience a même suggéré qu'une période de déprivation visuelle aussi courte que 2 heures pouvait modifier le patron d'activations/déactivations dans un contexte de tâche tactile de perception de la forme (Weisser et al., 2005).

### **Plasticité cérébrale : réorganisation fonctionnelle, nuisible ou épiphénomène?**

Après la présentation de ces différentes études suggérant « recrutement » et patron d'activations intermodales, une question demeure fort pertinente à savoir si cette « réorganisation » est réellement fonctionnelle ou pas. En effet, en plus des résultats comportementaux supérieurs ou montrant une activation des aires visuelles, il s'avère important de vérifier si un lien existe entre ces deux phénomènes. En effet, cette réorganisation, prise isolément, pourrait certes être reliée à un « avantage » comportemental mais également à un processus pathologique, tel que mentionné plus haut, ou encore être de

l'ordre de l'épiphénomène. Est-elle vraiment le corrélat du comportement observé ou ce lien demeure-t-il seulement hypothétique?

Les études animales de l'équipe de Rauschecker, citées plus haut, nous guident déjà dans la direction d'un lien palpable entre réorganisation et comportement. En effet, les chatons ont montré, non seulement une meilleure performance comportementale en localisation auditive (Rauschecker & Kniepert, 1994) mais également un recrutement de cellules des aires visuelles (Rauschecker & Korte, 1993) et une meilleure sélectivité spatiale de ces cellules (Korte & Rauschecker, 1993).

Mais qu'en est-il chez l'humain atteint de cécité? Nous devons nous reposer sur d'autres techniques ou certains accidents naturels de parcours afin non seulement de voir la réorganisation mais aussi de vérifier si celle-ci est vraiment fonctionnelle. Les études de stimulation magnétique transcrânienne (SMT) sont fort intéressantes à cet effet puisqu'elles peuvent entraîner des « lésions virtuelles » permettant de vérifier le rôle joué par les régions d'intérêt. En effet, cette technique peut rendre temporairement la zone ciblée non disponible au traitement de l'information. Suite à l'étude de TEP de Sadato et ses collaborateurs (1996), suggérant une activité occipitale chez les non-voyants, une étude subséquente utilisant la SMT proposa un rôle fonctionnel aux aires visuelles chez les personnes non-voyantes (Cohen et al., 1997). En effet, lors de la stimulation de la position médiane occipitale, la lecture du Braille et de lettres surélevées était compromise chez les personnes non-voyantes. Ce n'était pas le cas chez les personnes voyantes subissant une STM au même endroit. Une autre étude, utilisant la technique de STM, suggéra que le cortex visuel pourrait servir à des tâches verbales de haut niveau. En effet, la stimulation des zones occipitales concernées augmentait le nombre d'erreurs lors d'une tâche verbale qui consistait à trouver un verbe allant de pair avec le nom présenté (Amedi et al., 2004). Enfin, la même technique utilisée lors d'une tâche de discrimination spatiale ainsi que lors de l'utilisation d'un système de substitution sensorielle suggéra un apport du cortex dorsal

extrastrié droit dans ces conditions chez les personnes non-voyantes (Collignon et al., 2006).

La nature donne également des exemples naturels de lésion qui permettent de tirer parfois des conclusions importantes à qui sait bien l'interpréter. Un tel cas, dramatique mais fort exceptionnel, fut rapporté chez une femme non-voyante experte en lecture Braille. Suite à des accidents vasculaires cérébraux bilatéraux au niveau des aires occipitales, la dame n'avait pas perdu ses capacités au niveau de tâches tactiles mais avait perdu celle de lire le Braille (Hamilton et al., 2000). Ceci représente une autre évidence bien directe que le cerveau « visuel » n'est pas laissé pour compte.

Les analyses de corrélation, quoique moins directes, peuvent également nous donner des pistes intéressantes sur l'aspect fonctionnel de la réorganisation cérébrale. À cet effet, l'étude de Röder et collaborateurs (2002) a présenté des phrases avec une structure syntaxique de différents degrés de difficultés, ayant une signification ou non. On observa une corrélation entre la performance lors des tâches langagières (processus sémantique et de syntaxe) et l'activité cérébrale des zones usuelles mais aussi occipitales. En effet, chez les personnes non-voyantes, le degré d'activation occipitale variait selon la difficulté syntaxique et le contenu sémantique des phrases présentées. De même, une expérience d'imagerie cérébrale fonctionnelle montra des résultats forts intéressants en utilisant des tâches de mémoire verbale (Amedi et al., 2003). Un patron d'activation occipitale fut observé lors de cette tâche bien que, fait intéressant, aucun input sensoriel n'était présenté lors de la séance d'imagerie cérébrale. De plus, l'activité occipitale (en V1) était fortement reliée à la performance des sujets non-voyants lors de différents tests de mémoire verbale, ce qui n'était pas le cas pour les sujets voyants.



Enfin, même si l'essentiel des résultats rapportés mettent l'accent sur la plasticité intermodale, il est important de noter que certaines évidences de plasticité intramodale ont été observées chez les personnes non-voyantes. En effet, l'étude de Rauschecker et Korte (1993) avait déjà suggéré une sélectivité spatiale plus fine chez des chats ayant perdu la vue depuis la naissance. Il a été démontré que chez l'humain, la représentation tonotopique de la région A1 chez les personnes aveugles était plus grande comparativement à celle des voyants, reflétant possiblement un meilleur traitement des indices auditifs (Elbert et al., 2002). Cette observation faisait écho à d'autres résultats laissant penser qu'une représentation cérébrale serait également accrue pour les doigts de personnes non-voyantes lisant le Braille (Sterr et al., 1998). La plasticité intermodale n'exclurait donc pas la possibilité d'une plasticité plus « locale », soit à l'intérieur des limites de la modalité auditive ou somesthésique.

---

La présente thèse s'intéresse donc au comportement et à la réorganisation cérébrale fonctionnelle chez la personne non-voyante en modalité auditive. Différentes raisons motivent cet intérêt. Tout d'abord, tel que mentionné plus haut, la population non-voyante forme en quelque sorte un modèle « naturel » afin d'étudier la plasticité cérébrale puisque la vue a été perdue pour différentes raisons et à différents âges selon les individus. De plus, on étudiera particulièrement la modalité auditive car celle-ci est cruciale pour les personnes non-voyantes dans leur interaction avec l'environnement. N'ayant pas accès à la modalité visuelle, elles doivent s'en remettre surtout, mais pas uniquement, à l'audition dans leurs déplacements quotidiens (ex : traverser les rues) ou pour reconnaître leurs interlocuteurs (ex : perception et reconnaissance de la voix). Aussi, d'un point de vue anatomique, les aires cérébrales auditives sont géographiquement bien près des aires visuelles. Cette proximité pourrait certainement favoriser un processus de plasticité intermodale, bien qu'on sache maintenant que cette plasticité ne se limite pas aux territoires adjacents. Enfin, nous pensons que les questions adressées dans cette thèse pourraient jeter un certain

éclairage sur quelques éléments plus nébuleux de la littérature dans ce domaine et même, possiblement, ajouter quelques éléments pertinents à celle-ci pour inspirer d'autres études qui se voudront fondamentales ou plus appliquées.

### **Discrimination de la direction du changement de hauteur tonale**

Le son origine de variations de pression dans le milieu ambiant. Une des propriétés du son est sa fréquence, à savoir le nombre de compressions et de phases de détente atteignant le système auditif par seconde. La perception de la hauteur du son est directement reliée à cette fréquence. Une autre propriété importante est l'intensité ou, en d'autres termes, l'amplitude de la variation de pression. Cette intensité se manifestera par un son plus fort ou plus faible à l'oreille. Enfin le son a une durée dans le temps. Ces trois paramètres auditifs fondamentaux peuvent donc être étudiés à savoir la fréquence, l'intensité et l'aspect temporel. En effet, l'étude de ces caractéristiques est essentielle car les seuils de base ou des tâches simples de discrimination peuvent être considérés comme des « blocs de bases », importants pour d'autres tâches plus complexes ou de plus haut niveau, par exemple des tâches musicales.

Certains chercheurs ont fait l'hypothèse que des seuils plus bas pour les personnes non-voyantes pourraient expliquer une meilleure performance lors de tâches plus complexes. En effet, il pourrait être plausible que des personnes qui baignent dans un environnement perçu comme plus sonore, comme les personnes non-voyantes, puissent en fait montrer une meilleure sensibilité différentielle à la base. Cependant, les études à ce sujet ont montré des similitudes entre les personnes voyantes et non-voyantes quant aux seuils absolus dans la modalité auditive (Starlinger & Niemeier, 1981; Thinus-Blanc & Gaunet, 1997). Ces tâches de discrimination simple demeurent toutefois quelque peu artificielles et rarement rencontrées dans la vie quotidienne.

Dans un contexte différent, d'autres chercheurs, ont tenté de vérifier si on pouvait observer un certain avantage pour les personnes non-voyantes lors de tâches simples telle la discrimination de la hauteur tonale ou d'intensité. Ces tâches simples étaient le plus souvent retrouvées dans des batteries de tests ou des tests à saveurs musicales. La littérature à cet effet demeure cependant équivoque. Une première étude utilisant le test musical de Wing et faite auprès de jeunes étudiants non-voyants n'a pu suggérer qu'un avantage dans les sous-tests de perception des accords comparativement aux étudiants voyants (Pitman et al., 1965). D'autres chercheurs ont préféré se servir du test de Seashore, une batterie d'épreuves musicales. Dans un cas, l'étude n'a pas trouvé de différence de discrimination pour la fréquence, l'intensité, le rythme, la durée, le timbre ou encore la mémoire tonale (Sakurabayshi et al., 1956). Les résultats d'une autre étude auraient pu suggérer un possible avantage en discrimination de fréquence, en mémoire tonale et en rythme (ainsi qu'un désavantage en discrimination d'intensité pour les non-voyants) mais les statistiques et comparaisons utilisées semblaient peu convaincantes (Juurma, 1967). Avec une batterie de tests auditifs incluant de nombreux tests musicaux, on ne pouvait pas différencier les groupes d'enfants voyants et non-voyants sauf pour le rythme (à l'avantage des voyants) et pour la mémoire tonale (à l'avantage des non-voyants) (Stankov et al., 1978). Enfin, pour ce qui est de la discrimination temporelle, les personnes non-voyantes semblent détecter plus facilement la présence d'un intervalle entre deux sons et posséder une meilleure résolution temporelle auditive (Muchnick et al., 1991). Toutefois, une étude plus récente remet en question ces résultats (Weaver & Stevens, 2006).

Dans la première partie de cette thèse, nous avons voulu vérifier, à l'aide d'une tâche comportementale de jugement de la direction de la hauteur mettant à contribution les aspects fréquentiels et temporels, si les performances des personnes non-voyantes se démarquaient de celles des personnes voyantes. Cette tâche était intéressante à plusieurs points de vue. Tout d'abord, par le biais de cette seule et même tâche comportementale

demandant un jugement quant à la direction de la hauteur du son (ascendante-descendante), la complexité des aspects fréquentiel et temporel pouvait être manipulée d'une manière symétrique. D'un côté, la durée des deux sons diminuait de plus en plus selon les quatre niveaux de complexité mais l'intervalle de fréquence demeurait stable (série temporelle). De l'autre côté, l'intervalle de fréquence s'amenuisait selon les quatre degrés de complexité alors que la durée des sons demeurait la même.

Autre point intéressant, cette tâche, de par sa nature, peut jouer un rôle intermédiaire intéressant dans le paysage des tâches auditives. D'une part, elle est plus complexe qu'une tâche simple de discrimination demandant de vérifier si les stimuli étaient identiques ou différents. En effet, elle demande de mettre en relation une suite de deux sons et de pouvoir identifier la catégorie d'appartenance (ascendant ou descendant), un niveau d'abstraction qui n'est pas exigé par une simple tâche de discrimination qui ne demande qu'à identifier si différence il y a. D'autre part, elle est plus simple que d'autres tâches musicales comme par exemple une tâche de type « perception du contour mélodique » qui demanderait d'encoder et de mettre en relation des séquences de notes. La tâche de jugement de la hauteur tonale serait comme une version simplifiée de cette dernière puisqu'elle ne contient que deux notes, mais s'inscrit bien dans les habiletés pouvant être préalables et utiles pour la musique. Notons enfin, que cette tâche implique sûrement un investissement cortical plus important qu'une tâche de discrimination plus simple. À cet effet, une étude utilisant une tâche similaire de perception de la direction tonale et faite auprès de patients ayant subi des lésions au niveau des aires auditives a montré des résultats intéressants (Johnsrude et al., 2000). L'ensemble des sujets montrait de bonnes performances en discrimination fréquentielle alors que seuls les patients avec des lésions au niveau des aires auditives droites (surtout l'aire auditive secondaire latérale au gyrus de Heschl) montraient des seuils plus élevés lors de la tâche de direction tonale.

## Localisation sonore

La localisation sonore est la capacité de « *reconnaissance de la position, la direction ou la distance d'une source acoustique au moyen de données auditives exclusivement* » (tiré du livre *Vocabulaire de la psychologie*). La source sonore peut être stationnaire ou mobile. Cette fonction repose sur des indices dits binauraux, pour la différence d'intensité interaurale (DII) et la différence de temps interaurale (DTI), et monauraux qui s'intéressent au contenu spectral du son. Les indices spectraux sont en fait le résultat de l'analyse des sons par le pavillon de l'oreille. Les indices binauraux (DII et DTI), fort utiles lors de telles tâches de localisation en azimuth (localisation gauche-droite), ne sont plus disponibles lorsqu'une oreille est bouchée. Les indices spectraux, pour leur part, ont une utilité certaine lors de la localisation verticale et la discrimination avant-arrière (Batteau, 1967; Gardner & Gardner, 1973) mais pourraient également contribuer à la localisation en azimuth (Butler & Flannery, 1980; Humansky & Butler, 1988). Tous ces indices demeurent des stimuli somme toute de base car leur traitement commence assez tôt dans le système nerveux. En effet, la localisation sonore repose sur un ensemble de structures sous-corticales et corticales, la plupart des relais recevant des afférences des deux oreilles. Les informations quant aux différences interaurales et aux fréquences sont prises en compte assez tôt dans le système (olives, collicules et autres) sur le chemin vers le cortex.

La croyance populaire voudrait que les personnes non-voyantes soient meilleures lors de tâches auditives, notamment en localisation sonore. De nombreuses études ont suggéré un tel avantage des non-voyants en localisation sonore et ce particulièrement en condition monaurale ou encore dans les champs périphériques (Muchnick et al., 1994; Ashmead et al., 1998; Lessard et al., 1998; Röder et al., 1999; Voss et al., 2004). Dans les laboratoires de l'université de Montréal, l'étude de Lessard et collaborateurs (1998) avait

montré une performance comportementale supérieure en localisation sonore monaurale chez certains sujets non-voyants. Une étude subséquente faite avec la technique des potentiels évoqués suggérait un recrutement des aires occipitales en localisation sonore (Leclerc et al., 2000). Dans un autre laboratoire, l'étude de Weeks et ses collaborateurs (2000), utilisant la technique de TEP, suggérait un tel recrutement du cortex occipital droit chez les non-voyants au niveau des zones normalement dédiées à la localisation visuelle et à la détection du mouvement (voie dorsale). Cependant, bien qu'ils utilisèrent des tâches de localisation sonore, la prise de données ne couvrait pas l'ensemble du cerveau et l'acquisition se faisait selon un mode en deux dimensions, ce qui laissait croire que certaines régions n'aient pas pu être échantillonnées. De plus, ils utilisèrent un casque d'écoute afin de simuler la localisation des sons dans l'espace avec des indices non individualisés. Enfin, et c'est ce qui est probablement le plus important, il n'y avait pas de différences comportementales entre les groupes et les différences d'activation observées n'étaient pas corrélées à leurs résultats aux tâches de localisation sonore. Le lien entre le comportement et la réorganisation cérébrale n'était donc pas encore établi.

Dans la deuxième partie de cette thèse, nous nous sommes donc intéressés à la localisation sonore, un comportement crucial dans la vie des personnes non-voyantes. Nous avons donc mené une expérience combinant la performance en localisation sonore et la technique de TEP. Cet appareil nous a permis une meilleure cartographie spatiale que la technique des potentiels évoqués, ainsi qu'un environnement plus clément pour une tâche auditive, comparativement à l'IRMf. Malgré sa supériorité par rapport au TEP, tant au niveau de la résolution temporelle que spatiale, il serait difficile d'utiliser cette technique pour des tâches auditives en champ libre étant donné le fort bruit généré lors de l'acquisition des données. De plus, l'aimant dans l'appareil d'IRM ne permettait pas d'utiliser le périmètre déjà conçu pour la localisation sonore. En utilisant l'appareil de TEP, le présent projet proposait d'échantillonner le cerveau en entier, avec un mode d'acquisition en trois dimensions. Enfin, un périmètre de haut-parleurs, déjà utilisé dans une autre étude avec des sujets normaux (Zatorre et al., 2002), a pu être inséré dans l'appareil de TEP afin

de permettre la présentation de tâches de localisation sonore binaurale et monaurale en champ libre.

## **Perception de la voix**

La voix est un stimulus fort saillant d'un point de vue écologique. Non seulement est-elle le substrat de la parole mais de plus elle nous donne de l'information fort pertinente sur l'identité du locuteur ainsi que sur son état émotionnel. Certains font des parallèles importants entre celle-ci et le visage, comparant même la voix à un « visage auditif » (Belin et al., 2004; Belin, 2006). En ce qui concerne les visages, les gyri fusiformes sont reconnus pour abriter l'aire responsable du traitement de ces stimuli (« fusiform face area » ou FFA) (Kanwisher et al., 1997; McCarthy et al., 1997). D'autres aires cérébrales, tels le cortex latéral occipital (ou « LO-faces ») et le sulcus temporal supérieur postérieur (ou « pSTS ») ont été reconnues depuis pour avoir un rôle dans l'analyse des visages (Grill-Spector et al., 2004). Comme pour les visages, des structures corticales spécifiques semblent s'être également développées chez l'humain pour la perception des stimuli vocaux. L'étude de Belin et ses collaborateurs (2000) a rapporté que le STS était une région sensible et ce de manière sélective aux stimuli vocaux. En effet, cette région montrait une activation plus importante pour les sons vocaux que pour d'autres non-vocaux. Une étude subséquente suggéra que les sons vocaux linguistiques provoquaient des réponses plus importantes dans le cortex auditif mais que le STS antérieur droit répondait plus fortement aux sons vocaux non linguistiques qu'à une version faite des fréquences aléatoires de ceux-ci (Belin et al., 2002).

Le substrat neuronal de la perception de la voix semble être bien établi chez les voyants mais qu'en est-il dans une population ayant un déficit sensoriel comme celle des personnes non-voyantes? Seront-elles sujettes à une réorganisation de ces aires de la voix

ou même à une organisation différentielle pour celles qui n'ont jamais vu? Contrairement à la nature plus « simple » des stimuli vus dans les deux études précédentes de cette thèse, la voix est reconnue comme un stimulus dit de « haut-niveau » donc certainement traité par le cortex et méritant même des régions dites spécialisées. La voix, déjà fort importante pour nous, ne devrait-elle pas l'être d'autant plus pour les personnes non-voyantes puisqu'elles n'ont pas l'input visuel pouvant aider à la reconnaissance des gens? Est-ce que cette pression supplémentaire pourrait avoir favorisé une surcompensation à ce niveau?

En ce qui concerne les performances comportementales, bien que la question ait été adressée par quelques études, les résultats demeurent à nouveau équivoques. Tout d'abord, l'étude de Bull et ses collaborateurs (1983) a montré que les personnes non-voyantes montraient une certaine supériorité à reconnaître les voix comparativement aux voyants. Cependant, cette performance n'était pas reliée à l'âge de survenue, au nombre d'années ou au degré de cécité. D'autres investigateurs, pour leur part, n'ont pas trouvé de différence entre les deux populations dans un contexte de reconnaissance vocale (Winograd et al., 1984). Enfin, dans une tâche s'intéressant à l'identification du genre (avec des voix d'enfant prépubères), Gunzburger et ses collaborateurs (1987) rapportèrent des performances similaires dans les deux groupes.

Dans cette troisième et dernière étude, nous avons tout d'abord utilisé la technique de l'IRMf pour permettre cette exploration des bases neuronales de la perception de la voix chez la personne non-voyante. Pour ce faire, nous avons présenté des sons vocaux et non vocaux, à l'aide d'écouteurs électrostatiques, selon une approche en bloc et un paradigme qui tenait compte de l'environnement bruyant de l'appareil (voir Belin et al., 2000). Une comparaison dite de contrôle a permis de faire le contraste entre tous les sons (vocaux et non-vocaux) et le silence, alors qu'une comparaison plus spécifique pouvait faire de même entre les sons vocaux et leurs homologues non vocaux. Par la suite, une tâche



comportementale faite hors de l'appareil d'imagerie permettait de vérifier les patrons de performance des groupes de personnes voyantes et non-voyantes.

Ainsi, les travaux décrits dans la présente thèse ont pour objectif l'étude du comportement et de l'activité cérébrale des sujets non-voyants au cours de tâches auditives de différents degrés de complexité. Il serait plausible que des différences comportementales et de patrons d'activité cérébrale soient visibles entre les sujets non-voyants et voyants. Regardons maintenant les hypothèses plus spécifiques en relation avec ces trois études.

## **CONCLUSIONS ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE**

### ***Expérience I: Discrimination de la direction de la hauteur tonale chez les personnes non-voyantes***

En premier lieu, la présente thèse visait à comparer la performance comportementale de jugement de la direction tonale chez les personnes non-voyantes avec celle de personnes voyantes. Les aspects fréquentiel et temporel seront alors étudiés et manipulés. On a vu que les personnes non-voyantes étaient supérieures dans plusieurs tâches auditives, notamment en localisation sonore monaurale, suggérant un meilleur traitement des indices spectraux (Lessard et al., 1998; Doucet et al., 2005). Ceci était le cas particulièrement chez des personnes ayant perdu la vue en jeune âge, fort probablement parce que la plasticité était plus optimale dans les premières années. De plus, certains auteurs suggèrent que les personnes non-voyantes pourraient avoir de plus grandes habiletés musicales (Hamilton et al., 2004; Rauschecker, 2001) et que la plasticité intermodale pourrait expliquer ces habiletés musicales particulières (Ross et al., 2003).

Cependant, pour ce qui est des habilités de base, notamment pour les paramètres plus fondamentaux, les résultats dans la littérature demeurent équivoques.

Les hypothèses de cette première étude sont les suivantes:

- Les personnes non-voyantes ayant perdu la vue en jeune âge montreront une meilleure performance en discrimination de la direction tonale que les personnes non-voyantes ayant perdu la vue à un âge plus avancé et que les personnes voyantes.
- L'hypothèse alternative serait que les performances des différents groupes soient semblables, suggérant que la possible « supériorité » à des tâches auditives plus complexes ne s'expliquerait pas par une meilleure performance des personnes non-voyantes au niveau de cette tâche.
- Advenant que la première hypothèse soit vérifiée, et en accord avec l'idée que la plasticité est souvent optimale en jeune âge, la performance en discrimination de la direction tonale sera d'autant meilleure que l'âge de survenue de la cécité sera précoce.

***Expérience II: Bases cérébrales de la localisation sonore chez les personnes non-voyantes.***

En second lieu, nous nous sommes attardés à la réorganisation cérébrale dans un contexte de localisation sonore chez les personnes non-voyantes. Il a été rapporté que les personnes non-voyantes peuvent montrer une meilleure performance en localisation sonore (Kellogg, 1962; Rice et al., 1970; Muchnick et al., 1991; Ashmead et al., 1998; Lessard et al., 1998; Roder et al., 1999; Doucet et al. 2005, Voss et al., 2005). La meilleure performance en localisation sonore monaurale semble être le lot de certains non-voyants ayant perdu la vue en jeune âge (Lessard et al., 1998; Doucet et al., 2005). Par ailleurs, plusieurs études faites auprès de la population non-voyante ont proposé une réorganisation

au niveau cérébral et notamment un recrutement des aires occipitales. Plus spécifiquement, on a suggéré la possibilité d'un tel recrutement occipital en localisation sonore, surtout chez certaines personnes ayant perdu la vue en jeune âge (Leclerc et al., 2000; Weeks et al., 2000).

Les hypothèses pour la seconde étude s'articulent comme suit selon les conditions d'écoute binaurale ou monaurale:

Condition d'écoute binaurale :

- Lors de cette tâche, une activation au niveau du lobe pariétal droit serait prévisible pour l'ensemble des groupes de participants.
- Les personnes non-voyantes montreront un patron d'activation occipitale dans un contexte de localisation sonore, possiblement au niveau des aires visuelles associatives (voie dorsale).

Condition d'écoute monaurale :

- Lors de cette tâche, une activation au niveau du lobe pariétal droit serait prévisible pour l'ensemble des groupes de participants.
- Les personnes non-voyantes qui montrent une performance de localisation monaurale supranormale activeront les aires occipitales lors de cette tâche. Les aires visuelles associatives (dorsales) de par leur proximité, seraient les meilleures candidates pour cette activation supplémentaire chez les personnes non-voyantes. Des études utilisant d'autres tâches (notamment en Braille et en mémoire) ont cependant suggéré que le cortex visuel primaire pouvait également être recruté, et laisse supposer que cela pourrait être aussi le cas dans la présente étude.
- Les personnes non-voyantes et voyantes montrant une performance dite normale de localisation monaurale n'auront pas un tel patron d'activation occipitale.

- La comparaison entre les groupes de non-voyants performants et non-performants devrait pouvoir nous montrer des patrons d'activation différentiels au niveau occipital, si bien entendu la performance supérieure lors de tâche auditive s'explique par une réorganisation corticale. De même, des différences similaires devraient être observées entre le groupe des non-voyants performants et celui des voyants.
- Le degré d'activité corticale visuelle prédira les différences individuelles en performance lors de la tâche de localisation monaurale chez les personnes non-voyantes.

***Expérience III: Bases cérébrales de la perception de la voix chez les personnes non-voyantes***

Finalement, cette thèse avait aussi comme objectif de définir les bases cérébrales de la perception de la voix chez les personnes non-voyantes. Le substrat neuronal de la perception de la voix est bien établi chez les personnes voyantes (Belin et al., 2000; Belin et al., 2002). De nombreuses études ont suggéré une réorganisation cérébrale chez les non-voyants. Cette réorganisation impliquait le plus souvent la plasticité intermodale par un recrutement des aires occipitales. De plus, les études comportementales impliquant une population non-voyante n'ont vérifié que la reconnaissance de la voix et sont peu concluantes dans leurs comparaisons des groupes voyant et non-voyant.

Nous pouvons formuler les hypothèses suivantes dans la dernière étude. Notons que, de par la plasticité souvent optimale en jeune âge, les trois premières hypothèses pourraient être d'autant plus vraies pour les participants ayant perdu la vue à la naissance :

- Lors de la condition comprenant tous les stimuli (vocaux et non-vocaux), les personnes non-voyantes devraient montrer une activation non seulement des aires temporales attendues mais aussi des aires occipitales, notamment avoisinantes.
- Lors de la condition spécifique de perception de la voix, les personnes non-voyantes devraient montrer une activation non seulement des aires temporales spécifiques attendues (STS cette fois-ci) mais aussi des aires occipitales, notamment avoisinantes.
- Étant donné leur supériorité dans de nombreuses tâches auditives, les personnes non-voyantes pourraient montrer une performance égale voire supérieure aux personnes voyantes lors de la tâche de discrimination vocale.
- Le degré d'activité corticale visuelle prédira les différences individuelles en performance lors de la tâche de discrimination vocale chez les personnes non-voyantes.

**Articles de la thèse**

**Article #1 : Neuropsychology : Pitch Discrimination in  
the Early Blind**

## **Neuropsychology : Pitch Discrimination in the Early Blind**

People blinded in infancy have sharper listening skills than those who lost their sight later.

Frédéric Gougoux†, Franco Lepore†, Maryse Lassonde†, Patrice Voss†, Robert J. Zatorre‡, Pascal Belin†\*

*†Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Département de Psychologie, Université de Montréal, C.P. 6128, Succursale Centre-ville, Montréal, Québec H3C 3J7;*

*‡Neuropsychology/Cognitive Neuroscience Unit, Montreal Neurological Institute, 3801 University street, Montreal, QC, H3A 2B4, Canada;*

*\*Institut universitaire de gériatrie de Montréal, 4565, Queen-Mary Road, Montréal, Québec, H3W 1W5, Canada.*

**Article publié dans *Nature* (2004), 430: 309.**



Do blind people develop superior abilities in auditory perception to compensate for their lack of vision? They are known to be better than sighted people at orientating themselves by sound, but it is not clear whether this enhanced awareness extends to other auditory domains, such as listening to music or to voices. Here we show that blind people are better than sighted controls at judging the direction of pitch change between sounds, even when the speed of change is ten times faster than that perceived by the controls — but only if they became blind at an early age. The younger the onset of blindness, the better is the performance, which is in line with cerebral plasticity being optimal during the early years.

Auditory spatial localization is enhanced in early-blind subjects<sup>1-3</sup>, but the effect of blindness on performance in the nonspatial auditory domain is less clear: blind subjects seem to be better at some tasks, such as the perception of chords, than others<sup>4-7</sup>. Age at the onset of blindness, which could be an important factor, has not generally been considered.

We compared the performance of a group of early-blind subjects ( $n=7$ ; ages, 21–40 years; onset of blindness, 0–2 years after birth), a group of late-blind subjects ( $n=7$ ; ages, 24–46; onset of blindness, 5–45 years) and a group of sighted controls ( $n=12$ ; ages, 21–37) in judging the direction of pitch change (for details, see supplementary information). In the task, which is based on psychophysical testing of sighted individuals<sup>8,9</sup>, subjects hear two pure tones of different frequencies at each trial and have to decide whether the pitch is rising (second sound with higher pitch) or falling. In the reference condition (ST in Fig. 1), the pitch difference was one-eighth of an octave (1.5 semitones, or 150 cents) and the duration of each tone was 333 milliseconds (Fig. 1a).

Task difficulty was parametrically manipulated in both the temporal and spectral domains, either by successively dividing tone duration by two (temporal series; T6, 167 ms, up to T48, 20.8 ms) or by dividing the frequency spacing between the tones by two (spectral series; S16, 1/16 of an octave, up to S128, 1/128 of an octave or 4.7 cents). Eight different tone pairs (one rising and one falling, at each of four different frequencies; frequency range, 500–1,000 hertz) were used for each difficulty level. Subjects heard stimuli through headphones binaurally and reported the pitch-change direction by pressing a key.

For all groups, performance was best in the reference condition (ST) and was significantly reduced when either the tone duration (Fig. 1b; ‘T’ bars) or the frequency difference between the tones (Fig. 1b; ‘S’ bars) was decreased ( $P < 0.001$ ). Early-blind subjects showed significantly better overall performance than either the late-blind or sighted subjects (Fig. 1b; main effect,  $P = 0.008$ ; post hoc Tukey:  $P = 0.009$  and  $P = 0.026$ , respectively). The results followed this pattern for both the temporal ( $P = 0.011$ ) and the spectral ( $P = 0.011$ ) parts of the data set. Performance by the early-blind group for the most rapid condition (T48) was equivalent to that of sighted subjects in the easiest condition (ST), which comprised durations that were greater by an order of magnitude. No significant difference could be detected between late-blind and sighted subjects ( $P = 0.67$ ).

There was a significant negative correlation between age of blindness onset and overall performance (partial correlation  $r = -0.65$ ,  $P = 0.012$ ) across the entire group of blind subjects; this relation held even after accounting for the duration of blindness ( $r = -0.49$ ,  $P = 0.045$ , one-tailed). Again, this finding held for both the spectral (Fig. 1c, right;  $r = -0.65$ ,  $P = 0.011$ ) and the temporal (Fig. 1c, left;  $r = -0.60$ ,  $P = 0.024$ ) parts of the data set.

Early-blind subjects were better than both late-blind and sighted subjects at determining the direction of pitch change, for different temporal as well as spectral levels. We conclude that compensatory auditory mechanisms following visual deprivation must extend beyond the spatial domain. Our finding that a large part of the variance (42%) could be accounted for by the age of blindness onset may explain why conflicting results are found when early- and late-blind subjects are pooled together<sup>4,6</sup>. Moreover, it is in agreement with the idea that cerebral plasticity is more efficient at early developmental stages.

## References

1. Röder, B. *et al. Nature* **400**, 162-166 (1999).
2. Lessard, N., Paré M., Lassonde M. & Lepore F. *Nature* **395**, 278-280 (1998).
3. Muchnick, C., Efrati, M., Nemeth, E., Malin, M. & Hildesheimer, M. *Scand. Audiol.* **20**, 19-23 (1991).
4. Sakurabayshi, H., Sato, Y. & Uehara, E. *J Psychol Blind* **1**, 3-10 (1956).
5. Pitman, D. J. *Am Found Blind Res Bull* **11**, 63-79 (1965).
6. Juurma, J. *Am Found Blind Res Bull* **14**, 109-122 (1967).
7. Stankov, L. & Spilsbury, G. *Applied Psychol Measurement* **2**, 491-503 (1978).
8. Johnsrude, I. S., Penhune, V. B. & Zatorre R. J. *Brain* **123**, 155-163 (2000).
9. Zatorre, R. J. & Belin P. *Cereb Cortex* **11**, 946-953 (2001).

Supplementary information accompanies this communication on Nature's website.

Competing financial interests: declared none.

## Figure legends

Figure 1. Judgement of direction of pitch change by early-blind, late-blind and sighted participants. a, Spectrogram of examples of the pure tones used in the task for temporal (T) and spectral (S) series; time increases horizontally and frequency increases vertically; colour intensity reflects the energy of the stimuli. Each tone pair shows a representative example of stimuli used in each of the nine conditions, chosen here with a rising pitch from the first to the second tone. The two tones in each pair were always presented in succession; the impression of temporal overlap for the most rapid conditions (temporal series) is an artefact related to the influence of the acoustic uncertainty principle on the time– frequency representation. b, Proportion of correct answers (s.e.m.) given by early-blind (blue bars), late-blind (red bars) and sighted (white bars) subjects for the nine conditions. c, Significant negative correlation between age of blindness onset and behavioural performance in the pitch-direction task in temporal (left; T6 to T48) and spectral (right; S16 to S128) conditions. Blue and red dots represent early- and late-blind groups, respectively.

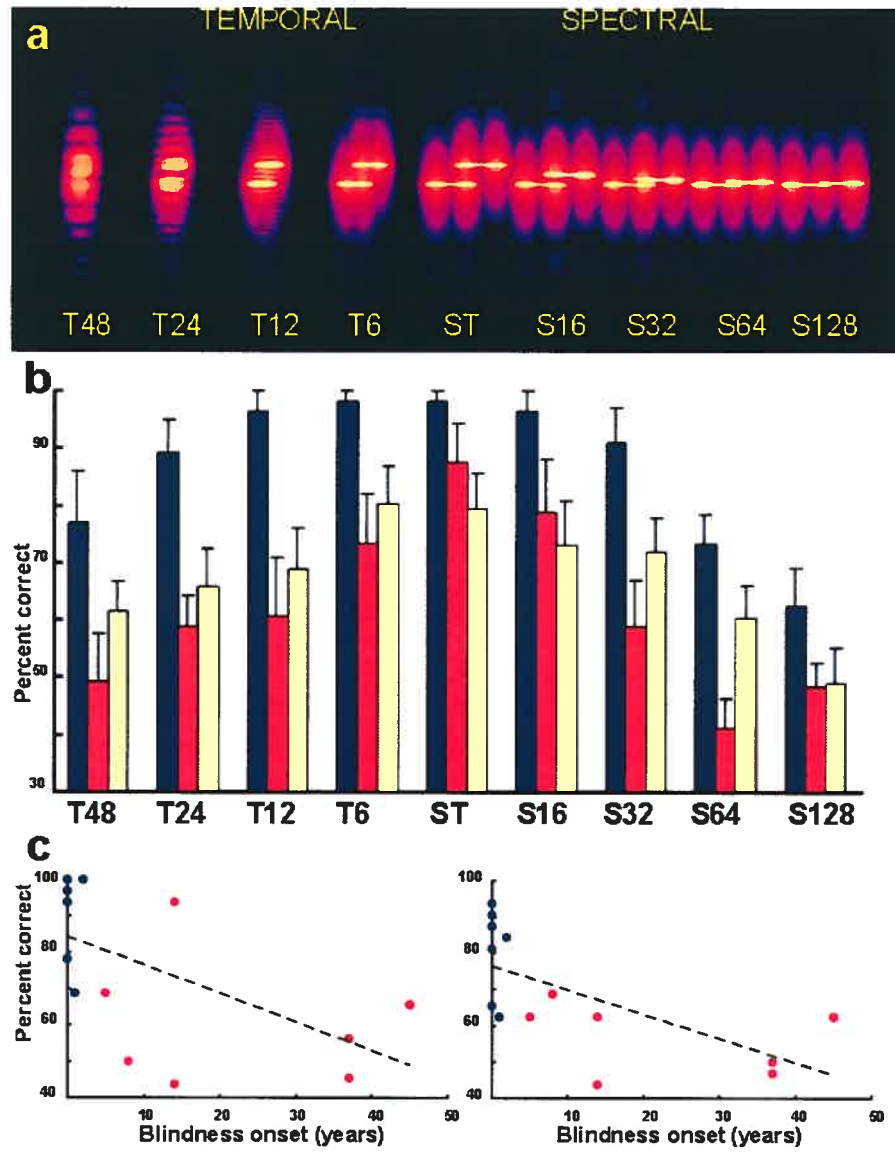
### Supplementary information

Supplementary Audio 1 Legend (on *Nature's* website)

Examples of tone pairs used in the pitch direction judgment task. Nine pairs are played, corresponding to the spectrogram in Figure 1a, starting with the fastest pairs (T48) and ending with the pairs with the smallest frequency difference (S128). Pitch is ascending in all pairs.

Supplementary Table 1. Characteristics of Blind Participants

Figure 1



**Supplementary Table 1. Characteristics of Blind Participants**

Subject	Gender	Age (years)	Age at blindness onset (years)	Etiology	Residual Light Perception
<u>Early Blind Group:</u>					
1	F	36	0	Bilateral retinal dysplasia	Y
2	F	23	0	Retinopathy of prematurity	N
3	F	21	0	Retinal detachment	N
4	M	40	0	Congenital	N
5	F	25	1	Retinoblastoma	N
6	M	32	0	Leber's disease	Y
7	M	23	2	Retinoblastoma	N
-----					
<u>Late Blind Group:</u>					
1	F	41	5	Retinoblastoma	Y
2	F	24	8	Retinal detachment	N
3	M	34	14	Leber's disease	N
4	M	36	14	Juvenile inflammatory rheumatism	N
5	F	46	45	Pigmentary retinitis	Y
6	M	40	37	Glaucoma	N
7	M	40	37	Glaucoma Cataract	N

**Article #2: A Functional Neuroimaging Study of Sound  
Localization in Early-Blind Individuals: Visual Cortex  
Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals**

## **A Functional Neuroimaging Study of Sound Localization in Early-Blind Individuals: Visual Cortex Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals**

Frédéric Gougoux<sup>1</sup>, Robert J. Zatorre<sup>2</sup>, Maryse Lassonde<sup>1</sup>, Patrice Voss<sup>1</sup>, Franco Lepore<sup>1,3</sup>

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

**2** Neuropsychology/Cognitive Neuroscience Unit, Montreal Neurological Institute, McGill University, Montreal, Québec, Canada,

**3** Institut Universitaire de Gériatrie de Montréal, Montréal, Québec, Canada

**Abbreviations:** BA, Brodmann area; BSL, binaural sound localization; CBF, cerebral blood flow; EBNP, early blind with normal performance; EBSP, early blind with superior performance; MSL, monaural sound localization; PET, positron emission tomography; SIG, sighted control group; SPL, sound pressure level

**Article publié dans *Public Library of Science (PLOS) Biology* (2005), 3(2) :0324-0333.**



## **Abstract**

Blind individuals often demonstrate enhanced nonvisual perceptual abilities. However, the neural substrate that underlies this improved performance remains to be fully understood. An earlier behavioral study demonstrated that some early-blind people localize sounds more accurately than sighted controls using monaural cues. In order to investigate the neural basis of these behavioral differences in humans, we carried out functional imaging studies using positron emission tomography and a speaker array that permitted pseudo-free-field presentations within the scanner. During binaural sound localization, a sighted control group showed decreased cerebral blood flow in the occipital lobe, which was not seen in early-blind individuals. During monaural sound localization (one ear plugged), the subgroup of early-blind subjects who were behaviorally superior at sound localization displayed two activation foci in the occipital cortex. This effect was not seen in blind persons who did not have superior monaural sound localization abilities, nor in sighted individuals. The degree of activation of one of these foci was strongly correlated with sound localization accuracy across the entire group of blind subjects. The results show that those blind persons who perform better than sighted persons recruit occipital areas to carry out auditory localization under monaural conditions. We therefore conclude that computations carried out in the occipital cortex specifically underlie the enhanced capacity to use monaural cues. Our findings shed light not only on intermodal compensatory mechanisms, but also on individual differences in these mechanisms and on inhibitory patterns that differ between sighted individuals and those deprived of vision early in life.

## **Introduction**

Animals and humans deprived of vision have been shown to have enhanced nonvisual perceptual abilities. Indeed, many blind individuals are extremely efficient in tactile processing, including Braille reading; the talent manifested by some well-known

blind musicians, singers, and even piano tuners is often in part attributed to the fact that they were blind since their youth. One may conclude that blind persons should be better in nonvisual tasks since they compensate for their lack of vision by focusing on their remaining modalities. Many studies have in fact shown that some early-blind human subjects outperform sighted persons in nonvisual tasks, such as speech perception [1,2,3], unfamiliar voice recognition [4], verbal memory [5,6,7], and musical abilities [8,9,10]. Of particular relevance to the present study are data suggesting that some blind individuals show better auditory spatial discrimination [11] or localization of sound sources than sighted subjects [2,12,13]; however, other studies have failed to show this advantage [14,15], raising the question of what may underlie individual differences. In general, the nature of any behavioral enhancement, its extent, and its neural bases are still matters of considerable debate.

Animal studies provide some insight as to the neural substrates underlying such enhanced capacities (reviewed in [16]). For instance, in cats that had been visually deprived for several years by eyelid suture shortly after birth, the auditory cortical representation expanded into visual areas [17], and auditory spatial tuning was sharpened in the auditory cortex [18]. Similarly, in neonatally enucleated rats, electrophysiological recordings showed somatosensory responses in the visual cortex [19], and the somatosensory cortex showed an enlargement of receptive fields of the cells in some barrels together with an increase of angular sensitivity for deflection in another barrel [20]. Thus, those experiments indicate a recruitment of the visual cortex for nonvisual tasks, but do not conclusively prove that the enhanced perceptions of the blind rely on the visual cortex.

Several studies using neuroimaging techniques have also established that posterior visual areas in blind individuals may be active during the performance of nonvisual tasks such as Braille reading [21,22], memory retrieval [7], and auditory localization [23,24] as well as other auditory functions [25,26,27,28,29]. It remains to be established whether recruitment of visual cortices necessarily reflects functional reorganization, or whether it indicates a nonspecific or even pathological response. Indeed, despite numerous studies

showing activation in visual areas during nonvisual tasks, the functional significance of this phenomenon has been questioned by some investigators who suggest that the occipital cortex might be nonspecifically coactivated [30]. If the visual cortex participates in nonvisual functions in the blind, then its activity level should be related to individual differences in behavior, and in effect predict behavioral outcome.

Localization of sound, a very important function for the blind, is one domain in which it is particularly useful to study the cross-modal interactions that may occur following visual deprivation. This task entails integration of binaural and monaural cues to derive spatial information. In accordance with the idea that nonvisual processing can be enhanced in the blind, a prior study demonstrated that a subset of early-blind subjects was more accurate than sighted controls (SIG) at localizing sound sources, specifically when using monaural cues [12]. These findings provide a clear opportunity to study the nature of visual cortical recruitment, and the extent to which it relates to behavioral improvements.

Thus, in the present study, subjects were first studied in an anechoic chamber using binaural and monaural sound localization tasks. Depending on their performance at the monaural task, they were divided into three groups: (i) early-blind participants who could localize the sounds more accurately than control subjects (early blind with superior performance [EBSP]); (ii) early-blind participants who were unable to localize the sounds any more accurately than controls (early blind with normal performance [EBNP]); and (iii) SIG. The same localization task was next adapted so that it could be carried out within the positron emission tomography (PET) apparatus, using a speaker array which permitted pseudo-free-field presentations [31]. Two control conditions, for monaural sound localization (MSL) and binaural sound localization (BSL), were used to control for the auditory input and motor responses.

The hypothesis tested was that blind persons showing supranormal performance do so because they recruit visual cortical areas to carry out the task. We therefore predicted that they would show activation in visual areas specifically during the MSL task, and not during the binaural or control tasks. The other blind group, which does not have enhanced

MSL ability, should not show this activation pattern. We further hypothesized that the degree of visual cortical activity would be predictive of individual differences in the behavioral performance of the monaural task.

## Results

### Anechoic Chamber Experiments

In the anechoic chamber experiments, only five of the 12 early-blind subjects could accurately localize the sounds monaurally, whereas most of the sighted subjects could not (Figure 2B). In order to differentiate two groups of early-blind participants on the basis of their performance at this monaural task, we computed their mean absolute error score and set the cut-off at a score of  $45^\circ$  (see Materials and Methods). Individuals with scores below this value formed the EBSP group, while those above it constituted the EBNP group. The results of the former group are illustrated on the right side of Figure 2B. As can be seen, in these subjects the regression line was very close to the dashed line representing ideal performance. By contrast, the other subgroup of early blind subjects, EBNP, and the SIG could not localize the sounds correctly, and the regression line is quite distant from that representing ideal performance. To confirm this localization performance, the mean absolute error score was compared for the three groups; a group X position interaction was observed ( $F_{30, 225} = 6.299$ ,  $P < 0.01$ ), localization being more accurate in the EBSP group, especially on the side of the obstructed ear. The performance of the EBNP did not differ from that of the SIG. These findings confirm the previous study of Lessard et al. [12] with a different group of early-blind participants.

In contrast, all 19 subjects tested, whether sighted or early blind, could correctly localize sounds binaurally (Figure 1C). Despite an overall good performance, as measured by the absolute error score, the EBNP group was somewhat less efficient than the other two groups, especially for more lateral positions (group X position:  $F[30,225] = 4.058$ ,  $p < 0.01$ ; see Figure 1C). The latter finding is reminiscent of the undershooting performance also found in visually deprived cats [32].

## **PET Scanner Experiments**

### Binaural sound localization.

During binaural localization of the sound, when compared to the control task (Figure 1A and Table 1), cerebral blood flow (CBF) decreased in the extrastriate and striate cortex of SIG, suggesting inhibition between visual and auditory areas. However, neither group of early-blind subjects showed this deactivation. A further confirmation of these results was obtained by carrying out a direct intergroup comparison of the activation of each of the blind groups to that of the sighted one. These differences are presented in Figure 3. The two blind groups show what appears to be an increase in CBF relative to the SIG, confirming that the CBF responses of these groups differ in this region. However, given the deactivation observed within this region in the SIG in the first analysis, as opposed to the lack of CBF difference in the blind, the more likely interpretation is that this effect reflects a decrease in CBF in the sighted.

Another finding from the binaural versus control task contrast was a small region of activation in the visual cortex (ventral extrastriate) of the EBSP group, but not in the other two groups (Figure 1B and Table 1). Finally, all three groups also showed activation in several other cortical regions (see Table S1 for further details); among the most relevant of these is a focus in right inferior parietal cortex (Figure S1).

### Monaural sound localization.

Of greatest relevance to our hypotheses, during monaural stimulation (one ear plugged), as compared to control task, right-hemisphere striate and ventral extrastriate areas showed increased CBF only in the EBSP subset of blind subjects (Figure 2A and Table 1). For the EBNP subset, occipital activation was not significant, as was also the case with the SIG. Once again, direct intergroup contrasts confirmed the differences in activation in occipital areas during MSL between the EBSP group and the two other groups (Figure 4).

While parietal and frontal activations were also seen in the three groups, temporal activations were not found for monaural stimulation, the EBNP group showing even some deactivation in temporal areas. The EBSP group also showed some activation in the right cerebellum (see Table S1 for further details). Significant differences between groups were not observed in temporal and parietal cortices, however.

### Correlation analysis.

In order to assess whether occipital activations have a functional role in auditory localization, independent voxel-wise covariation analyses were carried out across the entire group of blind individuals. Irrespective of the group to which they had been assigned, the individual absolute error score was entered as a regressor in the analysis examining covariation with CBF change between overall accuracy at the localization tasks and activation across the entire brain volume, following the procedure outlined by Paus et al. [33]. For MSL, a negative and significant correlation was observed between the absolute error score and CBF in some areas of the visual cortex (especially extrastriate but also striate [Figure 5 and Table 1]). It follows from these results that the degree of activation (percent CBF change) predicted behavioral performance in MSL. The highest correlation observed was in the right ventral extrastriate cortex (lingual gyrus; BA18,  $r = -0.81$ ,  $p < 0.01$ ) but two other significant foci were found in right dorsal extrastriate cortex (superior occipital gyrus; BA19,  $r = 0.77$ ,  $p < 0.01$ ), and striate cortex (BA17,  $r = -0.68$ ,  $p < 0.05$ ). Two of these foci are close to the ones identified in the analyses presented for MSL. These findings support the hypothesis that the visual cortex is directly involved in localizing a sound stimulus in the monaural condition.

## **Discussion**

The imaging results of this study support our hypothesis that blind persons recruit occipital areas in the context of auditory localization and, more importantly, the correlation observed with MSL performance strongly suggests that individual differences in

reorganization of the occipital cortex have behavioral consequences. Hence, this relationship does not support the possibility that the recruitment is a nonspecific coactivation or a pathological response. Instead, these results suggest that visual cortex is specifically recruited to process subtle monaural cues more effectively.

Functional activation of the visual cortex by nonvisual stimulation in the blind has already been shown in several previous studies. Activation of primary and secondary visual areas was observed during Braille reading and other tactile discrimination tasks in early-blind persons [21]. This tactile-induced activation in the occipital cortex was also confirmed by a series of subsequent studies [7,22,34]. The hypothesis proposing a functional role for this activation in the visual cortex was supported by the study of Cohen et al. [35] who showed, using transcranial magnetic stimulation, that this occipital area is required for Braille reading in blind subjects. This phenomenon was further illustrated in the case of a proficient Braille reader, blind since birth, who became unable to read Braille, despite normal somatosensory perception, after bilateral occipital damage resulting from an ischemic stroke [36]. Moreover, in a speech processing study in the blind, it was shown that occipital activity (striate and extrastriate) varied as a function of semantic or syntactic content [29]. Activation of area V1 has also been found to correlate with performance in memory tasks [7].

Of greatest relevance for the present findings are the results of Weeks et al. [24] in which CBF was measured during BSL in blind and sighted individuals, and reported activation in posterior parietal areas and also in association areas in the right occipital cortex only in the blind. In addition, interregional covariations observed between the right parietal and occipital (ventral, dorsal, and parieto-occipital) cortices were interpreted as reflecting parts of a functional network for auditory localization [24]. These data and the present findings converge on the conclusion that the visual cortex is recruited during auditory localization in the blind. However, whereas the study of Weeks et al. [24] reports extensive recruitment of visual areas during binaural processing, we observed only a small area of activation in the ventral visual area in the binaural condition. Instead, our data point

to the importance of visual regions in successful localization under monaural conditions, which we interpret as reflecting a recruitment of these areas for processing of spectral cues. One possible interpretation of the discrepancy is that the BSL task of Weeks et al. [24] may have involved spectral cues, provided by the head-related transfer functions used in that study to simulate extrapersonal space.

### **Functional Significance of the Recruitment of Visual Areas in the Blind: Better Use of Spectral Cues?**

It is interesting to consider the function of the right occipital areas, which seem to be important for MSL. Monaural cues (spectral cues and head shadow effect) are involved in the localization of sounds when one ear is obstructed, or in unilaterally deaf subjects [37]. However, spectral cues also contribute to BSL, particularly for vertical and front-back discrimination [38], but also for azimuth localization [39, 40]. Moreover, some authors suggest that spectral cues based on head-related transfer function templates are sensitive to experience [41, 42]. In this vein, Doucet and coworkers [43] showed that the supranormal performance of early-blind persons in MSL was decreased by occlusion of the pinna or by high-pass and low-pass filtering of the stimuli, again suggesting that use of spectral cues is important for this task. However, because performance was not completely abolished, head shadowing cues [37] might also have operated. Similarly, the study by Röder and collaborators [13] suggests that blind persons might be more sensitive to spectral cues, since their blind participants were better at localizing at lateral positions. Finally, a recent study showed superior binaural spatial discrimination performance in both early- and late-blind subjects compared to sighted subjects, when the stimuli were presented in peripheral field [44].

### **Combination of Intramodal and Cross-Modal Plasticity?**

Cross-modal plasticity may not necessarily be the only mechanism to explain the present results. Some studies have also shown intramodal plasticity in auditory cortex of



the blind. For example, the tonotopic region of area A1 in blind persons seems to be enlarged compared to that of sighted subjects [45], presumably reflecting greater use of auditory cues by the blind. Enhanced recruitment and sharpening of spatial tuning of auditory cortical neurons has also been found in binocularly deprived cats [17,18]. Thus, a combination of intramodal plasticity in auditory cortex and cross-modal plasticity involving visual cortex may have contributed to the superior performance seen in our early-blind subjects. In the present study, a significant difference in activation in auditory cortical areas was not observed among the three groups. However, we cannot exclude the possibility of plasticity at this level, as CBF responses might not be sensitive to effects such as better spatial tuning properties of auditory neurons.

Experience-driven improvements in auditory localization can occur without necessarily invoking cross-modal recruitment. Indeed, some studies have shown that in MSL tasks, practice may lead to increased performance in the case of unilaterally deaf patients [46] or even normal subjects [47]. Excellent performance in MSL was also observed in juvenile ferrets when they were raised with one ear plugged. Even in adult ferrets, changes were seen in the performance during MSL after regular practice [48]. Moreover, adult humans seem to be able to calibrate auditory cues after their pinnae were modified with moulds, showing good performance with their “new ears” after a few weeks [49]. These results would favor the hypothesis that, instead of becoming supranormal in their remaining senses, blind persons may use them more efficiently within normal limits [50]. Nonetheless, our data suggest that this efficiency gain in the blind is achieved at least in part via recruitment of visual cortical areas.

Why do some blind persons and not others acquire superior monaural sound localization skills? It may be that these changes are entirely experience-driven. That is, some blind persons may have had more practice navigating or using auditory cues to explore their environments. On the other hand, the individual differences we observed in the degree of cross-modal plasticity could reflect innate factors that remain to be identified. An additional explanation may be that the blind persons who are not better than normal at

sound localization may be superior in other nonvisual tasks, such as Braille reading or other somatosensory discrimination, because the visual cortex was preferentially recruited to carry out these tasks instead of auditory ones. If this is the case, it is possible that cross-modal plasticity is limited to a certain extent, such that recruitment of these areas by one modality inhibits recruitment by another. These speculations will have to be explored systematically in future studies.

### **How Does the Visual Cortex of the Blind Process Auditory Information?**

What is the nature of the mechanism implied in the processing of auditory stimuli by visual cortical areas? The specific areas of visual cortex recruited may provide a clue. The analyses yielded one peak in the right V1 area. V1 has already been shown to be activated in other studies examining Braille reading [21, 22, 34], verbal memory [7], verb generation [7,28], and speech processing [29]. These findings therefore suggest that V1 may play a very general role in a variety of nonvisual tasks in the blind. However, a right lingual gyrus peak was the main focus revealed by the analyses in the present study. This cortical region is known to form part of the ventral visual pathway, which is important for identifying visual objects [51]. If this region is important for the processing of visual object features, such as contour or texture [52, 53], we may speculate that the same area is possibly used in the blind to process analogous features for auditory stimuli such as spectral contour. These cues to auditory object identity, which are normally processed in anteroventral regions of the auditory cortex [54], might be processed in the occipital ventral stream in the blind when they are relevant for spatial position.

### **Contribution of Parietal Cortex to Binaural Sound Localization**

The parietal activation observed in all groups during BSL suggests that these areas are important when carrying out the task used in the present experiment (see Figure S1). This finding agrees with a previous study, which reported a right-sided inferior parietal activation that positively correlated with absolute error score in normal sighted subjects

with the same procedure as in our study [31]. Parietal activation of both hemispheres, or a right hemisphere advantage, has been shown in several other neuroimaging studies of auditory localization and spatial discrimination experiments with sighted subjects [24, 55, 56, 57, 58, 59, 60]. In the study of Weeks et al. [24], a strong right-hemisphere recruitment of parietal and occipital regions was shown for blind subjects. Our findings therefore agree with these studies and with the well-known right-hemisphere advantage for spatial processing. However, we did not observe preferential activation in this parietal region in the blind as compared to the sighted, nor did CBF correlate with behavioral performance in this region. Based on those findings, we conclude that parietal area activation is related to the sensory-motor integration and spatial coordinate transformation required by the pointing task [31, 61] at some stage after sensory processing has occurred. Thus, we propose that in those blind subjects who have specifically learned to use monaural cues, parietal regions receive additional input from the ventral visual cortex, but that no reorganization within the parietal cortex itself has occurred.

### **Different Inhibitory Patterns for the Visual Cortex in Blind and Sighted Persons**

During BSL, the sighted control group (SIG) showed a deactivation in both extrastriate and striate areas of the occipital lobe, a phenomenon that was not observed in either subset of early-blind individuals. Many previous studies with sighted subjects have shown that following stimulation in one modality, cross-modal inhibition occurs in the unattended modalities [62, 63, 64, 65, 66] or even in some areas within the same modality [66, 67]. Interestingly, an imaging study with sighted subjects carried out by Zatorre and coworkers [57] reported a visual deactivation in tasks of pitch and location discrimination. Because deactivation is not seen in all studies, the phenomenon may be related to the nature of the task [64, 65, 68].

Deactivation of primary visual areas has also been seen in sighted subjects during a tactile discrimination task, whereas in blind subjects activation was shown in the same area [21]. Within the context of auditory localization, Weeks and coworkers [24] also reported

some occipital deactivation in sighted subjects, while the blind showed activation in the same area. All these results suggest that cross-modal inhibitory processes could be different in blind and sighted subjects, at least under some experimental conditions. Blind subjects might not have to inhibit the normally competing visual cortex when they perform some of the same nonvisual tasks as sighted people do. By contrast, the specific recruitment of the same cortex in order to complete a difficult task might permit them to compensate for their handicap.

## **Conclusion**

The present study establishes for the first time in certain early-blind persons a clear relationship between monaural sound localization performance and increased CBF in occipital areas. Indeed, some of the blind persons showed occipital activation that appeared to be functional, since this phenomenon was correlated with a supranormal performance in MSL. This finding suggests that visual deprivation from an early age could lead to important cross-modal plasticity and give blind persons an advantage in using spectral cues to carry out a crucial everyday task, sound localization. Moreover, we report that inhibitory patterns differ between early-blind and sighted individuals. Under binaural conditions, the SIG seemed to inhibit part of the occipital areas when localizing sounds, but this was not the case for either group of blind persons. This differential pattern may provide clues as to how different parts of the brain normally interact during unimodal stimulation, and further suggests that these interactions may be modified in the absence of a sensory modality.

It may also be important in future studies to investigate whether blind persons can recruit visual areas in other auditory tasks, for example in a task in which spectral and level cues are relevant but in a nonspatial context. Along the same lines, a spatial discrimination task not requiring the explicit localization of the sounds may also be of interest. One can thus verify that this special competence of some blind persons can be generalized in different auditory contexts other than MSL. Indeed, it would be interesting to know whether this ability is related to more complex tasks such as navigation, obstacle detection,

or analysis of sound flow, for example when the subject moves or objects move around the subject. Similarly, it may be pertinent to investigate whether special training or substitution devices, frequently described in the literature, not only improve the relevant behavior but also facilitate cross-modal plasticity.

## **Materials and Methods**

### **Subjects.**

The participants were seven healthy sighted volunteers and 12 early-blind subjects who had lost their vision before puberty, most of them in the first few years of life (see Table 2). In each case, the visual deficit was of peripheral origin and led to total blindness except for some light perception in a few subjects (categories 4 and 5, according to the World Health Organization classification [69]). All participants underwent audiometric testing to ensure good hearing, equal in both ears. They gave their written informed consent in accordance with guidelines approved by the Ethics and Research Committees of the Montreal Neurological Institute and the Nazareth and Louis Braille Institute for the Blind.

### **Anechoic chamber experiments.**

Subjects were asked to localize sounds binaurally or monaurally while they were seated in the anechoic room. The acoustic apparatus used to test sound localization, previously described in detail [70], consisted of 16 loudspeakers mounted on a graduated semicircular perimeter with a radius of 50 cm (positions:  $\pm 5^\circ$ ,  $\pm 16^\circ$ ,  $\pm 26^\circ$ ,  $\pm 37^\circ$ ,  $\pm 47^\circ$ ,  $\pm 58^\circ$ ,  $\pm 68^\circ$ , and  $\pm 78^\circ$ ). The subject was seated in the center of the perimeter, the head placed on a headrest attached to the chair with the speakers positioned at ear level.

The stimuli were broadband noise bursts that lasted 30 ms (10-ms rise and fall times, and a 10-ms plateau). The sound pressure level (SPL) was maintained at 40 dB. A stimulus was delivered through a randomly selected loudspeaker and repeated five times for each position. A buzzer warned the subjects that a sound was about to be presented and that they should maintain a stable head position and fixate straight ahead. Compliance with all instructions was ascertained by an experimenter remaining in the chamber behind the

subject. The response consisted of pointing with the dominant hand toward the apparent source of stimulation. Lines graduated in  $1^\circ$  steps were drawn on the perimeter, and the response of the subject was recorded by the experimenter.

For monaural testing, one ear was plugged with a combination of an ear plug (mean attenuation = 37.5 dB SPL) and a hearing protection muff (mean attenuation = 29 dB SPL). In order to compare the overall accuracy in localization between the subjects, the absolute error score was utilized in both the anechoic chamber and scanner experiments. This value is the average of the difference (in absolute value) between the correct position and the response for each trial. To allow combining of data from subjects with left or right ear plugged, the behavioral results were transformed such that the left side was arbitrarily assigned to correspond to the obstructed ear. Thus, in the behavioral data presented, negative angles on the abscissa correspond to the obstructed side, while positive angles correspond to the unobstructed side.

### **Scanner experiments.**

In this part of the experiment, subjects were asked to localize sounds binaurally or monaurally while they were lying within the scanner. Monaural testing was carried out using the same ear attenuation procedure as used in the anechoic chamber. All conditions, localization tasks, and their specific control task, were part of a larger study. These conditions were counterbalanced across subjects for the order of scan conditions. Approximately half of the subjects within each group received the ear plug in the left and the other half in the right ear during the monaural part of the scanning session. Auditory stimuli were presented using a circular array of nine speakers, positioned  $15^\circ$  apart from  $\pm 60^\circ$ , and having a radius of 24 cm [31]. The array was placed inside the PET scanner such that the head was in the center of the array, with speakers positioned on the horizontal plane relative to the subject's head, at the level of the ears. In order to ensure stable head position, the head was maintained by a Velcro band, and its position was checked frequently by means of three laser pointers included in the scanner. Background noise in the scanner room was 56 dB SPL.

The stimuli were two broadband noise bursts that lasted 30 ms and were separated by a 0.5-s intrapair interval while the inter-trial interval was 2.5 s. Each pair of stimuli was presented from a single speaker at 60 dB SPL, as measured at the center of the array. Each of the nine speakers was utilized 12 times in random order for a total of 108 trials for each condition. The behavioral tasks were started around 15 s before the beginning of data acquisition with the scanner. The response consisted of pointing with a joystick, placed at the subject's side, to the apparent source of stimulation. It was ascertained before the experiments that all subjects were familiar with the use of the joystick and with the task requirements. In a series of preliminary experiments, it was verified that subjects ( $n = 6$ ) wearing binaural earplugs and ear muffs could not localize any of the stimuli from the speakers. The control task consisted of pointing in alternation to the left and right ( $-90^\circ$ ,  $+90^\circ$ ,  $-90^\circ$ , and so on), after hearing a stimulus pair presented always in the frontal ( $0^\circ$ ) position. Two control tasks were tested, one binaural and one monaural; in the monaural case the same ear was plugged as was used for the localization task for that individual. Thus, four conditions were tested in all subjects: BSL, binaural control task, MSL, and monaural control task.

PET scans were obtained with a Siemens Exact HR+ tomograph (Forchheim, Germany) operating in three-dimensional acquisition mode. The distribution of CBF was measured during each 60-s scan using the  $\text{H}_2\text{O}^{15}$  water bolus method [71]. MRI scans (160 1-mm slices) were also obtained for each subject with a 1.5T Philips ACS system (Andover, Massachusetts, United States) to provide anatomical detail. CBF images were reconstructed using a 14-mm Hanning filter, normalized for differences in global CBF, and co-registered with the individual MRI data [72]. Each matched MRI/PET dataset was then linearly resampled into a standardized stereotaxic coordinate system based on the MNI305 target (a sample of 305 normal subjects) via an automated feature-matching algorithm [73], resulting in a normalized brain space similar to the Talairach and Tournoux atlas (for additional information, see: <http://www.mrc-cbu.cam.ac.uk/Imaging/>). Statistical analysis was performed applying the method described by Worsley et al. [74]; covariation analysis

followed the procedure outlined by Paus et al. [33]. A  $t$  value of 3.5 was used for significant changes in CBF during exploratory searches. However, a  $t$  value of 3.0 was used for a priori regions of interest, such as occipital areas.

## Acknowledgments

FG was supported by a postgraduate fellowship from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Fonds de la Recherche en Santé du Québec. The work was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research and the Canada Research Chairs programs to ML and FL. We thank Kate Hanratty, Pierre Ahad, Marc Bouffard, Francine Giroux, Sylvain Milot, Robert Lisbonna, Gary Sauchuck, Rick Fukasawa, Alan Evans, Bruce Pike, the McConnell Brain Imaging Center, the Nazareth and Louis Braille Institute (Pierre Rondeau), the Montreal Association for the Blind (Patricia Ferrarezi, Maria Moschopoulos), the Regroupement pour les Aveugles et Amblyopes de Montréal (Serge Poulin), Charles Leclerc, Marie-Ève Doucet, Nadia Lessard and all the participants.

**Competing interests.** The authors have declared that no competing interests exist.

**Author contributions.** FG, RZ, ML, and FL conceived and designed the experiments. FG, RZ, ML, PV, and FL performed the experiments. FG, RZ, ML, PV, and FL analyzed the data. FG, RZ, ML, and FL contributed reagents/materials/analysis tools. FG, RZ, ML, and FL wrote the paper.

## References

1. Niemeyer W, Starlinger I (1981) Do the blind hear better? II Investigations of auditory processing in congenital and early acquired blindness. *Audiology* 20: 510–515.
2. Muchnick C, Efrati M, Nemeth E, Malin M, Hildesheimer M (1991) Central auditory skills in blind and sighted subjects. *Scand Audiol* 20: 19–23.



3. Röder B, Gemuth L, Rösler F (2003) Semantic and morpho-syntactic priming in auditory word recognition in congenitally blind adults. *Lang Cogn Processes* 18: 1–20.
4. Bull R, Rathborn H, Clifford BR (1983) The voice recognition accuracy of blind listeners. *Perception* 12: 223–226.
5. Hull T, Mason H (1995) Performance of blind children on digit-span tests. *J Vis Impair Blindn* 89: 166–169.
6. Röder B, Rosler F, Neville HJ (2001) Auditory memory in congenitally blind adults: A behavioural-electrophysiological investigation. *Brain Res Cogn Brain Res* 11: 289–303.
7. Amedi A, Raz N, Pianka P, Malach R, Zohary E (2003) Early “visual” cortex activation correlates with superior verbal memory performance in the blind. *Nat Neurosci* 6: 758–766.
8. Rauschecker JP (2001) Cortical plasticity and music. *Ann N Y Acad Sci* 930: 330–336.
9. Hamilton RH, Pascual-Leone A, Schlaug G (2004) Absolute pitch in blind musicians. *Neuroreport* 15: 803–806.
10. Gougoux F, Lepore F, Lassonde M, Voss P, Zatorre RJ, et al. (2004) Neuropsychology: Pitch discrimination in the early blind. *Nature* 430: 309.
11. Ashmead DH, Wall RS, Ebinger KA, Eaton SB, Snook-Hill MM, et al. (1998) Spatial hearing in blind children with visual disabilities. *Perception* 27: 105–122.
12. Lessard N, Paré M, Lassonde M, Lepore F (1998) Early-blind human subjects localize sound sources better than sighted subjects. *Nature* 395: 278–280.
13. Röder B, Teder-Sälejärvi W, Sterr A, Rösler F, Hillyard SA, et al. (1999) Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature* 400: 162–166.
14. Wanet MC, Veraart C (1985) Processing of auditory information by the blind in spatial localization tasks. *Percept Psychophys* 38: 91–96.
15. Zwiers MP, Van Opstal AJ, Cruysberg JR (2001) A spatial hearing deficit in early-blind humans. *J Neurosci* 21: 1–5.

16. Rauschecker JP (1995) Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex. *Trends Neurosci* 18: 36–43.
17. Rauschecker JP, Korte M (1993) Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex. *J Neurosci* 13: 4538–4548.
18. Korte T, Rauschecker JP (1993) Auditory spatial tuning of cortical neurons is sharpened in cats with early blindness. *J Neurophys* 70: 1717–1721.
19. Toldi J, Farkas T, Volgyi B (1994) Neonatal enucleation induces cross-modal changes in the barrel cortex of rat. A behavioural and electrophysiological study. *Neurosci Lett* 167: 1–4.
20. Toldi J, Rojik I, Feher O (1994) Neonatal monocular enucleation-induced cross-modal effects observed in the cortex of adult rat. *Neuroscience* 62: 105–114.
21. Sadato N, Pascual-Leone A, Grafman J, Ibanez V, Deiber MP, et al. (1996) Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature* 380: 526–528.
22. Burton H, Snyder AZ, Conturo TE, Akbadak E, Ollinger JM, et al. (2002) Adaptive changes in early and late blind: A fMRI study of Braille reading. *J Neurophysiol* 87: 589–607.
23. Leclerc C, Saint-Amour D, Lavoie M, Lassonde M, Lepore F (2000) Brain functional reorganization in early blind humans revealed by auditory event-related potentials. *Neuroreport* 11: 545–550.
24. Weeks RA, Horwitz B, Aziz-Sultan A, Tian B, Wessinger CM, et al. (2000) A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *J Neurosci* 20: 2664–2672.
25. Kujala T, Alho K, Kekoni J, Hämäläinen H, Reinikainen K, et al. (1995) Auditory and somatosensory event-related potentials in early blind humans. *Exp Brain Res* 104: 519–526.
26. Liotti M, Ryder K, Woldroff MG (1998) Auditory attention in the congenitally blind: Where, when and what gets reorganized? *Neuroreport* 9: 1007–1012.

27. Arno P, De Volder AG, Vanlierde A, Wanet-Defalque MC, Streeel E, et al. (2001) Occipital activation by pattern recognition in the early blind using auditory substitution for vision. *Neuroimage* 13: 632–645.
28. Burton H, Snyder AZ, Diamond JB, Raichle ME (2002) Adaptive changes in early and late blind: A fMRI study of verb generation to heard nouns. *J Neurophysiol* 88: 3359–3371.
29. Röder B, Stock O, Bien S, Neville HJ, Rosler F (2002) Speech processing activates visual cortex in congenitally blind humans. *Eur J Neurosci* 16: 930–936.
30. Röder B, Rösler F, Hennighausen, Näcker F (1996) Event-related potentials during auditory and somatosensory discrimination in sighted and blind human subjects. *Cogn Brain Res* 4: 77–93.
31. Zatorre RJ, Bouffard M, Ahad P, Belin P (2002) Where is “where” in the human auditory cortex? *Nat Neurosci* 5: 905–909.
32. Rauschecker JP, Knierpert U (1994) Auditory localization behaviour in visually deprived cats. *Eur J Neurosci* 6: 149–60.
33. Paus T, Perry D, Zatorre RJ, Worsley K, Evans A (1996) Modulation of cerebral blood-flow in the human auditory cortex during speech: Role of motor-to-sensory discharges. *Eur J Neurosci* 8: 2236–2246.
34. Sadato N, Okada T, Honda M, Yonekura Y (2002) Critical period for cross-modal plasticity in blind humans: A functional MRI study. *Neuroimage* 15: 389–400.
35. Cohen LG, Ceinik P, Pascual-Leone A, Corwell B, Faiz L, et al. (1997) Functional relevance of cross-modal plasticity in blind humans. *Nature* 389: 180–183.
36. Hamilton RH, Keenan JP, Catala M, Pascual-Leone A (2000) Alexia for Braille following bilateral occipital stroke in an early blind woman. *Cogn Neurosci* 11: 237–240.
37. Van Wanrooij MM, Van Opstal AJ (2004) Contribution of head shadow and pinna cues to chronic monaural sound localization. *J Neurosci* 24: 4163–4171.

38. Musicant AD, Butler RA (1984) The influence of pinnae-based spectral cues on sound localization. *J Acoust Soc Am* 75: 1195–1200.
39. Fisher HG, Freedman SJ (1968) Localization of sound during simulated unilateral conductive hearing loss. *Acta Otolaryngol* 66: 213–220.
40. Belendiuk K, Butler RA (1975) Monaural location of low-pass noise bands in the horizontal plane. *J Acoust Soc Am* 58: 701–705.
41. Rauschecker JP, Henning P (2001) Crossmodal expansion of cortical maps in early blindness. In: Kaas J, editor. *The mutable brain*. Singapore: Harwood Academic Publishers. pp. 243–259.
42. Rauschecker JP (1999) Auditory cortical plasticity: a comparison with other sensory systems. *Trends Neurosci* 22: 74–80.
43. Doucet ME, Guillemot JP, Lassonde M, Gagné JP, Leclerc C, et al. (2005) Blind subjects process auditory spectral cues more efficiently than sighted individuals. *Exp Brain Res*, 160: 194–202.
44. Voss P, Lassonde M, Gougoux F, Guillemot JP, Lepore F (2004) Early- and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far space. *Curr Biol* 14: 1–5.
45. Elbert T, Sterr A, Rockstroh B, Pantev C, Müller MM, et al. (2002) Expansion of the tonotopic area in the auditory cortex of the blind. *J Neurosci* 22: 9941–9944.
46. Slattery W, Middlebrooks J (1994) Monaural sound localization: Acute vs chronic unilateral impairment. *Hearing Res* 75: 38–46.
47. Butler R (1987) An analysis of the monaural displacement of sound in space. *Percept Psychophys* 41: 1–7.
48. King AJ, Kacelnik O, Mрсic-Flogel TD, Schnupp JWH, Parsons CH, et al. (2001) How plastic is spatial hearing? *Audiol Neurootol* 6: 182–186.
49. Hoffman PM, Van Riswick JG, Van Opstal AJ (1998) Relearning sound localization with new ears. *Nat Neurosci* 1: 417–421.

50. Rice CE (1970) Early blindness, early experience and perceptual enhancement. *Amer Found Blind Res Bull* 22: 1–22.
51. Ungerleider LG, Haxby JV (1994) What and where in the human brain. *Curr Opin Neurobiol* 4: 157–165.
52. Mendola JD, Dale AM, Fischl B, Leu AK, Tootell RBH (1999) The representation of illusory and real contours in human cortical visual areas revealed by functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 19: 8560–8572.
53. Kastner S, DeWeerd P, Ungerleider LG (2000) Texture segregation in the human visual cortex: A functional MRI study. *J Neurophysiol* 83: 2453–2457.
54. Zatorre RJ, Bouffard M, Belin P (2004) Sensitivity to auditory object features in human temporal neocortex. *J Neurosci* 24: 3637–3642.
55. Bushara K, Weeks RA, Ishii K, Catalan MJ, Tian B, et al. (1999) Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans. *Nat Neurosci* 2: 759–766.
56. Weeks RA, Aziz-Sultan A, Bushara KO, Tian B, Wessinger CM, et al. (1999) A PET study of human auditory spatial processing. *Neurosci Lett* 262: 155–158.
57. Zatorre RJ, Mondor TA, Evans AC (1999) Functional activation of right parietal and frontal cortex during auditory attention to space and frequency. *Neuroimage* 10: 544–544.
58. Griffiths TD, Rees G, Rees A, Green GGR, Witton C, et al. (1998) Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans. *Nat Neurosci* 1: 74–79.
59. Alain C, Arnott SR, Hevenor S, Graham S, Grady CL (2001) “What” and “where” in the human auditory system. *Proc Natl Acad Sci U S A* 98: 12301–12306.
60. Maeder P, Meuli RA, Adriani M, Bellmann A, Fornari E, et al. (2001) Distinct pathways involved in sound recognition and localization: A human fMRI study. *Neuroimage* 14: 802–816.
61. Andersen RA (1995) Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. *Cereb Cortex* 5: 457–469.

62. Haxby JV, Horwitz B, Ungerleider LG, Maisog JM, Pietrini P, et al. (1994) The functional organization of human extrastriate cortex: A PET-rCBF study of selective attention to faces and locations. *J Neurosci* 14: 6336–6353.
63. Kawashima R, O’Sullivan BT, Roland PE (1995) Positron-emission tomography studies of cross-modality inhibition in selective attention tasks: Closing the “mind’s eye.” *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 5969–5972.
64. Shulman GL, Corbetta M, Buckner RL, Raichle ME, Fiez JAL, et al. (1997) Top-down modulation of early sensory cortex. *Cereb Cortex* 7: 193–206.
65. Laurienti PJ, Burdette JH, Wallace MT, Yen YF, Field AS, et al. (2002) Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. *J Cogn Neurosci* 14: 420–429.
66. Brandt T, Glasauer S, Stephan T, Bense S, Yousry TA, et al. (2002) Visual-vestibular and visuo-visual cortical interaction. New insights from fMRI and PET. *Ann NY Acad Sci* 956: 230–241.
67. Pelphrey KA, Mack P B, Song A, Güzeldere G, McCarthy G (2003) Faces evoke spatially differentiated patterns of BOLD activation and deactivation. *Neuroreport* 14: 955–959.
68. Zangaladze A, Epstein CM, Grafton ST, Sathian K (1999) Involvement of visual cortex in tactile discrimination of orientation. *Nature* 401: 587–590.
69. World Health Organization (1989) Tenth revision of the international classification of disease. Geneva: World Health Organization. 2141 p.
70. Poirier P, Miljours S, Lassonde M, Lepore F (1993) Sound Localization in acallosal human listeners. *Brain* 116 : 53–69.
71. Raichle M, Martin W, Herscovitch P, Mintum M, Markham J (1983) Brain blood flow measured with intravenous  $O^{15} H_2O$ . 1. Theory and error analysis. *J Nucl Med* 24: 790–798.
72. Evans A, Marrett S, Neelin P, Collins L, Worsley K, et al. (1992) Anatomical mapping of functional activation in stereotaxic coordinate space. *Neuroimage* 1: 43–53.

73. Collins D, Neelin P, Peters T, Evans A (1994) Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *J Comput Assisted Tomogr* 18: 192–205.
74. Worsley K, Evans A, Marrett S, Neelin P (1992) A three-dimensional statistical analysis for CBF activation studies in human brain. *J Cereb Blood Flow Metab* 12: 900–918.
75. Talairach J, Tournoux P (1988) Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. New York: Thieme Medical. 122 p.

**Table 1.** Stereotaxic Coordinates and *t*-values of Activation and Deactivation Foci in Occipital Areas

	<i>Groups</i>	<i>Areas</i>	<i>x</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>t-value</i>
BSL minus control task						
	SIG	R Cuneus	7	-88	29	-4.88
		L Cuneus (V1)	-13	-99	3	-4.36
		R Lingual gyrus	3	-78	2	-4.06
		L Lingual gyrus	-21	-78	-9	-3.95
	EBNP					
	EBSP	R Lingual gyrus	16	-83	-14	3.88
MSL minus control task						
	SIG					
	EBNP					
	EBSP	R Cuneus (V1)	13	-81	15	4.14
		R Lingual gyrus	15	-73	-6	3.39
Covariation with behavioral measure (absolute error), early blinds only: BSL minus control task						
		L Cuneus (V1)	-13	-79	9	-3.35
Covariation with behavioral measure (absolute error), early blinds only: MSL minus control task						
		R Lingual gyrus	12	-67	-6	-5.13
		R Sup occipital gyrus	46	-64	17	-4.01
		R Cuneus (V1)	3	-83	12	-3.12
		R Cuneus (V1)	17	-93	2	-3.09
		R Mid occipital gyrus	42	-76	32	-3.01

Empty cells mean that there is no activation above the threshold for this group. Coordinates *x*, *y* and *z* refer to standardized stereotaxic space [75]. See Table S1 for complete list of foci. DOI: 10.1371/journal.pbio.0030027.t001



**Table 2.** Characteristics of Blind and Sighted Subjects

<i>Subject</i>	<i>Gender</i>	<i>Age (y)</i>	<i>Onset of Blindness</i>	<i>Etiology</i>	<i>Residual Light Perception</i>	<i>Braille Reading (mean h/d)</i>
<b>EBNP (<i>n</i> = 7; mean age 32 y)</b>						
1	F	36	0	Bilateral retinal dysplasia	Y	6
2	M	39	0	Retinopathy of prematurity	N	< 1
3	F	23	0	Retinopathy of prematurity	N	4
4	F	21	0	Retinal detachment	N	2
5	M	40	0	Congenital	N	3
6	F	41	5	Retinoblastoma	Y	< 1
7	F	24	8	Retinal detachment	N	2
<b>EBSP (<i>n</i> = 5; mean age 30.2 y)</b>						
1	F	25	1	Retinoblastoma	N	6
2	M	32	0	Leber's disease	Y	3
3	M	37	1	Cataract, glaucoma	N	2
4	M	23	2	Retinoblastoma	N	1
5	M	34	14	Leber's disease	N	< 1
<b>SIG (<i>n</i> = 7; mean age 27.9 y)</b>						
1	M	25	-	-	-	-
2	F	22	-	-	-	-
3	M	22	-	-	-	-
4	M	27	-	-	-	-
5	F	48	-	-	-	-
6	M	26	-	-	-	-
7	F	25	-	-	-	-

DOI: 10.1371/journal.pbio.0030027.t002

## Figure Legends

### Figure 1. Monaural Sound Localization in PET Experiments Performed in the Three Groups of Subjects

(A) CBF increases. Activations of the right striate and extrastriate cortices are observed in EBSP but not in the two other groups for the contrast of MSL minus its control task. Upper image series, sagittal slices; lower image series, coronal slices. X and Y coordinates refer to standardized stereotaxic space.

(B) Behavioral data. Behavioral results in MSL task (with SE bars). The dashed lines represent the ideal performance, whereas the solid lines indicate the best linear fit to the observed localization performance. Negative angles on the abscissa correspond to the obstructed ear, while positive angles correspond to the unobstructed ear. Note the better performance of the EBSP group compared to the EBNP and SIG.

### Figure 2. Binaural Sound Localization in PET Experiments Performed in the Three Groups of Subjects

(A) CBF decreases. In the sagittal (upper image series) and coronal (lower image series) slices, a decreased CBF is observed in the visual cortex of SIG (striate and extrastriate cortices), for the contrast of BSL minus its control task. X and Y coordinates refer to standardized stereotaxic space.

(B) CBF increases. In the sagittal (upper image series) and coronal (lower image series) images, a CBF activation peak is seen in the right ventral extrastriate cortex for the EBSP group, but not for the other two groups, for the contrast of BSL minus its control task.

(C) Behavioral data. Behavioral results in the BSL task are presented (with SE bars). The dashed lines represent the ideal performance, and the solid lines indicate the best linear fit to the observed localization performance. All three groups were able to localize sounds accurately.

**Figure 3.** Intergroup Contrasts in Binaural Sound Localization minus Control Task

Sagittal (top) and coronal (bottom) images showing the contrasts between EBNP (left) compared to SIG, and EBSP (right) compared to SIG. These contrasts confirmed the differences in occipital areas between the SIG and the two other groups, which are likely attributable to a decrease in CBF activity in the sighted relative to the control task (see Figure 2). X and Y coordinates refer to standardized stereotaxic space.

**Figure 4.** Intergroup Contrasts in Monaural Sound Localization minus Control Task

Sagittal (top) and coronal (bottom) images showing contrasts between the EBSP and EBNP (left), and between the EBSP and SIG (right). These contrasts confirmed the differences in occipital areas between the EBSP group and the two other groups. X and Y coordinates refer to standardized stereotaxic space

**Figure 5.** Correlational Analysis for Monaural Sound Localization in Blind Persons

These data show the correlational analysis between performance (mean absolute error) in pointing task to monaurally presented sounds and CBF in a group of blind subjects. The two columns of brain images (left image series, sagittal sections; right image series, coronal sections) illustrate the statistical parametric map of the correlation, which is maximal in the ventral extrastriate cortex (A) but also significant in dorsal extrastriate (B) and striate (C) cortices. The red arrows in the coronal slices indicate the focus selected for the respective

sagittal slices. The scattergram shows the individual values extracted from each of these regions; closed circles indicate blind subjects; open circles indicate SIG. The dotted vertical line represents the cutoff in performance for the a priori classification of blind subjects into those with low error rates (EBSP) and those who do not show the enhancement (EBNP). X and Y coordinates refer to standardized stereotaxic space.

## Supporting Information

### **Figure S1.** Parietal Activation Foci in Binaural Sound Localization Task

Sagittal and coronal images contrasting BSL to the control task. All three groups showed increased CBF in the right inferior parietal lobe (as shown by the red arrows), consistent with other neuroimaging studies of auditory localization. X and Y coordinates refer to standardized stereotaxic space. Found at DOI: 10.1371/journal.pbio.0030027.sg001 (2.2 MB TIF).

**Table S1.** Stereotaxic Coordinates and *t*-values of Activation and Deactivation Foci. Found at DOI: 10.1371/journal.pbio.0030027.st001 (35 KB DOC).

## Supplementary Table S1. Stereotaxic Coordinates and t-values of Activation and Deactivation Foci

### *Binaural sound localization (BSL) minus baseline:*

Area categories	Groups	Areas	x	y	z	t	
Occipital	SIG	R Cuneus	7	-88	29	-4.88	
		L Cuneus(V1)	-13	-99	3	-4.36	
		R Lingual gyrus	3	-78	2	-4.06	
		L Lingual gyrus	-21	-78	-9	-3.95	
		EBNP					
		EBSP	R Lingual gyrus	16	-83	-14	3.88
	Parietal	SIG	R Inferior parietal lobule	46	-49	48	6.03
			L Precuneus	-8	-71	56	5.16
L Inferior parietal lobule			-36	-50	44	4.89	
R Superior parietal lobule			20	-73	53	4.31	
L Postcentral gyrus			-35	-31	63	-4.12	
		EBNP	R Superior parietal lobule	27	-61	53	4.87
R Superior parietal lobule			15	-66	53	4.76	
L Superior parietal lobule			-16	-61	56	4.04	
		EBSP	R Superior parietal lobule	17	-74	39	4.29
L Precuneus			1	-76	44	4.24	
R Inferior parietal lobule			46	-49	48	4.10	
R Inferior parietal lobule			52	-44	41	3.75	
L Postcentral gyrus			-38	-38	60	-4.83	
Temporal	SIG	L Middle temporal gyrus	-59	-40	-9	3.68	
		R Superior temporal gyrus	54	-42	15	3.65	
		R Middle temporal gyrus	44	-40	6	3.59	
			L Middle temporal gyrus	-43	-1	-18	-3.67
		EBNP	R Inferior temporal gyrus	51	-61	-6	4.57
	L Parahippocampal gyrus		-17	-26	-15	-3.78	

	EBS	R Inferior temporal gyrus	51	-55	-19	3.85	
		L Parahippocampal gyrus	-31	-25	-18	-3.82	
Frontal	SIG	R Precentral gyrus	44	5	33	6.44	
		R Inferior frontal gyrus	40	18	12	4.29	
		R Middle frontal gyrus	27	44	-12	4.28	
		R Middle frontal gyrus	43	29	29	4.04	
		R Middlefrontal gyrus	27	-6	57	3.98	
		L Inferior frontal gyrus	-43	15	6	3.85	
		R Medial frontal gyrus	4	8	51	3.61	
		L Superior frontal gyrus	-15	49	14	-3.86	
		L Precentral gyrus	-17	-30	65	-3.63	
			EBS	L Medial frontal gyrus	-1	10	53
		R Superior frontal gyrus	13	55	17	-4.00	
		L Medial frontal gyrus	-5	34	-12	-3.96	
		L Superior frontal gyrus	-9	46	44	-3.52	
	EBS	R Middle frontal gyrus	43	13	35	4.69	
		R Middle frontal gyrus	44	24	33	4.49	
		R Middle frontal gyrus	27	58	-9	3.88	
		R Medial frontal gyrus	7	18	47	3.76	
		R Precentral gyrus	35	-7	47	3.52	
			R Medial frontal gyrus	4	-14	60	-5.64
			R Precentral gyrus	-38	-18	62	-5.38
			L Precentral gyrus	-11	44	2	-4.66
Others		SIG	R Putamen	23	5	8	4.05
			R Anterior intern capsule	7	-16	-21	3.82
			L Cingulate region	-1	-59	17	-5.00
			L Cingulate region	-8	46	3	-3.70
			L Cingulate region	-11	-47	30	-3.70
	EBS	L Cingulate region	-4	46	-8	-4.20	
		R Cingulate region	4	-52	29	-4.08	
	EBS	L Cerebellum	-7	-56	-15	-3.97	

***Monaural sound localization (MSL)  
minus baseline:***

Area categories	Groups	Areas	x	y	z	t
Occipital	SIG					
	EBNP					
	EBSP	R Cuneus (V1)	13	-81	15	4.14
		R Lingual gyrus	15	-73	-6	3.39
Parietal	SIG	R Superior parietal lobule	8	-64	53	4.86
		L Precuneus	-3	-69	51	4.19
		R Inferior parietal lobule	48	-50	45	3.64
		L Inferior parietal lobule	-51	-61	33	-4.05
	EBNP	R Superior parietal lobule	19	-66	53	4.77
		R Inferior parietal lobule	43	-52	51	3.95
		L Superior parietal lobule	-12	-71	53	3.61
		R Postcentral gyrus	25	-30	57	-4.54
		R Postcentral gyrus	42	-16	48	-4.41
		L Precuneus	-4	-49	39	-4.15
		L Precuneus	-11	-61	18	-3.93
		EBSP	R Superior parietal lobule	21	-69	44
	EBSP	L Precuneus	-3	-76	51	4.19
		R Superior parietal lobule	31	-68	51	3.78
L Postcentral gyrus		-43	-19	53	-3.78	
R Postcentral gyrus		24	-37	59	-3.55	
Temporal	SIG					
	EBNP	L Parahippocampal gyrus	-20	-31	-20	-4.12
		R Parahippocampal gyrus	21	-13	-20	-3.66
		R Middle temporal gyrus	59	3	-20	-3.57
	EBSP					
	Frontal	SIG	R Middle frontal gyrus	28	-1	56
R Medial frontal gyrus			4	8	57	4.56
R Middle frontal gyrus			40	8	36	4.53
R Middle frontal gyrus			27	53	-11	4.13
R Inferior frontal gyrus			52	10	21	3.69
L Cingulate region			-1	37	-5	-4.57
EBSP						

		L Cingulate region	-1	27	14	-4.16
		L Medial frontal gyrus	0	55	20	-4.15
		L Medial frontal gyrus	-3	58	8	-4.06
		L Uncus	-29	-7	-18	-3.91
		L Precentral gyrus	-34	-19	63	-3.91
		L Precentral gyrus	-17	-25	65	-3.79
	EBNP	R Medial frontal gyrus	7	24	41	4.82
		R Middle frontal gyrus	43	46	8	4.57
		R Middle frontal gyrus	43	44	18	4.53
		R Middle frontal gyrus	25	3	54	4.39
		L Middle frontal gyrus	-34	49	21	3.77
		L Inferior frontal gyrus	-46	17	12	3.54
		R Insula	31	18	2	3.52
		R Precentral gyrus	5	-21	54	-4.95
		R Medial frontal gyrus	3	49	33	-4.28
		L Medial frontal gyrus	-4	55	5	-3.91
		L Precentral gyrus	-25	-26	51	-3.82
	EBSP	R Superior frontal gyrus	4	22	50	3.88
		L Medial frontal gyrus	-7	-11	57	-3.99
		L Medial frontal gyrus	-3	61	23	-3.61
		L Superior frontal gyrus	-8	44	39	-3.55
Other regions	SIG	L Cingulate region	-1	-56	23	-5.91
	EBNP	Brain stem	-5	-23	-18	3.60
	EBSP	R Cerebellum	7	-80	-20	5.03
		R Cerebellum	3	-71	-21	4.80
		R Posterior limb of internal capsule	15	12	0	3.68
		L Anterior internal capsule	-16	-11	-12	-3.90
		L Cingulate region	-1	44	-9	-3.69



***Covariation with behavioral measure (absolute error) , early blinds only:***

## a)BSL minus baseline

Area Categories	Areas	x	y	z	t
Occipital	L Cuneus (V1)	-13	-79	9	-3.35
Parietal					
Temporal					
Frontal	L Precentral gyrus	-9	-26	62	3.68
	R Medial frontal gyrus	42	24	29	-3.53

## b)MSL minus baseline

Area categories	Areas	x	y	z	t
Occipital	R Lingual gyrus	12	-67	-6	-5.13
	R Superior occipital gyrus	46	-64	17	-4.01
	R Cuneus (V1)	3	-83	12	-3.12
	R Cuneus (V1)	17	-93	2	-3.09
	R Middle occipital gyrus	42	-76	32	-3.01
Parietal	L Superior parietal lobule	-24	-41	44	3.58
Temporal	L Inferior temporal gyrus	-59	-57	-16	3.76
	R Middle temporal gyrus	44	-53	9	-3.57
Frontal	L Inferior frontal gyrus	-52	7	29	3.81
	R Medial frontal gyrus	13	3	53	3.77

---

Coordinates refer to standardized stereotaxic space [75]

---

Figure 1

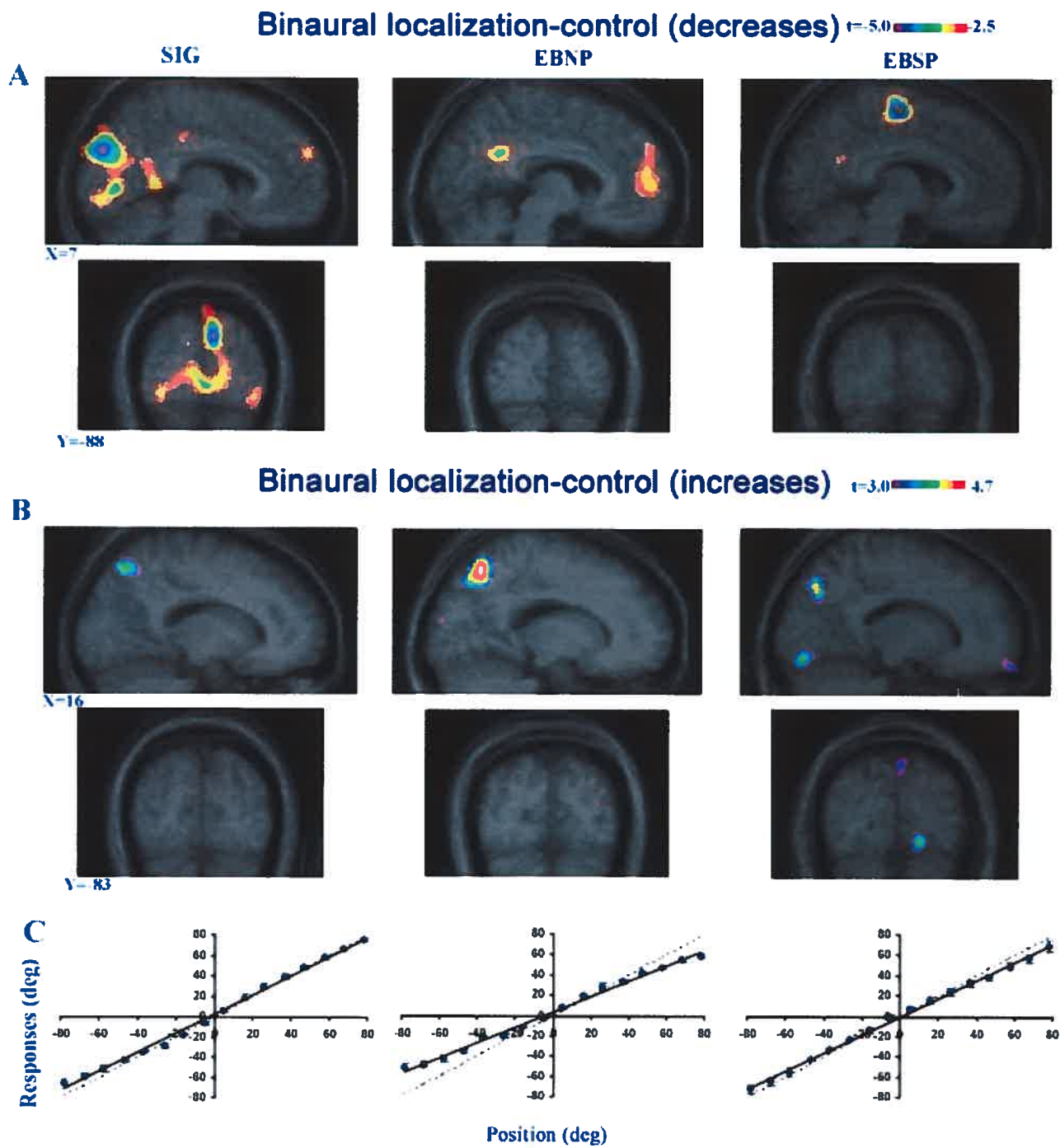


Figure 2

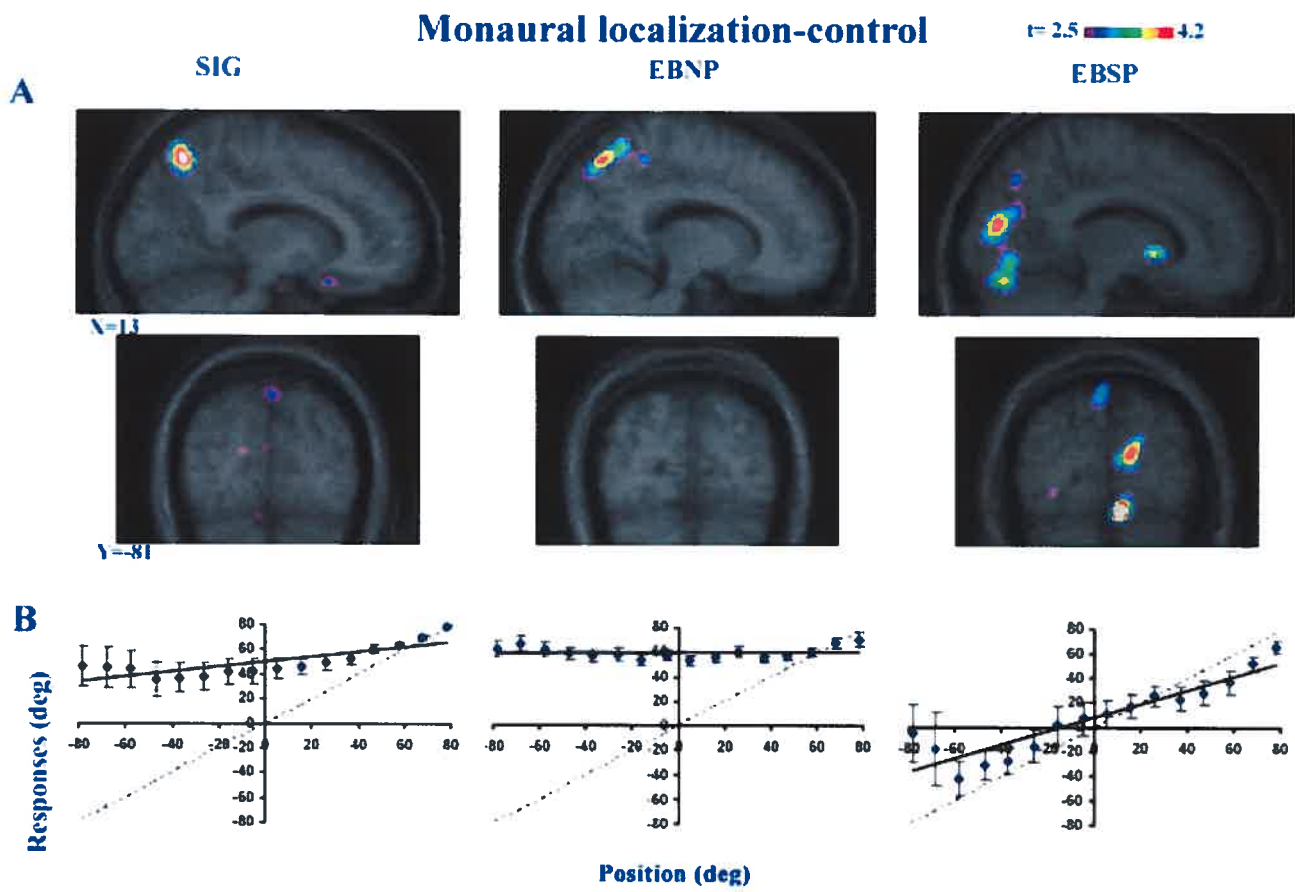


Figure 3

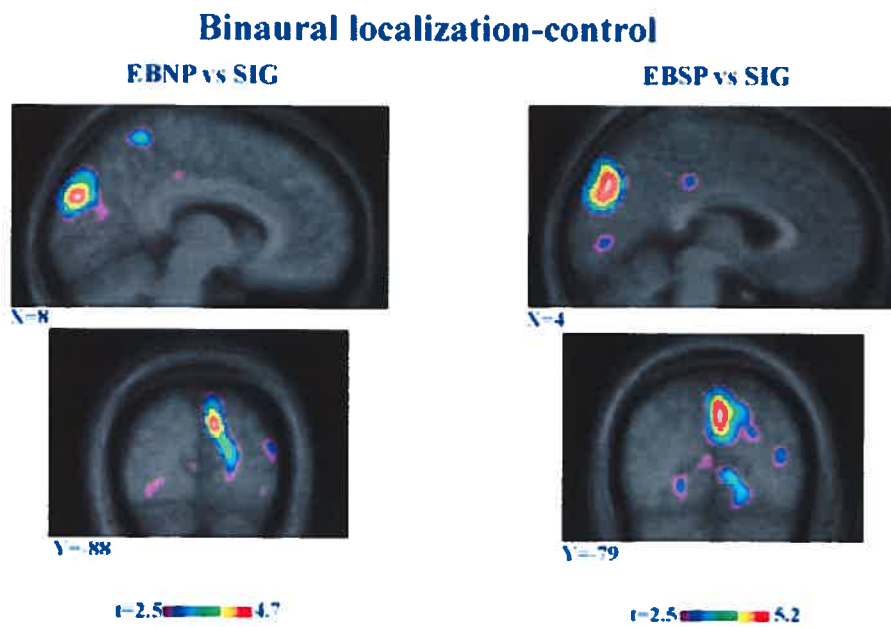


Figure 4

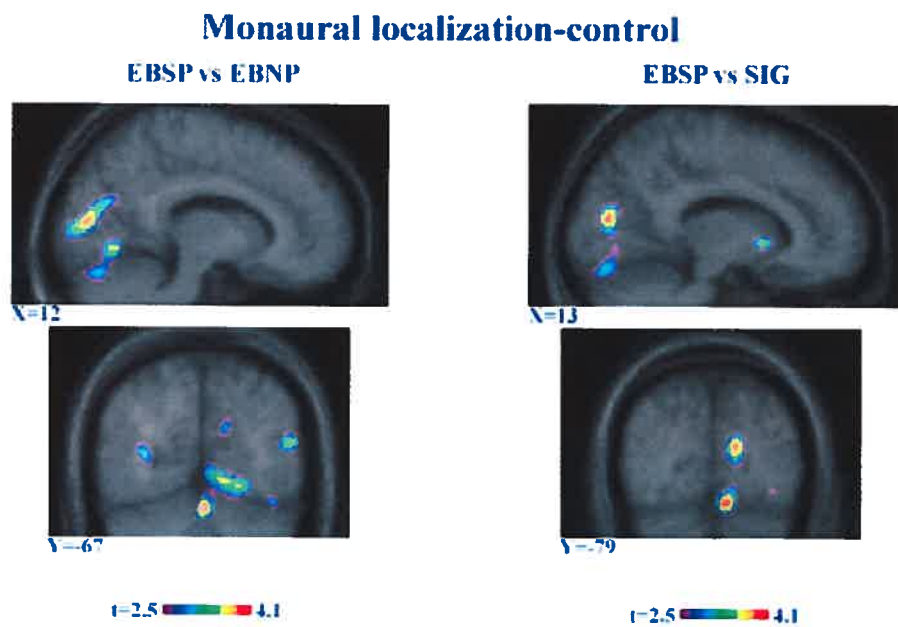
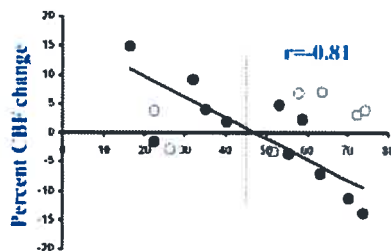


Figure 5

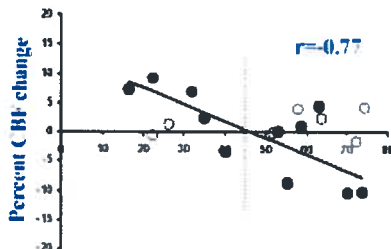
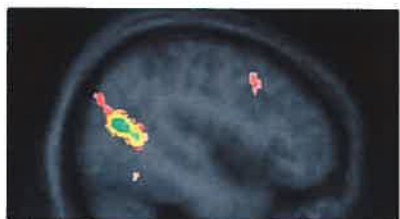
Monaural localization-control

t = -5.1  -2.5

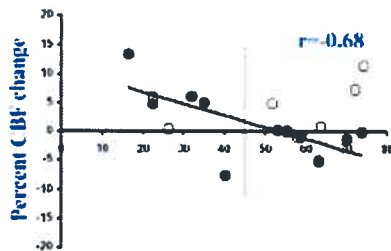
A



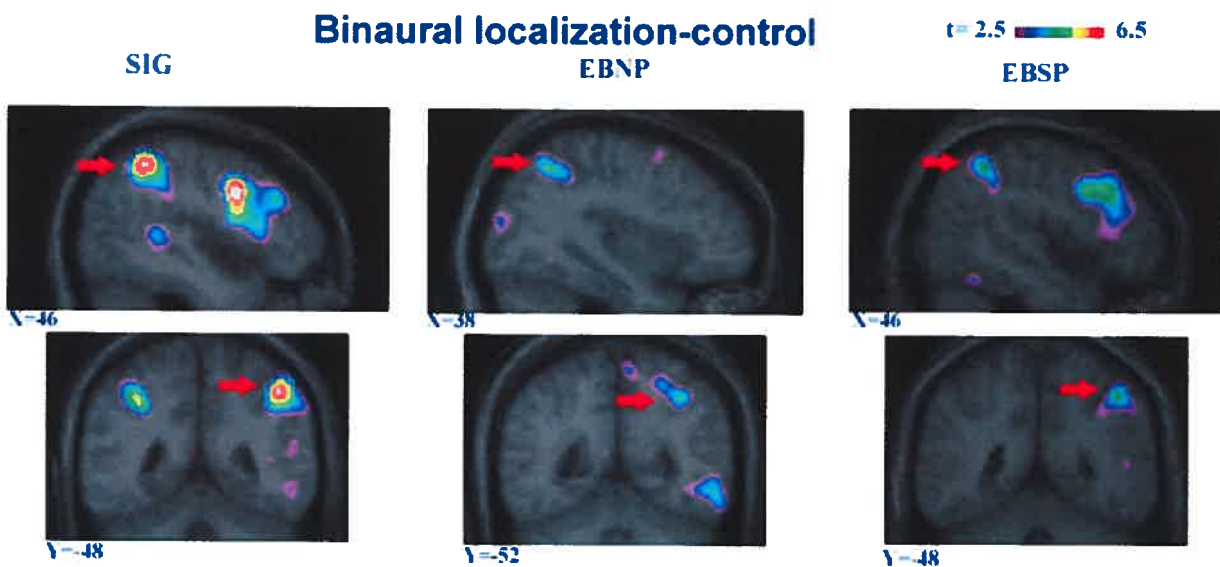
B



C



### Supplementary Figure S1



**Article #3 : Voice perception in blind persons: a  
Functional Magnetic Resonance Imaging Study**



## **Voice perception in blind persons: a Functional Magnetic Resonance Imaging Study**

**Frédéric Gougoux<sup>1</sup>, Pascal Belin<sup>2,4</sup>, Robert Zatorre<sup>3,4</sup>, Maryse Lassonde<sup>1,5</sup>,  
Patrice Voss<sup>1</sup>, Franco Lepore<sup>1,5</sup>**

### **Authors affiliation:**

**1** Centre de Recherche en Neuropsychologie et Cognition, Département de Psychologie, Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada, **2** Centre for Cognitive Neuroimaging (CCNi), Department of Psychology, University of Glasgow, Scotland, **3** Neuropsychology/ Cognitive Neuroscience Unit, Montreal Neurological Institute, McGill University, Montreal, Québec, Canada, **4** Laboratory for Brain, Music and Sound (BRAMS), Montréal, Canada, **5** Institut Universitaire de Gériatrie de Montréal, Montréal, Québec, Canada

**Keywords:** Auditory perception, Blindness, Plasticity, Voice

**Article en préparation : sera soumis à *Cerebral Cortex***

## **Abstract**

Early blind persons are superior in various non-visual perceptual abilities and recruitment of occipital areas might explain this better performance. Superior temporal sulcus (STS) areas are known to be the substrate of voice perception in sighted persons. It is unknown whether the processing of vocal stimuli involves similar brain regions in blind persons, or recruits visual areas like in many other non-visual tasks. Therefore we carried out fMRI studies with blind and sighted subjects.

The first comparison (all sounds versus silence) showed a differential pattern of activations between blind and sighted groups: blind subjects showed a relatively stronger activation of occipital areas, whereas the temporal, parietal and frontal areas were relatively less activated. Cortical dynamics seemed different between the two groups. The second comparison (Vocal versus non-vocal sounds) did not reveal important differences in the occipital areas, but rather a stronger activation for the congenitally blind group in the left STS.

Our present data reveal that although the occipital cortex is recruited in the blind for more general auditory stimuli, there is no clear evidence of differential recruitment at this level for processing voices in particular. Voice perception might be a highly specialized, perhaps modular function, which therefore recruits a hard-wired substrate, similar to the visual face area. The increased STS recruitment in the blind may therefore indicate a more important contribution of intra-modal plasticity versus cross-modal plasticity in voice processing.

## Introduction

It is a common belief that blind people might perform better than sighted persons at a variety of non-visual tasks, probably because they compensate their lack of vision by focusing on other sensory modalities. Gifted blind piano tuners, efficient Braille readers and famous and talented musicians like Jose Feliciano, Stevie Wonder and Ray Charles are good examples of this general belief. Many studies have confirmed that blind persons have superior abilities at non-visual perceptual tasks such as pitch-change direction discrimination (Gougoux et al., 2004), verbal memory (Hull and Mason 1995; Röder et al., 2001; Amedi et al., 2003), speech discrimination (Niemeyer and Starlinger 1981; Muchnick et al., 1991), sound localization (Rice et al., 1970; Lessard et al., 1998; Ashmead et al., 1998; Roder et al., 1999; Gougoux et al., 2005; Voss et al., 2005) and tactile discrimination (Van Boven et al., 2000; Goldreich et Kanics, 2003).

What are the neural mechanisms involved in these superior behavioural abilities? One influential hypothesis is that the recruitment visual areas may be involved in this compensation, the so-called "cross-modal plasticity hypothesis". Some insight into the neural substrate of these enhanced capacities is provided by animal studies (for a review see ref. Rauschecker 1995). For instance, in cats deprived of visual input for several years by eyelid suture shortly after birth, the auditory cortical representation was found to have expanded into visual areas (Rauschecker & Korte 1993), and auditory spatial tuning was sharpened in auditory cortex (Korte & Rauschecker 1993). Similarly, in neonatally enucleated rats, electrophysiological recordings have shown somatosensory responses in visual cortex (Toldi & al., 1994a). In another study with rats, the somatosensory cortex showed an enlargement of receptive fields for cells in some whisker barrels together with increased angular sensitivity for deflection in another barrel (Toldi et al., 1994b). Thus, cortical representations of non-visual modalities indeed seem to expand at the detriment of visual cortex in blind animals.

In the human brain, several studies using neuroimaging techniques have suggested that posterior visual areas in blind persons may be recruited to carry out non-visual tasks such as Braille reading (Sadato et al., 1996; Burton et al., 2002), memory retrieval (Amedi et al., 2003) but also sound localization (Leclerc et al., 2000; Weeks et al., 2000; Gougoux et al., 2005) or other auditory functions (Kujala et al., 1995; Liotti et al., 1998; Arno et al. 2001; Burton et al., 2002a; Röder et al., 2002). However, it remains to be fully established, whether cross-modal recruitment is the only mechanism.

Voice perception is very important in human communication, allowing us to extract from a voice not only the linguistic message contained in speech, but also a wealth of information on the speaker's identity and affective state. Voice perception is especially important in blind persons since they cannot rely on vision to recognize other persons. Interestingly, Diderot already reported the case of a blind man able to recognize voices with a very high accuracy, and anecdotal observations might suggest a better performance at this level. Nevertheless, empirical evidence for a superiority of blind persons in the domain of voice perception is scarce. The few available behavioral studies having focused on voice processing by the blind (Bull et al., 1983; Winograd et al., 1984; Gunzburger et al., 1987) yielded only conflicting results.

In sighted persons, it has been shown that auditory cortex along anterior superior temporal sulcus (STS) contains voice-selective regions more active in response to vocal sounds compared to non-vocal sounds (Belin et al., 2000; Belin et al., 2002; Fecteau et al., 2004). It is as yet unknown whether the processing of vocal stimuli involves similar brain regions in blind persons, or recruits additional visual areas like for many other non-visual tasks. We used functional magnetic resonance imaging (fMRI) and a sparse sampling protocol to measure brain responses to vocal and non-vocal sounds in blind and sighted subjects. Our hypothesis was that blind persons would recruit more occipital areas than the sighted controls for voice processing and that this would accompany better performance.

## **Material and Methods**

### **Participants**

The participants were fourteen healthy sighted volunteers and fifteen blind subjects who either lost their vision at birth (congenital blindness; n=5) or later in life (acquired blindness; n=10), from one year to 45 years after birth (see Table 1). In each case, the visual deficit was of peripheral origin and led to total blindness except for some residual light perception in a few subjects (categories 4 and 5, according to the World Health Organization [WHO] classification, 1996). All participants underwent audiometric testing to insure good hearing, equal for both ears. They gave their written informed consent in accordance with guidelines approved by the Ethics and Research Committees of the Montreal Neurological Institute and the Nazareth and Louis-Braille Institute for the Blind.

### **Scanner experiment**

#### **a) Procedure and stimuli**

In this part of the experiment, subjects were asked to listen passively to vocal or to matched non-vocal sounds while they were lying within the scanner. Auditory stimuli were presented binaurally over electrostatic MR-compatible headphones (KOSS) and additional plastic muffs were added to attenuate the sounds of the scanner. Stimuli were presented at 75 dB SPL. The sighted participants and those with residual light perception were asked to close their eyes while they listened to the sounds. The paradigm was the same as the one used in a previous study (see Belin et al., 2000). Sounds were presented in blocks of 20 seconds duration: 21 blocks of vocal sounds (babies, children, adults and elderly people) and 21 blocks of environmental sounds (sounds from nature, animals, modern human environment and musical instruments). Each block included 12 different speaker (for vocal sounds) or sources (for non-vocal sounds) of similar overall energy (RMS). Vocal sounds could be either speech or non-speech in a same block, and did include only human sounds

with vocal fold-vibration, excluding ones without voicing like whistling for example. The inter-blocks interval was of 10 seconds.

#### **b) MRI acquisition and fMRI scanning**

Scans were obtained on a 1.5-T Siemens Magnetom scanner. A T1-weighted MR image was first acquired to provide anatomical detail (TE= 10 ms; TR= 22 ms, sagittal acquisition plane, head coil, flip angle 30 degrees). Then a series of 128 gradient-echo BOLD images was acquired for the experiment (TE= 50 ms, head coil, matrix size: 64 X 64; voxel size: 5 X 5 X 5 mm<sup>3</sup>; 10 slices acquired in the orientation of the Sylvian fissure). To avoid artifacts caused by scanning noise, we used a sparse-sampling (TR=10 s) echo-planar imaging fMRI (Hall et al., 1999). The 20-sec blocks were presented in a pseudo-random order with 10-sec silence intervals using a Media Control Function (Digivox, Montreal) and block onset was synchronized with acquisition of the first brain image.

#### **c) Data analysis**

BOLD images were smoothed (6-mm gaussian), corrected for motion artefacts and transformed into standardized talairach space (Talairach & Tournoux, 1988) using in-house software (Collins et al., 1994). Statistical maps were obtained in each individual using a voxel-based analysis based on a linear model with correlated errors, with direct specification of the design matrix (Worsley et al., 2001). Group-average statistical images were obtained by computing an omnibus-test on individual t-maps using a pooled estimate of standard deviation (Worsley et al., 1992). The t-statistics images were thresholded using the minimum given by a Bonferroni correction and random field theory (Worsley et al., 1996). Criteria were calculated for the whole brain (t value of 4.8 to 5.0). However, a less strict threshold was considered for regions of interest, such as occipital and temporal areas in this study.

### ***Behavioral task***

#### **a) Procedure**

After the scanning session, participants performed a voice discrimination task in the laboratory. On each trial, subjects heard a pair of voices and had to decide whether the two vocal stimuli were spoken by same or different speakers. Participants were seated in front of a computer and pairs of stimuli were delivered through headphones at a comfortable intensity level for each individual. Compliance to all instructions was ascertained by an experimenter remaining beside the subject. The response was obtained via two buttons of a computer mouse and thus the procedure was exactly similar for sighted and blind subjects. Two sighted subjects could not perform the task while one blind subject was excluded from analysis because the task was not well understood.

#### **b) Stimuli**

Stimuli consisted of 81 spoken syllables: 9 syllables (head, had, hawed, haid, heid, heard, hid, heed, hoad) each spoken by 9 speakers: 3 men, 3 women and 3 male children. They were part of a database of American English vowels recorded in similar controlled conditions across a large number of speakers, described in detail elsewhere (Hillebrand et al., 1999) and kindly made available to the authors. All stimuli (16-bits, mono, 16 kHz sampling rate) were equated for RMS amplitude using Mitsyn (WLH, MA, USA). Stimuli were presented using Media Control Function© (MCF, Digivox, Montreal). On each trial, one of the 81 syllables was paired randomly with another of the 80 remaining syllables, such that on about half of the trials the two syllables were pronounced by a same speaker (about 50% “same” and 50% “different” trials). Two stimuli with a duration of 460 ms were presented one after the other without pause. The real duration of the stimuli was around 300 ms since periods of silence were presented before and after it. (mean “inter-stimuli-interval” around 160 ms).

## Results

### General auditory activation

The conditions of auditory stimulation, vocal and non-vocal pooled together, were first compared to the silent baseline (ALL vs. SIL) in order to delineate the functionally-active auditory cortex. Comparison between groups on this contrast revealed significant differences in cerebral activation between the blind (congenital and acquired pooled together) and the sighted participants (Figure 1 and Table 2). Mean blood oxygenation-level dependent (BOLD) signal (% change) values were extracted at these specific regions of interest (histograms in Figure 1).

First point of interest was the bilateral activations of auditory areas in all groups of subjects. Furthermore, these activations in temporal areas, located in the lateral portion of Heschl gyrus, were less important in both groups of blind subjects when compared to the sighted group. The bilateral temporal “deactivation” seen on the intergroup contrast of Figure 1 means in fact a relative difference in activations between the blind and the sighted groups.

The most striking difference is observed at the level of the occipital areas, both striate and extra-striate. While the sighted group showed the usual pattern of deactivation - less BOLD signal during auditory stimulation than during baseline- both blind groups showed some degree of activation relative to baseline in these occipital areas.

The opposite pattern was observed in prefrontal regions: while the sighted group showed activation of these regions, both blind groups presented deactivations (only a trend for a difference on the right side between the sighted and congenitally blind groups).



Importantly, no difference was found between the two groups of blind subjects in any region of interest.

### **Voice-selective areas**

In order to identify the neural basis of voice perception in these three groups, a more specific comparison of the two conditions of auditory stimulation was needed: vocal versus non vocal stimuli (VOC vs. NVO). This comparison revealed greater activation of bilateral temporal areas (STS) for vocal than non-vocal stimuli in each group of participants, but without important occipital activations (Figure 2 and Table 2).

Congenital and acquired blind persons were separated in two groups in order to have more specific inter-group comparisons. Each of these groups was then compared to the sighted group. These contrasts did not reveal the expected important differences in occipital areas, but revealed stronger activation in left STS (and a trend for the right STS, see Table 2) for the congenitally blind group when compared to the other two groups (Figure 3 and Table 2). However, a trend was also seen in favour of the congenitally blind group for the fusiform area when compared to the two other groups (see Table 2).

### **Correlation analysis**

Performance at the speaker discrimination task performed offline (cf. Methods) was compared between the three groups. No difference was found between them ( $F(2, 23) = 0.066, p=0.937$ ). In order to investigate the possible functional role of the observed activations, correlation analyses were performed. These analyses examined voxelwise co-variation between behavioral performance at the speaker discrimination task and BOLD signal in the VOC vs. NVO condition. Correlation results for the blind subjects (the two groups pooled together) yielded two foci in the right temporal areas, one in the central and one in the posterior part of the right STS (Figure 4 and Table 2). Correlations between BOLD values (extracted from 5-mm radius spheres) at the two locations and individual behavioral scores yielded high values: the highest correlation peak was found in the right occipito-temporal area ( $r=0.86, p<0.01$ ) while the second one was in the STS ( $r=0.48,$

$p=0.08$ ). No significant peak was found in the left temporal areas but, once again, a trend was observed (see Table 2). No significant correlation between activation and behaviour, though, was observed in the sighted group.

## **Discussion**

We measured brain activity in blind and sighted subjects during auditory stimulation with natural vocal and non-vocal sounds of the environment. Four main findings emerged from the study:

- 1) Activation elicited by the mix of natural sounds included occipital areas in the blind, but not sighted subjects.
- 2) In contrast, activations of temporal areas were significantly less strong in the blind subjects.
- 3) The congenitally blind subjects recruited additional voice-selective areas along left posterior STS and at a lesser degree in fusiform areas.
- 4) Correlation between voice discrimination performance and activations in these voice-selective areas are seen for blind but not sighted group.

### **Recruitment of visual areas in the blind**

In the first contrast of the experiment (All versus Silence or ALL vs. SIL), when a great variety of sounds were used (voices and non-vocal sounds of different sources) and compared to silence, blind persons showed occipital activations as predicted by our hypotheses. This was not surprising since several previous studies have found that occipital areas are recruited for various non-visual tasks or conditions. These results are in agreement with the cross-modal plasticity suggested in the literature for blind persons.

Also, blind persons seemed to present not only an increased activation of occipital areas for a general auditory stimulation but also a relatively less important activation (or more prominent “deactivation”) for other areas like the prefrontal ones and also possibly

the parietal and temporal areas. These results might suggest a possible difference in the cross-talk between cortical areas for the two groups. For example, with general auditory stimulation, blind persons might utilize more of their occipital areas and less of their temporal areas. In contrast, the sighted persons activate more the temporal areas while inhibiting the occipital ones. Cortical dynamics might be different between the blind and the sighted groups, because of the influence of the visual input.

#### **Extended voice-selective activation in the blind**

In the second comparison of the experiment (Vocal versus Non vocal or VOC vs. NVO), the activations in the STS regions shown in all groups suggested that they all use these regions for voice processing. This is an important observation since other areas could have been more important for voice processing in the blind groups because of some plasticity process. Interestingly, the non specific occipital activations shown for blind groups in the first part of the experiment were not seen in any group except for small activations in the fusiform areas in the congenitally blind group.

Furthermore, it appears that all of the groups did not recruit STS regions at the same level. Indeed, the inter-group comparison showed an increased activation in the left STS, but only for the congenitally blind group. These results might suggest that congenitally blind might use their temporal cortex more, especially the STS, for voice processing. Furthermore, they do not seem to rely on visual areas for this specific function.

Finally, correlation analysis suggested the functionality of this region for the blind persons. In fact, this analysis provides additional evidence that STS areas might be related to vocal behavioral task for the blind group but not for the sighted one. These findings, in addition to the previous inter-group comparisons, suggest that, even if behavioral superiority was not seen for speaker discrimination task, STS areas might be more involved in voice processing in blind persons, especially for those who lost sight since birth.

### **Specific functional roles for regions along the STS?**

Many brain imaging studies have reported activations along the STS. For example, this was observed in the context of speech processing (Zatorre et al., 1992) and voice perception (Belin et al., 2000; Belin et al., 2002). This was also reported in many biological motions such as mouth movement (Puce et al., 1998; Campbell et al., 2001), sign language (Neville et al., 1998; Sadato et al., 2004), eye gaze (Puce et al., 1998), hand movement (Grèzes et al., 1999) body movement, (Howard et al., 1996) implied body movement (Kourtzi et al., 2000) and lip-reading (STS/STG, Calvert et al., 1997; Campbell et al., 2001; Olson et al., 2002). With specific stimuli like faces, it has even been suggested that STS would be part of a core system for visual analysis, especially sensitive to changeable aspects of faces (Haxby et al., 2000). Because STS areas might be sensitive to biological motion and also static stimuli that signal actions of others (Allison et al., 2000), they may have an important role in social behavior (Puce et al., 2003; Adolphs 2003, Allison et al., 2000).

STS areas might also be a crossroad of multisensory convergence. Indeed, in studies with monkeys, it has been shown that parts of the STS received both visual and auditory inputs (Bruce et al., 1981). Also, in humans, posterior STS could contribute to crossmodal binding as a heteromodal region even if it remained insensitive to meaning of objects (Beauchamps et al., 2004). In this role, STS would be important especially for perceptual features while perirhinal cortex would be necessary for conceptual representations (Taylor et al., 2006). In this vein, a study looking for sites of crossmodal integration at the cortical level revealed that an area of heteromodal cortex in the left ventral bank of the STS might fulfill this role (Calvert et al., 2000). Indeed, more activation in this specific STS region (and also in the right STS with less strict criteria) was seen when congruent audio-visual speech stimuli were presented. Other investigators have reported that synchronous audio-visual speech involved STS regions, with also unimodal visual areas (Macaluso et al., 2004). Also, left posterior STS might contribute to cross-modal binding of audio-visual

speech in the McGurk effect (Sekiyama et al., 2003) while a more recent event-related potentials (ERPs) and source analysis study suggests bilateral generators in superior temporal gyrus (STG) for the McGurk-mismatch negativity response (Saint-Amour et al., 2007) . However, another study suggested that STS areas were not implied in crossmodal integration but rather in biological movement analysis (Olson et al., 2002).

In the present study, STS activations were close to the voice-sensitivity maxima reported in previous studies about voice perception, especially in the middle and posterior parts of STS (Belin et al., 2000; Belin et al., 2002; Fecteau et al., 2004). The first correlation peak located in the posterior part of the right STS were not far from the other peaks reported in audio-visual speech studies concerning crossmodal binding but located in the left hemisphere (Calvert et al., 2000; Sekiyama et al., 2003; Macaluso et al., 2004). In the literature, many activations were observed along the STS for perception of biological motion, real or implied. Some of the activations in our study were close to these areas. In fact, it would be logical, especially for congenitally blind, that areas devoted to visual biological motion (face, eye gaze, body or hand movement) would deserve some other function in the auditory domain like voice processing in the present case.

#### **Face and voice areas: an eye for an ear?**

In the present study, apart of STS regions, the congenitally blind group has showed a trend for more activation in both fusiform areas when compared to the two other groups. The voice may be likened to an “auditory face” (Belin et al., 2004), therefore visual deprivation since birth might change the role of these fusiform face areas. Maybe these regions could be implied in some extent to voice processing. However, in the present case, fusiform face areas would remain less important than the STS areas. Interestingly, in early-deaf persons (before 2 years of age), it has been proposed that STS regions, normally used for voice processing, could be recruited for processing of face and hand movements (Sadato et al., 2004). In sighted subjects, it has already been reported that fusiform face areas could

be recruited during familiar speaker recognition task (von Kriegstein et al., 2005). Maybe these specialized areas for face and voice processing could be even more recruited by the other modality, at least partially, if the deprivation occurred before a critical early age.

**Plasticity: intra-modal, cross-modal or both?**

One might ask if some functions favour intra-modal instead of cross-modal plasticity or if both processes might be useful in some situations. In other words, does the function rely more on the expected structures, or require additional areas. In the present case, intra-modal plasticity, or plasticity of dedicated areas, seems more important for the congenitally blind persons. However, because of the possible multimodal role of the STS areas and the small activations of fusiform visual areas, we cannot completely rule out the cross-modal plasticity with our results.

In prior studies with blind persons, crossmodal plasticity involved multimodal areas and/or the visual cortex. Areas in visual cortex might have special features allowing its recruitment for some tasks but not for the others. For example, visual cortex of some blind individual showing supra normal performance in sound localization might process auditory information for this function (Gougoux et al., 2005). In human and animals, sound localization ability evolves progressively during the youth. Indeed, shape and size of head and ears change during growth, requiring for a flexible system which seems also important for adults (King et al., 2001; Kacelnik et al., 2006). This system has to adapt to these changes for binaural (head size) and monaural (pinnae size) cues or it will be soon outmoded.

In blind persons, who rely on non-visual cues, we might think that cross-modal plasticity could certainly be a good means to allow this adaptation for sound localization (Gougoux et al., 2005). Braille reading, a more complex and cognitive task in which many blind persons excel would surely benefit from a more extended period for plasticity but also

from “extra territory” to support this function (see Sadato et al., 1996; Cohen et al., 1997). Interestingly, even some sighted persons seem to be able to recruit occipital areas for this task but only in special conditions and for a limited time period (Zangaladze et al., 1999). Tasks involving speech (Röder et al., 2002) or verbal memory (Amedi et al., 2003) would be other relevant examples of this crossmodal recruitment.

On the other hand, other functions, like voice perception, might not have access to a similar extended period for cross-modal plasticity. Maybe we are confronted with a more biologically “hard-wired” innate system, already functional before birth. Increased dependency on this system, possibly less flexible, would then be the preferred strategy for the blind persons. In other words, voice processing in these individuals would rely more on a dedicated system, the same as sighted subjects, since this important function is present early in life in a preprogrammed area. Some data in the literature would support this idea that cross-modal plasticity may not necessarily be the only mechanism to consider. Indeed, some studies have shown intra-modal plasticity in auditory cortex of blind individuals. For example, the tonotopic region of area A1 in blind persons seemed to be enlarged when compared to the same area of sighted subjects (Elbert et al., 2002), presumably reflecting greater use of auditory cues in the blind. Similarly, increased finger somatosensory (Sterr et al., 1998) and motor (Pascual-Leone & Torres, 1993) representation were also reported in blind persons reading Braille when compared to sighted persons. Also, in animal studies, enhanced recruitment and sharpening of spatial tuning of auditory cortical neurons have also been found in binocularly deprived cats (Rauschecker and Korte, 1993). Thus, the two kinds of plasticity or even a combination of intra-modal and cross-modal plasticity involving visual cortex might be important depending of the condition. However, in the present study, intra-modal seems to prevail over cross-modal plasticity as a way to compensate.

**Cortical dynamics in blind and sighted persons: different “cross-talks”?**

In the first part of the experiment (ALL vs. SIL), some differences were seen in the patterns of activations between the groups. While the blind group showed some activation in both temporal and occipital areas, the sighted group showed a relatively more important temporal activation with occipital deactivations. These results suggest some possible changes in the specific cortical dynamics of each group. In a way, the blind group seemed to present a “coupled system” since both the occipital and temporal areas were activated. On the other hand, a “reciprocal system” could be present for the sighted group since temporal activation was opposed to an occipital deactivation.

Many previous studies with sighted participants have shown that following stimulation in one modality, cross-modal inhibition might occur in the unattended modalities (Haxby et al., 1994; Kwashima et al., 1995; Shulman et al., 1997; Laurienti et al., 2002; Brandt et al., 2002; Johnson and Zatorre, 2005) or even in some areas within a same modality (Brandt et al., 2002; Pelphrey et al., 2003). Because deactivation is not seen in all studies, some authors suggested that the phenomenon may be related to the nature of the task (Shulman et al., 1997; Laurienti et al., 2002). Some other authors suggested that activity decreases might also be independent of the task, representing a suppression of default brain functionality (Raichle et al., 2001).

Some studies also suggest differences in cortical dynamics between blind and sighted persons. Deactivation of the primary visual areas has been previously seen in sighted subjects following tactile discrimination tasks whereas in blind subjects, activation was shown in the same area (Sadato et al., 1996). In the context of auditory localization, Weeks and coworkers (1998) also reported some occipital deactivation in sighted while blind persons showed activation for the same area. A similar phenomenon was observed in one of our previous studies (Gougoux et al., 2005), especially during binaural localization experiments in which sighted subjects showed deactivation in both extra-striate and striate



areas of the occipital lobe, while it was not observed in either subset of early blind individuals. Therefore cross-modal inhibitory processes could be different in blind subjects when compared to sighted subjects. Blind subjects might not have to temporarily inhibit part of the normally competing visual cortex when they perform some non-visual condition. Whereas the sighted subjects seem to “close the mind’s eye” in a context of selective attention (as stated by Kawashima and coworkers), blind persons might utilize their visual cortex to carry out some other non visual tasks, like auditory localization, Braille reading or even more general auditory processing. The present results of the ALL vs. SIL comparison might illustrate this possibility. However, it is important to mention that this difference between blind and sighted persons is not seen in every condition, corroborating the comments of authors suggesting this phenomenon might be dependent on the nature of the task.

***Voice discrimination in blind versus sighted persons: any differences?***

Voice and face perception remain two important means to recognize persons at a distance in our environment. Behaviourally speaking, sighted individuals might have an advantage, since they may use both cues in this situation or at least the cue available depending on the situation. On the other hand, blind person would use voice perception as the main channel to recognize people. Pressure is on this channel and could force them to use it more efficiently at least to compensate.

Many studies showed some kind of superiority for blind persons in auditory tasks like sound localization (Rice et al., 1970; Muchnick et al., 1991; Ashmead et al., 1998; Lessard et al., 1998; Röder et al., 1999; Voss et al., 2005) even if some others have failed to show this advantage (Wanet et al., 1985; Zwiers et al., 2001). One might ask if it is also the case for voice discrimination. At the behavioral level, we might expect that blind persons (especially those who lost sight from birth) should be equal or even better at completing this discrimination, since they compensate for many non-visual tasks. On the other hand, voice perception is normally accomplished with ease and accuracy by most people,

suggesting that it will be difficult for the blind group to outperform the sighted persons. This question was addressed in a few studies but the results remain equivocal. In a study by Bull et al. (1983), blind persons were better at selecting target voices when compared to sighted persons in a voice-recognition test. However, this performance was not related to age of onset of blindness, number of years of blindness or even degree of blindness. Other authors did not find any difference between blind and sighted persons in another voice recognition task (Winograd et al., 1984). Finally, in a gender identification task (with voices of pre-pubertal children), Gunzburger and collaborators (1987) failed to find clear difference between the two groups.

Would the reported activations of STS areas in blind persons be responsible for a better behavioral performance in the present study? In the opposite case, it could be relevant to mention that individuals with autism, who are known to have some deficit in voice perception, showed no activation of STS in a similar paradigm (Gervais et al., 2004). However, the behavioral results in the present study did not yield any difference between the groups. In other words, blind persons were neither superior nor worse at this task. A possible ceiling effect was present suggesting that the speaker discrimination task was not difficult enough to discriminate between the groups. Consequently, it may be important in future studies to verify if blind persons perform differently in other vocal tasks (discrimination and recognition). Special focus should be put on designing a more discriminative task. A good way to address this question might be to use series of voices obtained through auditory morphing between two distinct voices. This could be interesting to verify gender discrimination or possibly other variables in speaker discrimination.

## **Conclusion**

Cortical reorganization in blindness may mediate a variety of behavioral adaptations relevant to everyday activities. Nevertheless, occipital recruitment might not be the only way to accomplish this adaptation. The present study establishes for the first time in blind

persons an overreliance on the STS regions for blind persons in voice perception suggesting that intra-modal plasticity, or at least plasticity in dedicated pathways, might constitute another means of carrying out specialized auditory functions. Voice perception might be a highly specialized, perhaps modular function, which therefore recruits a hard-wired substrate, similar to the visual face area (Belin et al., 2000). Also, it was suggested that blind and sighted persons might have different cortical dynamics in “general” sound processing, a difference probably shaped by these reorganization processes.

## References

Adolphs R (2003) Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nature Reviews Neuroscience* 4: 165-178.

Allison T, Puce A, McCarthy G (2000) Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends Cogn Sci.* 4: 267-278.

Amedi A, Raz N, Pianka P, Malach R, Zohary E (2003) Early ‘visual’ cortex activation correlates with superior verbal memory performance in the blind. *Nat Neurosci* 6 : 758-766.

Arno P, De Volder AG, Vanlierde A, Wanet-Defalque MC, Streel E et al. (2001) Occipital activation by pattern recognition in the early blind using auditory substitution for vision. *NeuroImage* 13: 632-645.

Ashmead DH, Wall RS, Ebinger KA, Eaton SB, Snook-Hill MM et al. (1998) Spatial hearing in blind children with visual disabilities. *Perception* 27:105-122.

Beauchamps MS, Lee KE, Argall BD, Martin A (2004). Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron* 41, 809-823.

Belin P, Zatorre RJ, Lafaille P, Ahad P & Pike B (2000) *Nature* 403:309-312.

Belin P, Zatorre RJ, Ahad P (2002) Human temporal-lobe response to vocal sounds. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 13: 17-26.

Belin P, Fecteau S, Bédard C (2004) Thinking the voice: neural correlates of voice perception. *Trends in Cognitive Sciences* 8(3): 129-135.

Brandt T, Glasauer S, Stephan T, Bense S, Yousry TA et al. (2002) Visual-vestibular and visuo-visual cortical interaction. New insights from fMRI and PET. *Ann NY Acad Sci* 956: 230-241.

Bruce CJ et al. (1981) Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaques. *J Neurophysiol.* 46: 369-384.

Bull R, Rathborn H, Clifford BR (1983) The voice recognition accuracy of blind listeners. *Perception* 12: 223-226.

Burton H, Snyder AZ & Raichle ME (2004) Default brain functionality in blind people. *PNAS* 101(43): 15500-15505.

Burton H, Snyder AZ, Diamond JB, Raichle ME (2002a) Adaptive changes in early and late blind: a fMRI study of verb generation to heard nouns. *J Neurophysiol* 88: 3359-3371.

Burton H, Snyder AZ, Conturo TE, Akbadak E, Ollinger JM et al. (2002b) Adaptive changes in early and late blind: a fMRI study of Braille reading. *J Neurophysiol* 87: 589-607.

Calvert GA, Bullmore ET, Brammer MJ, Campbell R, Williams SC, et al. (1997) Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science* 276: 593-595.

Calvert GA, Campbell R, Brammer MJ (2000) Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Curr. Biol.* 10: 649-657.

Campbell R, MacSweeney M, Surguladze S, Calver G, McGuire P, Suckling J, Brammer MJ, David AS (2001) Cortical substrates for the perception of face actions: an fMRI study of the specificity of activation for seen speech and for meaningless lower-face acts (gurning). *Brain Res. Cogn Brain Res.* 12: 233-243.

Collins D, Neelin P, Peters T, Evans A (1994) Automatic 3D intersubject registration of MR volumetric data in standardized Talairach space. *J Comput Assisted Tomogr* 18: 192-205.

Cohen LG, Ceinik P, Pascual-Leone A, Corwell B, Faiz L, et al. (1997) Functional relevance of cross-modal plasticity in blind humans. *Nature* 389: 180-183.

Elbert T, Sterr A, Rockstroh B, Pantev C, Müller MM, et al. (2002) Expansion of the tonotopic area in the auditory cortex of the blind. *J Neurosci* 22, 9941-9944.

Fecteau S, Armony JL, Joanette Y, Belin P (2001) Is voice processing species-specific in human auditory cortex? An fMRI study. *NeuroImage* 23: 840-848.

Gervais H, Belin P, Boddaert N, Leboyer M, Coez A et al. (2004) Abnormal cortical voice processing in autism. *Nature Neuroscience* 7: 801-802.

Goldreich D, Kanics IM (2003) Tactile acuity is enhanced in blindness. *J neurosci* 23: 3439-3445.

Gougoux F, Lepore F, Lassonde M, Voss P, Zatorre RJ, Belin P (2004) Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind. *Nature* 430: 309.

Gougoux F, Zatorre R, Lassonde M, Voss P, Lepore F (2005) A Functional Neuroimaging Study of Sound Localization : Visual Cortex Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals. *PLOS* 3(2) :0324-0333.

Grèzes J et al. (1999) The effects of learning and intention on the neural network involved in the perception of meaningless actions. *Brain* 122: 1875-1887.

Gunzburger D, Bresser A, Ter Keurs M (1987) Voice identification of prepubertal boys and girls by normally sighted and visually handicapped subjects. *Language and Speech* 30: 47-58.

Hall D, MP Haggard MP, Akeroyd MA, Palmer AR, Quentin Summerfield A, Elliott MR, Gurney EM, Bowtell RW (1999) "Sparse" temporal sampling in auditory fMRI. *Hum Brain Map* 7: 213-223.

Hamilton RH, Pascual-Leone A, Schlaug G (2004) Absolute pitch in blind musicians. *Neuroreport* 15: 803-806.

Haxby JV, Hoffman EA, Gobbini MI (2000) The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Sciences* 4: 223-233.

Haxby JV, Horowitz B, Ungerleider LG, Maisog JM, Pietrini P et al. (1994) The functional organization of human extrastriate cortex: a PET-rCBF study of selective attention to faces and locations. *J Neurosci* 14: 6336-6353.

Hillenbrand JM, Getty LA, Clark MJ, Wheeler K (1995) *J Acoust Soc Am* 97: 1300-1313.

Howard RJ et al. (1996) A direct demonstration of functional specialization with motion-related visual and auditory cortex of the human brain. *Current Biology* 6, 1015-1019.

Hull T, Mason H (1995) Performance of blind children on digit-span tests. *J Vis Impair Blindn* 89: 166-169.

Johnson JA, ZatorreRJ (2005) Attention to Simultaneous Unrelated Auditory and Visual Events: Behavioral and Neural Correlates. *Cerebral Cortex* 15: 1609-1620.

Kawashima R, O'Sullivan B T, Roland P E (1995) Positron-emission tomography studies of cross-modality inhibition in selective attention tasks: Closing the "minds eye." *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 5969-5972.

King AJ, Kacelnik O, Mrsic-Flogel TD, Schnupp JWH, Parsons CH, et al. (2001) How plastic is spatial hearing? *Audiol Neurootol* 6: 182-186.

Kourtzi Z, Kanwisher N (2000) Activation in human MT/MST by static images with implied motion. *J. Cogn. Neurosci.* 12: 48-55.

Korte T, Rauschecker JP (1993) Auditory spatial tuning of cortical neurons is sharpened in cats with early blindness. *J Neurophys* 70: 1717-1721.

Kujala T, Alho K, Kekoni J, Hämäläinen H, Reinikainen K et al. (1995) Auditory and somatosensory event-related potentials in early blind humans. *Exp Brain Res* 104: 519-526.

Laurienti PJ, Burdette JH, Wallace MT, Yen YF, Field AS et al. (2002) Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. *J Cog Neurosci* 14: 420-429.

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

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

Liotti M, Ryder K, Woldroff MG (1998) Auditory attention in the congenitally blind: where, when and what gets reorganized? *NeuroReport* 9: 1007-1012.

Macaluso E, George N, Dolan R, Spence C, Driver J (2004) Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study. *NeuroImage* 21: 725-732.

Muchnick C, Efrati M, Nemeth E, Malin M Hildesheimer M (1991) Central auditory skills in blind and sighted subjects. *Scand Audiol* 20: 19-23.

Neville HJ et al. (1998) Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects : biological constraints and effects of experience. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95: 922-929.



Niemeyer W, Starlinger I (1981) Do the blind hear better? II Investigations of auditory processing in congenital and early acquired blindness. *Audiology* 20: 510-515.

Olson I, Gatenby JC, Gore JC (2002) A comparison of bound and unbound audio-visual information processing in the human cerebral cortex. *Cogn. Brain Res.* 14: 129-138.

Pascual-Leone A & Torres F (1993) Plasticity of the sensorimotor cortex representation of the reading finger in Braille readers. *Brain* 116: 39-52.

Pelphrey KA Mack P B, Song A, Güzeldere G, McCarthy G (2003) Faces evoke spatially differentiated patterns of BOLD activation and deactivation. *NeuroReport* 14: 955-959.

Puce A et al. (1998) Temporal cortex activation of humans viewing eye and mouth movements. *J. Neurosci.* 18: 2188-2199.

Puce A, Perrett D (2003) Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 358: 435-445.

Raichle ME, MacLeod AM, Snyder AZ, Powers WJ, Gusnard DA, et al. (2001) A default mode of brain function *PNAS USA* 98: 676-682

Rauschecker JP (1995) Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex. *Trends Neurosci* 18(1): 36-43.

Rauschecker JP, Korte M (1993) Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex. *J Neurosci* 13: 4538-4548.

- Rice CE (1970) Early blindness, early experience and perceptual enhancement. *Amer Found Blind Res Bull* 22: 1-22.
- Röder B, Teder-Sälejärvi W, Sterr A, Rösler F, Hillyard SA, et al. (1999) Improved auditory spatial tuning in blind humans. *Nature* 400: 162-166.
- Röder B, Rosler F, Neville HJ (2001) Auditory memory in congenitally blind adults: a behavioural-electrophysiological investigation. *Cog Brain Res* 11: 289-303.
- Röder B, Stock O, Bien S, Neville HJ, Rosler F (2002) Speech processing activates visual cortex in congenitally blind humans. *Eur J Neurosci* 16 : 930-936.
- Sadato N, Pascual-Leone A, Grafman J, Ibanez V, Deiber MP, et al. (1996) Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. *Nature* 380: 526-528.
- Sadato N, Yamada H, Okada T, Yoshida M, Hasegawa T, et al. (2004) Age-dependent plasticity in the superior temporal sulcus in deaf humans : a functional MRI study. *BMC Neuroscience* 5:56.
- Saint-Amour D, De Sanctis P, Molholm S, Ritter W, Foxe JJ (2007) Seeing voices: High-density electrical mapping and source-analysis of the multisensory mismatch negativity evoked during the McGurk illusion. *Neuropsychologia* 45(3): 587-597.
- Sekiyama K, Kanno I, Miura S, Sugita Y (2003) Auditory-visual speech perception examined by fMRI and PET. *Neurosci. Res* 47: 277-287.

Sterr A, Müller MM, Elbert T, Rockstroh B, Pantev C, et al. (1998) Perceptual Correlates of Changes in Cortical Representation of Fingers in Blind Multifinger Braille Readers. *J Neurosci.* 18(11): 4417-4423.

Shulman GL, Corbetta M, Buckner RL, Raichle ME, Fiez JAL et al. (1997) Top-down modulation of early sensory cortex. *Cereb Cortex* 7: 193-206.

Talairach J, Tournoux P (1988) *Co-planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain*. New York: Thieme Medical. 122 p.

Taylor KI, Moss HE, Stamatakis EA, Tyler LK (2006) Binding crossmodal object features in prirhinal cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103: 8239-8244.

Toldi J, Farkas T, Volgyi B (1994a) Neonatal enucleation induces cross-modal changes in the barrel cortex of rat. A behavioural and electrophysiological study. *Neurosci Lett* 167(1-2): 1-4.

Toldi J, Rojik I, Feher O (1994b) Neonatal monocular enucleation-induced cross-modal effects observed in the cortex of adult rat. *Neuroscience* 62(1): 105-14.

Turner R, Jezzard P (1994) *Functional Neuroimaging Technical Foundations* (eds Thatcher, R.W., Hallet, M., Zeffiro, T., John, E.R. & Huerta, M.) 69-78 (Academic, San Diego, 1994).

Van Boven RW, Hamilton RH, Kauffman T, Keenan JP, Pascual-Leone A (2000) Tactile spatial resolution in blind Braille readers. *Neurology* 54: 2230-2236.

von Kriegstein K, Kleinschmidt A, Sterzer P, Giraud AL (2005) Interaction of face and voice areas during speaker recognition. *J Cogn Neurosci* 17: 367-376.

Voss P, Lassonde M, Gougoux F, Guillemot JP, Lepore F (2005) Early- and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far space. *Curr Biol* 14: 1734-1738.

Wanet MC, Veraart C (1985) Processing of auditory information by the blind in spatial localization tasks. *Percept Psychophys* 38: 91-96.

Weeks RA, Aziz-Sultan A, Bushara KO, Tian B, Wessinger CM et al. (1999) A PET study of human auditory spatial processing. *Neurosci Lett* 262: 155-158.

Weeks RA, Horwitz B, Aziz-Sultan A, Tian B, Wessinger CM, et al. (2000) A positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. *J Neurosci*. 20: 2664-2672.

Winograd E, Kerr NH, Spence MJ (1984) Voice recognition: Effects of orienting task, and a test of blind versus sighted listeners. *Amer J Psychology* 97: 57-70.

World Health Organization (1989) Tenth Revision of the International Classification of Disease. Geneva: World Health Organization. 2,141 p.

Worsley K, Evans A, Marrett S, Neelin P (1992) A three-dimensional statistical analysis for CBF activation studies in human brain. *J Cereb Blood Flow Metab* 12: 900-918.

Worsley KJ, Marrett S, Neelin P, Vandal AC, Friston KJ, Evans AC (1996). A unified statistical approach for determining significant signals in images of cerebral activation. *Human Brain Mapping* 4: 58-73.

Zangaladze A, Epstein CM, Grafton ST, Sathian K (1999) Involvement of visual cortex in tactile discrimination of orientation. *Nature* 401: 587-590.

Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E, Gjedde A (1992) Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. *Science* 256: 846-849.

Zwiers MP, Van Opstal AJ, Cruysberg, JR (2001) A spatial hearing deficit in early-blind humans. *J Neurosci* 21: 142, 1-5.

## **Acknowledgments**

FG was supported by a doctoral fellowship from Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and Fonds de la Recherche en Santé du Québec (FRSQ). The work was supported by grants from the Canadian Institutes of Health Research (CIHR) and Canada Research Chairs (CRC) to RZ, ML and FL. We thank Mathieu Héту, Mike Ferreira, Pierre Ahad, Marc Bouffard, Francine Giroux, André Cormier, Robert Lisbonna, Alan Evans, Bruce Pike, the McConnell Brain Imaging Center, the Nazareth and Louis Braille Institute (Pierre Rondeau), the Montreal Association for the Blind (Patricia Ferrarezi, Maria Moschopoulos), the Regroupement pour les Aveugles et Amblyopes de Montréal (Serge Poulin) and all the participants.

**Conflicts of interest.** The authors have declared that no conflicts of interest exist with any aspect of this study.

## **Author contributions.**

FG, PB, RZ, ML, FL contributed to the conception and design of the experiments, as well as to their realization, the analysis of the data and the composition and editing of the paper. PV contributed to realization of the experiments and the analysis of the data.

**Table 1. Characteristics of Blind and Sighted Participants**

Subject	Gender	Age (years)	Age at blindness onset	Etiology (years)	Residual Light Perception
<u>Congenitally Blind Group (n=5; mean age 30.4 y)</u>					
1	F	36	0	Bilateral retinal dysplasia	Y
2	F	23	0	Retinopathy of prematurity	N
3	F	21	0	Retinal detachment	N
4	M	40	0	Congenital, non specified	N
5	M	32	0	Leber's disease	Y
-----					
<u>Acquired Blind Group (n=10; mean age 34.2 y)</u>					
1	F	25	1	Retinoblastoma	N
2	M	23	2	Retinoblastoma	N
3	F	41	5	Retinoblastoma	Y
4	F	24	8	Retinal detachment	N
5	M	34	14	Leber's disease	N
6	M	36	14	Juvenile inflammatory rheumatism	N
7	F	33	22	Glaucoma	N
8	F	46	45	Pigmentary retinitis	Y

9	M	40	37	Glaucoma	N
10	M	40	37	Glaucoma Cataract	N

---

Sighted Group (n=14; mean age 26.3 y)

1	M	27
2	M	25
3	M	22
4	F	25
5	F	22
6	M	26
7	F	37
8	F	27
9	F	37
10	M	25
11	F	21
12	F	25
13	M	27
14	M	22

**Table 2.** Stereotaxic Coordinates and *t*-values of Activation and Deactivation Foci in Occipital and Temporal Areas

Groups/Contrasts	Areas	x	y	z	t-values
<i>ALL vs. SIL comparison</i>					
ALL BLIND vs SIG	Right Heschl gyrus, lateral portion	58	-16	14	-4.033
	Left Heschl gyrus, lateral portion	-52	-16	14	-3.319
	Right Lingual/Inf Occipital (BA 19)	34	-74	-12	5.026
	Right VI (BA 17)	12	-74	14	4.041
	Right Med Occipital Gyrus (BA 19)	44	-74	8	4.026
	Left Med Occipital Gyrus (BA 19)	-48	-78	2	5.070
	Left Lingual/ Inf Occipital (BA 19)	-36	-68	-18	4.168
<i>VOC vs. NVO comparison</i>					
SIG	Right STS (BA 22)	62	-22	2	8.351
	Right STS (BA 22)	56	-38	8	6.130
	Left STS (BA 22)	-58	-20	0	7.427
	Left STS (BA 22)	-62	-34	4	6.771
ACQ	Right STS (BA 21)	64	-12	-2	7.877
	Right STS (BA 21)	54	-20	-6	6.914
	Left STS (BA 22)	-58	-20	2	7.624
	Left STS (BA 21)	-56	-32	0	7.548
CONG	Right STS (BA 21)	60	-32	4	6.104
	Left STS (BA 21)	-64	-28	2	8.313
	Left Fusiform (BA 37)	-46	-46	-16	4.843
CONG-SIG	Right STS (BA 21)	60	-27	-2	3.286
	Left STS (BA 21)	-62	-30	-2	5.259
	Right Fusiform (BA 37)	34	-52	-16	3.780
	Right Lingual/Inf Occipital (BA 19)	36	-69	-15	3.498



	Left Fusiform (BA 37)	-46	-48	-16	4.069
CON-ACQ	Right ITG (BA 37)	50	-69	-2	3.562
	Right STS (BA 21)	58	-33	4	2.777
	Left STS (BA 21)	-70	-34	-2	5.526
	Left STS (BA 21)	-64	-28	2	5.523
	Right Fusiform (BA 37)	34	-52	-16	3.444
	Right Lingual/Inf Occipital (BA 19)	35	-69	-17	2.777
	Left Fusiform (BA 37)	-46	-48	-16	3.405
<b><i>Covariation with behavioral measure (% correct)</i></b>					
<b><i>all blinds only: VOC vs. NVO comparison</i></b>					
	Right STS (BA 21)	60	-44	2	4.812
	Right STS (BA 21)	60	-12	-2	4.183
	Left STS (BA 21)	-55	-50	-2	2.787

---

Coordinates x, y and z refer to standardized stereotaxic space (Talairach et al., 1988).

## Figure legends

### **Figure 1.** Intergroup contrasts in all sounds versus silence condition

Brain images represent the contrast between the blind (congenital and acquired pooled together) and the sighted group in sagittal (left and right), horizontal (middle upper image) and coronal (middle lower image). Regions of greater signal change in favour of the blind groups are shown as “relative activation” in colorscale (t statistics) overlaid on the subject’s average anatomical MR image in standard stereotaxic space. Conversely, regions of relative greater in favour of the sighted group are also shown as “relative deactivation”. Bar diagrams indicate mean signal change from silence for the three groups of participants (blue bars: congenitally blind, red bars: acquired blind group, yellow bars: sighted group). For the two blind groups, activations were seen in both occipital and temporal areas. In the case of the sighted group, a relatively more temporal activation was seen and deactivation of occipital areas was observed. Some differences were also seen for frontal and parietal areas. Y and Z coordinates refer to standardized stereotaxic space.

### **Figure 2.** Vocal versus non-vocal condition: Voice-sensitive activations in FMRI experiments for the three groups of participants

Regions of significantly greater signal change to vocal than to non-vocal sounds are shown in colorscale (t statistics) overlaid on the subject’s average anatomical MR image in standard stereotaxic space. As seen in previous studies, all groups have shown bilateral activations in regions along the STS participants in horizontal (upper panel) and coronal (lower panel) slices. Y and Z coordinates refer to standardized stereotaxic space.

### **Figure 3.** Intergroup contrasts in Vocal versus Non-vocal condition

(A) Imaging results. Horizontal (left) and coronal (middle) images showing the congenitally blind group compared to acquired blind group (upper panel) and sighted group (lower panel) respectively. These contrasts yielded the differences in region along the STS between the congenitally blind group and the two other groups, especially on the left side. Y and Z coordinates refer to standardized stereotaxic space.

(B) Histograms. In the right section of the figure, intergroup maxima are seen for the Vocal versus Non-vocal contrast between congenitally blind and acquired group (upper panel) and sighted group (lower group) respectively. Bars represent signal changes in per cent (mean  $\pm$  s.e.). Significant differences are seen between the congenitally groups and the two other groups. Blue bars indicate the congenitally blind group, red bars indicate the acquired blind group while the yellow bars represent the sighted group.

**Figure 4.** Correlational analysis for Vocal versus Non-vocal condition

These panels show the correlational analysis between performances in speaker discrimination task (% correct) and BOLD signal in a group of congenitally and acquired blind subjects. The two columns of brain images (left images serie, sagittal section; middle image series, horizontal sections) illustrate the statistical map of the correlation which is significant for two regions along the STS. The red arrows in the sagittal slices indicate the focus selected for the respective horizontal slices. The scattergrams show the individual values (effect size/individual baseline) extracted from these two regions. X and Z coordinates refer to standardized stereotaxic space.

Figure 1

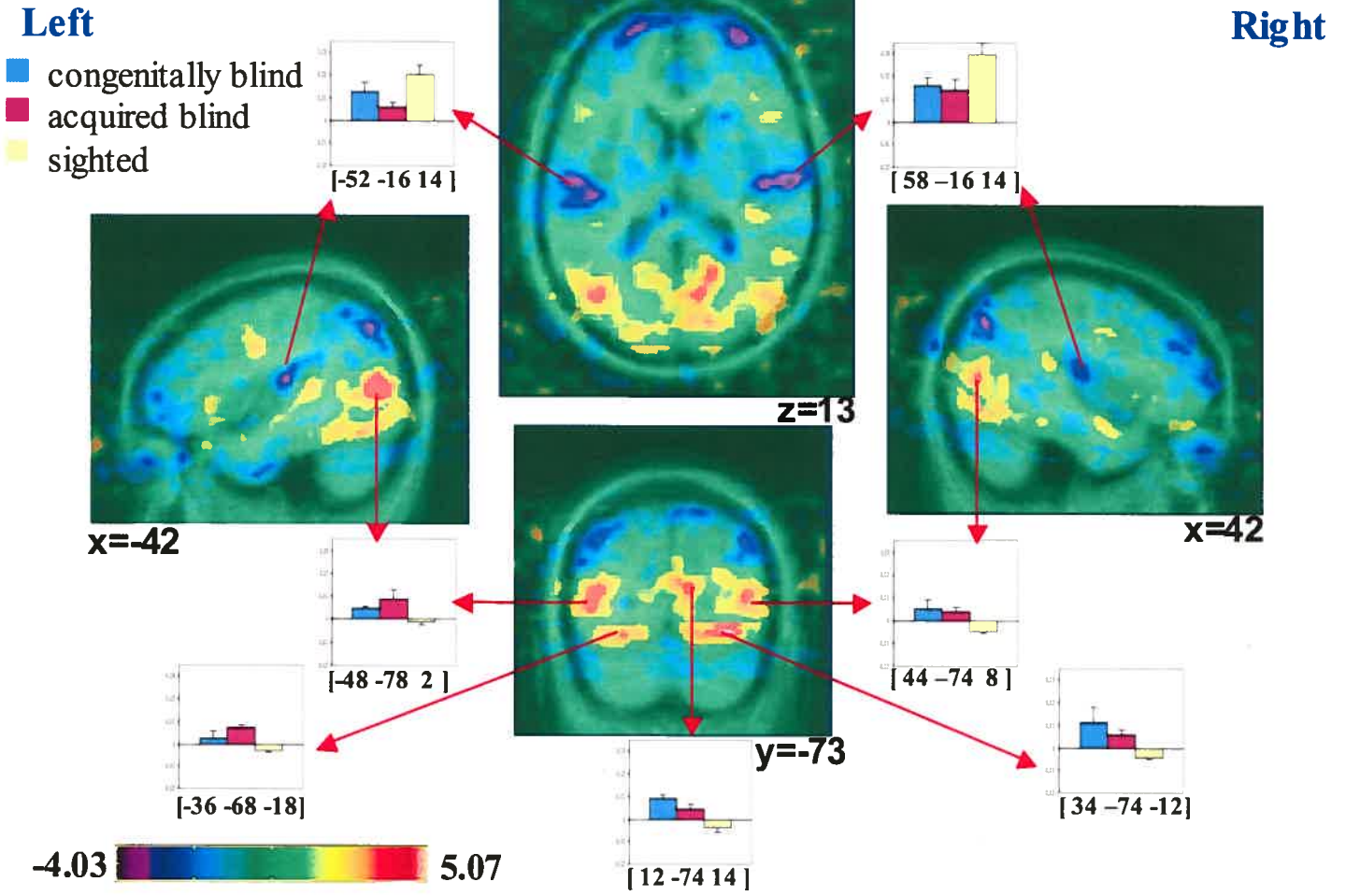


Figure 2

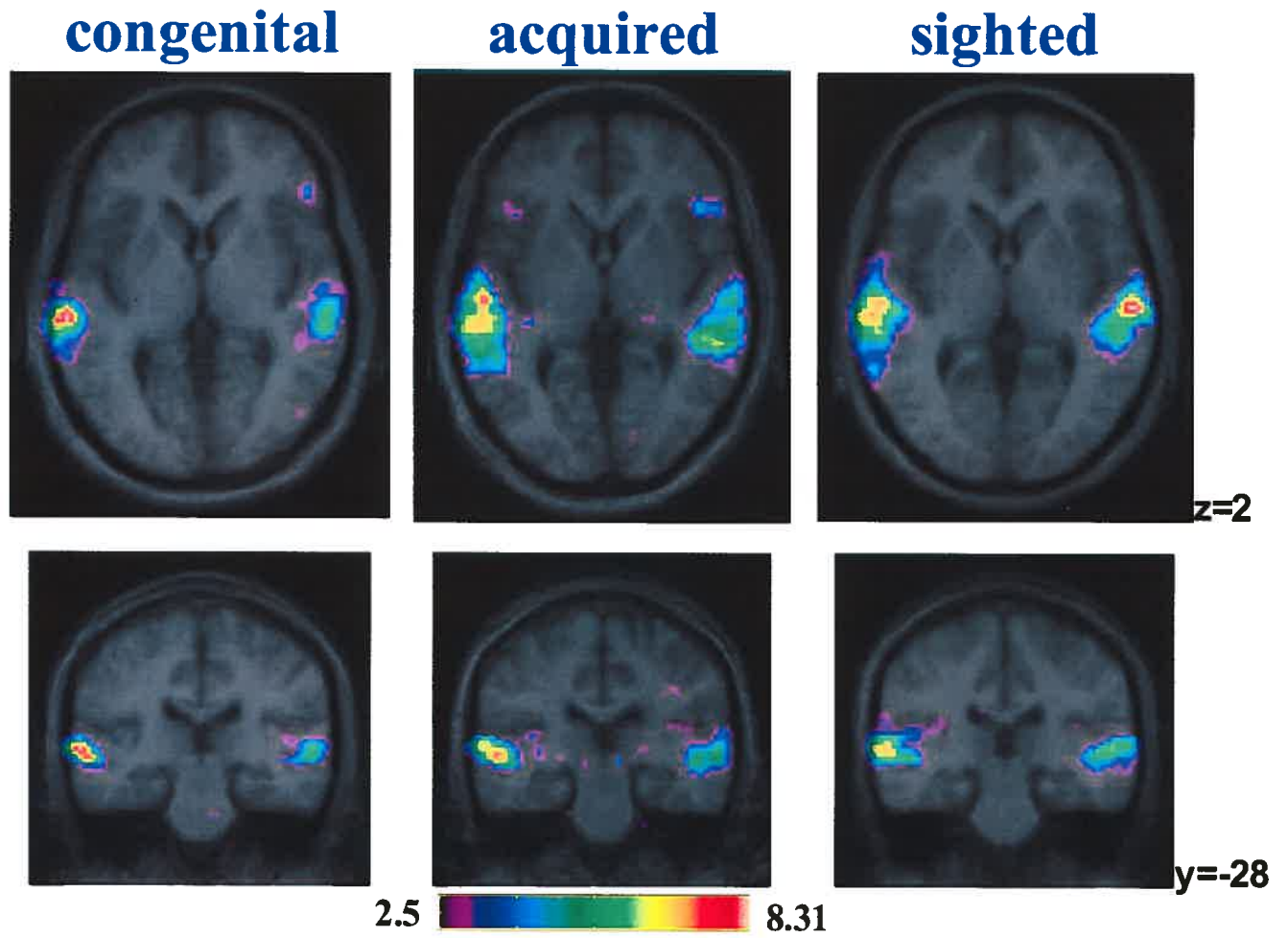


Figure 3

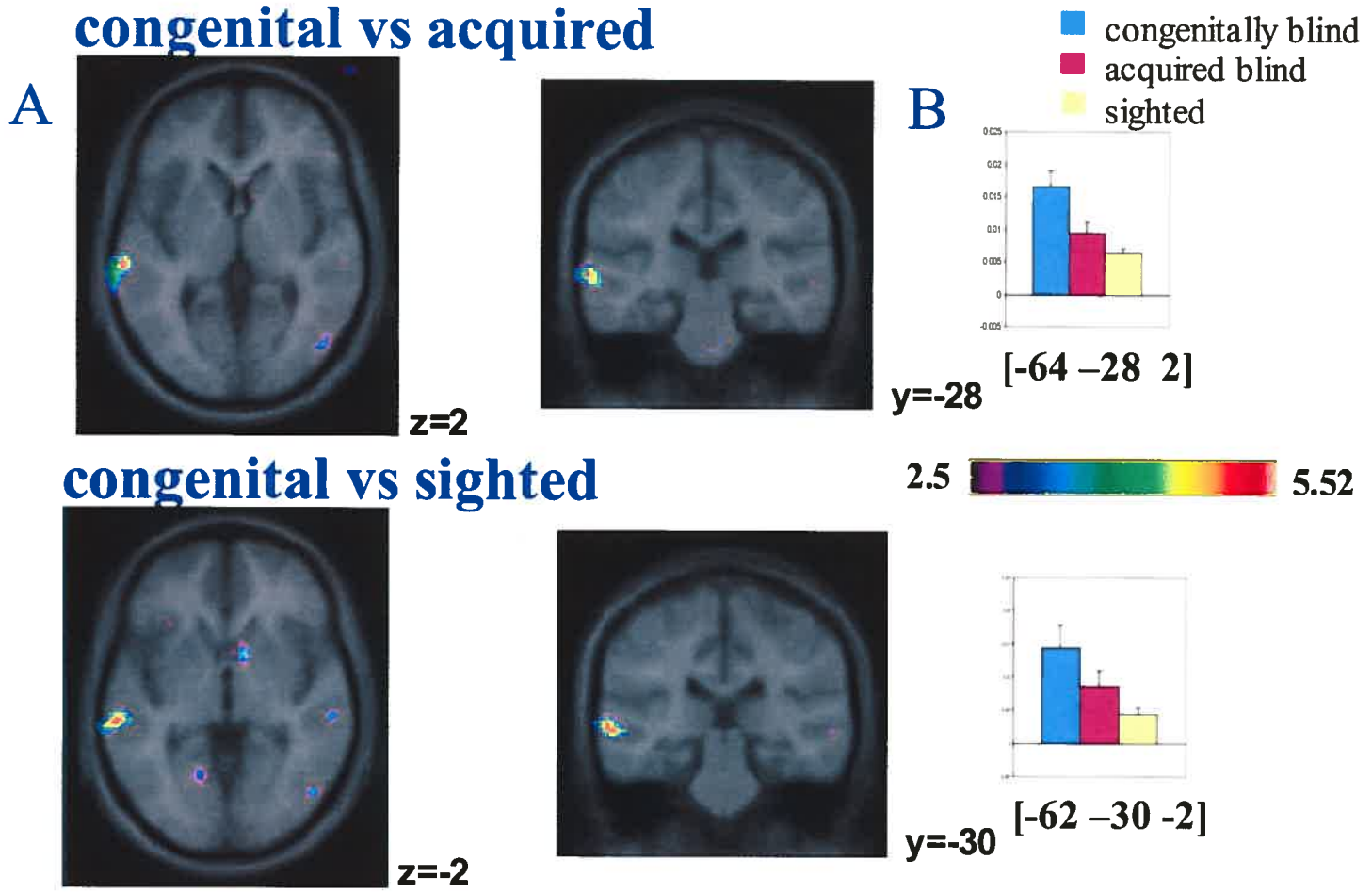
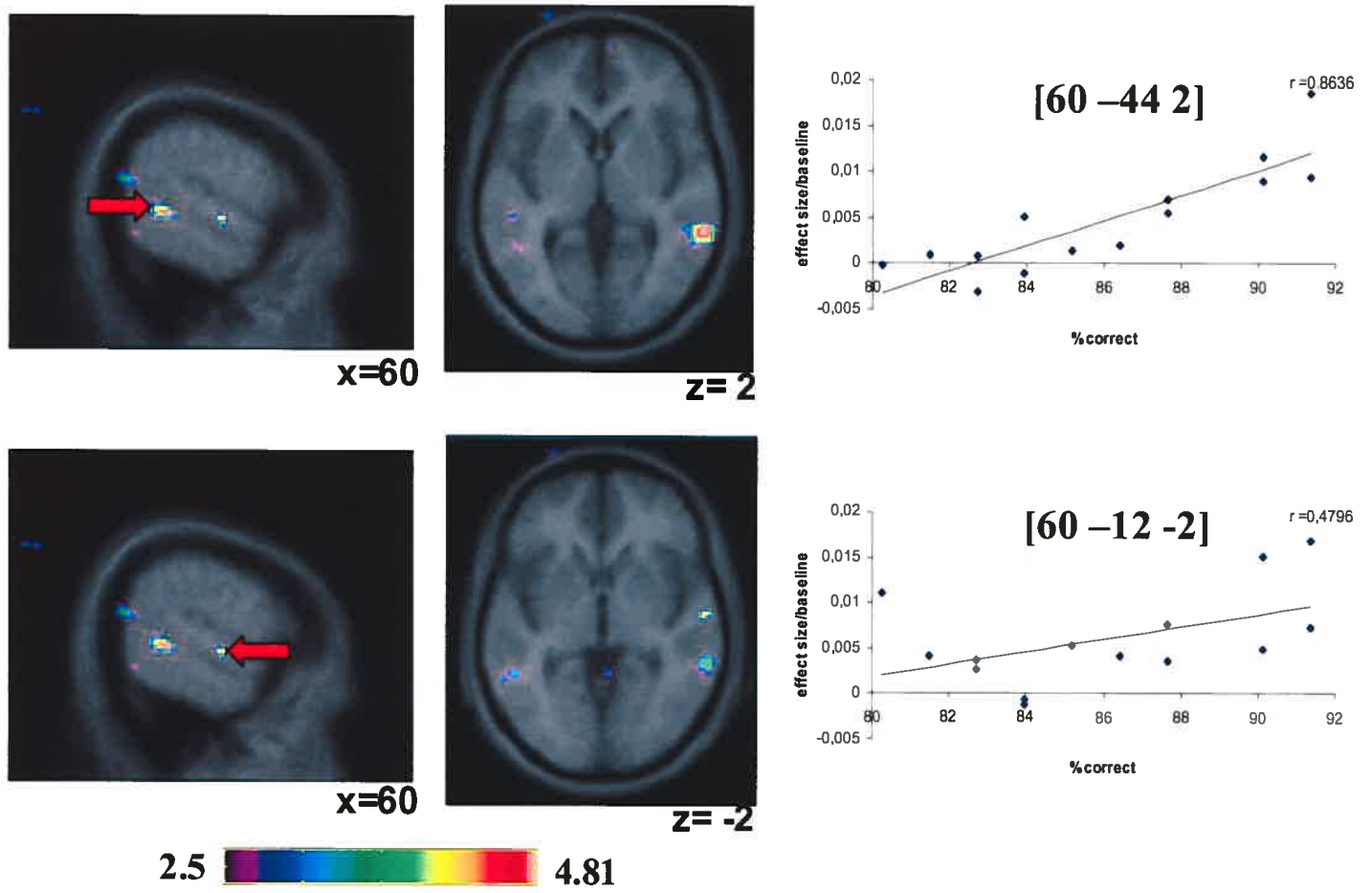


Figure 4



## **Discussion générale**



Le but général de la présente thèse était d'étudier le comportement et la réorganisation cérébrale fonctionnelle en modalité auditive chez une population non-voyante. L'absence ou la perte d'une modalité sensorielle telle la vision permet d'étudier le phénomène de plasticité cérébrale et les comportements qui pourraient y être associés. Des personnes ayant perdu la vue à différents âges (de la naissance à l'âge adulte) ont participé aux trois études présentées dans cette thèse. Lors de ces trois études, nous avons pu utiliser pour les différentes conditions des stimuli plus simples en contexte non spatial (direction du changement de hauteur tonale) ou spatial (localisation sonore), ainsi que des stimuli plus complexes en contexte non spatial (perception et discrimination de la voix).

Cette discussion permet de revoir les hypothèses émises lors des trois études présentées, de comparer les résultats obtenus avec la littérature existante et, enfin de souligner les connaissances acquises par ces études. En premier lieu, une étude strictement comportementale sera présentée, à savoir une tâche de jugement de la direction du changement de hauteur tonale. Seront alors discutés les résultats obtenus auprès des personnes non-voyantes et voyantes ainsi que la possible réorganisation cérébrale qui pourrait sous-tendre cette performance comportementale. En second lieu, seront discutés les résultats issus de l'étude de localisation sonore en imagerie cérébrale (TEP). L'accent sera alors mis sur l'importance du lien entre le comportement et la réorganisation intermodale observée seulement chez certaines personnes non-voyantes. De plus, nous discuterons des raisons pouvant expliquer cette variabilité individuelle. Finalement, nous nous pencherons sur l'étude s'intéressant à la perception de la voix chez les personnes non-voyantes et sur l'apport de la plasticité intramodale dans un contexte de compensation.

### **Jugement de la direction du changement de la hauteur tonale chez la personne non-voyante : sur la voie de la musique, le plus tôt le mieux?**

Lors de cette expérience, nous avons pu comparer les performances de personnes non-voyantes ayant perdu la vue à différents âges avec celle de personnes voyantes dans une tâche à saveur musicale. Les participants devaient juger de la direction du changement de hauteur tonale entre deux sons purs lors d'une tâche comportant différents niveaux de complexité tant pour le domaine spectral (différence de fréquence) que temporel (différence de temps). L'analyse faite ensuite permettait de comparer globalement l'ensemble des résultats ou même ceux reliés aux deux domaines d'une manière plus spécifique.

Tout d'abord, on a pu vérifier l'hypothèse de départ à savoir que les personnes non-voyantes ayant perdu la vue en jeune âge ont montré une meilleure performance en jugement de la direction du changement de hauteur tonale. De leur côté, les personnes non-voyantes ayant perdu la vue à un âge plus avancé ainsi que les personnes voyantes ne montraient pas une telle performance. Fait intéressant, cette supériorité était visible, non seulement au niveau global mais également dans les domaines spécifiques demandant un meilleur traitement tant au niveau spectral que temporel. La performance du groupe non-voyant depuis le jeune âge pour le niveau le plus difficile au point de vue temporel (durée des sons la plus brève) était même similaire à celle du groupe voyant pour la condition référence.

Afin de confirmer le tout et d'atténuer l'effet de la séparation quelque peu arbitraire des groupes de non-voyants, nous avons fait des analyses de corrélation entre les performances et l'âge de survenue de la cécité. Ces corrélations ont permis de démontrer que la performance en jugement de la direction du changement tonal était d'autant meilleure que l'âge de survenue de la cécité était précoce, ce qui restait vrai tant pour le

domaine spectral que temporel. Ces résultats n'étaient pas différents lorsque l'on considérait la variable de la durée de la cécité, qui aurait pu être un facteur confondant. Les analyses venaient du même coup rendre moins plausible l'hypothèse alternative, suggérant des performances similaires entre les différents groupes. La « supériorité » à des tâches auditives plus complexes pourrait probablement s'expliquer par une meilleure performance des personnes non-voyantes à un niveau relativement plus simple. Néanmoins, lors de tâches de discrimination encore plus simples, les différences ne sont pas si claires.

En effet, les études concernant les seuils ne montrent pas de différence évidente entre les groupes au niveau auditif (ex.: Starlinger & Niemeyer, 1981; Thinus-Blanc & Gaunet, 1997). Plus spécifiquement pour ce qui est de la discrimination simple en fréquence, des résultats équivoques ont été rapportés entre les deux groupes : même performance (Sakurabayshi et al., 1956), tendance vers la supériorité des non-voyants (Starlinger & Niemeyer, 1981) et possible supériorité des non-voyants (Juurma, 1967). Quelques pistes demeurent tout de même intéressantes à ce sujet. Rappelons qu'au niveau spectral, les études s'étant intéressé à la localisation sonore monaurale ont suggéré une supériorité à ce niveau pour certaines personnes non-voyantes (Lessard et al., 1998; Doucet et al., 2005) ce qui a pu être corroboré par la deuxième étude de cette thèse.

Au niveau temporel, l'étude de Muchnick et ses collaborateurs (1991) avait montré une meilleure performance des personnes non-voyantes lors d'une tâche de résolution auditive temporelle au cours de laquelle elles devaient identifier la présence d'une pause brève entre deux sons. Des travaux plus récents remettent cependant en question ces résultats, tout en montrant que les seuils de discrimination temporelle n'étaient guère différents chez les personnes non-voyantes (Weaver & Stevens, 2006). Par ailleurs, certaines études suggèrent qu'un traitement plus rapide pourrait être à la source de performances supérieures pour des tâches auditives plus complexes chez les non-voyants (Roder et al., 2000; Roder et al., 2003). En ce sens, d'autres auteurs proposent de

considérer les différences en consolidation perceptive auditive comme pouvant être à la source de traitement plus rapide et par conséquent des meilleures performances observées dans un contexte de tâches auditives plus complexes (Stevens & Weaver, 2005).

Quant au domaine proprement musical, une étude a suggéré une plus grande fréquence d'oreille absolue chez les non-voyants (Hamilton et al., 2004). Les résultats aux batteries de tests pourraient suggérer une supériorité sur certains aspects tels la perception des accords (Pitman et al., 1965), la mémoire tonale (Juurma, 1967 ; Stankov et al., 1978) et possiblement le rythme (Juurma, 1967). Malgré tout, les résultats dans les études utilisant des batteries de tests musicaux ont souvent montré des performances similaires entre les groupes. Certains auteurs suggèrent tout de même que la possible supériorité en musique chez les personnes non-voyantes soit reliée à une réorganisation corticale (Rauschecker, 2001). Une étude de cas en imagerie cérébrale fonctionnelle montre même des résultats allant dans le sens de cette réorganisation intermodale lors d'une tâche musicale de haut niveau (« moveable-do ») (Ross et al., 2003). Cette tâche demandait d'étiqueter la première note entendue comme étant arbitrairement la note « do » pour ensuite nommer les autres notes selon leur relation à cette première note (leur « distance » par rapport à celle-ci).

Enfin, nous pourrions mentionner que la compensation semblant plus importante chez les personnes ayant perdu la vue en jeune âge va dans le sens de la littérature suggérant une plasticité cérébrale plus importante pendant les phases critiques de développement. Plusieurs études comportementales et/ou d'imagerie cérébrale faites chez cette population allaient déjà dans ce sens. Certaines d'entre elles avaient suggéré que des mécanismes auditifs compensatoires pouvaient être mis en place dans des tâches spatiales telle la localisation sonore alors que d'autres avaient su montrer qu'une telle compensation était également possible dans le domaine non spatial. Les résultats de cette première expérience viennent donc s'ajouter à la dernière catégorie. Mais l'intérêt des résultats retrouvés dans cette étude vient du fait que les personnes ayant perdu la vue en jeune âge se

sont démarquées tant au niveau spectral que temporel. Elles semblaient en effet être plus sensibles aux fréquences tout en montrant un traitement temporel plus rapide et ce dans le cadre d'une tâche dépassant la simple discrimination. Les meilleurs résultats à cette tâche, qu'on peut voir comme un intermédiaire en route vers les tâches musicales, pourraient potentiellement expliquer une supériorité des personnes non-voyantes (surtout depuis le bas âge) lors de tâches plus complexes. Prenons tout de même le temps de nuancer en disant que par delà les anecdotes, cette possible supériorité musicale des personnes n'a pas encore été clairement démontrée.

En terminant, il a déjà été suggéré à maintes reprises dans la littérature que l'hémisphère droit serait particulièrement important pour certains aspects du traitement de la hauteur tonale (Milner et al., 1962; Peretz et al., 1990; Zatorre et al., 1992; Zatorre et al., 1994). L'étude de Johnrude et ses collaborateurs (2000) faite auprès de patients avec lésions cérébrales avait suggéré que les aires du cortex auditif droit (plus précisément les aires secondaires près de la bordure latérale du gyrus de Heschl) seraient particulièrement importantes dans la perception du changement tonal. Les bases neuronales de ce genre de tâche présumée corticale ne sont cependant pas encore connues chez la population non-voyante. Se contenterait-on d'une surutilisation de ces aires connues ou bien un recrutement intermodal serait-il nécessaire? Il serait fort intéressant, à l'aide de la technique d'imagerie cérébrale, de pouvoir regarder le possible substrat cérébral qui pourrait soutenir ce comportement supérieur chez des personnes non-voyantes. Aussi, d'autres tâches musicales de complexité croissante (par exemple avec des mélodies) ou utilisant différents timbres musicaux pourraient être employées afin de documenter les performances comportementales et les possibles réorganisations cérébrales fonctionnelles associées. Une tâche de discrimination de fréquence plus simple pourrait aussi être utilisée pour comparer les résultats avec la présente tâche. Dans la prochaine section, nous aborderons l'étude s'étant intéressée au lien entre le comportement et la réorganisation cérébrale dans un contexte de localisation sonore.

## **Réorganisation cérébrale et localisation sonore chez les personnes non-voyantes : la plasticité intermodale à l'oeuvre, mais pas chez tous...**

La localisation sonore a été passablement étudiée chez les personnes non-voyantes comme en font foi les nombreuses études comportementales faites depuis quelques décennies. Le caractère écologique de cette tâche ainsi que son importance cruciale dans les déplacements quotidiens y sont sûrement pour quelque chose. Au laboratoire de l'Université de Montréal, l'étude de Lessard et al. (1998) a proposé qu'une supériorité comportementale pouvait être présente chez certains sujets non-voyants en condition monaurale. L'expérience en potentiels évoqués de Leclerc et al. (2000) avançait, pour sa part, qu'une possible réorganisation des aires visuelles dans un contexte de localisation sonore pour les personnes non-voyantes pourrait être en jeu. Cette réorganisation était aussi suggérée par le groupe de Weeks et al., (2001) qui utilisèrent la TEP pour tenter de répondre à cette question.

Dans la présente étude, nous avons voulu regarder plus directement les bases cérébrales sous-tendant ces comportements compensatoires. Les participants ont d'abord été vus en chambre anéchoïque afin de comparer leur performance en localisation binaurale et monaurale à l'aide d'un périmètre de haut-parleurs. L'ensemble des groupes montrait une performance adéquate en localisation binaurale. Puis, à nouveau, comme dans l'étude de Lessard et de ses collaborateurs, un sous-groupe de personnes non-voyantes a pu montrer une performance hors du commun en localisation monaurale. Trois groupes de participants pouvaient donc être considérés : les personnes non-voyantes avec performance supérieure, les personnes non-voyantes avec performance normale et enfin les personnes voyantes. Un paradigme très similaire, incluant les tâches monaurale et binaurale, a ensuite été utilisé dans un appareil de TEP afin de pouvoir identifier le substrat pouvant sous-tendre

ces performances. Un périmètre de haut-parleurs adapté à l'appareil permettait de présenter les sons en champ libre.

Tout d'abord, en condition d'écoute binaurale, on a observé une activation au niveau du lobe pariétal droit pour l'ensemble des groupes de participants. La nature de la tâche permettait de prévoir cette observation. En effet, une telle tâche de localisation sonore avait déjà montré le même type de patron d'activations chez la personne voyante (Zatorre et al., 2002). En plus de cette activation pariétale, seul le sous-groupe des personnes non-voyantes performantes a montré un patron d'activation occipitale, plus exactement au niveau des aires ventrales extra-striées droites. Enfin, le groupe des personnes voyantes a montré une déactivation occipitale au niveau des aires striées et extra-striées, ce qui n'était pas le cas dans les deux groupes non-voyants.

Pour ce qui est de la condition d'écoute monaurale, on a observé, tel que prévu, une activation au niveau du lobe pariétal droit pour l'ensemble des groupes de participants. Aucune différence entre les groupes n'a cependant été observée à ce niveau. De même, les trois groupes n'ont pas montré de patron différentiel au niveau des aires temporales, lesquelles devaient logiquement être utilisées par tous étant donné la nature auditive de la tâche. Cette absence de différence suggérait déjà que la plasticité compensatoire, advenant qu'elle soit présente, ne se manifestait pas à ce niveau ou du moins que la limite de résolution de l'appareil ne nous ait pas permis d'observer une telle différence.

Cette plasticité devait en fait se manifester ailleurs. En effet, les personnes non-voyantes qui montrèrent une performance de localisation monaurale supranormale ont activé les aires occipitales lors de cette tâche, plus spécifiquement dans l'hémisphère droit au niveau des aires striées et extra-striées ventrales. Notons que les activations occipitales du groupe performant montraient une préférence pour l'hémisphère droit, tant pour la condition monaurale que binaurale. Ces résultats corroboraient ceux de Weeks et ses

collaborateurs (2001) qui avaient suggéré un recrutement pariétal et occipital dans cet hémisphère dans leur tâche binaurale. Ceci n'est pas si surprenant étant donné l'avantage connu de cet hémisphère droit dans le traitement spatial.

Autre point important dans notre étude, les personnes non-voyantes et voyantes montrant une performance dite normale de localisation monaurale ne présentaient pas d'activation occipitale. La comparaison entre les groupes de non-voyants performants et non-performants a pu nous montrer des patrons d'activation différents au niveau occipital. De même, des différences similaires ont pu être observées entre le groupe des non-voyants performants et des voyants. Ces comparaisons étaient importantes, voire essentielles, car elles confirmaient les différences vues qualitativement entre les groupes. Enfin, à l'aide d'analyses de corrélation, on a pu observer que le degré d'activité corticale visuelle prédisait les différences individuelles en performance (calculée en erreur absolue) lors de la tâche de localisation monaurale chez les personnes non-voyantes. Les aires extra-striées ventrale et dorsale ainsi que les aires striées étaient alors impliquées.

L'ensemble de ces résultats, et particulièrement les dernières analyses de corrélation, laisse penser que la performance supérieure lors d'une tâche de localisation sonore monaurale par certaines personnes non-voyantes pourrait s'expliquer par une réorganisation corticale impliquant un mécanisme de plasticité intermodale. De nombreuses études dans la littérature ont déjà montré des activations occipitales chez les personnes non-voyantes lors de tâches très diverses, suggérant un tel type de plasticité cérébrale. Même dans le domaine de la localisation sonore, l'étude de Weeks et collaborateurs (2000) avait déjà suggéré une activation des aires visuelles en relation avec une telle tâche. Cependant, cette tâche n'était pas directement associée à un quelconque avantage comportemental, était simulée dans un casque d'écoute et faite seulement pour la condition binaurale. Nos résultats démontrent donc pour la première fois un lien entre la performance de personnes non-voyantes en localisation sonore et la réorganisation cérébrale observée lors d'une



technique d'imagerie cérébrale. À l'aide d'analyses de corrélation ou encore de stimulation magnétique transcranienne (SMT), un tel lien avait déjà été suggéré mais pour des tâches dans d'autres domaines tel le langage (Röder et al., 2002), la lecture Braille (Cohen et al., 1997) ou encore la mémoire verbale (Amedi et al., 2003). Cette relation entre le comportement et la réorganisation cérébrale est fort importante. En effet, un patron d'activations cérébrales ne va pas nécessairement de pair avec une meilleure performance comportementale. Les activations pourraient davantage être de l'ordre de l'épiphénomène et être présentes indépendamment de la tâche en question ou du moins dans des contextes peu spécifiques qui englobent plusieurs tâches de ce type. Tel que mentionné dans la section de l'introduction, ces activations pourraient aussi être visibles à la suite d'un processus pathologique n'aidant pas à la compensation.

Dans la présente étude, il serait légitime de se demander pourquoi on retrouve des variations individuelles chez les personnes non-voyantes pour un tel comportement de localisation sonore. Spontanément, nous pourrions évoquer qu'une expérience différente pourrait expliquer cette variation individuelle. Un individu plus performant aurait pu être davantage exposé à des contextes d'exploration, ce qui lui donnerait davantage de pratique dans l'utilisation d'indices auditifs plus subtils. Les informations rapportées par les différents participants ne nous ont cependant pas donné de réponses claires sur le sujet. Les deux groupes de non-voyants ne se distingueraient pas quant aux formations en orientation-mobilité ou encore par le mode de déplacement (utilisation d'une canne ou d'un chien-guide). Des facteurs innés individuels ou encore reliés à une condition précise ayant causé la cécité pourraient également être responsables d'une telle différence. Par exemple, certains articles rapportent que des conditions telles le rétinoblastome pourraient se démarquer au niveau de certains aspects cognitifs, mais aucune référence n'était faite quant à la localisation sonore. Dans la même veine, une condition telle que le diabète sucré est reconnue pour avoir certaines répercussions sur le profil cognitif. Cependant, cette condition (plus précisément le diabète sucré de type II) se déclare souvent tardivement et

aucun des participants vus lors de ces expériences n'avait perdu la vue pour cette raison. Il est intéressant de noter qu'une autre étude comportementale a aussi montré une certaine dichotomie lors d'une tâche d'orientation spatiale tactile. En effet, l'analyse des performances individuelles suggérait que certaines personnes du groupe ayant perdu la vue en jeune âge avaient beaucoup de difficultés avec les aspects de rotation mentale reliés à la tâche (Fortin et al., 2006).

Une autre hypothèse pourrait suggérer que certaines personnes sont davantage « auditives » alors que d'autres se démarqueraient au niveau somesthésique. Peut-être les sujets performants en localisation sonore monaurale n'ont pas la même facilité en lecture Braille ou lors de tâches tactiles plus simples. Le cerveau est-il suffisamment malléable pour entretenir l'ensemble des modalités résiduelles ou doit-il laisser préséance à l'une d'elle? Ces questions devront être répondues par des études subséquentes. Nous pouvons penser que la population non-voyante comporte certainement des individus qui se démarquent tout de même dans les deux sphères.

Par ailleurs, la condition de localisation binaurale aura permis d'identifier des patrons d'inhibition différents entre les non-voyants et voyants. En effet, le groupe des voyants montrait davantage un patron de « désactivation » dans certaines aires occipitales alors que les deux groupes de non-voyants présentaient une activation significative ou pas selon le groupe. Ceci a déjà été démontré chez la personne voyante alors que suite à une stimulation donnée dans une modalité, une inhibition pouvait s'opérer dans les autres (Haxby et al., 1994; Shulman et al., 1997; Laurienti et al., 2002). Des études avaient déjà montré que la compensation occipitale des personnes non-voyantes différait de la « désactivation » observée chez les voyants (Sadato et al., 1996; Weeks et al., 2000). Peut-être que les voyants se doivent « d'inhiber » temporairement le cortex visuel dans un contexte de tâche auditive contrairement aux personnes non-voyantes qui pourraient, en certaines situations recruter la région pour compléter la tâche en question.

Enfin, regardons quels mécanismes pourraient être responsables de cette plasticité cérébrale intermodale. Les lieux prévus de convergence des signaux des différentes modalités dans le système nerveux sont certainement à considérer. Au niveau sous-cortical, des structures possédant des cellules multimodales ou encore des structures voisines d'un point de vue anatomique pourraient être responsables d'une telle plasticité lors de perte d'une modalité. De même, une région corticale composée de neurones multimodaux pourrait être un site privilégié d'une telle plasticité intermodale advenant la perte de l'input visuel. Chez certains animaux, l'aire AEA chez le chat (Rauschecker et Korte, 1993) ou l'aire visuelle 19 chez le singe (Hyvarinen et al., 1981a) constituent des exemples en ce sens. La plasticité intermodale pourrait alors être guidée par les mêmes principes retrouvés en d'autres occasions comme lors de la plasticité des colonnes de dominance oculaire (Wiesel, 1982). La compétition pour l'espace synaptique dans la région cible serait alors à l'oeuvre. À la lumière d'autres études, nous pouvons aussi penser que des aires plus éloignées mais reliées par des connections moins utilisées ou dormantes puissent permettre à la plasticité intermodale de se manifester. Regardons maintenant plus spécifiquement, un résumé des positions proposées dans la littérature concernant les mécanismes possibles sous-tendant cette plasticité cérébrale.

Certains auteurs suggèrent qu'une réorganisation corticale serait essentiellement tributaire d'une réorganisation au niveau sous-cortical (Pons et al., 1991). À leurs dires, cette réorganisation serait suffisante pour expliquer la plasticité observée au niveau cortical. Les tenants de cette position ne nient pas la contribution possible d'un mécanisme du type cortico-cortical (synapses latentes, bourgeonnement) mais lui attribuent un rôle beaucoup plus secondaire. En fait, ces mécanismes pourraient tout au mieux raffiner le résultat final. Cette réorganisation corticale serait surtout due à la divergence des fibres provenant de structures en amont du cortex. Par exemple, un recrutement de cellules voire de structures sous-corticales pour une (des) modalité(s) résiduelle(s) pourrait être fait au détriment de la

modalité absente ou perdue. Ces modifications seraient « projetées » et même « amplifiées » par la suite au niveau cortical. Cependant, ce mécanisme ne pourrait pas facilement expliquer la plasticité rapportée dans la littérature chez les personnes non-voyantes depuis un âge plus avancé.

D'autres auteurs, semblent, pour leur part, vouloir privilégier un mécanisme se basant essentiellement sur des connections intracorticales afin d'expliquer la réorganisation observée à ce niveau (Jacobs et Donoghue, 1991; Gilbert et al., 1996). Les connections intracorticales semblent en effet une voie plausible de plasticité intermodale. Une première possibilité serait que ces connections pourraient être déjà présentes dans le système mais peu ou pas actives. Cette plasticité pourrait impliquer la stabilisation de connections cortico-corticales retrouvées entre les modalités. Ces connections, présentes chez le jeune animal, seraient normalement éliminées lors du développement normal. (Kennedy et al., 1989; Dehay et al., 1988, Innocenti et Clarke, 1984). Par ailleurs, ces connections pourraient persister, par exemple chez des chats ayant perdu l'input visuel (Berman, 1991). Fait intéressant à cet égard, une étude chez l'humain combinant le SMT et la TEP suggère d'ailleurs un lien physiologique plus important entre les aires somesthésiques et visuelles chez les personnes ayant perdu la vue en jeune âge (Wittenberg et al., 2004). Ajoutons que certains mentionnent que le « bourgeonnement » de nouvelles connections pourrait être une autre possibilité permettant cette réorganisation mais cela impliquerait une période de temps plus importante (Gilbert, 1998; Florence et al., 1998).

Enfin, toujours au niveau cortical, une autre position plus originale est présentée et implique les liens entre aires associatives et primaires afin d'expliquer la plasticité inter-modalité chez les personnes non-voyantes. Le mécanisme en question implique un passage nécessaire par des zones associatives avant d'aboutir aux zones primaires. Par exemple, l'information somesthésique traitée au niveau de l'aire associative somesthésique serait

transmise à l'aire associative visuelle avant d'être acheminée vers l'aire visuelle primaire. (Hamilton et Pascual-Leone, 1998).

Notons que ces mécanismes, bien qu'ils ne soient pas nécessairement à l'œuvre lors des mêmes phases de plasticité, des mêmes périodes développementales ou des mêmes situations, ne sont pas nécessairement exclusifs. Ces mécanismes pourraient bien collaborer conjointement à certains résultats observés. Par exemple, une réorganisation sous-corticale pourrait être combinée à l'effet d'un cortex capable de plasticité par un système de connections horizontales. Le bourgeonnement pourrait à son tour être impliqué par la suite.

Avec la venue de nouvelles techniques et approches, il est maintenant possible d'étudier l'aspect structurel chez l'humain avec un nouveau regard. Dans cette foulée, il est intéressant de noter qu'une étude récente s'est intéressée à la plasticité structurale chez la personne non-voyante (Noppeney et al., 2005). Les résultats ont pu suggérer, d'une part, une diminution de la matière grise et blanche au niveau des aires visuelles primaires alors que, d'autre part, les aires sensori-motrices montraient une augmentation de la matière blanche. Les changements observés au niveau de la matière blanche étaient corrélés à l'âge de survenue de la cécité et proposaient donc que l'expérience visuelle pourrait altérer l'organisation cérébrale. D'autres études seront certainement nécessaires afin de clarifier davantage ces différences.

Par ailleurs, il faut mentionner que de plus en plus d'études suggèrent des activations cérébrales visuelles chez la personne privée de vision pour une courte période (et même parfois chez la personne voyante). Ces résultats suggèrent que des connections peu actives puissent être mises à contribution selon différents contextes. Parallèlement des études anatomiques suggèrent des liens intéressants entre les aires cérébrales chez des animaux n'ayant pas perdu la vue qui pourraient faire partie de ces connections dormantes. Par exemple, chez le primate, des projections entre le cortex auditif (plus précisément STP) et la

région périphérique de l'aire 17 ont été dévoilées (Falchier et al., 2002). Certains auteurs ont pu proposer que dans les cas de déprivation sensorielle, nous pourrions être en présence d'un système en deux étapes (Pascual-Leone et al., 2005). Tout d'abord, une réponse rapide du système nerveux dû au changement relatif de connections résultant de la déprivation. Telle connexion « dormante » n'étant plus sujette à l'inhibition pourrait alors se manifester. Ceci pourrait expliquer les activations et même certains changements comportementaux lors de tâches spécifiques chez les voyants privés de vision depuis peu. Si la déprivation sensorielle persiste comme dans le cas de la cécité, alors des changements plus permanents pourraient s'opérer au niveau de la structure. Des nouvelles connections pourraient alors expliquer des performances supranormales chez les non-voyants. Les personnes ayant perdu la vue en jeune âge, comme dans la présente étude, seraient d'autant plus favorisées car elles auraient eu droit, d'une part à la période critique de développement et aussi à de nombreuses années pour créer et modeler ces nouvelles connections.

Finalement, pour faire suite à cette étude en localisation sonore, il pourrait être intéressant d'utiliser des tâches plus écologiques (exemple : localisation dans le bruit, ajouter la présence d'écho, exploiter le mouvement des sources sonores) pouvant mieux représenter le milieu naturel. Étudier l'effet de l'apprentissage de stratégies comportementales ou même l'usage de systèmes ou prothèses aidant à palier l'absence de vision serait également pertinent, notamment pour observer si un tel apprentissage se manifesterait au niveau de la réorganisation corticale. Pour la troisième partie, nous allons maintenant nous pencher sur l'étude qui portait sur l'exploration des bases cérébrales de la perception de la voix chez la personne non-voyante.

## **Réorganisation cérébrale et perception de la voix chez les personnes non-voyantes : l'utilisation accrue des aires prédestinées à cette fonction?**

Pour ce qui est de la troisième étude, il sera question de la perception de la voix chez les personnes non-voyantes. En effet, bien que le substrat neuronal de la perception de la voix ait déjà été identifié chez la population voyante, celui-ci ne l'est pas chez la population non-voyante. Pour ce faire, des blocs de stimuli vocaux et non-vocaux ont été présentés par le biais d'écouteurs électrostatiques dans un appareil d'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Deux comparaisons ont alors pu être faites, à savoir l'ensemble des stimuli (sons vocaux et non-vocaux naturels) versus le silence mais aussi un contraste plus spécifique entre les sons vocaux versus les sons non-vocaux.

Pour la première comparaison plus générale (tous les stimuli versus le silence), qui sert en fait de contrôle, les personnes non-voyantes ont montré une activation non seulement des aires temporales attendues mais aussi au niveau occipital, ce qui était prévu par notre hypothèse initiale. Ceci n'était pas si surprenant si l'on considère tous les résultats de plasticité intermodale dans la littérature lors de conditions s'intéressant aux autres modalités que la vision chez les non-voyants. Néanmoins, la même comparaison laissait également voir des résultats plus particuliers. Une tendance suggérait un patron inverse au niveau des aires temporales alors que les activations des aires auditives étaient moins importantes pour les personnes non-voyantes. De plus, les « déactivations » trouvées au niveau des aires pariétales et préfrontales étaient plus prononcées chez les participants non-voyants.

Pour ce qui est de la condition spécifique de perception de la voix (sons vocaux comparés aux sons non-vocaux), nous avons fait l'hypothèse que les personnes non-voyantes devraient montrer une activation non seulement des aires temporales spécifiques

attendues le long du STS mais également des aires occipitales. Or, ce ne fut pas vraiment le cas. Les activations au niveau temporal étaient certes présentes dans les groupes des personnes non-voyantes comme chez les voyants mais les activations occipitales franches brillaient par leur absence. Cependant, bien que tous les groupes montraient une activation au niveau du STS, il s'est avéré que le groupe des personnes non-voyantes depuis la naissance a montré une activation relative plus importante à ce niveau. De plus, à un moindre degré, une activation au niveau du gyrus fusiforme a pu être observée pour ce groupe.

Pour les résultats comportementaux, nous avons fait l'hypothèse que de par leur supériorité dans de nombreuses tâches auditives, les personnes non-voyantes pourraient montrer une performance égale voire supérieure aux personnes voyantes lors de la tâche de discrimination vocale. En effet, les performances furent similaires mais non pas supérieures. A posteriori, il est fort possible que la tâche n'était pas assez discriminative. Cependant, les analyses de corrélation ont pu ajouter un argument supplémentaire au fait que l'aire STS pouvait être importante dans ce genre de tâche chez les personnes non-voyantes. En effet, le degré d'activité corticale temporale pouvait prédire les différences individuelles en performance lors de la tâche de discrimination vocale chez les personnes non-voyantes, ce qui n'était pas le cas pour le groupe des personnes voyantes.

Le point le plus important qui ressort de cette étude est le fait que les structures prévues pour les modalités résiduelles pourraient parfois jouer un rôle plus important selon le contexte. En effet, au lieu d'être en présence d'un phénomène de plasticité intermodale comme pour l'étude précédente en localisation sonore et la plupart des études d'imagerie cérébrale en cécité, il semble qu'une plasticité intramodale serait davantage à l'oeuvre dans le présent cas. Ceci pourrait d'ailleurs être corroboré par certains articles de la littérature. D'autres études en cécité utilisant divers types de techniques ont déjà suggéré que des différences découlant d'une plasticité intramodale pourraient être observées chez l'animal



(Rauschecker et al., 1993) comme chez l'humain (Sterr et al., 1998; Elbert et al., 2002; Pascual-Leone & Torres 1993).

Mais alors qu'en est-il de l'importance relative des processus de la plasticité intermodale et intramodale chez les personnes non-voyantes ? Un type de plasticité devrait-il se faire au détriment de l'autre ou bien les deux processus pourraient-ils s'exercer de manière concomitante ? Il est possible que chacune de ces plasticités soit davantage mise à contribution lorsque certaines conditions se présentent. Par exemple, peut-être que la plus grande complexité d'une tâche exige le recrutement de nouveaux territoires corticaux alors que telle autre tâche s'accommode bien de la surutilisation des aires normalement vouées à la modalité. Les périodes critiques associées aux différentes fonctions perceptives/cognitives pourraient aussi avoir leur mot à dire. Certaines pistes nous suggèrent que la « cohabitation » de ces processus de plasticité inter/intramodale serait possible. Nous avons déjà vu que les études du groupe de Rauschecker ont suggéré que les deux types de plasticité étaient à l'oeuvre chez des chatons privés de vue à la naissance. Chez l'humain, l'étude de potentiels évoqués en localisation sonore de Leclerc et collaborateurs (2000) avait suggéré que chez les personnes non-voyantes les composantes N1 et P3 étaient non seulement présentes au niveau des aires auditives attendues (avec même une plus grande amplitude) mais également au niveau occipital. Ces résultats suggéraient, dans les limites de résolution spatiale de la méthode, un apport accru des aires auditives (intramodal) ainsi qu'une possibilité de recrutement occipital (intermodal).

Il est intéressant de noter que l'étude de localisation sonore faite dans cette thèse ne montrait pas de différences au niveau des aires auditives entre les groupes. Les différences se situaient uniquement au niveau occipital pour le groupe des performants à une telle tâche. Par contre, dans l'étude sur la perception de la voix, les activations au niveau des aires STS sont plus importantes pour le groupe des non-voyants congénitaux. Notons cependant que cette fois-ci, ce groupe montre aussi une activation au niveau d'aires plus

visuelles du gyrus fusiforme, ce qui n'était pas le cas des autres groupes. Bien que ces activations soient moins importantes d'un point de vue statistique, elles demeurent importantes à relever car ces aires sont connues comme étant vouées au traitement des visages. Étant donné que des parallèles peuvent être faits entre le visage et la voix, certains suggérant même que la voix pourrait être un « visage auditif » (Belin et al., 2004), il pourrait être plausible que ces aires soient recrutées par des personnes n'ayant jamais eu la vision. D'ailleurs, dans le scénario inverse, chez des personnes ayant perdu l'audition très tôt dans la vie, il s'avère que les aires longeant le STS pourraient être recrutées pour le traitement des visages (Sadato et al., 2004).

Néanmoins, il faut mentionner qu'une étude récente a rapporté que les aires FFA (fusiform face area) seraient également activées chez les sujets voyants lors de tâche de reconnaissance de voix familières (von Kriegstein et al., 2005). Une interaction fonctionnelle entre ces aires spécialisées (aires STS et FFA) serait donc au rendez-vous chez les personnes voyantes. Dans le cas de personnes n'ayant jamais eu accès à l'un des sens comme la vision ou l'audition (ou l'ayant perdu très tôt), il est possible que ces aires puissent être recrutées. Ceci pourrait suggérer que dans la présente étude, derrière une plasticité intramodale plus évidente se cache une certaine plasticité inter-modale plus réservée. Il serait d'ailleurs intéressant de vérifier si celle-ci montre une variation inter-individuelle entre les participants de l'étude et si tel est le cas de penser aux causes responsables de cette différence.

Par ailleurs, même le fait de penser que les deux types de plasticités (intra/inter-modale) puissent être à l'oeuvre ne répond pas à toutes les questions. Ces différents types de plasticités apparaissent-ils de manière concomitante ou séquentielle ? Pour ce qui est d'une séquence, nous pourrions en effet penser que suite à une « surutilisation » des aires normalement vouées à la modalité, une pression pourrait s'exercer vers de nouveaux territoires corticaux. La quantité de « ressources » requises par l'organisme pourrait exiger

qu'il s'adapte de cette façon pour compenser voire exceller dans ce domaine. La séquence inverse de l'intermodal vers l'intramodal serait par contre plus difficile à imaginer.

Il serait intéressant d'explorer quelques autres pistes à la suite de cette étude. Pour faire écho à celles proposées en localisation auditive, nous pourrions utiliser des tâches encore plus écologiques comme par exemple des voix dans le bruit ambiant ou plus d'une voix à la fois. La reconnaissance de voix familières ou non pourrait aussi être pertinente. Enfin, des tâches de discrimination utilisant le « morphing » de deux voix selon différentes variables (ex : hauteur, fréquence fondamentale, taille du conduit vocal, etc.) nous permettrait de pousser plus loin ce genre d'étude. Une approche dite de tâche adaptative permettrait de pouvoir trouver le niveau de performance propre au sujet et de moduler la tâche selon ses propres performances. L'utilisation de telles tâches « plus actives » à l'intérieur de l'appareil de scanographie pourrait nous en dire plus long sur la réorganisation du cerveau des personnes non-voyantes dans un tel contexte.

## **Conclusion**

Les personnes non-voyantes doivent se fier davantage sur les autres modalités pour vivre au quotidien. Plusieurs études suggèrent qu'une compensation voire une surcompensation puisse avoir lieu au niveau des modalités résiduelles. L'hypothèse d'une réorganisation cérébrale notamment intermodale est bien en vogue et a été appuyée par de nombreuses études dans le domaine. Le cerveau pourrait s'adapter à l'absence ou à la perte de la vision et recruter à d'autres fins les aires normalement attribuées à cette modalité. Cette flexibilité du système nerveux permettrait la compensation dans plusieurs contextes de la vie quotidienne de la personne non-voyante.

L'objectif de la présente thèse était d'étudier cette plasticité cérébrale chez les non-voyants en modalité auditive ainsi que le lien possible avec certains comportements dans cette modalité. À l'aide d'études d'imagerie cérébrale ainsi que d'études de comportement en modalité auditive, nous nous sommes intéressés à cette question en tentant d'arrimer ces deux facettes que sont la réorganisation cérébrale et la compensation comportementale.

La première étude présentait des résultats d'une tâche comportementale de jugement de la direction de la hauteur tonale chez des personnes voyantes et non-voyantes. Les personnes ayant perdu la vue depuis le très jeune âge ont montré une performance supérieure au cours de cette tâche. De plus, leur supériorité était visible avec des niveaux de complexités croissants tant au niveau spectral que temporel. Des analyses de corrélation ont également pu nous montrer que l'âge de d'apparition de la cécité était négativement corrélé avec la performance globale à cette tâche ou même aux domaines spécifiques (spectral ou temporel). Cette performance supérieure pourrait expliquer une plus grande facilité lors de tâches auditives plus complexes et possiblement en musique.

La seconde étude s'intéressait davantage au comportement en localisation sonore et au substrat neuronal pouvant y être associé chez les personnes non-voyantes. Lors d'une tâche de localisation binaurale, les personnes voyantes et non-voyantes montraient des

performances similaires. Au niveau des patrons d'activations cérébrales, le groupe des voyants montrait une « déactivation » occipitale alors que les personnes non-voyantes montraient une certaine activation ou pas selon le groupe. Ceci laissait penser que les patrons d'inhibition intermodale pouvaient différer selon que la personne ait accès ou non à la vision depuis le jeune âge. Ce sont cependant les résultats dans la condition de localisation monaurale qui s'avèrent les plus intéressants. Le sous-groupe des personnes non-voyantes ayant montré une performance supérieure en comportement a également montré des activations au niveau des aires visuelles. Ceci n'a pu être observé pour le groupe des non-voyants et des voyants avec une performance plus standard. Afin de vérifier si ces activations occipitales avaient un rôle fonctionnel en localisation sonore, des analyses de corrélation étaient nécessaires. Celles-ci ont pu confirmer que les performances comportementales étaient reliées à ces activations chez les personnes non-voyantes. Ces résultats suggéraient fortement que ces aires occipitales pouvaient être utiles pour le sous-groupe performant dans un contexte de localisation sonore monaurale. Ces aires pourraient possiblement servir à une utilisation accrue des indices spectraux, les seuls disponibles en contexte monaural.

Enfin, la dernière étude proposait d'explorer les bases neuronales de la perception de la voix chez les personnes non-voyantes. Des sons vocaux et non-vocaux de différentes origines étaient présentés aux participants. La première analyse s'intéressait à la comparaison de l'ensemble de ces sons par rapport au silence. Les personnes non-voyantes montraient une activation plus importante au niveau occipital comparativement au groupe des voyants. Une tendance inverse a pu être observée pour d'autres aires cérébrales, notamment au niveau temporal. La seconde analyse adressait la comparaison spécifique entre les sons vocaux et non-vocaux. Les résultats laissaient croire que l'ensemble des groupes, peu importe qu'ils soient voyants ou non-voyants, utilisaient les régions normalement vouées à la perception de la voix. Cependant, le groupe des personnes non-voyantes depuis la naissance montrait une activation plus importante de ces aires. À un

moindre degré, un recrutement de certaines aires visuelles pourrait également être possible. La voix est normalement traitée au niveau d'aires spécialisées de haut niveau, peut-être moins flexible. Pour les personnes non-voyantes depuis la naissance, la plasticité intramodale pourrait être l'avenue de compensation privilégiée cette fois-ci.

Les travaux de cette thèse suggèrent donc que pour une population non-voyante depuis le jeune âge, les performances en contexte auditif peuvent être meilleures lors de tâches spatiales (localisation monaurale, tel que suggéré aussi par d'autres études précédentes) mais également non-spatiales (jugement de la direction de hauteur tonale). Ces performances comportementales supérieures peuvent trouver leur source au niveau d'une réorganisation intermodale tel que présentée lors de l'étude de localisation sonore. Par ailleurs, la plasticité cérébrale intermodale ne doit pas être considérée comme la seule voie de compensation. L'étude sur la perception de la voix suggère que pour les personnes non-voyantes depuis la naissance, la plasticité intramodale pourrait être utile à cet effet.

L'étude du lien entre le comportement et la réorganisation cérébrale est certainement pertinente et devrait encore faire l'objet d'autres études notamment dans le domaine de la cécité. Nombreuses sont les études qui ont déjà montré des activations occipitales pour la population non-voyante. Il demeure toutefois important de continuer à vérifier que ces activations ont bel et bien un rôle fonctionnel et à préciser si possible leur « cartographie fonctionnelle ». Au gré des études en cécité, qui sont de plus en plus nombreuses, certaines suggestions commencent d'ailleurs à être faites quant aux rôles plus spécifiques des différentes aires visuelles chez la personne non-voyante (voir entre autres Buchel, 2003). L'évaluation des caractéristiques des participants non-voyants demeure toutefois critique car des différences individuelles pourraient certainement influencer les résultats selon l'expérience proposée. De plus, même si la présente thèse n'adressait pas la question des mécanismes spécifiques responsables de cette plasticité, l'étude de ces mécanismes demeure essentielle. En précisant davantage la nature et l'importance de tels

mécanismes, peut-être serait-il plus aisé de favoriser cette plasticité avantageuse par le biais d'apprentissage de stratégies ou de l'utilisation d'appareil de substitution sensorielle par exemple. Enfin, il serait important de faire la lumière sur la contribution respective des phénomènes de plasticité intermodale et/ou intramodale selon les contextes d'expérimentation.



## Références pour introduction et discussion générales

Allard T, Clark SA, Jenkins WM & Merzenich MM (1991). Reorganization of somatosensory area 3b representations in adult owl monkeys after digital syndactyly. Journal of Neurophysiology, 66, 1048-1058.

Alho K, Kujala T, Paavilainen P, Summala H, Näätänen R (1993). Auditory processing in visual brain areas of the early blind: evidence from event-related potentials. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 86, 418-427.

Amedi A, Floel A, Knecht S, Zohary E, Cohen LG (2004). Transcranial magnetic stimulation of the occipital pole interferes with verbal processing in blind subjects. Nature Neuroscience, 7, 1266-1270.

Amedi A, Raz N, Pianka P, Malach R, Zohary E (2003) Early 'visual' cortex activation correlates with superior verbal memory performance in the blind. Nature Neuroscience, 6, 758-766.

Ashmead, D.H., Wall, R.S., Elbinger, K.A., Eaton, S.B., Snook-Hill, M.M. Yang, X. (1998). Spatial hearing in children with visual disabilities. Perception, 27, 105-122.

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

Belin P (2006) Voice processing in human and non-human primates. Phil. Trans. R. Soc. B, 361, 2091-2107.

Belin P, Fecteau S, Bédard C (2004) Thinking the voice: neural correlates of voice perception. Trends in Cognitive Sciences, 8(3), 129-135.

Belin P, Zatorre RJ, Ahad P. Human temporal-lobe response to vocal sounds (2002). Cognitive Brain Research 13, 17-26.

Belin P, Zatorre RJ, Lafaille P, Ahad P & Pike B (2000). Voice-selective areas in human auditory cortex. Nature, 403, 309-312.

Berman NE (1991). Alterations of visual cortical connections in cats following early removal of retinal input. Developmental Brain Research, 63(1/2), 163-180.

Buchel C (2003). Cortical hierarchy turned on its head. Nature Neuroscience 6 (7), 657-658.

Buchel C, Price C, Frackowiak RSJ, et al. (1998). Different activation patterns in the visual cortex of late and congenitally blind subjects. Brain, 121, 409-419.

Bull R, Rathborn H, Clifford BR (1983) The voice recognition accuracy of blind listeners. Perception, 12, 223-226.

Burton H (2003). Visual cortex activity in early and late blind people. Journal of Neurosciences, 23, 4005-4011.

Burton H, Snyder AZ, Conturo TE, Akbadak E, Ollinger JM et al. (2002a) Adaptive changes in early and late blind: a fMRI study of Braille reading. J Neurophysiol, 87, 589-607.

Burton H, Snyder AZ, Diamond JB, Raichle ME (2002b) Adaptive changes in early and late blind: a fMRI study of verb generation to heard nouns. J Neurophysiol, 88, 3359-3371.

Burton H, Snyder AZ & Raichle ME (2004). Default brain functionality in blind people. PNAS, 101(43), 15500-15505.

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

Chino YM, Kaas JH, Smith EL, Langston AL & Cheng H (1992). Rapid reorganization of cortical maps in adult cats following restricted deafferentation in retina. Vision Research, 32, 789-796.

Clark SA, Allard T, Jenkins WM & Merzenich MM. (1988). Receptive fields in the body-surface map in adult cortex defined by temporally correlated inputs. Nature, 332, 444-445.

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

Collignon O, Lassonde M, Lepore F, Bastien D, Veraart C (2006). Functional Cerebral Reorganization for Auditory Spatial Processing and Auditory Substitution of Vision in Early Blind Subjects. Cerebral Cortex, 17(2), 457-465.

Dehay C, Kennedy H & Bullier J (1988). Characterization of transient cortical projections from auditory, somatosensory and motor cortices to visual areas 17, 18 and 19 in the kitten. Journal of Comparative Neurology, 272, 68-89.

DeVolder AG, Catalan-Ahumada M, Robert A, Bol A, Labar D, Coppens A, Michel C & Veraart C (1999). Changes in occipital cortex activation in early blind humans using a sensory substitution device. Brain Res, 826, 128-134.

Diderot D (1749). in Supplément au voyage de Bougainville, Pensées philosophiques, Lettre sur les aveugles. 1972, Paris : Garnier-Flammarion. 186 p.

Doetsh GS (1997). Progressive changes in cutaneous trigger zones for sensation referred to a phantom hand: a case report and review with implications for cortical reorganization. Somatosensory and Motor Research, 14, 6-16.

Doucet ME, Guillemot JP, Lassonde M, Gagné JP, Leclerc C, et al. (2005). Blind subjects process auditory spectral cues more efficiently than sighted individuals. Exp Brain Res, 160, 194-202.

Elbert T, Candia V, Altenmüller E, Rau H, Sterr A et al. (1998). Alteration of digital representations in somatosensory cortex in focal hand dystonia. Neuroreport 9, 3571-3575.

Elbert T & Heim S (2001). A light and a dark side. Nature, 411, 139.

Elbert T, Pantev C, Wienbruch B, Rockstroh B & Taub E (1995). Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players. Science, 270, 305-307.

Elbert T, Sterr A, Rockstroh B, Pantev C, Müller MM, et al. (2002). Expansion of the tonotopic area in the auditory cortex of the blind. Journal of Neurosciences, 22, 9941-9944.

Encyclopédie Larousse de la Nature, La flore et la faune (1993). Paris : Larousse, 370p.

Falchier A, Clavagnier S, Barone P, Kennedy H (2002). Anatomical Evidence of Multimodal Integration in Primate Striate Cortex. The Journal of Neurosciences, 22(13), 5749-5759.

Fieger A, Röder B, Teder-Sälejärvi W, Hillyard SA, Neville HJ (2006). Auditory Spatial Tuning in Late-onset Blindness in Humans. Journal of Cognitive Neuroscience, 18(2), 149-157.

Finney EM, Fine I, Dobkins KR (2001). Visual stimuli activate auditory cortex in the deaf. Nature Neurosci., 4, 1171-1173.

Fisher, G.H. (1964). Spatial localization by the blind. Am J Psychol, 77, 2-13.

Flor H, Elbert T, Knecht S, Wienbruch C, Pantev C., Birbaumer N, Larbig W & Taub E (1995). Phantom-limb pain as a perceptual correlate of cortical reorganization following arm amputation. Nature, 375, 482-484.

Florence SL, Wall JT & Kaas JH (1998). Large-scale sprouting of cortical connections after peripheral injury in adult macaque monkeys. Science, 282, 1117-1121.

Fortin M, Voss P, Rainville C, Lassonde M, Lepore F (2006). Impact of vision on the development of topographical orientation abilities. Neuroreport 17(4), 443-446.

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

Gilbert, 1998. Adult cortical dynamics. Physiological Review, 78, 467-485.

Gilbert CD, Das A, Ito M, Kapadia MK & Westheimer G (1996). Spatial integration and cortical dynamics. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 93, 615-622.

Goldreich D, Kanics IM (2003) Tactile acuity is enhanced in blindness. Journal of Neurosciences, 23, 3439-3445.

Grill-Spector K, Knouf N, Kanwisher N (2004). The fusiform face area subserves face perception, not generic within-category identification. Nature Neuroscience, 7(5), 555-562.

Gunzburger D, Bresser A, Ter Keurs M (1987) Voice identification of prepubertal boys and girls by normally sighted and visually handicapped subjects. Language and Speech, 30, 47-58.

Halligan PW, Marshall JC, Wade DT, Davey J & Morrison D (1983). Thumb in cheek? Sensory reorganization and perceptual plasticity after limb amputation. Neuroreport, 4, 233-236.

Hamilton RH, Pascual-Leone A (1996). Cortical plasticity associated with Braille learning. Trends in Cognitive Sciences, 2(5), 168-174.

Hamilton, R., Keenan, J.P., Catala, M. & Pascual-Leone, A. (2000). Alexia for Braille following bilateral occipital stroke in an early blind woman. NeuroReport, 11, 237-240.

Hamilton RH, Pascual-Leone A, Schlaug G (2004) Absolute pitch in blind musicians. Neuroreport, 15, 803-806.

Haxby JV, Horwitz B, Ungerleider LG, Maisog JM, Pietrini P et al. (1994) The functional organization of human extrastriate cortex: a PET-rCBF study of selective attention to faces and locations. Journal of Neurosciences, 14, 6336-6353.

Hull T, Mason H (1995) Performance of blind children on digit-span tests. J Vis Impair Blindn, 89, 166-169.

Humansky, R.A. & Butler, R.A. (1988). The contribution of the near and far ear toward localization of sound in the sagittal plane. Journal of the Acoustical Society of America, 83, 2300-2310.

Hyvärinen J, Carlson S & Hyvärinen L (1981a). Early visual deprivation alters modality of neuronal responses in area 19 of monkey cortex. Neurosciences Letters, 4, 239-243.

Innocenti GM & Clarke S (1984). Bilateral transitory projection from auditory cortex in kittens. Developmental Brain Research, 14, 143-148.

- Jacobs KM & Donoghue JP (1991). Reshaping the cortical motor map by unmasking latent intracortical connections. Science, 251, 944-947.
- James W (1891) in Principles of Psychology. 1952, Toronto : Encyclopaedia Britannica. 897 p.
- Johnsrude IS, PenhuneVB & Zatorre RJ (2000). Functional specificity in the right human auditory cortex for perceiving pitch direction. Brain, 123, 155-163.
- Jones, B. (1975) Spatial perception in the blind. Br J Psychol, 66, 461-472.
- Juurma J (1967). The ability structure of the blind and the deaf: Final report. American Foundation for the Blind Research Bulletin, 14, 109-122.
- Kacelnik O, Nodal FR, Parsons CH, King AJ (2006). Training-Induced Plasticity of Auditory Localization in Adult Mammals. PLOS Biology, 4(4), e71.
- Kanwisher N, McDermott J, Chun MM (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. Journal of Neurosciences, 17, 4302-4311.
- Kellogg WN (1962). Sonar system of the blind. Science, 137, 399-404.
- Kennedy H, Bullier J, Dehay C (1989). Transient projection from the superior temporal sulcus to area 17 in the newborn macaque monkey. Proc.Natl.Acad.Sci.USA, 86, 8093-8097.
- King, A.J. & Parsons, C.H. (1999). Improved auditory spatial acuity in visually-deprived ferrets. Eur J Neurosci, 11, 3945-3956.

Knecht S, Henningsen H, Höhling C, Elbert T, Flor H, Pantev C & Taub E (1998).

Plasticity in plasticity? Changes in the pattern of perceptual correlates of reorganization after amputation. Brain, 121, 717-724.

Knudsen EI, Brainard MS (1991). Visual instruction of the neural map of auditory space in the developing optic tectum. Science, 253(5015), 85-87.

Knudsen EI, Esterly SD, du Lac S (1991). Stretched and upside-down maps of auditory space in the optic tectum of blind-reared owls; acoustic basis and behavioral correlates. Journal of Neurosciences, 11, 1727-1747.

Kolb B (1995). Brain Plasticity and Behavior. Mahwah : Lawrence Erlbaum Associates, Inc., Publishers

Korte T, Rauschecker JP (1993) Auditory spatial tuning of cortical neurons is sharpened in cats with early blindness. J Neurophys, 70,1717-1721.

Kujala, T., Alho, K., Paavilainen, P. et al. (1992). Neural plasticity in processing of sound localization by the early blind : an event-related potential study. Electroencephal. Clin. Neurophysiol, 84, 469-472.

Kujala, T., Alho, K., Huutilainen, M. et al. (1997). Electrophysiological evidence for cross-modal plasticity in humans with early- and late-onset blindness. Psychophysiol., 34, 213-216.

Kujala, T., Huutilainen, M., Sinkkonen, J. et al. (1995) Visual cortex activation in blind humans during sound localization. Neurosci. Lett., 183, 143-146.

Laurienti PJ, Burdette JH, Wallace MT, Yen YF, Field AS et al. (2002) Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. J Cog Neurosci, 14, 420-429.



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

Lee DS, Lee JS, Oh SH, Kim SK, Kim JW, Chung JK, Lee MC, Kim CS (2001). Cross-modal plasticity and cochlear implants. Nature, *409*, 149-150.

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

Liotti, M., Ryder, K. & Woldorff, M.G. (1998). Auditory attention in the congenitally blind: where, when and what gets reorganized. NeuroReport, *9*, 1007-1012.

Lockwood AH, Salvi RJ, Coad ML, Towsley ML, Wack DS & Murphy BW (1998). The functional neuroanatomy of tinnitus. Neurology, *50*, 114-120.

McCarty G, Puce A, Gore JC, Allison T (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. Journal of Cognitive Neurosciences, *9*, 605-610.

Melzer P, Morgan VL, Pickens DR, Price RR, Wall RS, Ebner FF (2001). Cortical activation during Braille reading is influenced by early visual experience in subjects with severe visual disability : a correlational fMRI study. Humain Brain Mapping, *14*, 186-195.

Merzenich MM, Kaas JH, Wall J, Nelson RJ, Sur M & Felleman (1983). Topographic reorganization of somatosensory cortical areas 3b and 1 in adult monkeys following restricted deafferentation. Neuroscience, *8*, 33-56.

Merzenich MM, Nelson RJ, Stryker MP, Cynader MS, Schppmann A, & Zook JM (1984). Somatosensory cortical map changes following digit amputation in adult monkeys. Journal of Comparative Neurology, *224*, 591-605.

Milner B (1962). Laterality effects in audition. In: Mountcastle VB, editor. Interhemispheric relations and cerebral dominance. Baltimore (MD): John Hopkins Press, p. 177-198.

Mogilner A, Grossman JA, Ribary U, Joliot M, Volkman J, Rapaport D, Beasley RW & Llinas RR (1993). Somatosensory cortical plasticity in adult humans revealed by magnetoencephalography. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 90, 3593-3597.

Muchnick C, Efrati M, Nemeth E, Malin M, Hildesheimer M (1991). Central auditory skills in blind and sighted subjects. Scand Audiol, 20, 869-872.

Mühlnickel W, Elbert T, Taub E & Flor H. (1998). Reorganization of auditory cortex in tinnitus. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 95, 10340-10343.

Neville HJ et al. (1998). Cerebral organization for language in deaf and hearing subjects : biological constraints and effects of experience. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 95, 922-929.

Neville HJ, Lawson D (1987). Attention to central and peripheral visual space in movement detection task: an event-related potential and behavioral study. II. Congenitally deaf adults. Brain Research, 405, 268-283.

Neville HJ, Schmidt A, Kutas M (1983). Altered visual-evoked potentials in congenitally deaf adults. Brain Research, 266, 127-132.

Niemeyer W, Starlinger I (1981). Do the blind hear better? II Investigations of auditory processing in congenital and early acquired blindness. Audiology, 20, 510-515.

Noppeney U, Friston KJ, Ashburner J, Frackowiak R, Price CJ (2005). Early visual deprivation induces structural plasticity in gray and white matter. Current Biology, 15, R488-490.

Noppeney U, Friston KJ, Price CJ (2003). Effects of visual deprivation on the organization of the semantic system. Brain, 126, 1620-1627.

Nudo RJ, Milliken GW, Jenkins WM & Merzenich MM (1996). Use-dependant alterations of movement representations in primary motor cortex of adult squirrel monkeys. Journal of Neurosciences, 16, 785-807.

Pantev C, Oostenveld R, Engelien A, Ross B, Roberts LE & Hoke M (1998). Increased auditory cortical representation in musicians. Nature, 392, 811-814.

Pascual-Leone A, Amedi A, Fregni F & Merabet LB (2005). The Plastic Human Brain Cortex. Annu. Rev. Neurosci, 28, 377-401.

Pascual-Leone A & Hamilton RH (2001). The metamodal organization of the brain. Progress in Brain Research, 134, 427-445.

Pascual-Leone A & Torres F (1993). Plasticity of the sensorimotor cortex representation of the reading finger in Braille readers. Brain, 116, 39-52.

Peretz I (1990). Processing of local and global musical information by unilateral brain-damaged patients. Brain, 113, 1185-1205.

Pitman DJ (1965). The musical ability of blind children. American Foundation for the Blind Research Bulletin, 11, 63-79.

- Pons TP, Garraghty PE, Ommaya AK, Kaas JH, Taub E & Mishkin M (1991). Massive cortical reorganization after sensory deafferentation in adult macaques. Science, *252*, 1857-1860.
- Ptito M, Moesgaard SM, Gjedde A, Kuppers R (2005). Cross-modal plasticity revealed by electrotactile stimulation of the tongue in the congenitally blind. Brain, *128*(3), 606-614.
- Pujol J, Oset-Llobet J, Rosines-Cubells D, Deus J, Narberhaus B et al. (2000). Brain cortical activation during guitar-induced hand dystonia studied by functional MRI. Neuroimage, *12*, 257-67.
- Rajan R, Irvine DRF, Wise LZ & Heil P (1993). Effect of unilateral partial cochlear lesions in adult cats on the representation of lesioned and unlesioned cochleas in primary auditory cortex. Journal of Comparative Neurology, *338*, 17-49.
- Ramachandran VS, Stewart M & Rogers-Ramachandran DC (1992). Perceptual correlates of massive cortical reorganization. Neuroreport, *3*, 583-586.
- Rauschecker JP (1999). Auditory cortical plasticity: a comparison with other sensory systems. Trends in Neurosciences, *22*, 74-80.
- Rauschecker JP (2001). Cortical plasticity and music. Ann N Y Acad Sci, *930*, 330-336.
- Rauschecker JP, Kniepert U (1994). Auditory localization behavior in visually deprived cats. Europ. J. Neurosci, *6*, 149-160.
- Rauschecker JP & Korte MJ (1993). Auditory compensation for early blindness in cat cerebral cortex. Journal of Neurosciences, *13*, 4538-4548.

- Recanzone GH, Merzenich MM, Jenkins WM, Grajski KA & Dinse HA (1992). Topographic reorganization of the hand representation in cortical area 3b of owl monkeys trained in a frequency discrimination task. Journal of Neurophysiology, 67, 1031-1056.
- Recanzone GH, Shreiner, CE & Merzenich MM (1993). Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys. Journal of Neuroscience, 13, 87-103.
- Robertson D & Irvine D (1989). Plasticity of frequency organization in auditory cortex of guinea pigs with partial unilateral deafness. Journal of Comparative Neurology, 282, 456-471.
- Rice CE (1970). Early blindness, early experience and perceptual enhancement. Amer Found Blind Res Bull, 22, 1-22.
- Röder B, Gelmuth L, Rösler F (2003). Semantic and morpho-syntactic priming in auditory word recognition in congenitally blind adults. Lang Cogn Processes, 18, 1-20.
- Röder B, Rosler F, Neville HJ (2000). Event-related potentials during auditory language processing in congenitally blind and sighted people. Neuropsychologia, 38, 1482-1502.
- Röder B, Stock O, Bien S, Neville HJ, Rosler F (2002). Speech processing activates visual cortex in congenitally blind humans. Eur J Neurosci, 16, 930-936.
- Röder B, Teder-Sälejärvi W, Sterr A, Rösler F, Hillyard SA, et al. (1999). Improved auditory spatial tuning in blind humans. Nature, 400, 162-166.
- Ross DA, Olson IR, Gore JC (2003). Cortical plasticity in an early blind musician: an fMRI study. Magnetic Resonance Imaging, 21, 821-828.

- Sadato N, Yamada H, Okada T, Yoshida M, Hasegawa T et al., (2004). Age-dependent plasticity in the superior temporal sulcus in deaf humans: a functional MRI study. BMC Neuroscience, 5, 56.
- Sadato N, Okada T, Honda M, Yonekura Y (2002). Critical period for cross-modal plasticity in blind humans: A functional MRI study. Neuroimage, 15, 389–400.
- Sadato N, Pascual-Leone A, Grafman J, Deiber MP, Ibanez V, Hallett M (1998). Neural networks for Braille reading by the blind. Brain, 121(7), 1213-1229.
- Sadato N, Pascual-Leone A, Grafman J, Ibanez V, Deiber MP, Dold G, Hallett M (1996). Activation of the primary visual cortex by Braille reading in blind subjects. Nature, 380, 526-528.
- Sakurabayashi H, Sato Y, Uehara E (1956). Auditory discrimination of the blind. Journal of Psychology for the Blind, 1, 3-10.
- Schwaber MK, Garraghty PE & Kaas JH (1993). Neuroplasticity of the adult primate auditory cortex following cochlear hearing loss. Am. J. Otol., 14, 252-258.
- Shaw CA & McEachern JC (2001). Traversing levels of organization: a theory of neuronal plasticity and stability. In Toward a Theory of Neuroplasticity, ed. CA Shaw, JC McEachern, 427-447. Philadelphia: Psychology Press.
- Shulman GL, Corbetta M, Buckner RL, Raichle ME, Fiez JAL et al. (1997). Top-down modulation of early sensory cortex. Cereb Cortex, 7, 193-206.
- Smirnakis SM, Brewer AA, Schmid MC, Tolia AS, Schuz A et al. (2005). Lack of long-term cortical reorganization after macaque retinal lesions. Nature, 435(7040), 300-307.

Stankov L, Spilsbury G (1978). The Measurement of Auditory Abilities of Blind, Partially Sighted and Sighted Children. Applied Psychological Measurement, 2, 491-503.

Starlinger I, Niemeier W (1981). Do the blind hear better? Investigations on auditory processing in congenital or early acquired blindness. I. Peripheral functions. Audiology 20(6), 503-509.

Sterr A, Green L, Elbert T (2003). Blind readers mislocate tactile stimuli. Biol Psychol., 63(2), 117-127.

Sterr A, Müller MM, Elbert T, Rockstroh B, Pantev C, et al. (1998). Perceptual Correlates of Changes in Cortical Representation of Fingers in Blind Multifinger Braille Readers. Journal of Neurosciences, 18(11), 4417-4423.

Stevens AA, Weaver K (2005). Auditory perceptual consolidation in early-onset blindness. Neuropsychologia, 43(13), 1901-1910.

Thinus-Blanc C & Gaunet F (1997). Representation of space in blind persons. Psych. Bull., 121, 20-42.

Toldi J, Farkas T, Volgyi B (1994a). Neonatal enucleation induces cross-modal changes in the barrel cortex of rat. A behavioural and electrophysiological study. Neurosci Lett, 167(1-2), 1-4.

Toldi J, Rojik I, Feher O (1994b). Neonatal monocular enucleation-induced cross-modal effects observed in the cortex of adult rat. Neuroscience, 62(1), 105-14.

Uhl F, Franzen P, Lindinger G, Lang W, Deecke L (1991). On the functionality of the visually deprived occipital cortex in early blind persons. Neurosciences Letters, 124, 256-259.

- Van Boven RW, Hamilton RH, Kauffman T, Keenan JP, Pascual-Leone A (2000). Tactile spatial resolution in blind Braille readers. Neurology, 54, 2230-2236.
- Veraart C, De Volder AG, Wanet-Defalque MC, Bol A, Michel C & Goffinet AM (1990). Glucose utilization in human visual cortex is respectively elevated and decreases in early versus late blindness. Brain Res. 510, 115-121.
- Vocabulaire de la psychologie(1979). Paris : Presses Universitaires de France, 587p.
- Von Kriegstein K, Kleinschmidt A, Sterzer P, Giraud AL (2005). Interaction of face and voice areas during speaker recognition. J Cogn Neurosci, 17, 367-376.
- Voss P, Gougoux F, Lassonde M, Zatorre RJ, Lepore F (2006). A positron emission tomography study during auditory localization by late-onset blind individuals. Neuroreport, 17, 383-388.
- Voss P, Lassonde M, Gougoux F, Guillemot JP, Lepore F (2004). Early- and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far space. Current Biology, 14, 1734-1738.
- Wanet-Defalque MC et al. (1988). High metabolic activity in the visual cortex of early blind human subjects. Brain Res, 446, 369-373.
- Weaver KE, Stevens AA (2006). Auditory gap detection in the early blind. Hearing Research, 211, 1-6.
- Weeks R, Horwitz B, Aziz-Sultan A, Tian B, Wessinger CM, Cohen LG, Hallet M, Rauschecker JP (2000). A Positron emission tomographic study of auditory localization in the congenitally blind. J Neurosci, 20, 2664-2672.



Weisser V, Stilla R, Peltier S, Hu X, Sathian K (2005). Short-term visual deprivation alters neural processing of tactile form. Experimental Brain Research, 166, 572-582.

Wiesel TN (1982). Postnatal development of the visual cortex and the influence of the environment. Nature, 299, 583-592.

Wiesel TN, Hubel DH (1963). Single-cell responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye. Journal of Neurophysiology, 26, 1003-1017.

Winograd E, Kerr NH, Spence MJ (1984). Voice recognition: Effects of orienting task, and a test of blind versus sighted listeners. Amer J Psychology, 97, 57-70.

Wittenberg GF, Werhahn, Wassermann EM, Herscovitch P, Cohen LG (2004). Functional connectivity between somatosensory and visual cortex in early blind humans. European Journal of Neuroscience, 20, 1923-1927.

Zatorre RJ, Bouffard M, Ahad P, Belin P (2002). Where is “where” in the human auditory cortex? Nat Neurosci, 5, 905-909.

Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E (1994). Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. Journal of Neuroscience, 14, 1908-1919.

Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E, Gjedde A (1992). Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing. Science, 256, 846-849.

Zwiers MP, Van Opstal AJ & Cruysberg JRM (2001). A spatial hearing deficit in early-blind humans. J Neurosci, 21, 1-5.

## CURRICULUM VITAE (articles)

**Gougoux F**, Lepore F, Lassonde M, Voss P, Zatorre RJ, Belin P (2004) Neuropsychology: pitch discrimination in the early blind. Nature 430, 309.

**Gougoux F**, Zatorre R, Lassonde M, Voss P, Lepore F (2005) A Functional Neuroimaging Study of Sound Localization : Visual Cortex Activity Predicts Performance in Early-Blind Individuals. PLOS 3(2), 0324-0333.

**Gougoux F**, Belin P, Zatorre RJ, Lassonde M, Voss P, Zatorre RJ, Lepore F. Voice perception in blind persons: a Functional Magnetic Resonance Imaging Study. (en préparation)

Voss P, **Gougoux F**, Lassonde M, Zatorre RJ, Lepore F (2006). A positron emission tomography study during auditory localization by late-onset blind individuals. Neuroreport, 17, 383-388.

Voss P, Lassonde M, **Gougoux F**, Guillemot JP, Lepore F (2004) Early- and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far space. Current Biology, 14, 1734-1738.

Voss P, **Gougoux F**, Zatorre RJ, Lassonde M, Lepore F (2006). Differential occipital responses in early and late blind individuals during a sound-source discrimination task. (soumis)

Leclerc C, **Gougoux F**, Lassonde M, Lepore F. Electrophysiological analysis of auditory localization in totally-blind and blind individuals with residual vision.(soumis)