



**HAL**  
open science

# Mécanismes neurophysiologiques de la perception de flux sonores chez l'Homme : effets des contextes acoustiques et attentionnels.

Aurélie Bidet-Caulet

► **To cite this version:**

Aurélie Bidet-Caulet. Mécanismes neurophysiologiques de la perception de flux sonores chez l'Homme : effets des contextes acoustiques et attentionnels.. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Claude Bernard - Lyon I, 2007. Français. NNT: . tel-00189055

**HAL Id: tel-00189055**

**<https://theses.hal.science/tel-00189055>**

Submitted on 19 Nov 2007

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE

présentée devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention

du DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

Mention : Neurosciences

présentée et soutenue publiquement le 5 septembre 2007

par

Aurélie BIDEY-CAULET

Mécanismes neurophysiologiques  
de la perception de flux sonores chez l'Homme :  
Effets des contextes acoustiques et attentionnels

Directeur de thèse : Dr Olivier BERTRAND

Jury : M. Jochen KAISER (Rapporteur)  
M. David WOODS (Rapporteur)  
Mme Catherine FISCHER (Examineur)  
M. Rémi GERVAIS (Examineur)  
M. Olivier BERTRAND (Directeur de la thèse)



# UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

## **Président de l'Université**

Vice-Président du Conseil Scientifique

Vice-Président du Conseil d'Administration

Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie

Universitaire

## **Secrétaire Général**

**M. le Professeur L. COLLET**

M. le Professeur J.F. MORNEX

M. le Professeur J. LIETO

M. le Professeur D. SIMON

M. G. GAY

## ***SECTEUR SANTE***

### ***Composantes***

UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec

UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche

UFR de Médecine Lyon-Nord

UFR de Médecine Lyon-Sud

UFR d'Odontologie

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Directeur : M. le Professeur D. VITAL-DURAND

Directeur : M. le Professeur X. MARTIN

Directeur : M. le Professeur F. MAUGUIERE

Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY

Directeur : M. O. ROBIN

Directeur : M. le Professeur F. LOCHER

Institut Techniques de Réadaptation

Directeur : M. le Professeur MATILLON

Département de Formation et Centre de Recherche en  
Biologie Humaine

Directeur : M. le Professeur P. FARGE

## ***SECTEUR SCIENCES***

### ***Composantes***

UFR de Physique

UFR de Biologie

UFR de Mécanique

UFR de Génie Electrique et des Procédés

UFR Sciences de la Terre

UFR de Mathématiques

UFR d'Informatique

UFR de Chimie Biochimie

UFR STAPS

Observatoire de Lyon

Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur  
de Lyon

IUT A

IUT B

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur : M. le Professeur A. HOAREAU

Directeur : M. le Professeur H. PINON

Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Directeur : M. le Professeur A. BRIGUET

Directeur : M. le Professeur P. HANTZPERGUE

Directeur : M. le Professeur M. CHAMARIE

Directeur : M. le Professeur M. EGEA

Directeur : Mme. le Professeur H. PARROT

Directeur : M. le Professeur R. MASSARELLI

Directeur : M. le Professeur R. BACON

Directeur : M. le Professeur J. LIETO

Directeur : M. le Professeur M. C. COULET

Directeur : M. le Professeur R. LAMARTINE

Directeur : M. le Professeur J.C. AUGROS



*A ma grand-mère, Renée*



# Remerciements

Je tiens à remercier Olivier Bertrand qui a dirigé ce travail de thèse en me laissant une grande liberté dans l'entreprise de mes travaux de recherche et en acceptant mes exigences. Je lui suis très reconnaissante d'avoir investi autant d'énergie pour initier une biologiste "cellulariste" et "moléculare" aux Neurosciences Cognitives.

Toute ma gratitude va vers ceux qui ont rendu ce travail possible au sein du laboratoire, tout particulièrement Pierre-Emmanuel Aguera sans qui aucune analyse n'aurait été réalisable et François Bauchet qui a mis en place le découpage des cerveaux.

Je remercie Catherine Fischer sans qui aucun test auprès des patients n'aurait été effectué. Un grand merci aux patients qui ont accepté de s'armer de patience pour accomplir ces tests fortement répétitifs.

Je remercie du fond du coeur tous les membres anciens et actuels de l'U280-821 qui ont su me redonner du courage par leur présence et leurs sourires. Merci à Martine pour son soutien permanent, à Patrick pour ses encouragements sportifs et chocolatés et à Dominique, ma fidèle voisine de bureau, pour le réconfort qu'elle m'a apporté.

Je tiens à remercier Anne qui m'a aidée pendant l'écriture de cette thèse, par son aiguillage bibliographique et ses conseils techniques pour la mise en page.

Enfin, une pensée toute particulière pour ceux de ma famille qui ont lu l'intégralité de ce "passionnant" manuscrit, pour mes grand-parents qui m'ont accueillie pour écrire des articles pendant la canicule, pour mes parents qui m'ont toujours soutenue et encouragée dans mes choix et pour ma soeur qui m'a insufflé son enthousiasme et sa bonne humeur dans les moments difficiles.

Merci à Sylvain qui a su comprendre et accepter toutes mes contradictions, qui a assuré tout le soutien moral et logistique indispensable à la réalisation de cette thèse et qui a ponctué ces cinq longues années d'évènements inoubliables.



# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>I Contexte théorique</b>	<b>3</b>
<b>1 La perception auditive chez l'Homme</b>	<b>5</b>
1.1 La Perception : définition et méthodes d'étude . . . . .	5
1.1.1 Définition de la perception . . . . .	5
1.1.2 L'étude de la perception . . . . .	5
1.2 Architecture fonctionnelle du système auditif . . . . .	9
1.2.1 Aspects psychologiques de la perception auditive . . . . .	9
1.2.2 Anatomie et fonctions des relais auditifs . . . . .	13
1.3 Réponses électrophysiologiques auditives . . . . .	18
1.3.1 Méthodes d'enregistrement . . . . .	18
1.3.2 Les potentiels évoqués auditifs : généralités . . . . .	19
1.3.3 L'onde N1 . . . . .	22
1.3.4 La réponse évoquée soutenue . . . . .	23
1.3.5 La réponse évoquée entretenue . . . . .	23
1.3.6 Les activités oscillatoires induites . . . . .	26
<b>2 Encodage des attributs auditifs dans le cortex</b>	<b>35</b>
2.1 Architecture fonctionnelle du cortex auditif . . . . .	35
2.1.1 Organisation anatomique . . . . .	35
2.1.2 Organisation tonotopique . . . . .	42
2.1.3 Organisation fonctionnelle . . . . .	44
2.2 Les voies <i>What</i> et <i>Where</i> . . . . .	47
2.2.1 Au sein du cortex auditif . . . . .	48
2.2.2 Au-delà du cortex auditif . . . . .	50
2.2.3 Les limites du modèle <i>What/Where</i> . . . . .	55
<b>3 Attention sélective auditive</b>	<b>59</b>
3.1 Modèles psychologiques . . . . .	59
3.1.1 Théories de sélection précoce . . . . .	60
3.1.2 Théories de sélection tardive . . . . .	60
3.2 Modèles physiologiques . . . . .	61
3.2.1 Théories du gain ou filtrage sensoriel . . . . .	61

3.2.2	Théories de la trace attentionnelle . . . . .	62
3.3	Mécanismes cérébraux . . . . .	63
3.3.1	Encodage des informations attendues . . . . .	64
3.3.2	Encodage des informations non attendues . . . . .	67
3.3.3	Structures cérébrales affectées par l'attention . . . . .	70
3.3.4	Un réseau cérébral contrôlant l'attention sélective . . . . .	71
3.3.5	Mécanismes d'anticipation attentionnelle . . . . .	72
3.3.6	Quel modèle pour l'attention sélective auditive? . . . . .	73
<b>4</b>	<b>Analyse de la scène auditive</b>	<b>75</b>
4.1	Définitions . . . . .	75
4.2	Aspects psychologiques . . . . .	76
4.2.1	Analyse primitive . . . . .	76
4.2.2	Organisation simultanée et séquentielle . . . . .	77
4.3	Analyse guidée par des processus descendants . . . . .	80
4.3.1	Considérations psychologiques . . . . .	80
4.3.2	Apports de l'électrophysiologie . . . . .	83
4.4	Mécanismes neurophysiologiques . . . . .	86
4.4.1	Ségrégation et fusion de flux sonores . . . . .	86
4.4.2	Un détecteur de plusieurs objets sonores simultanés . . . . .	94
4.4.3	Interaction de plusieurs mécanismes . . . . .	97
	<b>Problématique</b>	<b>98</b>
<b>II</b>	<b>Travaux expérimentaux</b>	<b>101</b>
<b>5</b>	<b>Intégration auditive spatiale et spectrale</b>	<b>103</b>
5.1	Objectifs . . . . .	103
5.2	Étude électrophysiologique de surface : Article 1 . . . . .	104
5.3	Étude électrophysiologique intracérébrale . . . . .	106
5.4	Principaux résultats . . . . .	106
5.4.1	Au sein du cortex auditif . . . . .	106
5.4.2	Au-delà des cortex auditifs . . . . .	111
5.5	Discussion . . . . .	111
5.5.1	Le <i>What</i> et le <i>Where</i> au sein du cortex auditif . . . . .	111
5.5.2	Voie dorsale : attention sélective et préparation motrice? . . . . .	113
	<b>Article 1</b>	<b>113</b>
<b>6</b>	<b>Perception de deux flux sonores simultanés</b>	<b>129</b>
6.1	Objectifs . . . . .	129
6.2	Étude électrophysiologique intracérébrale : Article 2 . . . . .	130
6.3	Résultats et discussion . . . . .	132
	<b>Article 2</b>	<b>137</b>

<b>7</b>	<b>Attention sélective et flux sonores simultanés</b>	<b>157</b>
7.1	Objectifs . . . . .	157
7.2	Étude électrophysiologique intracérébrale : Article 3 . . . . .	158
7.3	Résultats et discussion . . . . .	159
	<b>Article 3</b>	<b>161</b>
<b>III</b>	<b>Discussion générale</b>	<b>175</b>
<b>8</b>	<b>Synthèse des résultats obtenus</b>	<b>177</b>
8.1	Topographies corticales des réponses auditives . . . . .	177
8.1.1	Les réponses évoquées transitoires . . . . .	178
8.1.2	La réponse soutenue . . . . .	184
8.1.3	La réponse entretenue . . . . .	186
8.1.4	La réponse oscillatoire induite . . . . .	188
8.2	Rôles fonctionnels des réponses auditives corticales . . . . .	189
8.2.1	La réponse évoquée transitoire vers 100 ms . . . . .	189
8.2.2	La réponse évoquée soutenue . . . . .	190
8.2.3	La réponse évoquée entretenue . . . . .	190
8.2.4	Les oscillations gamma induites . . . . .	191
8.3	Mécanismes neurophysiologiques de l'attention auditive . . . . .	191
8.3.1	Encodage des informations attendues et non-attendues . . . . .	191
8.3.2	Le réseau du contrôle de l'attention . . . . .	195
8.4	Différences inter-hémisphériques . . . . .	196
8.4.1	Asymétrie des topographies corticales . . . . .	196
8.4.2	Spécialisations fonctionnelles de chaque hémisphère? . . . . .	196
	<b>Conclusion</b>	<b>197</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>201</b>



# Introduction

*"Savoir écouter, c'est posséder, outre le sien,  
le cerveau des autres." Léonard De Vinci*

Combien de chercheurs en Psychologie et Neurosciences ont tenté de comprendre comment le cerveau entend et écoute ?

Notre cerveau doit, en effet résoudre des problèmes ardues pour aboutir à une organisation perceptive cohérente de notre environnement sonore.

Une étape essentielle et primordiale réalisée par le cerveau est la dissociation, au sein du mélange acoustique complexe qui arrive à nos oreilles, des contributions des différentes sources sonores, il s'agit de l'analyse de la scène auditive.

Les autres étapes d'identification, de reconnaissance, de mémorisation des sources sonores ou de leurs propriétés perceptives sont étroitement liées entre elles et vont fortement dépendre de l'attention portée à l'environnement sonore.

*"D'écouter ? C'est pourtant tout ce qu'il y a de mieux pour bien entendre."  
Pierre Augustin de Beaumarchais*

De nombreuses études comportementales ont conduit à l'élaboration de modèles expliquant les différentes étapes du traitement des informations auditives. Ces modèles ont d'abord inspiré les travaux électrophysiologiques chez l'animal puis, plus récemment, les recherches neurophysiologiques chez l'Homme. Le développement de techniques de neuroimagerie fonctionnelle chez l'Homme a provoqué de grandes avancées, notamment en permettant la corrélation directe des données comportementales avec des mesures de l'activité cérébrale. Cependant, la caractérisation des mécanismes cérébraux mis en jeu au cours de certaines étapes du traitement des informations auditives chez l'Homme est encore partielle, notamment au cours de l'analyse de la scène auditive.

Les travaux présentés dans cette thèse ont eu pour ambition de préciser les mécanismes cérébraux impliqués dans l'organisation perceptive, l'encodage des propriétés sonores et l'attention sélective auditive chez l'Homme (Chapitres 5 à 7). En particulier, ils explorent le traitement de flux sonores de longue durée dans différents contextes acoustiques et attentionnels.

Ces travaux sont tout d'abord resitués dans leur contexte bibliographique (Chapitres 1 à 4). Chaque étape de traitement des informations auditives est abordée à travers les approches psychologique chez l'Homme et électrophysiologique chez les primates non humains, pour éclairer les données neurophysiologiques chez l'Homme.

Une synthèse des résultats de ces travaux est ensuite proposée et discutée en termes de mécanismes cérébraux de la perception auditive et d'organisations anatomique et fonctionnelle du cortex auditif (Chapitre 8).

Première partie  
Contexte théorique



# Chapitre 1

## La perception auditive chez l'Homme

Ce chapitre présente un état actuel des connaissances sur le système auditif humain. Les processus perceptifs peuvent être abordés par deux grandes familles de méthodes : les études du fonctionnement psychologique et celles du fonctionnement neurobiologique (section 1.1). Le système auditif peut donc être décrit tel que l'envisagent ces deux traditions de recherche (section 1.2 page 9). Le fonctionnement du système auditif a été abordé par des techniques électrophysiologiques qui ont permis d'identifier des activités cérébrales provoquées par des sons. Les principales réponses cérébrales auditives, identifiées chez l'Homme, qui seront utilisées dans la partie expérimentale, sont présentées dans ce chapitre (section 1.3 page 18). Certains éléments de ce chapitre ont été inspirés du premier chapitre de la thèse de Anne Caclin (2004).

### 1.1 La Perception : définition et méthodes d'étude

#### 1.1.1 Définition de la perception

La perception est l'acte qui nous permet d'acquérir des connaissances sur le monde qui nous entoure. Des informations sont saisies par nos différents systèmes sensoriels (vue, toucher, audition, goût, odorat) et traitées par nos systèmes perceptifs. Classiquement, la perception est considérée comme un mécanisme interprétatif, qui nous permet de construire une représentation mentale du monde qui nous entoure à partir de données éventuellement incomplètes. Le traitement des informations auditives peut être affecté par un certain nombre de facteurs, notamment par l'environnement acoustique dans lequel se trouve l'individu et par le niveau d'attention de celui-ci.

#### 1.1.2 L'étude de la perception

On peut distinguer deux grandes approches dans l'étude de la perception. D'une part, avec les méthodes de la psychophysique et de la psychologie cognitive, elle peut être étudiée comme une performance comportementale. D'autre part, un ensemble de recherches s'intéresse aux fondements cérébraux de la perception. L'étude de ces bases cérébrales est couverte par différentes méthodes chez l'animal et l'Homme, de l'électrophysiologie (aux

niveaux microscopique et macroscopique) aux études d'imagerie cérébrale et neuropsychologiques.

### **Psychophysique et psychologie cognitive**

L'objet de la psychologie expérimentale est l'étude des facultés mentales, au nombre desquelles se trouve la perception. Il y a deux volets principaux dans cette approche : d'une part, la psychophysique, qui analyse quantitativement la relation entre la sensation et des grandeurs physiques caractéristiques du stimulus ; et d'autre part, la psychologie cognitive, qui cherche à décomposer une faculté mentale en composantes plus petites, dont l'enchaînement permet la réalisation d'une tâche.

*Psychoacoustique* La psychoacoustique est la branche de la psychophysique qui étudie la sensation évoquée par un son, et sa relation avec les caractéristiques de ce son (intensité, fréquence...). Les questions abordées et les protocoles sont variés, allant de la détermination des seuils de perception de stimuli très peu intenses à l'étude de phénomènes complexes de masquage. De façon générale, ces travaux permettent de faire des inférences sur les premiers niveaux de traitement du signal auditif (encodage cochléaire par exemple) dans le système nerveux. Un résumé de ces travaux se trouve dans l'ouvrage de Moore (2003).

*Cognition auditive* Comme souligné par McAdams et Bigand (1993), la perception auditive englobe un ensemble de mécanismes plus vastes que ceux décrits par la psychoacoustique classique. En particulier, pour comprendre la perception auditive et donc la reconnaissance des sources sonores, ou la perception musicale, il faut faire appel à des composantes mnésiques et attentionnelles. L'ensemble des travaux qui intègrent la perception auditive dans un système plus vaste, prenant en compte par exemple les expériences passées de l'auditeur, sont regroupées sous le label « étude de la cognition auditive », rappelant que l'audition est un moyen d'acquérir des connaissances sur le monde et que notre expérience de l'environnement sonore dépend de connaissances acquises préalablement. La distinction entre études psychoacoustiques et études cognitives de l'audition est bien sûr artificielle, et il existe plutôt un continuum entre ces deux approches.

Il est d'usage en psychologie cognitive de représenter une compétence (par exemple perceptive) sous la forme d'un enchaînement de niveaux (ou étapes) de traitement (boîtes). Le travail du psychologue est alors de spécifier la fonction de chacun de ces niveaux, et les relations qu'ils entretiennent avec les autres niveaux de traitement.

Outre ces approches comportementales, la perception peut être abordée par le biais de l'étude de ses fondements cérébraux. Les principales méthodes permettant d'approcher l'activité cérébrale sont décrites ci-dessous.

### **Accès au fonctionnement cérébral**

L'activité cérébrale consiste en un transfert d'information entre neurones. Un neurone reçoit l'information d'autres neurones via les synapses qu'ils ont sur ses dendrites, "intègre" cette information au niveau du corps cellulaire, et renvoie un nouveau message à ses neurones cibles via son axone. La réalisation d'une tâche requiert l'activité coordonnée

de populations de neurones. Un modèle simple est de considérer qu'une petite région homogène du tissu cérébral (par exemple une macro-colonne corticale) reçoit des afférences d'un certain nombre d'autres régions cérébrales ou de récepteurs sensoriels, que ces informations sont intégrées et modifiées localement, notamment par le biais d'interneurones, et que finalement le résultat de ces traitements est envoyé par les fibres efférentes à des structures distantes. Il est donc intéressant de pouvoir mesurer à la fois les réponses de cellules prises individuellement, et l'activité coordonnée d'une région corticale ou d'un noyau sous-cortical.

L'activité neuronale peut s'observer à la fois par :

- la mesure des phénomènes électriques membranaires (potentiels post-synaptiques sur les dendrites et le corps cellulaire, et potentiels d'action sur les axones), c'est l'objet de l'électrophysiologie microscopique chez l'animal ;
- les conséquences à distance de ces phénomènes électriques, mesurées par les techniques d'électrophysiologie macroscopique chez l'animal et l'Homme ;
- la mesure des effets métaboliques engendrés par cette activité, liés par exemple à la synthèse, libération et recapture des neurotransmetteurs à la synapse (imagerie métabolique).

Ces différentes méthodes sont brièvement décrites ci-dessous. En général, plus une méthode est invasive et plus elle permet d'accéder à une mesure de l'activité cérébrale ayant une bonne résolution à la fois temporelle et spatiale.

*Electrophysiologie microscopique* Différentes méthodes permettent d'accéder à l'activité neuronale qui sous-tend une capacité perceptive ou la réalisation d'une tâche. La plus locale est l'enregistrement unitaire chez l'animal anesthésié ou éveillé de l'activité d'une (ou quelques) cellule(s), à l'aide de microélectrodes implantées dans la région cérébrale d'intérêt. L'activité multi-unitaire (MUA) renseigne sur les "sorties" d'une petite population de neurones (potentiels d'action sur les axones). L'ensemble de ces techniques permet d'accéder à certaines propriétés des réponses de ces cellules, comme les aspects du stimulus qui y sont encodés.

*Electrophysiologie macroscopique* Certaines techniques d'enregistrement permettent de mesurer l'activité de populations de cellules comme le potentiel de champ local (LFP : local field potential) qui refléterait plutôt l'activité postsynaptique. Cette approche est surtout utilisée chez l'animal. Chez l'Humain, des mesures aussi locales de l'activité neuronale ne sont possibles que dans des cas particuliers, comme chez les patients souffrant d'épilepsie pharmaco-résistante et bénéficiant d'électrodes implantées pour une exploration fonctionnelle avant un traitement chirurgical. On peut alors recueillir des signaux électriques sur ces électrodes profondes pendant la réalisation d'une tâche (électroencéphalographie stéréotaxique : SEEG). Des grilles d'électrodes placées sur la surface corticale peuvent aussi être implantées chez ces mêmes patients épileptiques. Cette technique, l'électrocortigraphie (ECoG), est aussi utilisée chez l'animal, notamment chez les primates non humains.

Des mesures indirectes de l'activité neuronale peuvent être obtenues de manière non invasive par différentes méthodes d'imagerie cérébrale. Il en existe deux grandes familles : les méthodes électriques et métaboliques (ou hémodynamiques). Les méthodes d'imagerie électrique, électroencéphalographie (EEG) et magnétoencéphalographie (MEG), mesurent

les variations de potentiel électrique ou de champ magnétique sur un ensemble de capteurs placés sur le scalp ou à proximité de celui-ci. L'activité coordonnée d'un ensemble de neurones ayant des orientations similaires (assimilables à un dipôle de courant) peut générer un signal assez ample pour être mesuré sur le scalp. Ces signaux à distance reflètent essentiellement l'activité post-synaptique. On peut mesurer ces signaux avec une résolution temporelle très fine de l'ordre de la milliseconde. En revanche, la résolution spatiale est assez grossière, et la reconstruction des positions des générateurs expliquant les activités observées en surface est un problème complexe. EEG et MEG présentent de grandes similitudes mais ne sont pas interchangeables. En particulier, le signal magnétique est moins diffusé par les tissus, et par conséquent la résolution spatiale de la MEG est meilleure. En revanche, le signal magnétique s'atténue beaucoup plus rapidement en s'éloignant de la source, ce qui rend la MEG assez insensible aux sources profondes. De plus, la MEG est surtout sensible aux générateurs "tangentiels" au scalp, c'est-à-dire principalement aux activités dans les parois des sillons corticaux.

*Imagerie cérébrale métabolique* Les méthodes d'imagerie métabolique permettent de mesurer un paramètre reflétant le métabolisme d'une petite région cérébrale, et ce en chaque point du cerveau. La tomographie par émission de positons (TEP) mesure ainsi la concentration locale d'un marqueur faiblement radioactif (eau ou glucose marqué), permettant d'estimer le débit sanguin régional ou la consommation locale de glucose. L'hypothèse est que lorsqu'une région cérébrale est activée, elle consomme davantage de glucose, et elle bénéficie d'un afflux sanguin augmenté, cet afflux sanguin faisant d'ailleurs plus que compenser l'excédent d'oxygène nécessaire. L'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) permet de mesurer un signal de résonance magnétique nucléaire qui dépend du degré d'oxygénation du sang (imagerie BOLD : blood oxygen level dependent). La résolution temporelle de la TEP et l'IRMf sont assez faibles, à la fois parce que la mesure des valeurs pour l'ensemble du volume crânien est assez lente (environ 2 s en IRMf par exemple), et parce que les valeurs mesurées dépendent de variations métaboliques qui se mettent en place lentement après la stimulation : il faut plusieurs secondes au signal BOLD pour atteindre son maximum après une stimulation.

Logothetis et ses collaborateurs (2001) ont montré que le meilleur corrélat électrique du signal BOLD est le potentiel de champ local, en particulier l'activité oscillatoire de haute fréquence, qui refléterait l'activité post-synaptique d'un petit nombre de neurones et donc des traitements locaux.

*Neuropsychologie* D'autres informations sur la fonction de différentes aires corticales proviennent de l'étude de patients cérébro-lésés. Les corrélations anatomo-fonctionnelles entre la position d'une lésion et les déficits du patient permettent de formuler des hypothèses sur les traitements normalement réalisés dans la structure lésée. Les comparaisons entre patients renseignent sur l'éventuelle indépendance entre différents processus. C'est le cas lorsque l'on peut observer une double dissociation : pour un patient, une première compétence est intacte alors qu'une autre est altérée, et vice-versa pour un second patient. On peut alors conclure que ces compétences reposent sur des réseaux cérébraux largement distincts.

## 1.2 Architecture fonctionnelle du système auditif

Selon les domaines d'études, on peut distinguer deux façons principales de présenter l'architecture du système auditif. D'un côté, les psychologues proposent une hiérarchie de niveaux de traitement du son (McAdams, 1994), qui va d'un encodage sensoriel à la compréhension du message véhiculé par le son (langage, musique, reconnaissance d'une source sonore), en passant par l'extraction d'attributs auditifs (figure 1.1 page suivante). De l'autre côté, les neurobiologistes représentent le système auditif par une hiérarchie de régions sous-corticales et corticales interconnectées (Ehret et Romand, 1997; Pickles, 1988), qui traitent le signal provenant de la cochlée via le nerf auditif (figure 1.2 page 14).

Toute la difficulté est de mettre en relation la hiérarchie des processus psychologiques et la hiérarchie des aires auditives. Hormis le fait que l'on peut assimiler encodage sensoriel de bas niveau et représentation dans le nerf auditif du signal acoustique, toute mise en correspondance de ces deux hiérarchies est encore incertaine. De plus, un même processus perceptif peut reposer sur l'activité de plusieurs relais auditifs et un même relais auditif être impliqué dans plusieurs processus décrits par la psychologie expérimentale. Ces deux approches du système auditif reposent, cependant toutes les deux, sur une hiérarchie de niveaux de traitements, avec des connexions ascendantes et descendantes entre ces différents niveaux.

### 1.2.1 Aspects psychologiques de la perception auditive

Nous allons détailler ici les différentes étapes de traitement de l'information auditive, de l'encodage sensoriel à la reconnaissance des sources sonores, comme le propose la psychologie expérimentale. La figure 1.1 page suivante résume ces différentes étapes de traitement. Les principaux problèmes posés à notre système auditif sont les suivants : d'une part, décomposer l'information correspondant à plusieurs sources sonores présentes simultanément ; d'autre part, reconnaître ces sources. En effet, les ondes acoustiques émises par ces différentes sources s'additionnent dans l'air, et c'est ce mélange acoustique qui parvient à l'oreille. L'analyse de la scène auditive est le processus qui permet de séparer cette information en différents flux correspondant aux différentes sources, ce qui permet leur identification.

Les paragraphes qui suivent sont largement inspirés de l'ouvrage *Thinking in sound* (McAdams et Bigand, 1993), et du chapitre de McAdams sur l'Audition dans le *Traité de Psychologie Expérimentale* (1994). Cette présentation n'a pas vocation à être exhaustive, mais à introduire les étapes de traitement de l'information auditive qui seront abordées plus en détails dans les chapitres suivants.

#### Encodage sensoriel

La première étape du traitement d'un stimulus sonore est la transduction des signaux acoustiques en données sensorielles exploitables par notre système perceptif. Cette première étape correspond au filtrage du son par l'oreille externe et moyenne et à l'analyse fréquentielle réalisée au niveau de la cochlée (voir page 13). L'analyse perceptive repose sur cette première représentation.

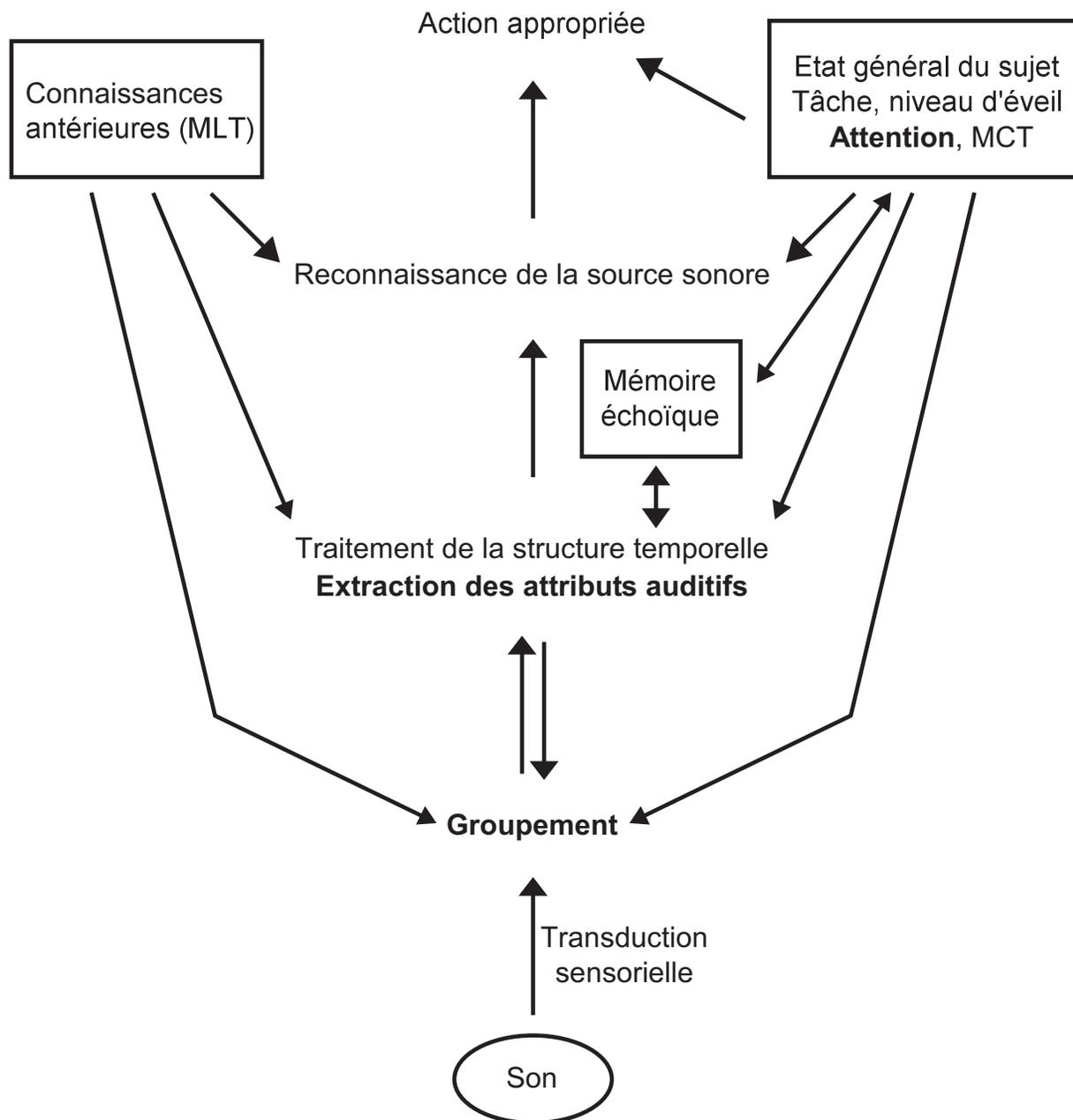


FIG. 1.1 – L'audition, description psychologique. Seules les principales connexions entre niveaux de traitement sont représentées. MCT = Mémoire à Court Terme, MLT = Mémoire à Long Terme. Les étapes abordées plus en détails dans les chapitres suivants sont indiquées en gras. Adapté de McAdams et Bigand (1993).

## Analyse de la scène auditive

Depuis les travaux de Bregman (1990), il est communément admis que l'analyse d'un stimulus sonore par le système perceptif commence par la ségrégation de l'information sensorielle en plusieurs flux, c'est-à-dire par l'analyse de la scène auditive.

L'organisation auditive requiert en fait de grouper les informations sensorielles en différents flux à la fois à chaque instant (organisation simultanée), et au cours du temps (organisation séquentielle). L'organisation séquentielle repose plus spécifiquement sur des indices de continuité temporelle.

Bregman (voir par exemple Bregman, 1993) a proposé deux principaux types de mécanismes permettant l'analyse de la scène auditive :

- une analyse primitive "aveugle", basée sur des propriétés acoustiques générales (par exemple de similarité et continuité entre les sons) qui permettent de décomposer le mélange de sources, sans hypothèse *a priori* sur les sources en présence.
- et une analyse basée sur des schémas qui contraignent la ségrégation en flux par les connaissances ou les attentes de l'auditeur (par exemple, nous sommes particulièrement sensibles à notre prénom).

Au total, ces mécanismes d'organisation permettent de séparer les informations auditives en différents flux avec des évolutions temporelles distinctes. L'analyse de la scène auditive ainsi que ses corrélats neurophysiologiques sont abordés plus en détails dans le chapitre 4 page 75. Dans la suite de cette présentation, nous nous intéresserons aux traitements subséquents d'un flux sonore.

## Extraction des attributs auditifs

L'information auditive ainsi partitionnée, différents attributs peuvent être "calculés" pour chacun des flux. On distingue traditionnellement les attributs suivants : hauteur, sonie (intensité perçue), durée perçue, timbre et position spatiale. L'extraction de ces attributs a vraisemblablement lieu plutôt au niveau du cortex auditif. La question est de savoir sous quelle forme sont encodés ces différents attributs. L'encodage des attributs auditifs (principalement la hauteur et la position spatiale), dans les différentes aires du cortex auditif, est présenté en détails dans le chapitre 2 page 35.

## Reconnaissance des sources sonores

La reconnaissance des sources sonores est un problème complexe que le système auditif parvient très bien à résoudre : par exemple, nous sommes capables de reconnaître de nombreuses personnes au timbre de leur voix, ou de déduire les propriétés de la structure interne des objets (type de matériau, homogénéité...) à partir des sons qu'ils émettent. La reconnaissance des sources sonores est souvent présentée comme subséquente à l'extraction des attributs auditifs bien que cette hypothèse n'ait jamais été testée expérimentalement (McAdams, 1993; Handel, 1995).

Les études sur la reconnaissance des sources sonores consistent essentiellement en la détermination des indices acoustiques qui sont utilisés par le sujet pour reconnaître la source. Le problème est le suivant : selon le contexte, un même objet va émettre des sons assez différents. Par exemple, le spectre d'un son d'instrument de musique va dépendre de

l'intensité avec laquelle on en joue ; de même, une voix est modifiée par un rhume. Il s'agit donc d'extraire les bons *invariants acoustiques*, c'est-à-dire les informations qui permettent d'isoler des effets du contexte la contribution de la source. Il n'y a pas aujourd'hui de consensus sur la nature de ces invariants (McAdams, 1993; Handel, 1995).

La reconnaissance des sources sonores fait également appel aux connaissances antérieures de l'auditeur et dépend donc des informations disponibles en mémoire.

### Mémoires auditives

La perception auditive s'appuie sur différents systèmes mnésiques, ayant des propriétés différentes (nature des informations stockées, durée de stockage. . .). On peut distinguer les systèmes suivants : mémoire échoïque, mémoire auditive à court terme, mémoire auditive à long terme (voir aussi Crowder, 1993, pour une approche "procéduraliste" de la mémoire auditive).

*Mémoire échoïque* La mémoire échoïque est une mémoire sensorielle qui garde la trace des événements acoustiques venant tout juste de se produire. Cette trace se constitue de manière automatique, même si l'attention est détournée des événements acoustiques. Ce concept est très largement employé dans le domaine des potentiels évoqués. Les études comportementales sur ce sujet montrent qu'il existe en fait deux registres différents de mémoire sensorielle auditive (voir Cowan, 1984, pour une revue), un registre court (150 à 350 ms) et un registre long (jusqu'à 20 s).

*Mémoire auditive à court terme* La mémoire auditive à court terme permet la rétention des informations auditives récentes. Les informations y seraient stockées plutôt sous forme symbolique. Dans certains modèles, la mémoire à court terme est remplacée par (ou associée à) la mémoire de travail. Ce type de mémoire est associé à des processus d'autorépétition pour maintenir la trace du stimulus et faciliter la transformation de cette trace à court terme en une trace à long terme.

*Mémoire auditive à long terme* Enfin, la mémoire auditive à long terme permet la rétention d'information sur une longue période de temps (des minutes à des années). C'est ce type d'information qui nous permet de reconnaître par exemple une voyelle ou la voix d'une personne familière. Les formes exactes des informations stockées en mémoire à long terme reste un sujet de débat.

### Attention auditive

Enfin, cette présentation de l'audition sous l'angle de la psychologie cognitive ne serait pas complète sans mentionner les processus d'attention auditive. L'étude de l'attention est un domaine très vaste, au point qu'il devient parfois difficile de donner une définition du terme attention (Näätänen, 1990). De façon très générale, l'attention permet de privilégier, volontairement ou non, une partie des informations sensorielles disponibles à un instant donné. Des distinctions existent dans les définitions de l'attention.

Une première distinction, largement employée dans le domaine des potentiels évoqués (voir la partie 1.3.2 page 19 pour une définition) est celle d'orientation involontaire ou

volontaire de l'attention (appelée aussi attention exogène ou endogène). Dans le premier cas, un évènement soudain attire irrésistiblement l'attention, en général au détriment de l'activité en cours. Dans le second cas, nous choisissons l'objet sur lequel nous focalisons notre attention. Alors que l'attention exogène ne peut intervenir qu'à l'instant présent (seulement des stimuli ici et maintenant peuvent la provoquer), l'attention endogène peut être dirigée sur des informations passées, présentes et futures. Par exemple, nous pouvons faire attention à un son qui a eu lieu deux secondes auparavant en nous concentrant sur sa représentation en mémoire échoïque (pour répondre à une personne que nous n'avons pas bien écoutée) (Lepsien et Nobre, 2006). Nous pouvons aussi nous concentrer sur quelque chose qui va arriver (un coup de pistolet qui annonce le départ d'une course) pour réagir le plus vite possible, dans ce cas là nous utilisons l'attention anticipatrice (Voisin *et al.*, 2006).

Au sein de l'attention volontaire, on peut distinguer l'attention divisée de l'attention sélective : dans une tâche d'attention divisée, le sujet doit prêter attention à plusieurs informations simultanément, alors que dans une tâche d'attention sélective, il doit porter son attention sur un type de stimulus et ignorer les autres. L'attention sélective et les mécanismes cérébraux qui la sous-tendent sont abordés plus en détails dans le chapitre 3 page 59.

### 1.2.2 Anatomie et fonctions des relais auditifs

Après cette présentation de la psychologie de l'audition, nous allons, dans les paragraphes qui suivent, aborder le système auditif sous l'angle de la physiologie et des neurosciences. L'information auditive est transmise de la cochlée au cortex auditif et au-delà, en passant par différents noyaux sous-corticaux. Outre ce flux ascendant de l'information auditive, il existe des voies descendantes à de nombreux niveaux. Cette présentation de la neurobiologie de l'audition essaie d'intégrer des données anatomiques, physiologiques et fonctionnelles. Pour les niveaux sous-corticaux de traitement, les données résumées ici proviennent essentiellement de travaux d'électrophysiologie unitaire, notamment chez le chat. Tous les relais sont présentés assez succinctement car les travaux présentés dans cette thèse ont essentiellement trait au cortex auditif dont l'organisation est exposée en détails dans le chapitre 2 page 35. On pourra trouver davantage de détails dans les livres de Pickles (1988) et Ehret et Romand (1997).

#### Encodage cochléaire

*Organisation de la cochlée* Les ondes acoustiques émises par les différents objets sonores de notre environnement s'additionnent dans l'air, pour former un mélange acoustique qui atteint l'oreille. Ce signal acoustique arrive à l'oreille interne où se trouve la *cochlée* via l'oreille externe et moyenne, dans laquelle il subit déjà un filtrage fréquentiel. La transduction entre signal acoustique et signal neuronal s'effectue au niveau des cellules ciliées de l'organe de Corti situé au centre de la cochlée, sur la membrane basilaire (voir Dallos, 1992, pour une revue). L'organe de Corti comprend deux types de cellules : une rangée de cellules ciliées internes (CCI) et trois rangées de cellules ciliées externes (CCE). Les signaux issus des CCI sont envoyés dans le *nerf auditif*, via le système afférent radial. La structure temporelle fine du stimulus acoustique est codée dans le nerf auditif (intervalle entre

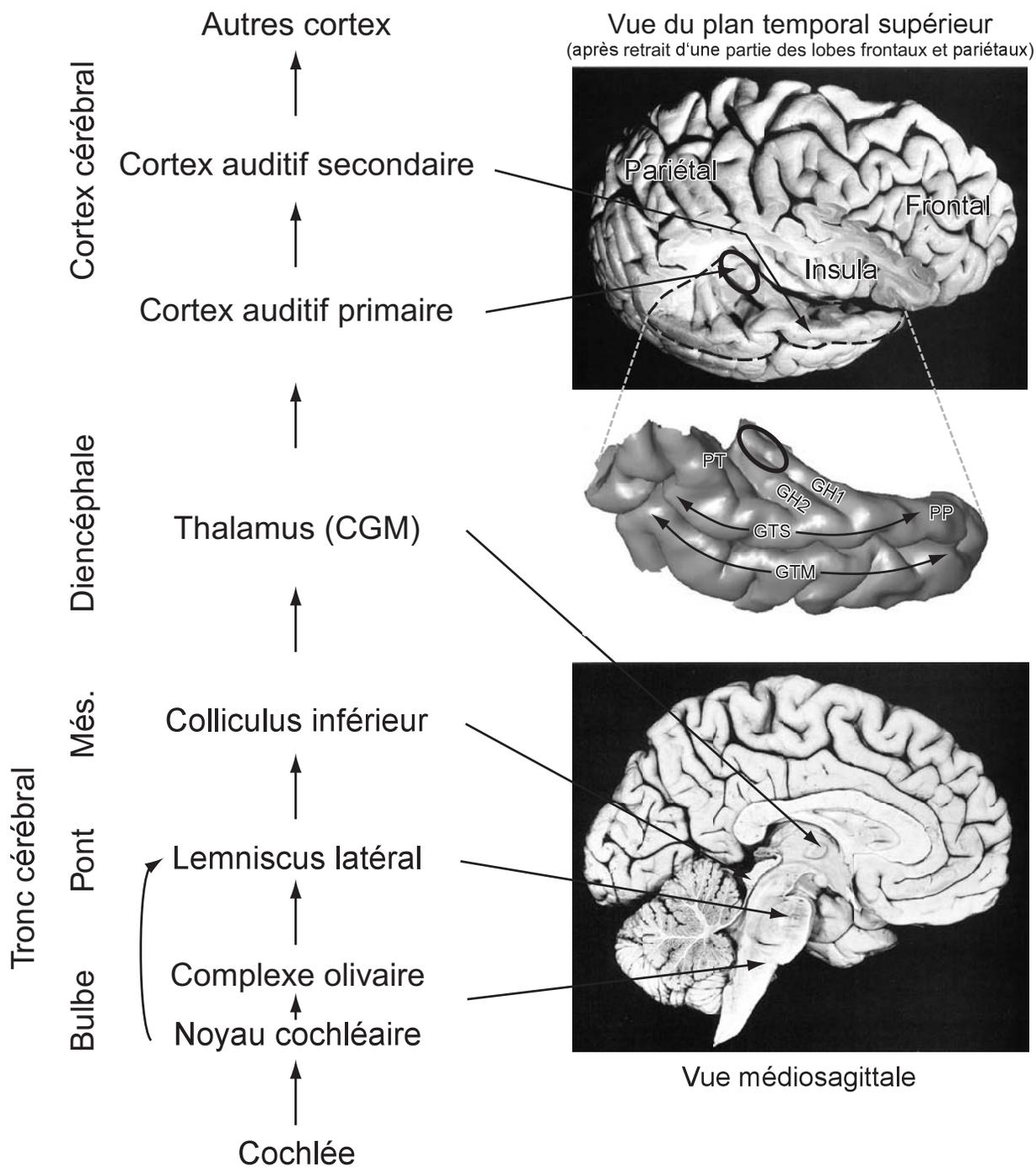


FIG. 1.2 – L'audition, description neurobiologique. Seules les principales connexions entre aires cérébrales sont représentées. Les connexions descendantes ne sont pas représentées. CGM = corps genouillé médian, GH = gyrus de Heschl (il peut y avoir deux gyri de Heschl, GH1 et GH2), PT = *planum temporale*, PP = *planum polare*, GTS = gyrus temporal supérieur, GTM = gyrus temporal médian, Més. = mésencéphale. Photos tirées de Duvernoy (1999).

les potentiels d'action). Les CCE, quant à elles, sont faiblement connectées au système nerveux central par l'intermédiaire du système afférent latéral. Par contre, elles reçoivent des efférences relativement importantes du tronc cérébral (système efférent médian) qui réguleraient les contractions de ces cellules en fonction d'informations pouvant provenir des structures les plus hautes du système auditif.

*Fréquence caractéristique et tonotopie* Suivant l'endroit où se situe une cellule ciliée interne sur la membrane basilaire (entre la base et l'apex de la cochlée), elle va répondre préférentiellement à une fréquence donnée. On peut ainsi définir pour chaque cellule ciliée une fréquence caractéristique, qui est la fréquence du son pur engendrant le taux de décharge maximal de potentiels d'action. Les fréquences caractéristiques des CCI de la membrane basilaire sont en ordre décroissant de la base à l'apex de la cochlée, formant ce que l'on appelle une *tonotopie*, c'est-à-dire une organisation spatiale des fréquences caractéristiques des cellules. Cette sélectivité fréquentielle s'explique par des phénomènes passifs, liés aux propriétés mécaniques de la cochlée, et également des phénomènes actifs, d'origine cellulaire (cellules ciliées externes). La cochlée fonctionne donc comme un analyseur fréquentiel, chaque région de la membrane basilaire agissant comme un filtre passe-bande sur le signal acoustique. Le signal transmis au nerf auditif correspond donc au mélange des différentes sources sonores, analysé bande de fréquences par bande de fréquences. De la même façon, on peut définir une fréquence caractéristique pour chaque fibre du nerf auditif. Cette organisation tonotopique se retrouve dans les relais auditifs sous-corticaux et dans certaines aires du cortex auditif.

*Lien avec les performances comportementales* Un certain nombre de performances comportementales reflètent directement ou indirectement les réponses des cellules ciliées et l'activité dans le nerf auditif, notamment les seuils d'audibilité et de discrimination fréquentielle (Pickles, 1988).

*Oto-émissions acoustiques* Sous l'effet d'une stimulation sonore modérée, les CCE sont incapables de déclencher une neurotransmission ; en revanche, elles sont capables de se contracter. Il existe deux types de contraction : les contractions rapides capables de suivre cycle par cycle la fréquence des stimulations, et les contractions lentes. Les contractions rapides permettent une amplification des vibrations lorsque la stimulation est faible. De plus, cette amplification est sélective à une bande étroite de fréquences, réalisant ainsi un filtrage fréquentiel. Les contractions rapides des CCE sont suffisamment importantes pour engendrer des mouvements liquidiens qui se propagent en sens inverse du transfert normal et se traduisent en sons enregistrables (Kemp, 1978). Ainsi, en émettant dans le conduit auditif externe d'un sujet un son très bref et en plaçant un microphone dans ce conduit, il est possible d'enregistrer des sons émis par la cochlée du sujet : les oto-émissions acoustiques. Ces réponses présentent un intérêt tout particulier car elles permettent de mesurer les répercussions, sur l'activité des CCE, de processus descendants intervenant par l'intermédiaire du système efférent médian. Elles ont notamment permis de mettre en évidence des effets de l'attention sur le fonctionnement cochléaire (décrits dans la partie 3.3.3 page 70).

## Relais auditifs sous-corticaux

Dans les différents relais sous-corticaux, les informations en provenance des deux oreilles convergent, et le signal auditif commence à être modelé par des cellules ayant des profils de réponse variés. Plusieurs voies parallèles de traitement émergent. Les neurones des différents relais ont en général une sélectivité fréquentielle toujours assez forte, mais qui diminue peu à peu à mesure que l'on monte dans la hiérarchie des traitements.

*Du noyau cochléaire au colliculus* Les fibres du nerf auditif se projettent dans le noyau cochléaire ipsilatéral. Le *noyau cochléaire* se divise schématiquement en deux parties, la partie ventrale où les réponses ressemblent essentiellement à celles du nerf auditif, et la partie dorsale où des réponses plus complexes commencent à émerger. Les neurones de la partie ventrale se projettent de façon ipsi- et controlatérale vers le *complexe olivaire supérieur*. Dans cette structure, la position spatiale (direction) des stimuli est évaluée. En effet, les neurones des complexes olivaires supérieurs sont sensibles aux différences d'intensité et de temps d'arrivée du son entre les deux oreilles. Les neurones de la partie dorsale du noyau cochléaire et du complexe olivaire supérieur se projettent vers le noyau du *lemniscus latéral*, puis vers le *colliculus inférieur*.

*Le colliculus et le thalamus* La majorité des fibres en provenance des noyaux auditifs du tronc cérébral convergent vers le colliculus inférieur. A partir du colliculus inférieur, chez le chat, trois voies montent jusqu'au cortex, en passant par le *thalamus* (notamment par le corps genouillé médian du thalamus). Depuis le noyau central du colliculus inférieur, une voie tonotopique monte vers le thalamus et le cortex auditif primaire. Deux autres voies, l'une dite diffuse (non tonotopique), l'autre polysensorielle, montent du colliculus aux aires auditives associatives en passant également par le thalamus. Dans la voie polysensorielle, les informations auditives sont combinées à des informations somesthésiques (Ehret et Romand, 1997).

Les réponses des neurones des différents relais sous-corticaux deviennent de plus en plus élaborées et diversifiées. Les neurones sont sensibles à différentes caractéristiques, de plus en plus complexes, du stimulus. On trouve par exemple des neurones sensibles aux modulations d'amplitude et de fréquence (Ehret et Romand, 1997).

## Le cortex auditif

Comme nous venons de le voir, l'information auditive arrive au cortex après un dernier relais dans le corps genouillé médian du thalamus. L'organisation anatomique et fonctionnelle du cortex auditif est très complexe. Elle demeure assez mal connue, car peu explorée, chez l'Homme, mais peut s'inspirer de résultats obtenus chez l'animal, notamment chez les primates non humains. L'architecture fonctionnelle du cortex auditif, chez les primates non humains et chez l'homme, est abordée plus en détails dans le prochain chapitre (chapitre 2.1 page 35).

Chez l'Homme, le cortex auditif se situe dans le plan temporal supérieur, au fond de la scissure de Sylvius (figure 1.2 page 14), et s'étend vers le gyrus temporal supérieur et les cortex pariétaux et insulaires adjacents (Galaburda et Sanides, 1980; Rivier et Clarke, 1997). Il est composé d'un cortex auditif primaire et d'aires auditives associatives. Le

cortex auditif primaire (A1) se situe au fond du gyrus transverse de Heschl, et correspond à l'aire 41 de Brodmann. Il est entouré d'un ensemble de régions auditives associatives (aires 42 et 22 de Brodmann) dont la délimitation exacte reste un sujet de débat (Rivier et Clarke, 1997; Wallace *et al.*, 2002). Ces aires se situent en arrière du gyrus de Heschl dans le *planum temporale* (PT), en avant dans le *planum polare* (PP) et latéralement dans le gyrus temporal supérieur (GTS). Ces aires associatives reçoivent des projections directes provenant du corps genouillé médian et sont connectées de façon réciproque avec le cortex auditif primaire (voir la partie 2.1.1 page 35 pour plus de détails sur l'organisation du cortex auditif).

Plusieurs de ces aires corticales auditives présentent, comme les relais auditifs précédemment décrits, une organisation tonotopique (partie 2.1.2 page 42).

Enfin, ces multiples aires auditives ont des rôles fonctionnels distincts dans l'intégration auditive, notamment dans l'encodage des attributs auditifs (partie 2.1.3 page 44). Par exemple, le cortex auditif primaire répond préférentiellement à des sons purs alors que les aires auditives associatives sont plus sensibles à des sons complexes, comme des bruits de bande étroite (Wessinger *et al.*, 2001).

### Au-delà du cortex auditif

Il a été souvent proposé, initialement par analogie avec l'organisation des voies visuelles, que le traitement des informations auditives pourrait se poursuivre au-delà du cortex auditif (Rauschecker, 1998b; Kaas et Hackett, 1999).

On distingue deux grandes voies, l'une ventrale, qui jouerait un rôle dans des traitements liés à la reconnaissance des objets sonores (voie "What") et l'autre dorsale, impliquée dans des traitements spatiaux (voie "Where"). La voie ventrale partirait des aires auditives les plus antérieures pour se projeter sur le cortex frontal (principalement la partie ventrale du cortex préfrontal). La voie dorsale aurait son origine dans les aires auditives les plus postérieures et se projetterait sur le cortex frontal (essentiellement le cortex préfrontal dorso-latéral), via les aires pariétales postérieures (voir la section 2.2 page 47 pour plus de détails).

### Les voies auditives descendantes

Nous avons déjà vu que les systèmes efférents médians véhiculent des projections descendantes ("feedback") du tronc cérébral sur les cellules ciliées externes. Il existe en fait des voies efférentes à tous les niveaux du système auditif, du cortex auditif jusqu'à la cochlée (voir Khalifa *et al.*, 2001; Perrot *et al.*, 2006, par exemple). Elles suivent le chemin suivant : aires auditives associatives, cortex auditif primaire, corps genouillé médian et colliculi inférieurs, complexe olivaire supérieur, noyau cochléaire pour gagner les cellules ciliées.

Les aires auditives primaires et associatives reçoivent aussi des efférences d'autres systèmes cérébraux, notamment des cortex frontaux et pariétaux.

Ces efférences, permettant un contrôle en retour d'un relais sur le relais précédent, pourraient intervenir dans le traitement sélectif de sons, l'adaptation, la détection du signal dans le bruit, l'amélioration de la discrimination, la protection contre la sur-stimulation ou le traitement attentionnel et ceci déjà au niveau cochléaire.

## 1.3 Réponses électrophysiologiques auditives

L'électrophysiologie est, par la finesse de sa résolution temporelle, un moyen privilégié pour accéder aux différentes étapes du traitement de l'information auditive. Elle constitue une interface d'étude intéressante entre un comportement et ses bases cérébrales. En effet, elle permet de décrire un ensemble de processus (neurobiologiques) qui s'enchaînent temporellement. Les réponses électrophysiologiques peuvent être modulées par les caractéristiques du stimulus, par la tâche requise ou par le niveau d'attention du sujet, ce qui fournit des indices pour les mettre en correspondance avec des processus psychologiques. Chez l'Homme, les signaux électrophysiologiques peuvent être enregistrés de manière non invasive (EEG de scalp) et invasive (SEEG) chez certains patients épileptiques. Ces deux techniques seront utilisées dans la partie expérimentale. Différentes réponses liées aux stimuli peuvent être isolées à partir de ces signaux. Les principales réponses électrophysiologiques auditives (qui seront explorées dans les travaux expérimentaux) et les processus qu'elles reflètent sont présentés dans les paragraphes qui suivent.

### 1.3.1 Méthodes d'enregistrement

#### L'électroencéphalographie de scalp chez les sujets sains (EEG)

Depuis la démonstration en 1929 par le psychiatre Hans Berger de la possibilité d'enregistrer des signaux électriques à la surface du cerveau humain (chez un patient trépané), l'électroencéphalographie s'est développée et permet aujourd'hui d'approcher le fonctionnement normal et pathologique du cerveau humain.

L'électroencéphalogramme est enregistré à l'aide d'électrodes conductrices placées sur le scalp. Plus précisément, on enregistre la différence de potentiel entre des électrodes réparties sur le scalp (électrodes dites actives) et une électrode de référence. La valeur de cette différence de potentiel dépend donc du site choisi pour l'électrode de référence. Celle-ci est placée sur le nez, permettant d'avoir une référence sur la ligne médio-sagittale, située approximativement à la hauteur du plan temporal supérieur, ce qui facilite l'interprétation des topographies des potentiels évoqués auditifs. L'EEG de surface se présente donc sous la forme d'un ensemble de séries temporelles (autant que d'électrodes) de variations (différences) de potentiels, reflétant continûment l'activité de multiples générateurs cérébraux.

#### L'électroencéphalographie stéréotaxique chez les patients épileptiques (SEEG)

La plupart des épilepsies pharmaco-résistantes est traitée par la résection de la région cérébrale comprenant le foyer épileptique. Dans certains cas, la localisation du foyer épileptique n'étant pas réalisable avec des méthodes non invasives, des électrodes profondes à plusieurs contacts sont implantées dans le cerveau du patient. Cette implantation s'effectue de manière stéréotaxique et cible les régions susceptibles d'être épileptogènes. Des procédures de stimulation électrique sont utilisées pour localiser le foyer épileptique et les régions cérébrales fonctionnelles. Pour favoriser le déclenchement des crises épileptiques, les traitements antiépileptiques du patient sont fortement réduits ou arrêtés au cours de cette évaluation pré-chirurgicale.

Les signaux électrophysiologiques sont enregistrés dans le cadre de l'évaluation des

fonctions cérébrales qui est réalisée systématiquement chez ces patients avant le traitement chirurgical. Ces signaux sont enregistrés par rapport à une électrode de référence intracérébrale située dans l'os ou la substance blanche. Quand les électrodes se trouvent suffisamment loin du foyer épileptique, les signaux peuvent être analysés et donner des informations sur le fonctionnement cérébral normal. Comme pour l'EEG de surface, l'EEG intracérébral se présente donc sous la forme d'un ensemble de séries temporelles de variations de potentiels, reflétant continûment l'activité de plusieurs générateurs cérébraux. Dans ce cas, la localisation de ces générateurs est beaucoup plus précise car les électrodes sont implantées en profondeur dans le cerveau et enregistrent l'activité des neurones à une échelle locale. Avec une électrode de référence distante, plus le gradient d'activité sur des électrodes adjacentes est fort, plus les neurones générant cette activité sont proches de ces électrodes (voir le panneau E de la figure 1.6 page 32 pour un exemple de gradient spatial).

### 1.3.2 Les potentiels évoqués auditifs : généralités

#### Caractéristiques des potentiels évoqués

Parmi les multiples sources de variations de l'EEG, on cherche à isoler la contribution des sources activées pendant le traitement d'un stimulus. Pour cela, on isole une fenêtre temporelle de quelques centaines de millisecondes autour de chaque répétition du stimulus d'intérêt et l'on moyenne l'ensemble de ces fenêtres, en synchronisation sur le stimulus. Ceci nécessite un grand nombre de répétitions du stimulus et a pour effet d'annuler la contribution du bruit de fond de l'activité cérébrale spontanée, dont la phase est aléatoire par rapport au stimulus. Cela fait émerger une activité qui est spécifiquement liée au traitement du stimulus.

Pour chaque électrode, le résultat de ce moyennage est une succession de déflexions positives et négatives de potentiels, appelées potentiels évoqués (PE). Chaque potentiel évoqué est caractérisé par son signe (positif ou négatif), sa latence caractéristique d'apparition après le stimulus et sa topographie, c'est-à-dire sa distribution sur le scalp ou sur l'ensemble des électrodes profondes. Les potentiels évoqués reflètent essentiellement l'activité post-synaptique (potentiels post-synaptiques excitateurs ou inhibiteurs). L'émergence d'un potentiel évoqué nécessite une activité post-synaptique importante dans des colonnes corticales (ou une autre structure cérébrale) où les arbres dendritiques des neurones sont orientés selon un axe privilégié, comme c'est le cas par exemple pour les neurones pyramidaux de la couche III du cortex. Si les orientations des arbres dendritiques sont trop variables, les contributions des différents neurones s'annulent localement (champ fermé) et l'on ne peut pas observer de signal électrique à distance. Si au contraire les arbres dendritiques sont orientés parallèlement, ils peuvent être vus à distance comme un dipôle de courant. En EEG de scalp, un potentiel évoqué ne reflète pas nécessairement l'activité d'une seule région cérébrale, mais plus vraisemblablement celle de plusieurs générateurs simultanément. En SEEG, un potentiel évoqué reflète plutôt l'activité d'une région cérébrale locale à proximité de l'électrode.

Les PE ont été plus étudiés à partir d'enregistrements EEG de scalp qu'à partir de signaux SEEG. En EEG de surface, une brève stimulation auditive entraîne une succession de déflexions positives et négatives (ondes) sur le scalp. On distingue trois épisodes de

PE auditifs : les PE de latences précoce, moyenne, et tardive (voir par exemple Nääätänen, 1990). Ces réponses sont décrites dans les paragraphes qui suivent et présentées Figure 1.3 page suivante.

### Potentiels évoqués auditifs de latence précoce

Ces premiers potentiels évoqués auditifs ont lieu dans les 10-12 ms qui suivent la stimulation. Il s'agit de sept petites déflexions qui reflètent l'arrivée de l'information auditive dans les noyaux auditifs sous-corticaux et l'activité dans le nerf auditif. Plus précisément, ces potentiels ont leur origine dans le nerf auditif (I et II), puis le noyau cochléaire et le complexe olivaire supérieur (III), le lemniscus latéral et le colliculus inférieur (IV et V) et enfin le thalamus et la radiation acoustique qui rejoint le cortex auditif (VI et VII).

### Potentiels évoqués auditifs de moyenne latence

Les potentiels évoqués de latence précoce sont suivis par les potentiels évoqués auditifs de moyenne latence ( $N_0$ ,  $P_0$ ,  $N_a$ ,  $P_a$  et  $N_b$ ), qui se produisent dans les 10 à 50 ms qui suivent la stimulation. Ces réponses sont plus variables entre les individus que les potentiels évoqués auditifs de latence précoce. L'origine de ces réponses de moyenne latence a été peu étudiée, mais l'analyse de ces réponses, à partir d'enregistrements intracérébraux, suggère qu'elles sont générées dans le cortex temporal supérieur (Liégeois-Chauvel *et al.*, 1991, 1994; Yvert *et al.*, 2005). L'arrivée des premières informations au cortex pourrait avoir lieu dès l'onde  $N_0$ , 9 ms après la stimulation.

### Potentiels évoqués auditifs de latence tardive

Enfin, les réponses les plus amples ont lieu 50 à 500 ms après la stimulation et constituent les potentiels évoqués auditifs de latence tardive. Une première onde positive vers 50 ms (onde  $P_{50}$ ), est suivie par un large complexe  $N_{100}$ - $P_{200}$ . L'ensemble de ces réponses constituent les potentiels évoqués auditifs obligatoires (ou exogènes), c'est-à-dire la réponse auditive minimale chez un sujet éveillé, observée même en l'absence d'attention vers la modalité auditive. Ces ondes transitoires reflètent l'activité de générateurs corticaux, situés dans les cortex auditifs et d'autres cortex.

Si le son se maintient dans le temps, on peut aussi observer une activité soutenue pendant toute la durée du son. De plus, si un son bref est répété rapidement et régulièrement, on constate une activité entretenue (ou "steady-state") à la fréquence de présentation du son.

Ces réponses auditives, de latence moyenne ou tardive, transitoires, soutenue et entretenue, initialement identifiées à partir d'enregistrements EEG, ont aussi été observées à partir d'enregistrements MEG. Dans la suite de ce document, la même terminologie ( $N1$ ,  $P2$  ...) sera utilisée indifféremment pour les enregistrements EEG ou MEG.

Selon le contexte expérimental, on peut remarquer d'autres ondes à la suite de (ou superposées à) ces réponses obligatoires (voir Nääätänen, 1990, pour une revue). Par exemple, l'attention sélective génère des ondes attentionnelles spécifiques comme la  $N_d$  (voir le chapitre 3 page 59 pour plus de détails).

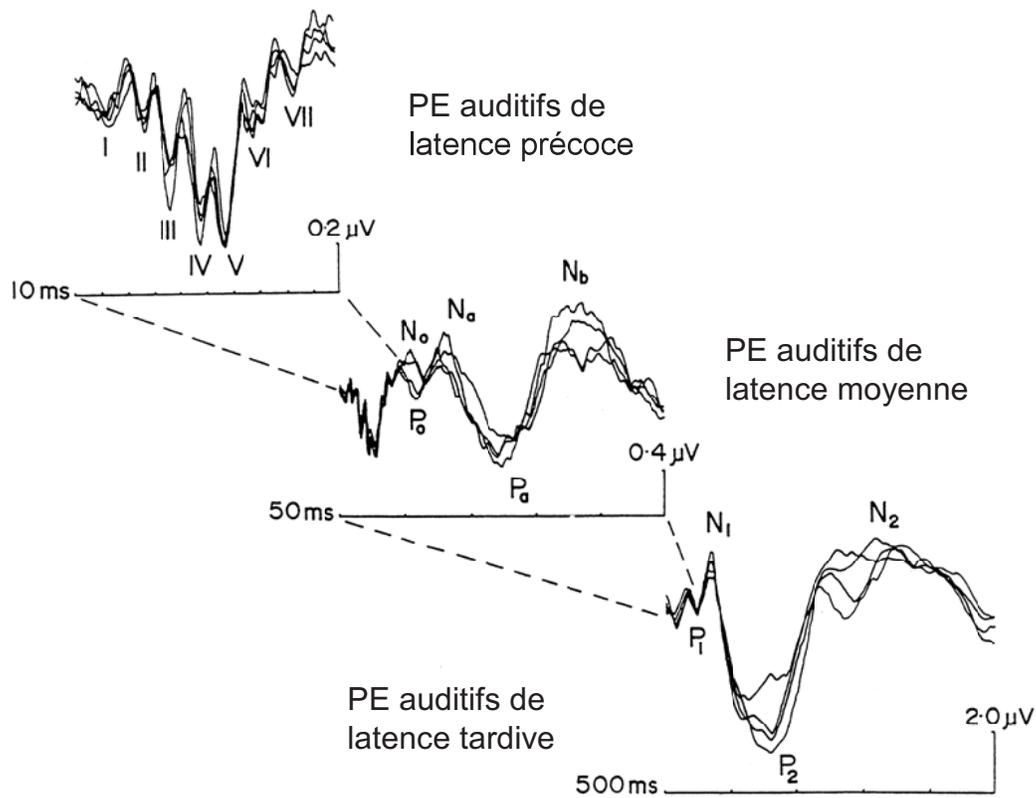


FIG. 1.3 – Potentiels évoqués auditifs transitoires. Décours temporel des potentiels évoqués auditifs exogènes, enregistrés sur une électrode au vertex. Les échelles de temps et d'amplitude sont indiquées sur les axes. La positivité est vers le bas. P1 = P<sub>50</sub>, N1 = N<sub>100</sub>, P2 = P<sub>200</sub>, N2 = N<sub>200</sub>. Adapté de Picton (1980).

Après cette brève présentation des types d'ondes dans la réponse auditive, nous allons analyser plus en détails l'onde transitoire N1, ainsi que les réponses évoquées soutenue et entretenue.

### 1.3.3 L'onde N1

L'onde N1 est le potentiel évoqué de la réponse obligatoire auditive qui a été le plus largement étudié. Comme le soulignent Näätänen et Picton (1987), il s'agit d'une onde reflétant l'activité de multiples sources cérébrales (générateurs ou composantes).

#### Générateurs de l'onde N1

Selon la revue de la littérature de Näätänen et Picton (1987), l'onde N1 inclurait les trois composantes suivantes :

- une composante générée dans le plan temporal supérieur (dans le cortex auditif), appelée aussi N1b, qui se manifeste par une négativité fronto-centrale maximale vers 100 ms, associée à une positivité autour des mastoïdes ;
- une composante générée dans le gyrus temporal supérieur, qui s'observe sur les électrodes temporales sous la forme d'un complexe biphasique (positivité vers 100 ms puis négativité vers 150 ms) ;
- une composante négative non spécifique centrale, générée seulement pour des cadences lentes de stimulation (temps entre deux stimuli successifs supérieurs à 4 secondes), vers 100 ms, et qui pourrait être liée à une réaction d'orientation attentionnelle après un stimulus peu fréquent.

Des données plus récentes concernant la topographie de l'onde N1 permettent de compléter cette description. En particulier, Giard et ses collaborateurs (1994b) ont trouvé qu'il existe une seconde composante frontale, générée automatiquement vers 100 ms, quelle que soit la cadence de stimulation (voir aussi Alcaïni *et al.*, 1994).

De plus, l'étude des potentiels évoqués à partir d'enregistrements intracérébraux chez des patients épileptiques a montré que l'onde N1 est générée dans plusieurs aires du cortex auditif (Liégeois-Chauvel *et al.*, 1994; Yvert *et al.*, 2005).

#### Processus reflétés par l'onde N1 temporelle

Bien qu'étant l'onde la mieux décrite des réponses évoquées auditives, les processus qu'elle reflète restent encore mal connus. Näätänen et Winkler (1999) ont souligné deux aspects de l'onde N1. D'une part, c'est une réponse qui apparaît uniquement à la suite d'un événement acoustique abrupt (par exemple, l'attaque, la fin ou le changement en fréquence d'un son), ce qui est en faveur d'un rôle de détection des débuts et des transitions sonores (voir aussi Hari *et al.*, 1987; Näätänen, 1990). D'autre part, si l'onde N1 dépend en partie des caractéristiques physiques de la stimulation (comme le temps d'attaque ou l'intensité : voir Näätänen et Picton, 1987, pour une revue), elle peut se dissocier du percept engendré par cette stimulation. En effet, l'amplitude de l'onde N1 est corrélée avec le seuil de détection en intensité d'un son mais ne l'est pas, par exemple, avec la reconnaissance de la hauteur tonale d'un son (Parasuraman *et al.*, 1982). Enfin, le(s) générateur(s) de l'onde

N1 dans le plan temporal supérieur a (ont) une organisation tonotopique (Bertrand *et al.*, 1991; Pantev *et al.*, 1995; Verkindt *et al.*, 1995).

### 1.3.4 La réponse évoquée soutenue

Lorsqu'un son dure plusieurs centaines de ms, une réponse soutenue temporelle se met en place et se maintient pendant toute la durée du son. Cette réponse évoquée peut être isolée en filtrant le signal EEG ou MEG dans les basses fréquences en dessous de 10 Hz (figure 1.4 page suivante). D'autres réponses soutenues avec des topographies distinctes (notamment frontale, voir la partie 3.3.4 page 71) peuvent aussi être observées au cours de la présentation d'un son.

#### Générateurs de la réponse soutenue

La localisation de générateurs à l'aide de dipôles, à partir des signaux MEG, a permis d'identifier l'origine corticale de la réponse auditive soutenue (Gutschalk *et al.*, 2002). Celle-ci serait générée par au moins deux régions du cortex auditif :

- une région antérieure : la partie latérale du gyrus de Heschl ;
- une région postérieure : le *planum temporale*.

#### Processus reflétés par la réponse soutenue temporelle

Les caractéristiques de la réponse soutenue auditive ont été étudiées avec précision par Picton et collaborateurs (1978a; 1978b). Cette réponse sensorielle dépend de certaines caractéristiques physiques de la stimulation. En effet, son amplitude :

- augmente quand l'intensité du son augmente ;
- varie en fonction de la fréquence porteuse du son (voir aussi Pantev *et al.*, 1994) ;
- diminue au cours du temps (phénomène d'habituation qui pourrait correspondre à la diminution de l'intensité perçue au cours du temps).

Cette réponse peut être générée de manière automatique (attention détournée du son) et même pendant le sommeil (stades II et III). Elle augmente aussi en amplitude quand l'attention est focalisée sur la durée du son.

On peut également obtenir une réponse soutenue auditive en répétant rapidement un son (figure 1.4 page suivante). Gutschalk et collaborateurs (2002) ont ainsi montré que seul le générateur situé dans le gyrus de Heschl était sensible à la régularité de présentation des sons (la réponse soutenue augmente quand la présentation est régulière). Par contre, l'activité du générateur situé dans le *planum temporale* augmentait avec l'intensité du stimulus.

Ainsi la réponse évoquée soutenue auditive pourrait refléter l'encodage, de la présence du son, d'une part, et de l'intensité du son perçue au cours du temps, d'autre part.

### 1.3.5 La réponse évoquée entretenue

Lorsqu'un son bref est répété régulièrement, une réponse entretenue ("steady-state"), superposée à la réponse soutenue, est observée (Makela et Hari, 1987; Gutschalk *et al.*, 2004, par exemple). Cette réponse a la propriété d'être une activité électrophysiologique

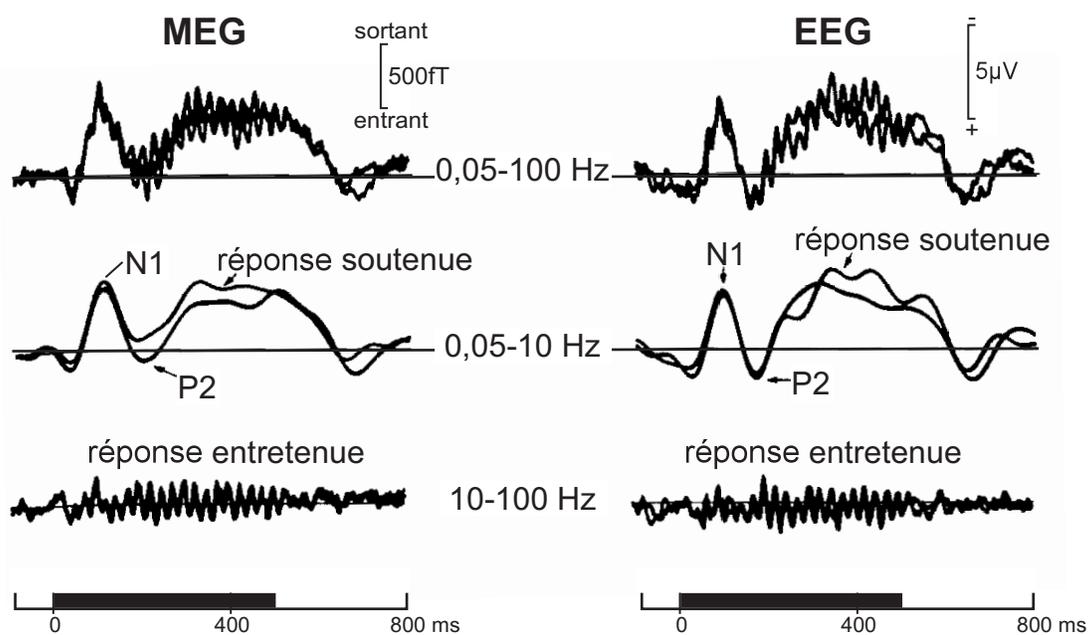


FIG. 1.4 – Réponses évoquées soutenue et entretenue. Ces réponses sont obtenues, à partir d'enregistrements EEG (électrode au vertex) et MEG (capteur temporel), en réponse à une série de sons répétés à une fréquence de 40 Hz pendant 500 ms (barre grise). Ces réponses sont dissociables par filtrage des signaux : entre 0,05 et 10 Hz pour la réponse soutenue, et entre 10 et 100 Hz pour la réponse entretenue. Adapté de Makela et Hari (1987).

à la même fréquence que celle de présentation du son et peut être isolée en filtrant le signal EEG ou MEG autour de cette fréquence (figure 1.4 page ci-contre). Cette réponse entretenue est aussi générée en réponse à un son régulièrement modulé en amplitude.

### Origine de la réponse entretenue

L'origine de cette activité entretenue va fortement dépendre de la fréquence de répétition des sons. Plus cette fréquence est élevée, plus les structures profondes du système auditif seront activées. En IRMf, Giraud et collaborateurs (2000) ont trouvé que les régions suivantes étaient sensibles à la modulation d'amplitude d'un bruit blanc :

- le complexe olivaire (pour de hautes fréquences de modulation en amplitude, jusqu'à 256 Hz) ;
- le colliculus inférieur (de 32 à 256 Hz) ;
- le corps genouillé médian (vers 16 Hz) ;
- le gyrus de Heschl (vers 8 Hz) ;
- le *planum temporale* (de 4 à 8 Hz).

Une étude à partir d'enregistrements intracérébraux (Liégeois-Chauvel *et al.*, 2004) a montré que le cortex auditif générerait une réponse entretenue en réponse à des bruits blancs modulés en amplitude à des fréquences préférentiellement entre 4 et 16 Hz. De plus, au sein du cortex auditif, les régions activées différaient en fonction de la fréquence de modulation : le cortex auditif primaire générerait une réponse entretenue pour des fréquences allant jusqu'à 32 Hz alors que les aires auditives associatives (*planum temporale* et *polare*) ne la générerait que pour des fréquences allant jusqu'à 8 Hz.

A partir d'enregistrements EEG de scalp, la réponse entretenue auditive a été observée dès 1981 (Galambos *et al.*, 1981). Cette étude pionnière a montré que la réponse entretenue présentait une amplitude maximale pour une fréquence de présentation des sons à 40 Hz (résultat confirmé ultérieurement par Purcell *et al.*, 2004). Par contre, en MEG, l'amplitude des réponses entretenues semble varier très faiblement en fonction de la fréquence de modulation quand celle-ci est comprise entre 10 et 40 Hz (Ross *et al.*, 2000). La MEG étant plutôt sensible aux sources corticales de l'activité cérébrale, il est probable que la réponse entretenue observée en EEG de scalp proviendrait à la fois des cortex auditifs et du tronc cérébral, comme cela a été suggéré par Herdman et collaborateurs (2002). Cette hypothèse permet de réconcilier les résultats, à première vue contradictoires, obtenus d'une part en EEG de scalp et d'autre part en MEG, IRMf et SEEG.

Les études électrophysiologiques de scalp se sont cependant particulièrement focalisées sur la réponse entretenue à 40 Hz. La localisation des générateurs de cette réponse à 40 Hz dans les cortex auditifs primaires a été obtenue dans plusieurs études en MEG (Draganova *et al.*, 2002; Engelien *et al.*, 2000; Gutschalk *et al.*, 1999; Pantev *et al.*, 1996). De plus, Gutschalk et collaborateurs (1999) ont trouvé un générateur bilatéral supplémentaire de la réponse entretenue à 40 Hz dans la partie latérale du gyrus de Heschl. Enfin, le générateur de la réponse entretenue dans le cortex auditif primaire suit une organisation tonotopique (Romani *et al.*, 1982; Romani, 1986; Pantev *et al.*, 1996).

Il est fort probable que la réponse entretenue reflète des processus différents en fonction de sa fréquence. Au sein du cortex auditif, d'après Galambos et collaborateurs (1981) et Ross et collaborateurs (2000), les réponses entretenues pourraient refléter la superposition de réponses évoquées transitoires successives. Ainsi, les réponses entretenues vers 40 Hz

pourraient refléter la superposition des ondes de moyenne latence ( $N_0$ ,  $P_0$ ,  $N_a$ ,  $P_a$  et  $N_b$ ) tandis que les réponses entretenues à des fréquences plus basses pourraient refléter la répétition des réponses transitoires de latence tardive ( $P1$ ,  $N1$ ).

### Utilisation de cette réponse comme marqueur d'un flux sonore

La réponse entretenue auditive a suscité beaucoup d'intérêt car elle est spécifique de la fréquence de modulation ou de présentation d'un son. En effet, dans le cas où plusieurs sons sont présents simultanément, les activités électrophysiologiques (transitoires ou soutenues) correspondant à chacun des sons sont difficilement dissociables dans le temps. Par contre, si ces sons sont modulés en amplitude à des fréquences différentes, il sera alors possible de séparer, en fréquence, les réponses entretenues correspondant à chacun des sons. Ces réponses entretenues permettent donc d'accéder à la représentation (ou à un marqueur) électrophysiologique de chacun des sons présents simultanément. En fait, elles ne donnent accès seulement à une partie de la représentation corticale, celle reflétée par la réponse entretenue qui correspond à un certain niveau de traitement. Cette propriété a été utilisée dans quelques études (Lins et Picton, 1995; Kaneko *et al.*, 2003; Fujiki *et al.*, 2002; Draganova *et al.*, 2002) et sera utilisée dans les travaux expérimentaux présentés dans cette thèse.

### 1.3.6 Les activités oscillatoires induites

Un autre type d'activité peut être enregistré en réponse à une stimulation sonore, il s'agit d'activités oscillatoires de haute fréquence (bêta et gamma). Ces activités, plus difficiles à isoler, sont encore peu étudiées mais pourraient jouer un rôle crucial dans plusieurs opérations cognitives. A l'origine, l'intérêt pour ces activités oscillatoires a émergé de l'élaboration de nouvelles théories sur la perception des objets. Ces activités ont tout d'abord été explorées chez l'animal à partir d'enregistrements multi-unitaires, puis des méthodes ont été mises au point pour les isoler à partir d'enregistrements macroscopiques chez l'Homme et l'animal. Ces activités oscillatoires induites pourraient aussi jouer un rôle dans le traitement des informations auditives.

### Considérations théoriques

Pendant de nombreuses années, la reconnaissance des objets (surtout visuels) a été expliquée par un modèle par convergence, fondé sur un traitement hiérarchique des informations aboutissant à l'activation spécifique de quelques cellules cardinales pour un objet donné (voir par exemple Barlow, 1972). Plus récemment, des théoriciens ont proposé qu'un objet soit représenté non pas par quelques cellules cardinales, mais par une assemblée de neurones distribués dans différentes aires corticales impliquées dans l'encodage des diverses propriétés de cet objet (von der Malsburg et Schneider, 1986; von der Malsburg, 1995; Singer, 1994; Engel *et al.*, 1992). Ce mode de représentation suppose toutefois l'existence d'un signe distinctif caractérisant les neurones participant à une même assemblée. Von der Malsburg et Schneider (1986) proposèrent que les neurones participant à une même assemblée synchronisent leurs décharges suivant un motif temporel précis, l'un des multiples

motifs théoriquement envisageables étant de type rythmique. Plusieurs assemblées pourraient ainsi coexister, à des fréquences différentes, ce qui permettrait de coder plusieurs objets. Ce modèle présente d'autres avantages : il devient possible de reconnaître un objet à partir d'une de ses parties et la perte de neurones individuels a peu d'importance.

### Premiers travaux chez l'animal

Les premières activités oscillatoires ont été observées chez le chat anesthésié (par exemple Eckhorn *et al.*, 1988; Gray et Singer, 1989; Engel *et al.*, 1990; Gray *et al.*, 1992). En particulier, Gray et collaborateurs (1989) ont enregistré simultanément, dans une même aire visuelle, l'activité multi-unitaire de deux sites, séparés de 7 mm, correspondant à des champs récepteurs distincts mais sensibles à la même orientation des stimuli. Trois types de stimuli en mouvement ont été présentés dans les champs récepteurs des neurones enregistrés : une seule longue barre, deux barres plus courtes se déplaçant dans le même sens ou dans des sens différents. Dans les trois cas, des oscillations entre 30 et 70 Hz ont été observées à chaque site. Cependant, la synchronisation entre les deux sites était plus forte pour la barre longue ou les deux barres courtes se déplaçant dans le même sens que pour les deux barres se déplaçant indépendamment. D'après ces résultats, la synchronisation serait sensible à des caractéristiques globales de la stimulation (continuité, orientation et mouvement) et jouerait donc un rôle dans la représentation des propriétés globales d'un objet.

D'autres études (voir Engel *et al.*, 1992; Singer *et al.*, 1997, pour des revues), chez différentes espèces, ont montré que la synchronisation oscillatoire dans la bande gamma ( $> 30$  Hz) peut s'établir :

- en réponse à une stimulation chez l'animal anesthésié ou éveillé (par exemple, chez le singe éveillé : Kreiter et Singer, 1992; Eckhorn *et al.*, 1993; Kreiter et Singer, 1996) ;
- entre des sites distants d'une même aire (Gray et Singer, 1989), entre différentes aires (Engel *et al.*, 1991b; Kruse et Eckhorn, 1996), ou même entre les deux hémisphères (Engel *et al.*, 1991a) ;
- préférentiellement pour des stimuli cohérents (par exemple, Gray et Singer, 1989; Kreiter et Singer, 1992, 1996).

Cette synchronisation pourrait donc refléter un mécanisme de liage perceptif.

### Détection des oscillations induites chez l'Homme

Les épisodes de synchronisation oscillatoire observés chez l'animal ont la particularité d'apparaître avec une latence variable, c'est-à-dire de ne pas être calés en phase avec la stimulation (par exemple Eckhorn *et al.*, 1988; Gray et Singer, 1989; Engel *et al.*, 1990; Gray *et al.*, 1992). Ainsi, ces oscillations, dites "induites", ne sont pas détectables avec la technique classique de moyennage des réponses élémentaires, synchronisée sur la stimulation. En effet, cette technique, utilisée pour obtenir les potentiels évoqués, fait ressortir les activités reproductibles et calées en phase à la stimulation et élimine les activités apparaissant à des latences variables.

De nouvelles méthodes d'analyse ont été développées pour extraire des signaux macroscopiques, les oscillations induites (non calées en phase à la stimulation). Une de ces méthodes vise à caractériser et quantifier des activités oscillatoires calées ou non en phase

à la stimulation, et de latence et fréquence a priori inconnues (Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; Bertrand *et al.*, 1999). Elle est basée sur la décomposition du signal par convolution temporelle avec une famille d'ondelettes de fréquence variable (souvent les ondelettes de Morlet). En effectuant cette convolution dans chaque bande de fréquences à travers le temps, on obtient une représentation temps-fréquence (TF) de l'énergie du signal. Ce calcul peut être effectué pour chacune des réponses élémentaires. On obtient ainsi la puissance de l'énergie, dans chaque bande de fréquences, au cours du temps, pour chaque réponse, en préservant les activités non calées en phase à la stimulation (figure 1.5 page suivante). On peut alors moyenniser la représentation TF de chaque réponse élémentaire pour estimer les activités oscillatoires (calées et non calées en phase) à travers les essais. Par contre, la représentation TF de la réponse moyenne (ou du potentiel évoqué) ne contient que des informations concernant les activités calées en phase. Pour dissocier les oscillations induites et évoquées, on peut calculer le "phase-locking factor" (Bertrand *et al.*, 1999). Ce facteur permet, pour chaque point du TF, de mesurer la variabilité de la phase du signal. C'est une grandeur indépendante de l'amplitude du signal qui varie de 0 (distribution uniforme de la phase, c'est-à-dire forte variabilité en latence) à 1 (strict calage en phase au stimulus). Le test de Rayleigh (Jervis *et al.*, 1983) permet d'identifier les régions TF où la distribution de phase n'est pas uniforme ("phase locking factor"  $\neq 0$ ).

### Rôle des oscillations induites chez l'Homme

Dans la modalité visuelle, des études en EEG de scalp chez l'homme ont montré que des oscillations induites autour de 40 Hz étaient impliquées dans le liage perceptif et la perception d'objets cohérents (Tallon-Baudry *et al.*, 1996, 1997; Lachaux *et al.*, 2005).

D'après un certain nombre d'études chez l'homme, en plus d'un rôle dans le liage perceptif, les activités oscillatoires dans la bande gamma ( $> 30$  Hz) pourraient également être impliquées dans différents processus (voir Tallon-Baudry et Bertrand, 1999; Engel et Singer, 2001, pour des revues) comme par exemple l'apprentissage (Miltner *et al.*, 1999; Gruber *et al.*, 2001, 2002), la mémoire (Tallon-Baudry *et al.*, 1998; Sederberg *et al.*, 2003; Summerfield et Mangels, 2005; Gruber *et al.*, 2004; Vidal *et al.*, 2006; Mainy *et al.*, 2007), l'attention (Tallon-Baudry *et al.*, 2005; Gruber *et al.*, 1999; Vidal *et al.*, 2006), l'intégration sensori-motrice (Salenius *et al.*, 1996) et la détection de cibles (Gurtubay *et al.*, 2004; Haig *et al.*, 2000).

Il est important de noter que plusieurs études (par exemple Pantev *et al.*, 1991; Ribary *et al.*, 1991; Bertrand et Pantev, 1994) se sont intéressées aux oscillations gamma évoquées. Ces oscillations plutôt précoces (dans les cent premières ms après le début du stimulus) sont calées en phase avec le stimulus et semblent uniquement refléter la partie dans les hautes fréquences des réponses transitoires évoquées (par exemple les réponses évoquées ON et OFF respectivement au début et à la fin d'un son dans la figure 1.6 page 32).

### Oscillations gamma induites dans la modalité auditive

Des oscillations induites dans la bande gamma ont été observées en réponse à des sons, par enregistrements de champs locaux chez l'animal ou chez l'Homme (ECoG) et par enregistrements en EEG ou MEG de surface chez l'Homme.

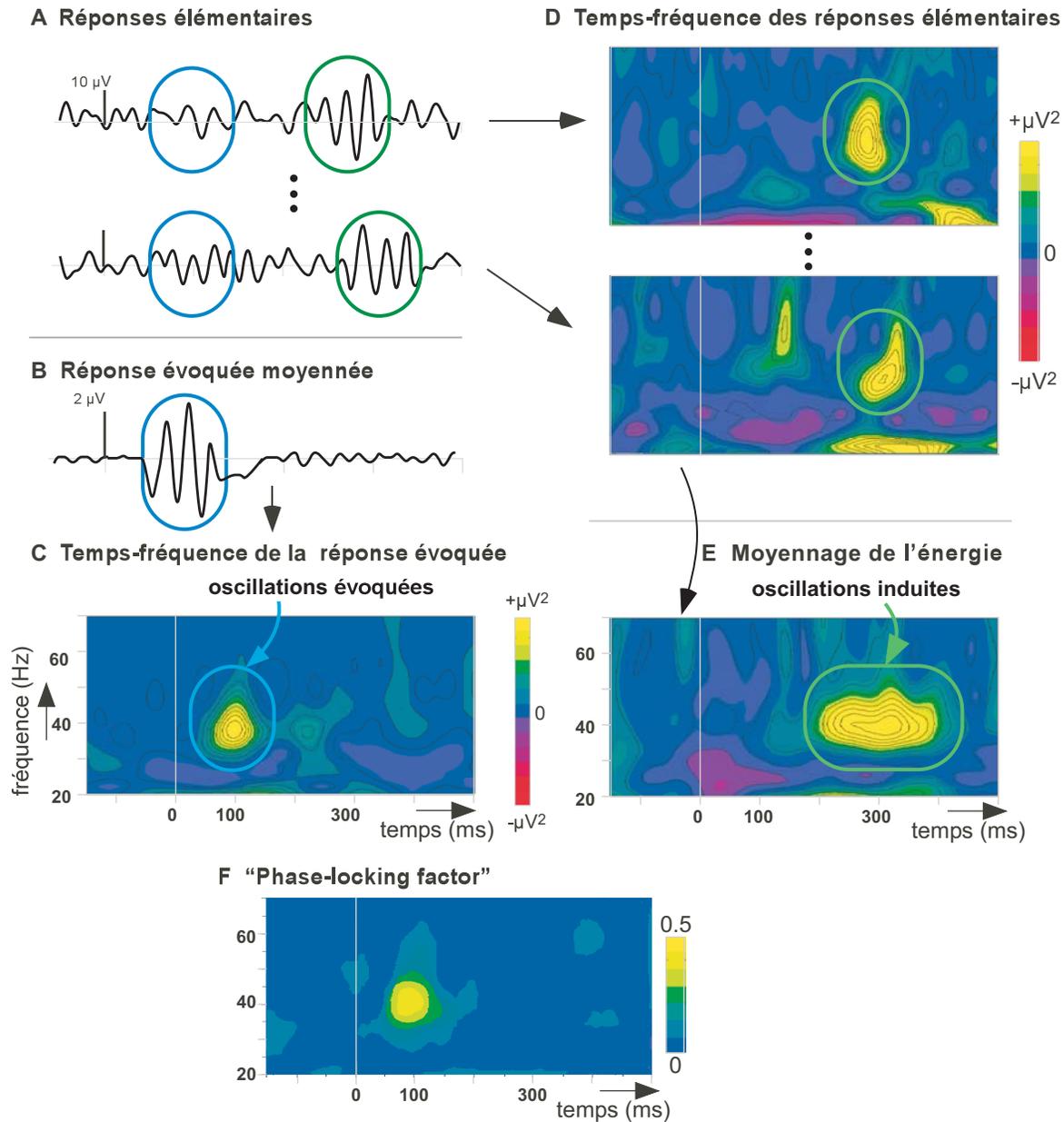


FIG. 1.5 – Extraction des oscillations induites. **A.** Les réponses élémentaires présentent des oscillations calées (cases bleues) ou non (cases vertes) en phase au stimulus. **B.** Le moyennage classique des réponses élémentaires permet d'obtenir la réponse évoquée. **C.** Représentation temps-fréquence de l'énergie de la réponse oscillatoire évoquée. **D.** Représentation temps-fréquence de l'énergie de chaque réponse élémentaire. **E.** Le moyennage des représentations temps-fréquence des réponses élémentaires permet de visualiser les oscillations induites et évoquées. **F.** Pour dissocier les oscillations induites et évoquées, on calcule le "phase-locking factor". Ce facteur varie de 0 (forte variabilité en latence) à 1 (strict calage en phase au stimulus). Adapté de Tallon-Baudry et Bertrand (1999).

*Enregistrements de surface chez l'Homme* Chez l'Homme, les premières oscillations gamma induites ont été observées dans la modalité auditive en EEG de scalp (Jokeit et Makeig, 1994). Dans cette étude, les sujets devaient répondre le plus rapidement possible à chaque son entendu. Chez les sujets rapides, les oscillations gamma augmentaient entre 100 et 250 ms après le son, tandis que chez les sujets lents, les oscillations étaient présentes avant l'arrivée du son et disparaissaient pendant celui-ci. Il est donc possible d'observer des oscillations induites à partir d'enregistrements EEG de scalp. Avec cette même technique, des oscillations gamma induites vers 200 ms ont été enregistrées à la suite d'oscillations gamma évoquées en réponse à un son pur répété au cours de la visualisation d'un film muet (Bertrand et Tallon-Baudry, 2000). De plus, une augmentation des oscillations gamma en réponse à des sons déviants par rapport à des sons standards a été observée en condition passive (absence de tâche) par Ruusuvirta et Huotilainen (2005) et par Haenschel *et al.* (2000), ou active (détection des déviants) par Haig *et al.* (2000) et Gurtubay *et al.* (2004). D'autres études ont trouvé une augmentation des oscillations gamma en réponse à des omissions de sons au sein d'une séquence (Gurtubay *et al.*, 2006), à l'incongruence entre une image et un son (Yuval-Greenberg et Deouell, 2007) et à un son prévisible (Widmann *et al.*, 2007). Ces résultats suggèrent que ces oscillations sont impliquées à la fois dans des processus ascendants du traitement sensoriel mais aussi dans des processus descendants comme l'attention et l'anticipation. Cependant, ces études ne présentaient pas de topographie précise de ces oscillations et ne permettaient donc pas de localiser leur origine dans le cerveau.

La MEG, ayant une meilleure résolution spatiale que l'EEG, a permis d'obtenir une estimation de la localisation de ces oscillations (voir Kaiser et Lutzenberger, 2005a,b, pour des revues). Des sons déviants en localisation induisent une augmentation des oscillations gamma dans la bande 50-80 Hz dans les aires temporo-pariétales postérieures (Kaiser *et al.*, 2002a). Des sons déviants par leur contenu acoustique (par exemple différents aboiements de chien) provoquent une augmentation des oscillations gamma dans la bande 60-90 Hz plutôt dans les régions temporale antérieure gauche et frontale inférieure en condition passive (Kaiser *et al.*, 2002b), et dans les régions frontales inférieure et supérieure en condition active (Kaiser et Lutzenberger, 2004). Des résultats similaires ont été obtenus pour la mémorisation des caractéristiques spatiales ou spectrales d'un son (Lutzenberger *et al.*, 2002; Kaiser *et al.*, 2003; Leiberg *et al.*, 2006). De plus, les sites présentant des oscillations gamma ont tendance à montrer un fort couplage oscillatoire au cours du maintien en mémoire. D'après ces résultats, les oscillations gamma peuvent être générées au cours de différentes tâches auditives dans diverses régions cérébrales et seraient impliquées dans plusieurs processus mentaux (mémorisation, attention...).

Si ces études ont pu donner une approximation des régions cérébrales générant des oscillations induites dans des situations d'écoute passive ou active, elles n'ont pas mis en évidence l'émergence de telles oscillations au sein du cortex auditif. Dans une étude récente, Kaiser et collaborateurs (2006) ont montré que plus le taux de détection de déviants acoustiques au sein d'une série de standards audio-visuels (film d'une bouche prononçant la syllabe /ta/ et son correspondant) était bon, plus une activité gamma autour de 42 Hz dans le cortex temporal supérieur gauche était forte. Des oscillations gamma induites pour-

raient donc être générées au sein du cortex auditif et explorées à partir d'enregistrements non invasifs.

*Enregistrements des champs locaux* Cependant, ce sont les enregistrements de champs locaux qui ont vraiment permis de mettre en évidence l'existence d'oscillations gamma au sein du cortex auditif. Chez le rat (Franowicz et Barth, 1995; Barth et MacDonald, 1996) ou le singe (Brosch *et al.*, 2002) anesthésié, des oscillations gamma ont été observées dès 100 ms après le début d'un son, dans le cortex auditif primaire et dans des aires auditives associatives. D'après Barth et MacDonald (1996), ces oscillations seraient dues à des interactions réciproques entre des assemblées neuronales au sein du cortex auditif et pourraient fonctionner indépendamment de l'arrivée sous-corticale. Ces oscillations pourraient aussi être impliquées dans des processus descendants puisqu'elles sont modulées par l'attention sélective et la vigilance dans le cortex auditif primaire et une région associative auditive postérieure du chat éveillé (Lakatos *et al.*, 2004).

A partir d'enregistrements ECoG à la surface du cortex temporal chez l'Homme, des oscillations gamma induites ont été observées dans les aires auditives associatives situées le long du gyrus temporal supérieur, dès 100 ms après le début d'un son déviant, en condition passive (Edwards *et al.*, 2005) ou active (Crone *et al.*, 2001). Ces oscillations couvraient une large bande de fréquences et pouvaient aller jusqu'à 160 Hz. Ces résultats montrent bien que des oscillations induites par un son peuvent être générées dans le cortex auditif chez l'Homme. Néanmoins, ils ne permettent pas de savoir si, comme chez l'animal, elles peuvent être générées dans le cortex auditif primaire, car celui-ci est trop profond pour que son activité soit enregistrée à partir d'électrodes placées sur la surface du cortex.

A partir d'enregistrements SEEG dans le cortex temporal supérieur de cinq patients épileptiques, nous avons observé des oscillations gamma (25-70 Hz) induites entre 130 et 300 ms (figure 1.6 page suivante) après le début de sons standards au cours d'une tâche de discrimination de déviants en fréquence (Bidet-Caulet *et al.*, 2003). Nous avons identifié deux foyers d'activité gamma, un dans la partie profonde du premier ou second gyrus de Heschl, et un dans la partie latérale du second gyrus de Heschl ou dans le *planum temporale*. Ainsi, le premier foyer, profond, se situait dans le cortex auditif primaire alors que le second, latéral, recouvrait des aires auditives associatives. Nous avons aussi trouvé que la puissance de ces oscillations était beaucoup plus forte pour le dernier son standard que pour le deuxième son standard entre deux sons déviants successifs, dans le foyer latéral uniquement. Ces résultats montrent que les oscillations gamma induites peuvent être générées dans le cortex auditif primaire et les aires auditives associatives chez l'Homme. Ils suggèrent aussi un rôle des oscillations dans l'attente de la cible à détecter.

Quelle que soit la technique d'enregistrement utilisée, ces oscillations semblent commencer environ 100 ms après le début d'un son et persister plusieurs centaines de ms. A partir d'enregistrements ECoG chez l'Homme, l'analyse essai par essai d'oscillations induites par un son a montré que ces oscillations gamma se manifestaient en fait par des bouffées transitoires (< 100 ms) distribuées en fréquences et dans le temps (Trautner *et al.*, 2006). C'est donc le moyennage de l'énergie de ces bouffées oscillatoires qui donne l'impression d'un continuum oscillatoire de longue durée.

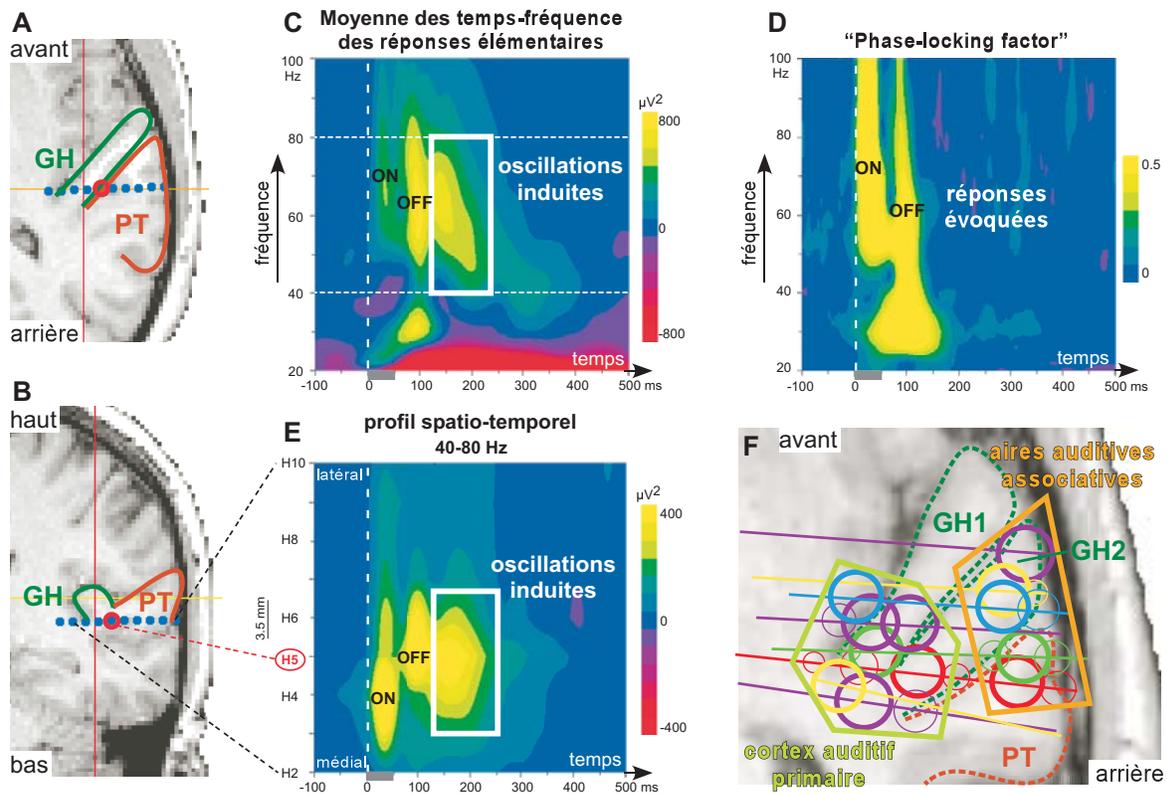


FIG. 1.6 – Oscillations gamma induites dans le cortex auditif chez l'Homme. **A.** Coupe IRM horizontale du cerveau d'un patient au niveau du cortex temporal supérieur mettant en évidence le gyrus de Heschl (GH en vert) et le *planum temporale* (PT en marron). **B.** Coupe IRM frontale d'un cerveau d'un patient. Les points bleus correspondent à la position des contacts d'une même électrode sur les deux coupes. **C.** Représentation temps-fréquence de la moyenne de l'énergie de chaque réponse élémentaire. Les oscillations induites sont précédées des réponses évoquées ON et OFF respectivement au début et à la fin du son (schématisé par une barre grise). **D.** Représentation temps-fréquence du "phase-locking factor". Les réponses évoquées ON et OFF, contrairement aux oscillations induites, sont calées en phase au stimulus. **E.** Profil spatio-temporel de la puissance des oscillations induites entre 40 et 80 Hz. Ces activités sont focales, car concentrées sur peu de contacts (trois). **F.** Superposition des électrodes de cinq patients sur la même coupe IRM horizontale. La taille des cercles est proportionnelle à la puissance des oscillations gamma induites enregistrées par chaque contact. Les oscillations sont générées dans deux foyers qui se trouvent, pour l'un, dans le cortex auditif primaire et, pour l'autre, dans les aires auditives associatives. GH = gyrus de Heschl (il peut y avoir deux gyri de Heschl, GH1 et GH2), PT = *planum temporale*.

Après cette présentation des principales étapes de traitement de l'information auditive, aussi bien en termes de processus perceptifs ou cognitifs que de mécanismes électrophysiologiques, les mécanismes corticaux impliqués dans les trois processus suivants vont être présentés, dans les chapitres suivants, de manière plus approfondie :

- l'extraction des attributs auditifs, notamment fréquentiels et spatiaux ;
- l'attention sélective auditive ;
- et, l'analyse de la scène auditive.

Ces processus jouent un rôle primordial dans la perception auditive car ils nous permettent d'évoluer dans notre environnement sonore. Ces processus sont en fait étroitement liés et interagissent fortement entre eux. En effet, l'extraction des attributs auditifs d'un objet sonore ne pourra être réalisée qu'une fois cet objet dissocié des autres objets en présence, c'est-à-dire l'organisation perceptive achevée. De plus, la construction de cette organisation ainsi que l'extraction des attributs peuvent être fortement influencées par l'attention sélective.



## Chapitre 2

# Encodage des attributs auditifs dans le cortex

Comme nous l'avons vu en décrivant les aspects psychologiques de la perception auditive (partie 1.2.1 page 9), l'extraction des attributs d'un son prend place après la ségrégation du signal original en différents flux et peut permettre d'identifier les sources qui émettent ces flux. On distingue classiquement plusieurs attributs auditifs pour caractériser un son : la hauteur, la sonie (intensité perçue), la durée perçue, le timbre et la position perçue de la source. Certaines étapes de l'extraction de ces attributs perceptifs s'effectuent au sein du cortex auditif. L'organisation anatomique et fonctionnelle du cortex auditif chez l'homme, largement inspirée des études chez les primates non humains, est complexe (section 2.1); de nombreuses zones d'ombre demeurent. Cependant, à partir de cette organisation, des mécanismes neurophysiologiques impliqués dans l'encodage des différents attributs auditifs, notamment les attributs fréquentiels et spatiaux (section 2.2 page 47), ont pu être dévoilés.

## 2.1 Architecture fonctionnelle du cortex auditif

Le cortex auditif se situe, chez tous les primates, dans le plan temporal supérieur et la partie postérieure du gyrus temporal supérieur. Son organisation a pu être détaillée d'une part par des critères anatomiques, et d'autre part par des critères physiologiques (notamment grâce à l'identification d'organisations tonotopiques). Ceci a permis d'entrevoir la ou les fonction(s) de chaque aire corticale auditive dans l'extraction des attributs d'un son.

### 2.1.1 Organisation anatomique

L'organisation anatomique du cortex auditif repose sur l'étude architectonique (caractéristiques neuro-chimiques, morphologie cellulaire. . .) et sur l'exploration de la connectivité anatomique et électrophysiologique (voir Kaas *et al.*, 1999; Kaas et Hackett, 2000; Hall *et al.*, 2003, pour des revues). Les résultats de ces différentes approches sont synthétisés dans la figure 2.1 page suivante.

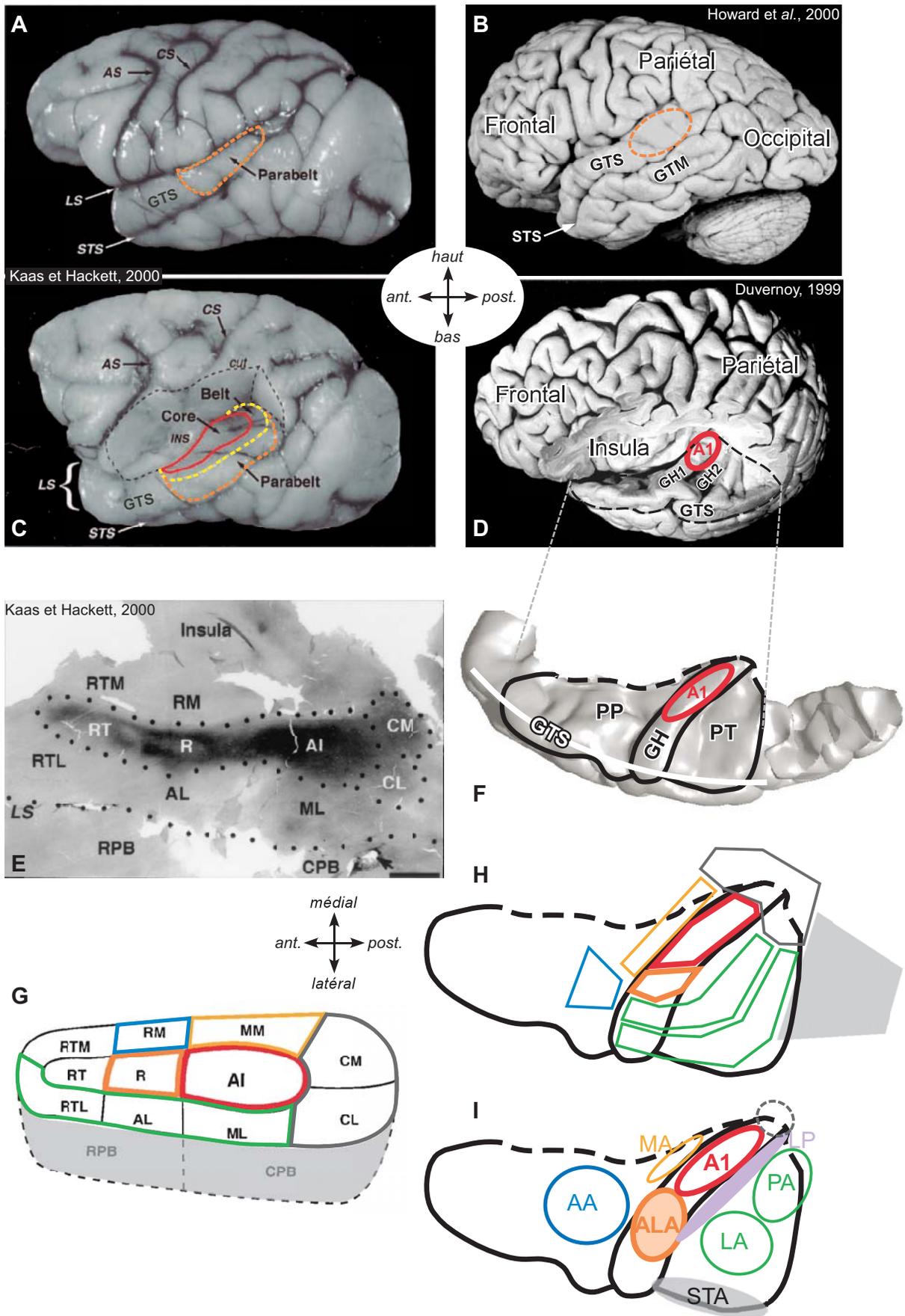


FIG. 2.1 – Anatomie du cortex auditif du macaque et de l'Homme.

**Légende de la figure 2.1 page ci-contre :** Anatomie du cortex auditif du macaque (colonne de gauche, adapté de Kaas et Hackett (2000)) et de l'Homme (colonne de droite).

**A et B.** Vues latérales gauches des cerveaux. Les aires auditives associatives (ligne orange en pointillés) se situent dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur ("parabelt" chez le macaque).

**C et D.** Vues des mêmes cerveaux qu'en A et B, après retrait du cortex pariétal, découvrant l'insula et le plan temporal supérieur. **Chez le macaque :** localisation des aires "primaires" ("core", ligne rouge), des aires caudales et latérales de la "belt" (ligne jaune en pointillés), et de la "parabelt" (ligne orange en pointillés), la portion médiale de la "belt" et la partie antérieure du "core" ne sont pas visibles. **Chez l'Homme :** le cortex auditif primaire (A1) se situe dans la partie postéro-médiale du premier gyrus de Heschl (GH1).

**E.** Localisation des aires auditives du macaque par marquage immunohistochimique à la parvalbumine.

**F.** Vue de dessus du plan temporal supérieur du cerveau humain standard du Montréal Neurological Institute (MNI). Les aires auditives associatives se situent dans la partie latérale du gyrus de Heschl (GH), dans les *planum polare* (PP) et temporelle (PT) et dans le gyrus temporal supérieur (GTS).

**G.** Représentation schématique des aires auditives du macaque.

**H.** Représentation schématique des aires auditives de l'Homme d'après Galaburda et Sanides (1980) : les aires primaires sont entourées d'un trait plus épais.

**I.** Représentation schématique des aires auditives de l'Homme d'après Rivier et Clarke (1997) et Wallace *et al.* (2002). Les aires ALA et LP ont été observées par Wallace *et al.* (2002) uniquement. L'aire la plus médiale en gris pointillé a été identifiée par Morosan *et al.* (2001).

Les correspondances les plus probables entre les différents modèles chez l'Homme et celui chez le macaque sont représentées par un code couleur.

**Abréviations :** A1 = aire primaire, AS = sillon arcuate, CS = sillon central, GH(1 ou 2) = (premier ou second) gyrus de Heschl, GTS = gyrus temporal supérieur, GTM = gyrus temporal médian, INS = insula, LS = sillon latéral, PP = *planum polare*, PT = *planum temporale*, STS = sillon temporal supérieur. **Chez le macaque :** AL = antéro-latérale, CL = caudo-latérale, CM = caudo-médiale, CPB = parabelt caudale, ML = médio-latérale, MM = médio-médiale, R = rostrale, RM = rostro-médiale, RT = rostro-temporale, RTL = rostro-temporale latérale, RTM = rostro-temporale médiale, RPB = parabelt rostrale. **Chez l'Homme :** AA = aire antérieure, ALA = aire antéro-latérale, LA = aire latérale, LP = aire latéro-postérieure, MA = aire médiale, PA = aire postérieure, STA = aire temporale supérieure.

### Chez les primates non humains

*Organisation architectonique* Le cortex auditif des primates est situé dans le cortex temporal supérieur (voir figure 2.1 page 36). Il est constitué de plusieurs aires auditives qui suivent une organisation hiérarchique à trois niveaux (voir Pandya, 1995; Kaas *et al.*, 1999; Kaas et Hackett, 2000, pour des revues) :

- deux ou trois aires auditives de type "primaire", qui constituent le "core" ;
- sept ou huit aires auditives secondaires dans la première ceinture (ou "belt"), qui entourent les aires auditives "primaires" ;
- et enfin, les aires auditives associatives dans la deuxième ceinture (ou "parabelt"), qui sont adjacentes aux aires auditives secondaires le long du gyrus temporal supérieur.

Une architectures koniocellulaire (forte densité de cellules granulaires), une myélinisation dense et une forte expression de la cytochrome oxidase, de l'acétylcholinestérase et de la parvalbumine (protéine liée au calcium) sont spécifiques des aires sensorielles "primaires" et permettent de délimiter de manière précise les aires auditives "primaires" (Hackett *et al.*, 2001). Par contre, les aires secondaires et associatives sont composées de plus grosses cellules pyramidales, présentent une myélinisation moins dense, et ont une activité métabolique moins importante.

*Connectivité anatomique* Les différentes aires auditives interagissent entre elles par de nombreuses connexions, réciproques pour la plupart (voir Pandya, 1995; Kaas *et al.*, 1999; Kaas et Hackett, 2000, pour des revues). Les principales connexions cortico-corticales sont indiquées sur la figure 2.2 page ci-contre.

Les aires auditives "primaires" reçoivent, toutes trois, des projections directes et indépendantes de la partie ventrale du corps genouillé médian (Rauschecker *et al.*, 1997; de la Mothe *et al.*, 2006b) et sont fortement connectées entre elles (de la Mothe *et al.*, 2006a). Il existe aussi des connexions via le corps calleux entre les aires primaires de chaque hémisphère, les plus fortes connexions relieraient les mêmes aires et plus spécifiquement les parties tonotopiquement homologues (de la Mothe *et al.*, 2006a).

Ces aires "primaires" se projettent sur les aires auditives secondaires adjacentes (Rauschecker *et al.*, 1997) qui peuvent aussi recevoir des projections directes des parties magnocellulaire et dorsale du corps genouillé médian (de la Mothe *et al.*, 2006b). Les aires auditives secondaires sont connectées entre elles, majoritairement avec les aires voisines (de la Mothe *et al.*, 2006a). Il existe aussi des connexions inter-hémisphériques via le corps calleux entre certaines aires homologues de la "belt" (de la Mothe *et al.*, 2006a).

Les aires auditives secondaires antérieures ou postérieures se projettent à leur tour, respectivement, sur la région antérieure ou postérieure de la "parabelt" (Hackett *et al.*, 1998a). Ces régions sont faiblement connectées aux aires auditives primaires et aux parties magnocellulaire et dorsale du corps genouillé médian (Hackett *et al.*, 1998b). Il existe aussi des connexions inter-hémisphériques via le corps calleux entre les régions homologues de la "parabelt" (Hackett *et al.*, 1999a).

Enfin, certaines régions auditives de la "belt" et de la "parabelt" se projettent sur les parties adjacentes des lobes temporal et pariétal et sur plusieurs régions du lobe frontal (ces connexions sont détaillées dans la partie 2.2.2 page 50).

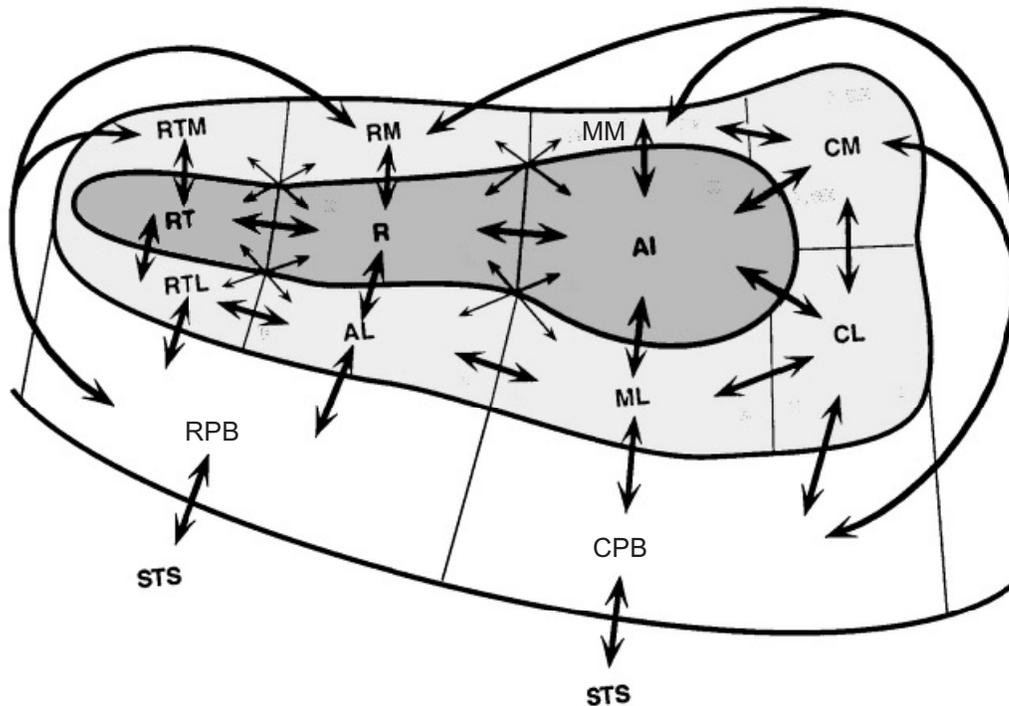


FIG. 2.2 – Connexions entre les aires du cortex auditif du macaque. Les flèches double-sens indiquent des connexions réciproques. Les flèches épaisses indiquent de fortes connexions, et les fines des connexions plus faibles. Adapté de Hackett *et al.* (1998a).

A1 = aire primaire, AL = antéro-latérale, CL = caudo-latérale, CM = caudo-médiale, CPB = parabelt caudale, ML = médio-latérale, MM = médio-médiale, R = rostrale, RM = rostro-médiale, RT = rostro-temporale, RTL = rostro-temporale latérale, RTM = rostro-temporale médiale, RPB = parabelt rostrale, STS = sillon temporal supérieur.

L'ensemble de ces données suggère une organisation à la fois hiérarchique et parallèle du système auditif chez les primates (Rauschecker *et al.*, 1997).

Hiérarchique, car on peut distinguer différents niveaux successifs dans le traitement des sons : l'activité des neurones dans la "parabelt" va principalement dépendre de l'activité des neurones de la "belt", qui repose elle-même essentiellement sur l'activité des neurones des aires du "core". Ce sont ces aires "primaires" du "core" qui reçoivent la majorité des entrées thalamiques. Enfin, des connexions existent entre les aires des deux ceintures ("belt" et "parabelt") et des aires hiérarchiquement plus élevées dans le gyrus temporal supérieur et les lobes frontal et pariétal. La plupart de ces connexions sont bidirectionnelles. Elles permettent donc non seulement de transmettre les informations d'un niveau d'intégration à un autre plus élevé, mais aussi de réaliser un contrôle sur des niveaux d'intégration plus bas.

Parallèle, car les informations thalamiques arrivent parallèlement dans les trois aires "primaires". Chaque aire "primaire" se projette ensuite sur des aires secondaires spécifiques (les plus proches) qui se projettent elles-mêmes sur la partie voisine de la "parabelt". De plus, au sein de chaque niveau de traitement, les aires auditives sont fortement connectées entre elles dans un même hémisphère et entre les deux hémisphères, favorisant ainsi des

interactions entre des traitements effectués en parallèle.

### Chez l'Homme

*Organisation architectonique* Chez l'Homme, comme chez les autres primates, le cortex auditif se situe principalement dans le plan temporal supérieur et est composé de plusieurs aires auditives primaire et associatives (figure 2.1 page 36). Trois principales études se sont intéressées à l'identification de différentes aires auditives à partir de critères cytoarchitectoniques et de colorations différentielles du tissu cérébral (Galaburda et Sanides, 1980; Rivier et Clarke, 1997; Wallace *et al.*, 2002).

D'après ces études, le cortex auditif primaire, A1 ou aire 41 de Brodmann, se situe dans la partie postero-médiale du gyrus transverse de Heschl (voir aussi Rademacher *et al.*, 1993; Hackett *et al.*, 2001). Dans le cas courant où deux gyri de Heschl sont présents, le cortex auditif primaire se situe plutôt dans la partie postero-médiale du premier (le plus antérieur) gyrus de Heschl (Nakahara *et al.*, 2000; Rademacher *et al.*, 2001; Hackett *et al.*, 2001). En fait, dès le cortex primaire, on peut observer une compartimentation (Galaburda et Sanides, 1980; Clarke et Rivier, 1998; Morosan *et al.*, 2001; Wallace *et al.*, 2002). Selon Galaburda et Sanides (1980) et Morosan et collaborateurs (2001), le cortex auditif primaire serait en fait composé de deux ou trois aires "primaires" successives le long du gyrus de Heschl. Par contre, pour Wallace et collaborateurs (2002), il y aurait deux aires auditives "primaires" parallèles, une dans le gyrus de Heschl et une immédiatement postérieure à la première.

Le cortex auditif primaire est entouré de plusieurs aires auditives associatives (ou non-primaires), en avant dans le *planum polare*, en arrière dans le *planum temporale*, jusqu'au cortex pariétal et insulaire, et latéralement dans le gyrus temporal supérieur. Le nombre d'aires associatives peut varier de cinq à six selon les études (Galaburda et Sanides, 1980; Rivier et Clarke, 1997; Wallace *et al.*, 2002). Ces résultats obtenus à partir de différentes techniques de coloration ont plutôt tendance à se compléter (voir la figure 2.1 page 36). Ainsi, les aires antérieure (AA) et médiale (MA) sont situées dans le *planum polare*, les aires latérale (LA) et postérieure (PA) dans le *planum temporale*, l'aire antéro-latérale (ALA) dans la partie latérale du gyrus de Heschl, et l'aire temporale supérieure (STA) dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur (voir la figure 2.1 page 36). L'aire STA présente une composition légèrement différente des autres aires associatives (plus forte concentration de cellules pyramidales) et pourrait correspondre à un niveau d'intégration supérieur, équivalent à celui des aires de la parabelt chez le macaque.

Ce nombre varie aussi en fonction du nombre d'aires considérées comme "primaires". En effet, l'aire "primaire" la plus antérieure définie par Morosan et collaborateurs (2001) pourrait coïncider avec l'aire antéro-latérale (ALA) considérée comme secondaire par Wallace et collaborateurs (2002). De même, l'aire "primaire" la plus postérieure définie par Morosan et collaborateurs (2001) pourrait correspondre à l'aire caudo-médiale (CM) de la "belt" chez les primates, d'après Hackett et collaborateurs (2001).

*Connectivité électrophysiologique* Une étude électrophysiologique, à partir d'électrodes profondes implantées dans le cortex temporal de patients épileptiques, a suggéré, en accord avec Galaburda et Sanides (1980), l'existence de deux aires auditives "primaires" dans le gyrus de Heschl, l'une dans la partie postéro-médiale et l'autre dans la partie centrale (Liégeois-Chauvel *et al.*, 1994). Ces deux aires présentent les potentiels évoqués, les plus

précoces, en réponse à des clics (N13-P16-N30-P50). Les trois premiers potentiels seraient plutôt générés dans la partie profonde et le dernier dans la partie centrale du gyrus de Heschl. Ces réponses semblent absentes dans les autres régions auditives. La réponse suivante entre 60 et 75 ms serait générée dans la partie latérale du gyrus de Heschl et celle à 100 ms dans l'ensemble du *planum temporale*. Un enchaînement similaire des réponses évoquées a été observé en MEG (Yvert *et al.*, 2001). De plus, les potentiels évoqués en réponse à des clics présentent des latences plus courtes à l'intérieur plutôt qu'à l'extérieur du cortex auditif primaire (Celesia, 1976; Liégeois-Chauvel *et al.*, 1991, 1994; Howard *et al.*, 2000). Ces données suggérant une organisation hiérarchique du cortex auditif avec une propagation des informations le long du gyrus de Heschl puis dans le *planum temporale* ont été complétées par une étude récente (Gueguin *et al.*, 2007). Les réponses entretenues (entre 4 et 32 Hz) se propageraient d'abord à partir du cortex auditif primaire vers les aires adjacentes latérales (PA et/ou LA) et antérieures (probablement ALA et AA), puis à partir de ALA vers des aires latérales dans le gyrus temporal supérieur (dont STA). D'après cette étude intracérébrale, un site situé dans le sillon de Heschl jouerait un rôle important dans la distribution des informations dans les différentes aires auditives associatives. Ainsi, le traitement des informations auditives serait à la fois hiérarchique et parallèle chez l'Homme, comme chez les autres primates.

Des études électrophysiologiques intracérébrales ont aussi confirmé que l'aire auditive primaire était connectée fonctionnellement à plusieurs aires associatives auditives adjacentes. En effet, des stimulations électriques dans l'aire primaire provoquent des potentiels évoqués dans la partie latérale du gyrus de Heschl (équivalent de ALA) et dans le *planum temporale* avec une latence de 6 à 8 ms (Liégeois-Chauvel *et al.*, 1991), et dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur (équivalent de STA) avec une latence de 3 ms environ (Howard *et al.*, 2000; Brugge *et al.*, 2003). Cette dernière connection entre l'aire auditive primaire et l'aire associative STA serait réciproque (Brugge *et al.*, 2003).

*Connectivité anatomique* Il existe peu d'informations sur la connectivité anatomique des aires auditives corticales. Tardif et Clarke (2001) ont montré, par marquage antéro et rétrograde, que les aires "primaires" et associatives adjacentes (LA et MA) avaient des connexions à courte distance (de 1 à 2.5 mm), une aire postérieure (PA) des connexions à moyenne distance (de 2.5 à 4 mm), et d'autres aires associatives (AA et STA) des projections à plus longue distance (de 4 à 6 mm). Upadhyay et collaborateurs (2006) ont utilisé la technique de tractographie par tenseur de diffusion pour montrer qu'il existe des connexions entre les sites sensibles aux hautes fréquences des aires auditives "primaires" A1 et ALA. Celles-ci semblent être en plus faible nombre que les connexions entre des sites sensibles aux hautes et basses fréquences au sein d'une même aire.

Ainsi, la morphologie du gyrus de Heschl permet de localiser de manière assez robuste le cortex auditif primaire chez l'Homme (les deux tiers profonds du gyrus de Heschl le plus antérieur), mais le nombre et la localisation de sous-divisions à l'intérieur du celui-ci demeurent incertains. Il en est de même pour les aires associatives auditives. Cependant, il est possible de délimiter un certain nombre de ces aires et d'effectuer une analogie avec les aires observées chez les primates non humains (voir la figure 2.1 page 36).

### 2.1.2 Organisation tonotopique

Un autre moyen de délimiter les différentes aires est d'étudier l'organisation tonotopique du cortex auditif.

#### Chez les primates non humains

Plusieurs des aires auditives identifiées chez les primates, présentent, comme les relais auditifs précédents, une organisation tonotopique (voir Kaas et Hackett, 2000, pour une revue). Ces organisations tonotopiques ont été observées principalement par enregistrements électrophysiologiques microscopiques (unitaires ou multi-unitaires).

Les trois aires auditives "primaires" présentent, chacune, une organisation tonotopique (Merzenich et Brugge, 1973; Morel *et al.*, 1993; Rauschecker *et al.*, 1997; Kosaki *et al.*, 1997; Petkov *et al.*, 2006), avec une forte (très étroite) sélectivité fréquentielle en réponse à des sons purs. Ces organisations tonotopiques sont disposées en miroir (voir la figure 2.3 page ci-contre).

De plus, Rauschecker et collaborateurs (1995; 2004) ont montré que trois aires auditives secondaires de la "belt", les aires antéro-latérale (AL), médio-latérale (ML) et caudo-latérale (CL) présentaient une organisation tonotopique, sur la base de la fréquence centrale de bruits de bande étroite. Kosaki et collaborateurs (1997) ont confirmé cette sélectivité fréquentielle dans les aires latérales AL et ML de la "belt" avec des sons purs. Ils ont aussi trouvé une organisation tonotopique dans une portion médiale de la "belt", qui pourrait correspondre à l'aire rostro-médiale (RM). Kajikawa et collaborateurs (2005) ont pu mettre en évidence une organisation tonotopique dans l'aire caudomédiale (CM) où les fréquences intermédiaires sont peu représentées. Petkov et collaborateurs (2006) ont été les premiers à utiliser l'IRMf à très haut champ (7 Tesla) pour étudier les aires auditives chez le singe. Avec cette technique non invasive, ils ont observé une organisation tonotopique dans les trois aires primaires et dans les aires latérales (rostro-temporale latérale ou RTL, AL, ML, CL) et médiales (rostro-temporale médiale ou RTM, rostro-médiale ou RM, médio-médiale ou MM et CM) de la "belt" en réponse à des sons purs ou des bruits de bande étroite. L'organisation tonotopique dans chacune de ces aires de la "belt" est parallèle à l'organisation de l'aire primaire adjacente (voir la figure 2.3 page suivante).

L'ensemble des résultats ci-dessus a été obtenu chez des primates anesthésiés. Une organisation tonotopique a été retrouvée par des enregistrements chez les primates éveillés dans l'aire primaire A1 (Fishman *et al.*, 1998; Recanzone *et al.*, 2000a; Petkov *et al.*, 2006). Chez le primate en comportement, Recanzone *et al.* (2000a) n'ont pas retrouvé d'organisation tonotopique dans les aires latérales de la "belt"; alors que Petkov *et al.* (2006) ont observé une telle organisation dans les trois aires "primaires" (A1, R et RT) et dans quatre aires de la "belt" (AL, ML, CL et CM).

Il semblerait donc que la plupart, voire la totalité, des aires "primaires" et de la "belt" présentent une organisation tonotopique chez le primate non humain (voir la figure 2.3 page ci-contre). Les aires "primaires" présenteraient une plus forte sélectivité que les aires secondaires de la "belt", ces dernières seraient plutôt impliquées dans l'analyse fréquentielle de sons complexes.

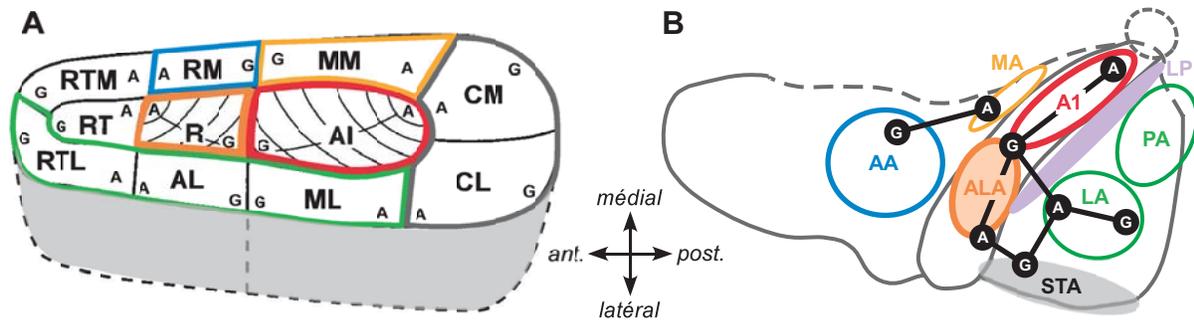


FIG. 2.3 – Organisation tonotopique des aires corticales auditives du macaque (A) et de l'Homme (B). Les résultats de plusieurs études chez le macaque (Rauschecker *et al.*, 1995; Kosaki *et al.*, 1997; Kaas et Hackett, 2000; Kajikawa *et al.*, 2005; Petkov *et al.*, 2006) et chez l'Homme (Howard *et al.*, 1996; Rivier et Clarke, 1997; Yang *et al.*, 2000; Formisano *et al.*, 2003; Talavage *et al.*, 2004) ont été synthétisés et représentés sur les mêmes cadres anatomiques. Les lignes incurvées dans les aires du "core" (A1 et R) correspondent aux contours isofréquentiels. Les zones répondant plutôt aux sons graves (aigus) sont indiquées avec un G (A).

**Chez le macaque :** A1 = aire primaire, AL = antéro-latérale, CL = caudo-latérale, CM = caudo-médiale, ML = médio-latérale, MM = médio-médiale, R = rostrale, RM = rostro-médiale, RT = rostro-temporale, RTL = rostro-temporale latérale, RTM = rostro-temporale médiale.

**Chez l'Homme :** A1 = aire primaire, AA = aire antérieure, ALA = aire antéro-latérale, LA = aire latérale, LP = aire latéro-postérieure, MA = aire médiale, PA = aire postérieure, STA = aire temporale supérieure.

### Chez l'Homme

Chez l'Homme, l'existence d'une organisation tonotopique dans le cortex auditif a d'abord été révélée par des enregistrements MEG (Romani *et al.*, 1982). Dans cette étude, la topographie de la réponse entretenue variait en fonction de la fréquence porteuse du son et le dipôle correspondant à cette activité était d'autant plus profond que la fréquence porteuse était élevée. Ce résultat a été confirmé pour plusieurs réponses évoquées avec différents types de sons et techniques d'imagerie (voir par exemple Romani, 1986; Pantev *et al.*, 1988; Bertrand *et al.*, 1991; Pantev *et al.*, 1994; Verkindt *et al.*, 1995; Pantev *et al.*, 1996). Notamment, des enregistrements unitaires intracérébraux (Howard *et al.*, 1996) ont montré qu'une organisation tonotopique avec la même orientation se situait le long du gyrus de Heschl, dans le cortex auditif primaire.

Comme chez les primates non humains, des études chez l'Homme ont trouvé plusieurs régions corticales auditives présentant une organisation tonotopique. Ainsi, Pantev et collaborateurs (1995) ont montré que le dipôle de l'onde Pa suivait une organisation tonotopique dans le gyrus de Heschl et que celui de l'onde N1 suivait une organisation tonotopique en miroir par rapport à la première dans le *planum temporale*. Une distribution tonotopique (progression latérale quand la fréquence augmente) dans l'équivalent de l'aire ALA a été observée en IRMf (Yang *et al.*, 2000). Formisano et collaborateurs (2003) et Upadhyay et collaborateurs (2006) ont pu distinguer deux organisations tonotopiques en miroir le long du gyrus de Heschl, confortant les résultats de Howard et collaborateurs (1996) et Yang et

collaborateurs (2000). Ce résultat suggère, en accord avec Galaburda et Sanides (1980) et Liégeois-Chauvel et collaborateurs (1994) l'existence de deux aires auditives "primaires". En fait, il existerait de nombreuses organisations tonotopiques dans le cortex auditif, Talavage et collaborateurs (2004) ont pu en mettre six en évidence en IRMf.

Ces résultats encore incomplets sont synthétisés dans la figure 2.3 page précédente et sont difficilement comparables à ceux obtenus chez les autres primates en dehors du cortex auditif primaire.

### 2.1.3 Organisation fonctionnelle

L'organisation complexe du cortex auditif chez l'ensemble des primates suggère que différents traitements pourraient être réalisés dans des aires auditives distinctes. L'exploration des rôles fonctionnels de chaque aire dans l'extraction des attributs auditifs et la reconnaissance des sources sonores est encore balbutiante. Les résultats de cette recherche sont donc présentés de manière succincte (et non exhaustive) dans cette partie (voir Rauschecker, 1998a; Rauschecker et Tian, 2000; Recanzone, 2000; Palmer et Summerfield, 2002; Hall *et al.*, 2003; Hall, 2005, pour des revues). Le rôle du cortex auditif dans la localisation et la reconnaissance des sources sonores sera abordé plus en détails dans la partie 2.2.1 page 48.

#### Chez les primates non humains

L'exploration fonctionnelle des aires auditives a été principalement effectuée chez le macaque éveillé par des enregistrements unitaires dans les aires du "core" et de la "belt" latérale. Les aires de la "belt" médiale étant difficilement accessibles ont été peu explorées. La plupart des études suivent la même démarche pour trouver des neurones sélectifs à une propriété du son : caractériser la variation du taux de décharges de chaque neurone en fonction de la valeur de cette propriété ("tuning curve"). Ainsi, ces études ne prennent pas en considération la possibilité d'un codage temporel des informations auditives comme cela a été suggéré par deCharms et Zador (2000) et Wang (2007).

*Complexité spectrale et Hauteur tonale* Les aires auditives primaires sont généralement plus sensibles aux sons purs qu'aux bruits large bande alors que l'effet inverse est constaté dans les aires secondaires de la "belt" et de la "parabelt" (Rauschecker *et al.*, 1995, 1997; Kosaki *et al.*, 1997; Rauschecker et Tian, 2004; Petkov *et al.*, 2006). De plus, dans les aires latérales de la "belt" (AL, ML et CL), une sélectivité à la fois à la fréquence centrale et à la largeur de bande du bruit a été observée. Ces sélectivités sont organisées spatialement selon des axes orthogonaux, antéro-postérieur pour la fréquence et médio-latéral pour la largeur de bande (Rauschecker *et al.*, 1995; Rauschecker et Tian, 2004).

Fishman et collaborateurs (1998) ont montré que les réponses unitaires et multi-unitaires dans A1, à des sons complexes dépourvus de fréquence fondamentale, étaient sensibles au contenu spectral plutôt qu'à la hauteur tonale. Plus récemment, Bendor et Wang (2005) ont trouvé des neurones sensibles à la fréquence fondamentale absente et donc à la hauteur tonale de sons complexes, à l'intersection des aires secondaires ML et AL de la "belt" latérale, à proximité de l'intersection entre les aires A1 et R. Ces résultats suggèrent que l'extraction de la hauteur tonale d'un son complexe est plutôt réalisée dans les aires auditives secondaires.

Les aires latérales de la "belt" sont aussi sensibles aux sons modulés en fréquences, avec une sélectivité à la direction et au taux de modulation de ces modulations en fréquences : alors que les neurones de l'aire ML répondent à tous les taux de modulation en fréquences, ceux de l'aire AL répondent plus aux taux lents et les neurones de CL aux taux rapides (Tian et Rauschecker, 2004).

*Variations temporelles* La plupart des neurones du cortex auditif sont sélectifs à la fréquence de modulation en amplitude de sons (Bieser et Muller-Preuss, 1996; Lu *et al.*, 2001). Le codage de la modulation en amplitude se fait soit par un codage temporel (la réponse neuronale suit la périodicité) pour une fréquence de modulation entre 2 et 64 Hz, soit par un codage par taux de décharges moyen sur la durée du son qui varie en fonction de la fréquence de modulation (jusqu'à 256 Hz). Les neurones des aires auditives primaires ont plutôt tendance à coder temporellement les modulations d'amplitude (Bieser et Muller-Preuss, 1996). Elles présentent donc une meilleure résolution temporelle que les neurones dans les aires adjacentes (Phan et Recanzone, 2007).

*Complexité spectro-temporelle* Les aires latérales de la "belt" sont capables d'effectuer le traitement de combinaisons spectrales et temporelles complexes (Rauschecker et Tian, 2000). Par exemple, elles présentent une sélectivité aux vocalisations spécifiques de l'espèce (Rauschecker *et al.*, 1995).

*Attributs spatiaux* Recanzone et collaborateurs (2000b) ont montré que la position des sons est encodée dans les aires A1 et CM, avec une meilleure sélectivité pour les bruits large bande que pour des sons purs (voir aussi Recanzone, 2001, pour une revue). Ce résultat électrophysiologique correspond bien à une meilleure capacité à localiser les bruits large bande que les sons purs, chez le macaque et l'Homme. De plus, les neurones de l'aire secondaire CM présenteraient une meilleure sélectivité à la position des sons que ceux de l'aire primaire A1. Enfin, le taux de décharge moyen d'une population de neurones dans CM serait un bon prédicteur (bien meilleur que dans A1) des capacités du singe à discriminer les positions de deux sons. Le traitement des informations spatiales au sein et au-delà du cortex auditif sera détaillé dans les parties 2.2.1 page 48 et 2.2.2 page 50.

## Chez l'Homme

Chez l'Homme, l'exploration fonctionnelle des aires auditives a été principalement effectuée à l'aide des techniques de neuroimagerie (IRMf et PET) car elles permettent une localisation précise des activations, directement comparable à l'organisation anatomique du cortex auditif.

Comme chez les autres primates, plus un son est complexe, plus l'activation du cortex auditif est étendue, notamment dans le *planum temporale*. En effet, tous les sons provoquent une activation comparable de la partie postéro-médiale du gyrus de Heschl (cortex auditif primaire), mais l'activation des aires adjacentes varie en fonction de la complexité (spectrale, temporelle...) des sons.

*Complexité spectrale et Hauteur tonale* Des sons purs provoquent principalement des activations dans le gyrus de Heschl, alors que des bruits de bande étroite activent plusieurs régions auditives dans le gyrus de Heschl et dans les *planum temporale* et *polare* (Wessinger *et al.*, 2001). Une augmentation de la complexité spectrale d'un son (plusieurs harmoniques) entraîne une extension de l'activation du cortex auditif latéralement dans les aires LA et STA (Hall *et al.*, 2002). De plus, des sons (son pur, son harmonique ou son complexe) modulés en fréquence provoquent une activation plus étendue du cortex auditif, en particulier dans l'aire STA, que les mêmes sons non modulés (Thivard *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 2003b).

D'autre part, plusieurs études (Patterson *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2003; Hall *et al.*, 2005, 2006) ont montré que l'encodage de la hauteur tonale, induite par une régularité temporelle dans un bruit, était réalisé dans la partie latérale du gyrus de Heschl. Cette même région est d'autant plus activée que la hauteur tonale d'un son complexe est saillante (Penagos *et al.*, 2004). Ces résultats suggèrent que l'extraction de la hauteur tonale de sons complexes s'effectue plutôt dans les aires auditives associatives que dans l'aire primaire (voir Bendor et Wang, 2006, pour une revue).

*Variations temporelles* Des sons (son pur, son harmonique ou bruit blanc) modulés en amplitude provoquent une activation plus étendue du cortex auditif, dans la partie latérale du gyrus de Heschl et le *planum temporale*, que les mêmes sons non modulés (Giraud *et al.*, 2000; Hart *et al.*, 2003b).

*Complexité spectro-temporelle* Il est en fait difficile de dissocier les activités liées à une complexité spectrale de celles liées à une complexité temporelle (Griffiths *et al.*, 1999). Zatorre et Belin (2001) ont montré, d'une part que l'activité d'une région correspondant à ALA est corrélée à l'augmentation de la cadence d'une séquence de sons purs, et d'autre part que l'activité de la partie la plus antéro-latérale du gyrus de Heschl (en avant de ALA) est corrélée à l'accroissement de la variabilité fréquentielle.

Binder et collaborateurs (2000) ont trouvé qu'une séquence de sons purs de diverses fréquences provoque une activation plus étendue latéralement dans le gyrus temporal supérieur que des bruits blancs. Ils ont aussi observé que des sons particulièrement complexes (mots, pseudo-mots et mots retournés) entraînent une activation plus étendue dans la partie antérieure du gyrus temporal supérieur qu'une séquence de sons purs de diverses fréquences.

Ainsi, quand la complexité spectro-temporelle d'un son augmente, l'activation du cortex auditif semble s'étendre latéralement dans le gyrus temporal supérieur. Hall et collaborateurs (2002) ont d'ailleurs observé que plus un son a un contenu spectro-temporel complexe, plus l'aire STA est activée.

*Intensité* Une amplitopie, c'est-à-dire une organisation spatiale des neurones en fonction de l'intensité des sons qu'ils encodent, a été identifiée dans quelques études (Pantev *et al.*, 1989; Lockwood *et al.*, 1999; Bilecen *et al.*, 2002). Cependant, le résultat le plus observé est une augmentation de l'activité et/ou de l'étendue de l'activation quand l'intensité du son augmente (Jancke *et al.*, 1998; Lockwood *et al.*, 1999; Hart *et al.*, 2002; Brechmann *et al.*, 2002; Hart *et al.*, 2003a). L'aire primaire A1 serait l'aire la plus sensible à l'intensité (Hart *et al.*, 2002).

*Attributs spatiaux* Même si le traitement spatial des sons est amorcé dans le tronc cérébral, une étude de patients cérébro-lésés a montré que les aires corticales auditives sont indispensables à la perception de la position des sons (Zatorre et Penhune, 2001). En particulier, la partie postérieure du *planum temporale* serait impliquée dans la localisation et l'analyse de la trajectoire des sources sonores (voir la partie 2.2.1 page suivante pour plus de détails).

*Différences inter-hémisphériques* De nombreuses études, de neuropsychologie (chez des patients cérébro-lésés), puis de neuroimagerie, ont obtenu des résultats suggérant une spécialisation du cortex auditif gauche dans le traitement du langage et du droit dans le traitement de la musique. En fait, plusieurs travaux ont montré qu'il s'agirait plutôt d'une spécialisation du cortex auditif gauche dans le traitement des changements temporels rapides et du droit dans le traitement des changements spectraux plus subtils (voir Zatorre *et al.*, 2002a; Tervaniemi et Hugdahl, 2003, pour des revues).

Le cortex auditif primaire serait plutôt impliqué dans le traitement des propriétés élémentaires des sons, comme la fréquence et l'intensité. Plus le son est complexe, plus une intégration spectro-temporelle élaborée sera nécessaire pour calculer les attributs auditifs, et plus les aires non-primaires, en particulier le *planum temporale* (Griffiths et Warren, 2002), seront mobilisées. Ces résultats suggèrent un traitement hiérarchique des informations auditives, au niveau cortical, chez l'ensemble des primates.

## 2.2 Les voies *What* et *Where*

Ce traitement hiérarchique pourrait se poursuivre au-delà du cortex auditif primaire. Des études de connectivité chez le macaque ont montré que les aires associatives antérieures du cortex auditif étaient préférentiellement connectées à la partie ventrale du cortex préfrontal tandis que les aires postérieures se projetaient plutôt sur le cortex préfrontal dorso-latéral (Hackett *et al.*, 1999b; Romanski *et al.*, 1999a,b), probablement via le cortex pariétal postérieur (voir la partie 2.2.2 page 50). Par analogie avec le système visuel, il a été proposé que ces deux voies ventrale et dorsale soient impliquées dans des traitements liés à la reconnaissance d'une part (voie *What*), et la localisation d'autre part (voie *Where*), des sources sonores (Rauschecker, 1998b; Kaas et Hackett, 1999).

La reconnaissance d'une source sonore peut se faire à partir du traitement des caractéristiques (hauteur, intensité, durée, timbre) des sons émis par cette source. La localisation d'une source sonore s'effectue à partir de trois mesures : la différence d'intensité interaural (DII), la différence de délai interaural (DDI) et les pondérations spectrales dans chaque oreille (dus au filtre effectué par le pavillon en fonction de l'origine spatiale du son). La perception spatiale des sons peut être expérimentalement induite par divers moyens. La situation la plus naturelle est d'émettre des sons à partir de plusieurs hauts parleurs disposés à différents endroits de l'espace. Cette configuration n'est cependant pas adaptée à des techniques comme l'IRMf et la MEG. La manipulation des DII et DDI est donc souvent utilisée pour induire une perception spatiale des sons en écoute binaurale (les sons arrivent directement dans chacune des oreilles contrairement à une écoute en champ libre).

Une meilleure approximation de la perception en champ libre peut être obtenue avec des fonctions de transfert liées à la tête qui prennent en compte les DII, les DDI mais aussi les pondérations spectrales dans chaque oreille. Quelque soit la technique utilisée, les résultats sont fortement comparables, celle-ci ne sera donc pas systématiquement précisée.

### 2.2.1 Au sein du cortex auditif

Comme nous l'avons vu dans la partie précédente (partie 2.1.3 page 44), les caractéristiques acoustiques permettant la reconnaissance et la localisation des sources sonores sont en partie encodées dans le cortex auditif. Pour étayer l'hypothèse de deux voies d'intégration en parallèle *What* et *Where*, de nombreuses études ont exploré, au sein du cortex auditif, le traitement des propriétés spatiales et non spatiales ("objet") d'un son.

#### Chez les primates non humains

Les attributs spatiaux seraient encodés dans les aires de la "belt", notamment dans les aires postérieures CM et CL qui présentent une meilleure sélectivité à la position que les aires "primaires" (A1 et R) et les aires secondaires plus antérieures (ML et MM) (Recanzone *et al.*, 2000b; Woods *et al.*, 2006). Les propriétés "objet" des sons semblent faire intervenir des traitements spectro-temporels complexes qui pourraient avoir lieu dans différentes aires de la "belt" ou de la "parabelt". Ces données suggèrent une dissociation des traitements "objet" et spatial des informations auditives dès le cortex auditif.

Un fort argument pour étayer cette hypothèse a été obtenu en comparant directement la sélectivité des neurones de la "belt" à différentes vocalisations et à diverses positions dans l'espace (Tian *et al.*, 2001). Dans cette étude, Tian et ses collaborateurs ont enregistré les activités de neurones dans les aires latérales de la "belt" (AL, ML et CL) en réponse à des vocalisations à différentes positions. Ils ont trouvé que les neurones de l'aire antérieure, AL, montraient une sélectivité plus forte pour les vocalisations que les neurones de l'aire postérieure, CL. Réciproquement, les neurones de CL présentaient une plus grande sélectivité à la position spatiale des sons que ceux de AL.

Différentes caractéristiques de l'information auditive sont donc traitées en parallèle dans des régions différentes du cortex auditif.

#### Chez l'Homme

D'une part, les régions auditives antérieures, en particulier le *planum polare*, seraient impliquées dans le traitement de séquences de sons de hauteur tonale variable (Zatorre *et al.*, 1994; Patterson *et al.*, 2002) ou de sons modulés en fréquence (Thivard *et al.*, 2000). D'autre part, plusieurs études en TEP ou IRMf ont montré une activation du *planum temporale* par des sons en mouvement (Baumgart *et al.*, 1999; Lewis *et al.*, 2000; Warren *et al.*, 2002; Pavani *et al.*, 2002; Hart *et al.*, 2004; Krumbholz *et al.*, 2005a,b) ou spatialement distribués (Zatorre *et al.*, 2002b; Warren et Griffiths, 2003) en comparaison à des sons stationnaires.

Ces résultats suggèrent chez l'Homme, comme chez l'animal, une dissociation des traitements des informations auditives spatiales et "objet", dès le cortex auditif. Cependant,

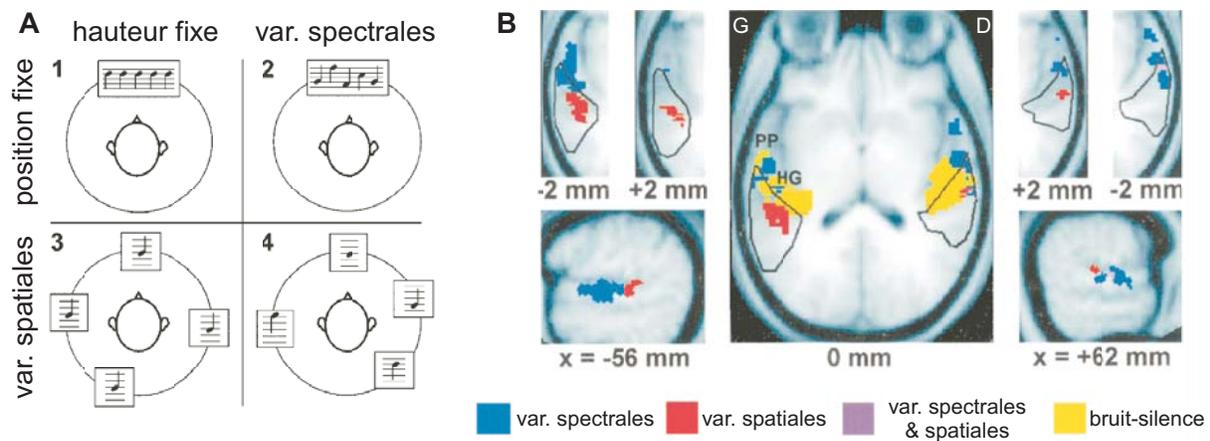


FIG. 2.4 – Dissociation des régions auditives impliquées dans le traitement des variations spectrales et spatiales. **A.** Les sujets devaient écouter passivement quatre types de séquences sonores : des bruits de même hauteur et même position (1), des bruits de hauteurs différentes et de même position (2), des bruits de même hauteur et de positions distinctes (3), et des bruits de hauteurs et positions variables (4). **B.** Les régions activées par un simple bruit sont indiquées en jaune. Les régions activées par des variations spectrales sont indiquées en bleu, par des variations spatiales en rouge, les zones de recouvrement (activées par les deux types de variations) sont indiquées en violet. Les contours du *planum temporale* sont signalés par un trait noir selon les critères de Westbury *et al.* (1999) avec une probabilité de 95%. HG = gyrus de Heschl, PP = *planum polare*, PT = *planum temporale*. Adapté de Warren et Griffiths (2003).

nous avons vu dans la partie 2.1.3 page 44 que le *planum temporale* peut aussi être impliqué dans des processus d'intégration de type "objet" (voir aussi Griffiths et Warren, 2002, pour une revue).

Des preuves plus directes de cette dichotomie fonctionnelle au sein du cortex auditif ont été obtenues en comparant, chez les mêmes sujets, les activités liées à des propriétés spatiales et celles liées à des propriétés non spatiales des sons.

Ainsi, Warren et Griffiths (2003) ont comparé, en IRMf, les activations provoquées par quatre types de séquences sonores (voir la figure 2.4 ci-dessus) : des bruits de même hauteur et même position (1), des bruits de hauteurs différentes et de même position (2), des bruits de même hauteur et de positions distinctes (3), et des bruits de hauteurs et positions variables (4). Ils ont trouvé que des variations de hauteur (contraste 2-1) activaient, de manière bilatérale, le cortex auditif antérieur (*planum temporale* antérieur, gyrus de Heschl antéro-latéral et *planum polare*, en bleu et violet sur la figure 2.4), alors que des variations spatiales (contraste 3-1) activaient, de manière bilatérale, le *planum temporale* postérieur (en rouge et violet sur la même figure). Ils ont aussi observé qu'une très petite région du *planum temporale* était activée par les deux types de variations (en violet sur la même figure).

Cette claire dissociation fonctionnelle, obtenue en situation d'écoute passive, a été confirmée par d'autres études en IRMf dans lesquelles les sujets détectaient des cibles au sein de séries de sons en mouvement et/ou modulés en fréquence (Hart *et al.*, 2004), ou

de bruits variant en hauteurs et/ou positions (Barrett et Hall, 2006).

Pour étudier cette dissociation en MEG, Ahveninen et collaborateurs (2006) ont exploré les phénomènes d'adaptation neuronale en considérant l'onde N1 évoquée par une même voyelle en fonction de la voyelle qui la précède. Les régions générant l'onde N1 dans le cortex auditif ont été estimées par des méthodes de localisation de sources (sources distribuées par "minimal norm") guidée par l'activation obtenue avec les mêmes sons en IRMf. Ils ont observé que les sources de l'onde N1 situées dans le *planum temporale* et dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur présentaient une plus faible adaptation quand les deux voyelles différaient en position plutôt qu'en contenu. Ils ont observé l'effet inverse pour les sources situées dans le *planum polare* et les parties antérieures du gyrus de Heschl et du gyrus temporal supérieur. Cela suggère que les neurones des régions auditives antérieures sont plus sélectifs au contenu spectral qu'aux informations spatiales, alors que les neurones des régions postérieures sont plus sélectifs aux informations spatiales qu'au contenu spectral.

Une étude récente en IRMf a réellement cherché les régions impliquées, d'une part, dans l'identification de sons naturels et, d'autre part, dans la localisation de bruits. Les sujets devaient soit détecter des cris d'animaux au sein d'une mixture de sons environnementaux provenant tous du même endroit, soit comparer la position de deux bruits cibles (de durée plus longue) au sein d'un mélange de bruits provenant de positions différentes. Deux aires auditives antérieures, ALA et AA, ont été activées chez la moitié des sujets au cours de la détection des cris d'animaux, alors qu'elles ne l'ont jamais été au cours de la localisation des bruits. Si cette étude n'a trouvé aucune aire spécifique des processus de localisation, elle a bien montré que les aires auditives antérieures sont impliquées dans la reconnaissance de sons environnementaux, certainement grâce à l'intégration des attributs "objet" comme le montrent les autres études.

Ainsi, ces deux voies *What* et *Where* se sépareraient dès le cortex auditif, les aires auditives associatives antérieures étant impliquées dans la reconnaissance des sources sonores et les aires postérieures dans la localisation de ces sources.

### 2.2.2 Au-delà du cortex auditif

Ces traitements en parallèle se poursuivraient au-delà du cortex temporal dans les cortex frontaux et pariétaux.

#### Chez les primates non humains

Romanski et collaborateurs (1999b) ont montré que l'aire auditive secondaire AL était connectée préférentiellement aux régions antérieures du gyrus temporal supérieur et aux régions préfrontales ventrales (le pôle frontal et la partie antérieure du sillon principal); alors que l'aire CL était plutôt connectée aux régions postérieures du gyrus temporal supérieur, au cortex pariétal postérieur, et aux régions préfrontales dorsales (la partie postérieure du sillon principal et le "frontal eye field"). Ces connections ventrales et dorsales seraient réciproques dans la plupart des cas. Ces résultats complétaient et confirmaient ainsi

des données obtenues préalablement de manière moins spécifique (Hackett *et al.*, 1999b; Romanski *et al.*, 1999a).

De plus, les aires rostrales et caudales de la "parabelt" seraient respectivement connectées aux mêmes régions temporales et frontales que les aires AL et CL de la "belt" (Hackett *et al.*, 1999b; Romanski *et al.*, 1999a). Les connections des régions frontales seraient d'ailleurs plus importantes avec les aires de la "parabelt" qu'avec celles de la "belt". Par contre, les aires primaires ne semblent pas être directement connectées à d'autres régions (temporales, frontales ou pariétales) que les aires de la "belt". Enfin, Lewis et Van Essen (2000) ont montré que le sillon intra-pariétal recevait des connections des aires auditives postérieures et se projetait sur le "frontal eye field". L'ensemble de ces connections est schématisé sur la figure 2.5 page suivante.

Par analogie avec le système visuel, ces deux voies ventrale et dorsale pourraient être impliquées, respectivement, dans la reconnaissance et la localisation des sources sonores (Kaas et Hackett, 1999). Pour étayer cette hypothèse, il fallait montrer que ces voies, identifiées anatomiquement, jouaient un rôle fonctionnel dans la perception auditive.

En comparant la consommation de glucose entre un hémisphère cérébral normal et un hémisphère déafférenté chez le macaque, Poremba et collaborateurs (2003) ont montré qu'en situation d'écoute passive, non seulement toutes les aires auditives corticales, mais aussi certaines régions des cortex pariétaux et frontaux sont activées. Ces régions correspondant en partie à celles identifiées anatomiquement, une implication des voies ventrale et dorsale, au-delà du cortex auditif, dans le traitement des informations auditives semblait tout à fait vraisemblable.

Ces résultats ont été complétés par des études électrophysiologiques chez le primate en comportement. D'une part, Romanski et collaborateurs (2004) ont montré que des neurones dans la partie ventro-latérale du cortex préfrontal répondaient de manière assez sélective à des vocalisations de l'espèce (en moyenne à deux vocalisations sur dix). De plus, ces activités neuronales semblent correspondre à un traitement spectro-temporel complexe des vocalisations (Averbeck et Romanski, 2006). D'autre part, des réponses à des stimuli auditifs ont été enregistrées dans l'aire intra-pariétale de macaques alors qu'ils devaient effectuer une saccade dans la direction du son après un certain délai (Stricanne *et al.*, 1996; Mazzoni *et al.*, 1996; Grunewald *et al.*, 1999; Linden *et al.*, 1999).

Ces données suggèrent donc qu'il existe une dissociation fonctionnelle du système auditif en deux voies ventrale et dorsale de traitement des propriétés "objet" et spatiales des sons.

### Chez l'Homme

Chez l'Homme, s'il n'existe pas vraiment de données sur la connectivité anatomique des aires auditives avec des régions frontales ou pariétales, des études de neuroimagerie ou électrophysiologiques ont montré des activations de ces régions cérébrales par la présentation de sons en situation passive ou active.

Ainsi, les cortex pariétaux inférieur et supérieur et le cortex préfrontal seraient impliqués dans la localisation des sons (Bushara *et al.*, 1999; Weeks *et al.*, 1999; Martinkauppi *et al.*, 2000; Zatorre *et al.*, 2002b; Lutzenberger *et al.*, 2002; De Santis *et al.*, 2007; Tata et Ward,

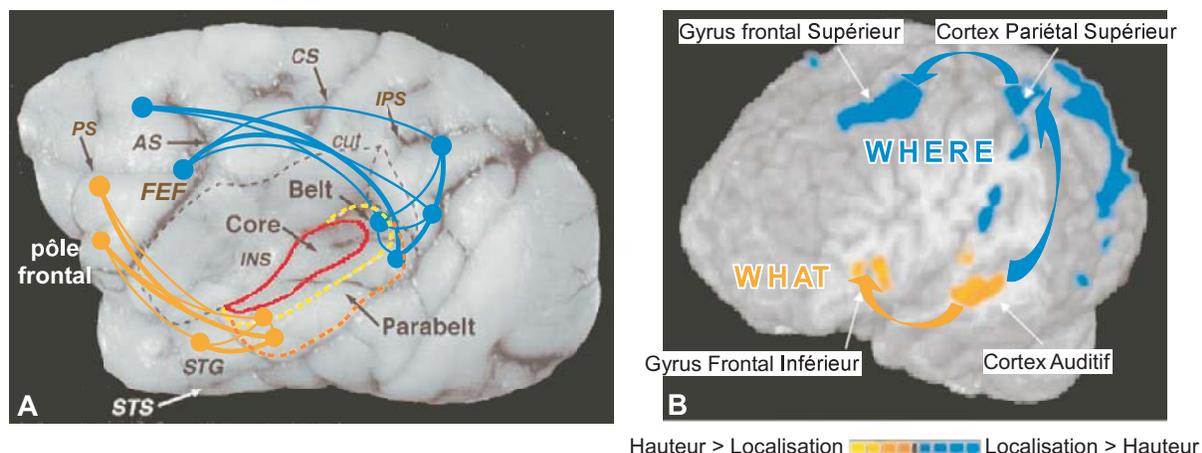


FIG. 2.5 – Identification des voies *What* et *Where* chez le macaque (A) et l'Homme (B).

**A.** Synthèse des principales connexions anatomiques identifiées chez le macaque entre les aires auditives de la "belt" et de la "parabelt" et des régions temporales, frontales et pariétales (Hackett *et al.*, 1999b; Romanski *et al.*, 1999a,b; Lewis et Van Essen, 2000). Les connexions les plus importantes sont indiquées par un trait plus épais. AS = sillon arcuate, CS = sillon central, FEF = "frontal eye field", INS = insula, IPS = sillon intra-pariétal, LS = sillon latéral, PS = sillon principal, STG = gyrus temporal supérieur, STS = sillon temporal supérieur.

**B.** Etude en IRMf : les sujets écoutaient des bruits variant en contenu spectral et/ou en position. Ils devaient comparer ces bruits soit par leur hauteur, soit par leur localisation. Les régions plus activées par la comparaison spatiale que par la comparaison spectrale sont indiquées en bleu. Les régions présentant l'effet inverse sont indiquées en orange. Adapté de Alain *et al.* (2001a).

2005) et le traitement des sons en mouvement (Griffiths *et al.*, 1996, 1998; Griffiths et Green, 1999; Griffiths *et al.*, 2000; Lewis *et al.*, 2000; Pavani *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2002; Ducommun *et al.*, 2002; Xiang *et al.*, 2002; Kaiser et Bertrand, 2003; Krumbholz *et al.*, 2005b; Hart *et al.*, 2004). Le cortex frontal inférieur serait plutôt activé au cours de la reconnaissance de sons (Platel *et al.*, 1997; Muller *et al.*, 2001, par exemple).

Comme pour la dissociation au sein du cortex auditif, des preuves plus directes d'une dichotomie fonctionnelle au-delà du cortex auditif ont été obtenues en comparant, chez les mêmes sujets, les activités liées au traitement auditif spatial ou "objet".

Ainsi, Maeder et collaborateurs (2001) ont montré en IRMf que la localisation et la reconnaissance des sources sonores reposeraient sur des réseaux cérébraux différents, d'anatomies comparables à ce qui a été montré chez le singe :

- une voie ventrale, comprenant le gyrus temporal médian et le gyrus frontal inférieur, pour la reconnaissance des sons ;
- une voie dorsale, composée du cortex pariétal inférieur et du cortex préfrontal, pour la localisation des sons.

Cette étude utilisait des stimuli différents pour les deux tâches (localisation de bruits et reconnaissance de sons environnementaux), ce qui limite la portée de son interprétation. Cette dissociation a aussi été observée par Alain et collaborateurs (2001a), en IRMf, en comparant les activités provoquées par le même ensemble de stimuli (des bruits variant en

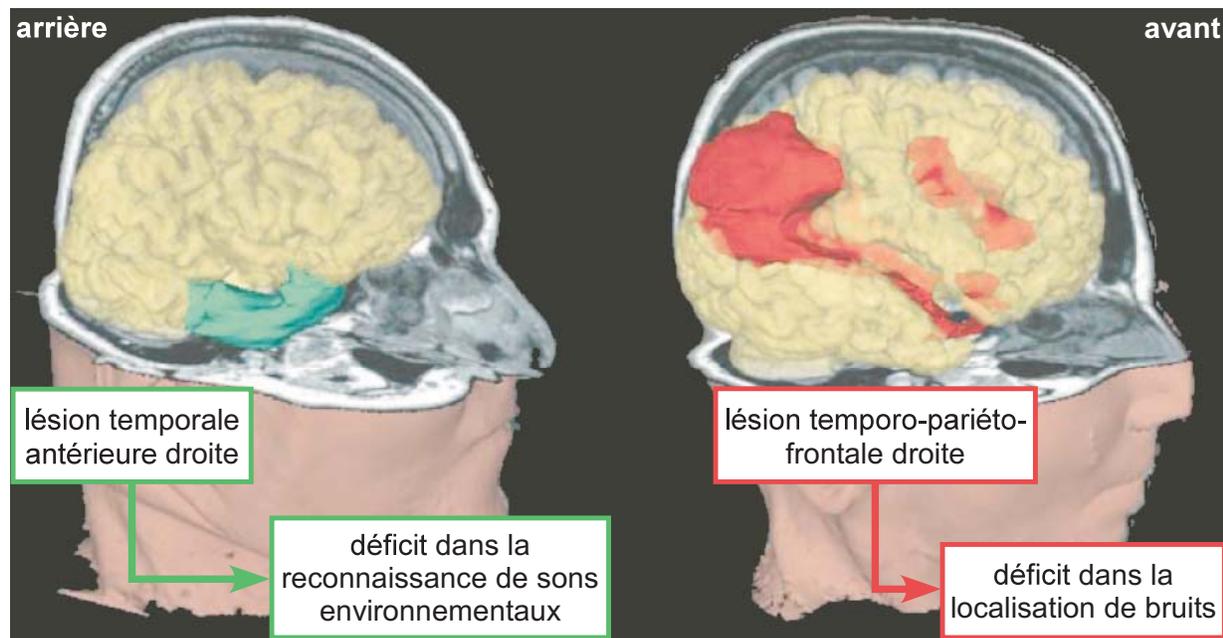


FIG. 2.6 – Lésions des voies *What* et *Where*. Deux exemples de patients cérébro-lésés présentant des déficits sélectifs dans la reconnaissance de sons environnementaux (à gauche) et la localisation de bruits (à droite). Adapté de Clarke *et al.* (2002).

hauteur et/ou position) au cours de deux tâches de mémoire différentes, une sur la hauteur et une sur la position des sons (voir la figure 2.5 page ci-contre). Avec un protocole similaire, Rama et collaborateurs (2004) ont étendu ces résultats à la mémorisation de l'identité et de la localisation de voix.

Par ailleurs, Clarke et collaborateurs (2000; 2002) ont montré que des patients avec une lésion temporelle antérieure (pôle temporal et gyrus fusiforme dans un seul hémisphère) présentaient un déficit spécifique dans la reconnaissance de sons environnementaux alors que d'autres patients avec une lésion temporo-pariétto-frontale (dans un seul hémisphère) présentaient un déficit spécifique dans la localisation de bruits (voir deux exemples dans la figure 2.6 ci-dessus).

Enfin, une approche originale a été d'étudier les oscillations gamma induites au sein de ces deux réseaux ventral et dorsal. En effet, si plusieurs régions distinctes sont impliquées dans le traitement spatial et "objet" des sons, elles devraient interagir entre elles, en particulier par des processus oscillatoires (voir la partie 1.3.6 page 26). Kaiser et collaborateurs ont exploré ces oscillations dans plusieurs expériences en MEG. Dans un premier temps, ils ont trouvé que des oscillations gamma étaient induites dans les aires temporo-pariétales postérieures par des sons déviants en localisation (Kaiser *et al.*, 2002a), et dans les régions temporales antérieures et frontales antérieures par des sons déviants en contenu acoustique (Kaiser *et al.*, 2002b; Kaiser et Lutzenberger, 2004). Ensuite, ils ont observé, au cours du maintien en mémoire de la position d'un son, des oscillations gamma dans le cortex pariétal gauche et le cortex frontal droit, ces deux sites présentant un fort couplage oscillatoire (Lutzenberger *et al.*, 2002). Par contre, au cours du maintien en mémoire du contenu acoustique d'un son, ils ont trouvé des oscillations gamma dans le cortex temporel antérieur et

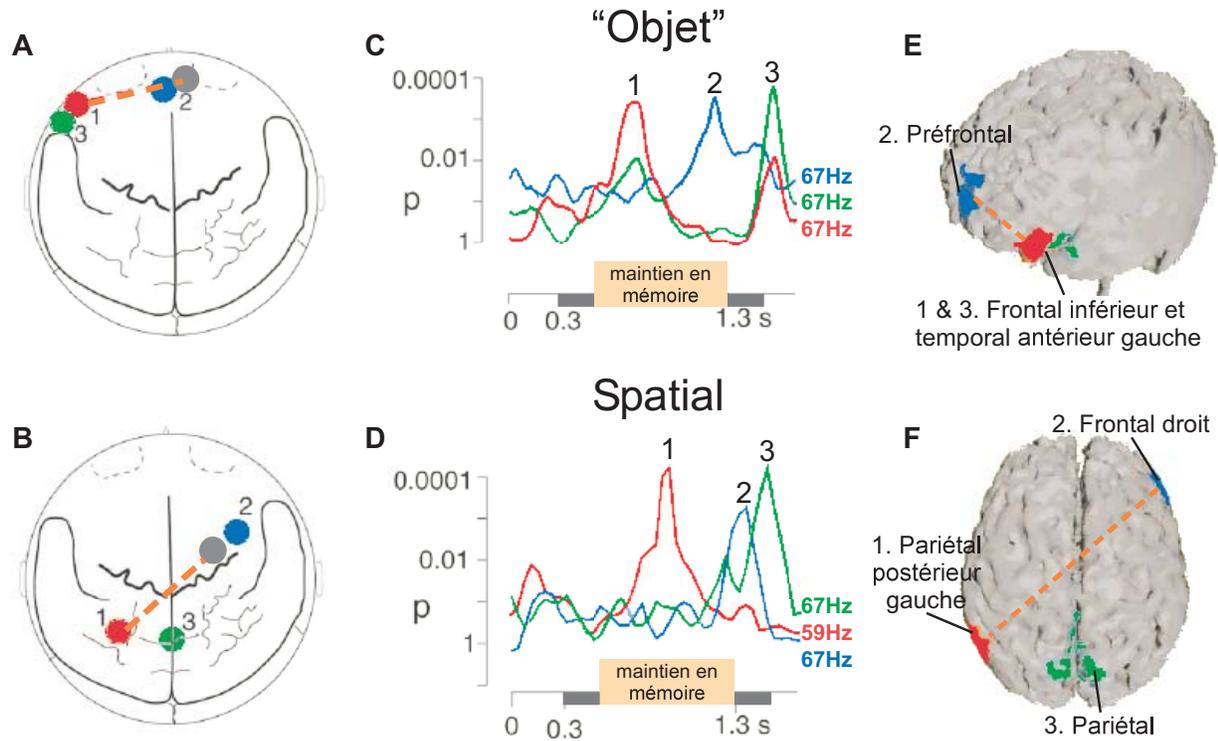


FIG. 2.7 – Identifications des voies *What* et *Where* en MEG. Les résultats présentés en haut ont été obtenus dans une tâche de mémorisation du contenu acoustique ("objet") de sons, et ceux du bas au cours de la mémorisation de la localisation de sons. **A et B.** Localisation des capteurs présentant une augmentation des oscillations gamma. Les sites présentant un fort couplage oscillatoire sont reliés par des lignes en pointillés. **C et D.** Décours temporels de l'activité autour d'une fréquence donnée (59 ou 67 Hz) pour chaque capteur indiqué en A (correspondance des couleurs). Les courbes donnent le résultat du test statistique de comparaison entre les conditions de mémorisation et contrôle (mêmes sons avec une tâche différente ne faisant pas intervenir la mémoire). **E et F.** Projection des aires correspondant aux capteurs indiqués en A (correspondance des couleurs) sur un modèle réaliste de cerveau obtenu à partir de l'IRM anatomique d'un sujet représentatif. Les sites présentant un fort couplage oscillatoire sont reliés par des lignes en pointillés. Adapté de Lutzenberger *et al.* (2002); Kaiser *et al.* (2003).

le cortex frontal inférieur gauches et le cortex préfrontal, ces deux sites présentant aussi un fort couplage oscillatoire (Kaiser *et al.*, 2003). Ces données suggèrent donc fortement une connectivité fonctionnelle des cortex temporal antérieur, frontal inférieur et préfrontal d'une part, et des cortex pariétal et frontal d'autre part (voir la figure 2.7 page précédente). Elles renforcent donc fortement l'hypothèse de deux voies d'intégration auditive.

Ainsi, de nombreux arguments convergent vers une dissociation des traitements auditifs spatial et "objet" en deux grandes voies ventrale (temporo-frontale) et dorsale (temporo-pariéto-frontale). Une méta-analyse des études de neuroimagerie explorant ces deux types de traitements renforce fortement ce modèle (Arnott *et al.*, 2004).

### 2.2.3 Les limites du modèle *What/Where*

Si l'existence de ces deux voies de traitement semble probable aujourd'hui au vu de ces données, il faut cependant souligner l'existence de plusieurs incohérences dans le modèle *What/Where*. Ces incohérences concernent surtout la voie dorsale, qui comprendrait la partie postérieure du lobe temporal (notamment le *planum temporale*) et le cortex pariétal adjacent et qui serait spécialisée dans les traitements auditifs spatiaux. En effet, des controverses persistent en ce qui concerne le rôle du *planum temporale* d'une part (Belin et Zatorre, 2000; Warren *et al.*, 2005), et du cortex pariétal d'autre part (Cohen et Wessinger, 1999; Middlebrooks, 2002; Hall, 2003).

On sait depuis longtemps que certaines régions temporales postérieures sont impliquées dans la perception du langage (aire de Wernicke), car des lésions dans ces aires entraînent une aphasia. Belin et Zatorre (2000) ont donc proposé que la voie dorsale soit plutôt impliquée dans le traitement temporel du signal acoustique, dans le traitement du "mouvement spectral". Cette suggestion rejoint une seconde analogie avec le système visuel : la voie dorsale permettrait un traitement du déplacement de la stimulation sur l'épithélium sensoriel. En vision, cela correspond au traitement du mouvement et coïncide tout à fait avec la notion de *Where*. En audition, il s'agit du traitement des changements spectraux, fondamental pour la perception du langage, mais largement indépendant des traitements spatiaux de la stimulation auditive. Ce modèle *What/How* est renforcé par l'activation spécifique du *planum temporale* par des sons modulés en fréquence au cours du temps (Thivard *et al.*, 2000).

D'autre part, la voie dorsale peut être activée dans des tâches qui ne requièrent pas forcément de traiter le contenu spatial des sons (voir la figure 2.8 page suivante), comme la détection de bruit d'animaux (Maeder *et al.*, 2001), la mémorisation/comparaison de la hauteur de deux sons (Weeks *et al.*, 1999; Zatorre *et al.*, 1994; Rama *et al.*, 2000), ou la discrimination de sons par leur fréquence (Zatorre *et al.*, 1999; Degerman *et al.*, 2006).

De plus, en réponse à des sons spatialement distribués, une activation du cortex pariétal n'a pu être observée que quand les informations spatiales du son étaient utilisées pour effectuer une saccade oculaire chez le macaque (Grunewald *et al.*, 1999; Linden *et al.*, 1999), ou pour réaliser une réponse motrice spatialement orientée chez l'Homme (Zatorre *et al.*, 2002b). Une étude récente a montré que les neurones de l'aire intra-pariétale pouvaient aussi

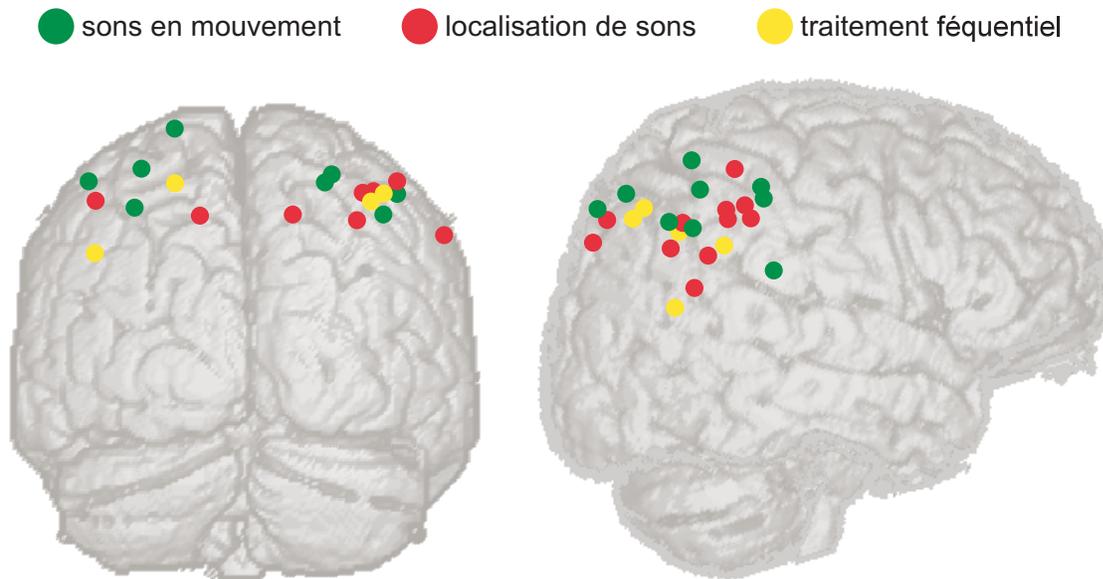


FIG. 2.8 – Superposition des activations pariétales obtenues dans 13 études de neuroimagerie. Les coordonnées de Talairach des activations pariétales provoquées par des sons en mouvements (en vert) (Griffiths *et al.*, 1998, 2000; Lewis *et al.*, 2000; Pavani *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2002; Hart *et al.*, 2004), la localisation de sons (en rouge) (Bushara *et al.*, 1999; Weeks *et al.*, 1999; Zatorre *et al.*, 1999; Alain *et al.*, 2001a; Maeder *et al.*, 2001; Zatorre *et al.*, 2002b) et par des traitements fréquentiels (en jaune) (Zatorre *et al.*, 1994; Weeks *et al.*, 1999; Zatorre *et al.*, 1999; Maeder *et al.*, 2001; Hart *et al.*, 2004) ont été superposées sur les vues arrière (à gauche) et latérale (à droite) de la représentation en trois dimensions du cerveau standard du Montréal Neurological Institute (MNI).

être sensibles à des caractéristiques non spatiales des sons, comme les variations spectro-temporelles des vocalisations (Gifford et Cohen, 2005). Ces résultats remettent en cause le rôle du cortex pariétal dans le traitement spécifique des propriétés spatiales d'un son. Ils suggèrent que le cortex pariétal pourrait plutôt être impliqué dans la transformation sensori-motrice pour préparer un mouvement spatialement orienté (Andersen et Buneo, 2002; Kaiser et Lutzenberger, 2001).

Le cortex pariétal est aussi connu pour jouer un rôle important dans les processus attentionnels (Andersen et Buneo, 2002; Behrmann *et al.*, 2004), que ce soit dans le contrôle de l'attention sélective (processus endogène) ou dans la capture attentionnelle provoquée par un évènement soudain (processus exogène).

Ainsi, le cortex pariétal peut être activé quand l'attention est focalisée sur des caractéristiques non spatiales des sons, comme la hauteur tonale (par exemple Pugh *et al.*, 1996; Zatorre *et al.*, 1999). Hart et collaborateurs (2004) ont observé une activation du cortex pariétal en réponse aussi bien à des sons en mouvement qu'à des sons variant en fréquence, quand l'attention était orientée vers le mouvement sonore. De plus, Tiitinen et collaborateurs (2006) ont trouvé une activation des cortex pariétal et frontal en réponse à des sons spatialement distribués quand l'attention était focalisée sur ces sons (détection d'un son à une position particulière) et non en condition passive. L'activation du cortex pariétal pourrait donc refléter un état attentionnel plutôt que le traitement des propriétés spatiales des sons.

Enfin, une activation du cortex pariétal a été constatée dans des situations d'écoute passive (Griffiths *et al.*, 1998; Griffiths et Green, 1999; Griffiths *et al.*, 2000; Warren *et al.*, 2002; Pavani *et al.*, 2002). Dans ces études, une capture attentionnelle involontaire par des sons plus surprenants et attrayants, comme les sons en mouvement au sein d'une série de sons stationnaires, pourrait être à l'origine de cette activité pariétale.

La voie dorsale pourrait donc jouer un rôle plus complexe dans le traitement des sons, que celui initialement suggéré. Les aires temporales postérieures réaliseraient des traitements spectro-temporels complexes des attributs acoustiques, notamment l'encodage des sons en mouvement ou des variations spatiales au sein d'une séquence sonore. Le cortex pariétal serait impliqué dans des processus de plus haut niveau, liés à la tâche, comme les processus attentionnels et la préparation à une réponse motrice orientée.

Cette description de l'encodage des attributs auditifs met en évidence un rôle crucial des processus descendants, et notamment de l'attention dans le traitement des informations auditives. Il apparaît donc important d'aborder avec précision le rôle de l'attention sélective, notamment d'essayer de savoir à quels niveaux de traitement elle peut agir. Le chapitre suivant présente les principaux travaux sur les mécanismes cérébraux de l'attention sélective auditive, inspirés de modèles psychologiques et physiologiques de l'attention.



# Chapitre 3

## Attention sélective auditive

L'attention sélective correspond à la capacité mentale de sélectionner les informations pertinentes tout en ignorant des stimuli distracteurs. Dans la modalité auditive, une illustration de cette faculté mentale est l'effet "cocktail party" : la possibilité d'écouter et de suivre la conversation d'une personne quand plusieurs personnes parlent en même temps (Cherry, 1953). Il est aussi possible, quand une seule personne parle, de se concentrer spécifiquement sur le message linguistique des paroles de cette personne ; mais aussi de se focaliser sur les intonations de la voix de cette personne tout en ignorant le message. Ainsi, l'attention peut sélectionner aussi bien de simples attributs physiques (fréquence ou intensité d'un son par exemple), que des sons parmi d'autres, des combinaisons de sons ou des aspects sémantiques subtils de sons.

Si cette capacité a été largement étudiée sur le plan comportemental, les mécanismes cérébraux de l'attention sélective auditive demeurent mal connus et soulèvent encore de nombreuses questions. Durant plusieurs dizaines d'années, différentes hypothèses ont été proposées et opposées pour comprendre ces mécanismes. Au cours des années soixante, la recherche concernant l'attention sélective s'est caractérisée par l'élaboration de modèles théoriques basés sur des mesures comportementales (section 3.1). A partir de l'expérience pionnière de Hillyard et al. en 1973, les mesures électrophysiologiques (EEG et MEG) chez l'Homme, grâce à leur précision temporelle, ont permis d'enrichir les théories psychologiques et de bâtir de nouveaux modèles, physiologiques, de l'attention sélective (section 3.2 page 61). Les mécanismes cérébraux de l'attention sélective auditive (section 3.3 page 63) ont alors été abordés par des techniques électrophysiologiques (EEG, MEG) et de neuroimagerie (IRMf et TEP). Les régions affectées par les mécanismes de sélection attentionnelle d'une part, et les réseaux cérébraux impliqués dans le contrôle de ces mécanismes d'autre part, ont pu être précisés, notamment grâce aux méthodes de localisation de sources en magnétoencéphalographie et à la bonne résolution spatiale des techniques de neuroimagerie.

### 3.1 Modèles psychologiques de l'attention sélective

L'attention sélective a tout d'abord été conceptualisée dans les *modèles structuraux de l'attention*. Ces modèles soutenaient que les mécanismes d'attention seraient limités en capacité et que la sélection se ferait à un niveau bien déterminé de l'analyse. La question

centrale était de savoir à quel moment du traitement la sélection a lieu, c'est-à-dire à partir de quel niveau dans l'analyse sensorielle, les informations auditives pertinentes et perturbatrices sont différemment encodées. Cette question a donné lieu à deux théories opposées : les théories de *sélection précoce* et de *sélection tardive*.

### 3.1.1 Théories de sélection précoce

Pour les *théories de sélection précoce*, l'encodage des informations non attendues pourrait être atténué avant que l'analyse sensorielle soit complète. Dans sa première présentation de la *théorie du filtrage*, Broadbent proposait que les caractéristiques élémentaires des stimuli soient rapidement encodées et analysées en parallèle à un niveau pré-attentionnel, et que seulement une partie de ces caractéristiques ("selected channel", canal sélectionné) soit sélectionnée par le filtre et accède à des traitements de plus hauts niveaux (Broadbent, 1958, 1970).

Les arguments soutenant cette théorie ont été principalement obtenus avec les paradigmes dits de filtrage. Dans la modalité auditive, il s'agissait typiquement de protocoles d'écoute dichotique, les sujets effectuant une tâche concernant les sons arrivant dans une oreille et ignorant les sons arrivant dans l'autre oreille. Les premiers résultats ont suggéré que très peu d'informations provenant de l'oreille ignorée étaient traitées (Broadbent, 1958). Cependant, les études suivantes ont montré qu'une analyse plus poussée des informations non attendues pouvait avoir lieu. Par exemple, les sujets pouvaient se rappeler avoir entendu leur propre prénom dans l'oreille ignorée (Moray, 1959). Ces observations ont conduit Treisman (Treisman, 1960) à modifier la version initiale de la *théorie du filtrage* (Broadbent, 1958) en proposant une *théorie du filtrage par atténuation*, selon laquelle le filtre se contenterait de réduire et non de bloquer le traitement des informations non attendues (sur un "rejected channel", canal rejeté). Ces résultats ont aussi provoqué l'émergence des *théories de sélection tardive*.

### 3.1.2 Théories de sélection tardive

Pour les *théories de sélection tardive*, toutes les informations seraient totalement encodées, même au niveau sémantique, avant qu'une quelconque sélection puisse se mettre en place (Deutsch et Deutsch, 1963; Norman, 1968). Le rôle de l'attention serait alors seulement de contrôler l'accès à la conscience, la mémoire et la réponse. Les arguments soutenant cette théorie ont été principalement obtenus avec les paradigmes dits de sélection. Par exemple, les protocoles de Posner (Posner, 1978) consistaient à présenter un indice qui indiquait ou non où la cible allait apparaître (respectivement, essai valide ou invalide). Dans le cas des essais valides, les temps de réaction étaient plus rapides et les bénéfices de l'attention anticipatrice pouvaient être évalués. Dans le cas des essais invalides, les temps de réaction étaient plus longs et le coût d'une mauvaise attention anticipatrice pouvait être mesuré. Les tâches utilisées dans ces paradigmes étaient généralement plus faciles (le rythme était plus lent) que celles utilisées par les paradigmes de filtrage. Ainsi les résultats, obtenus avec ces paradigmes de sélection, ont souvent conforté les théories de sélection tardive.

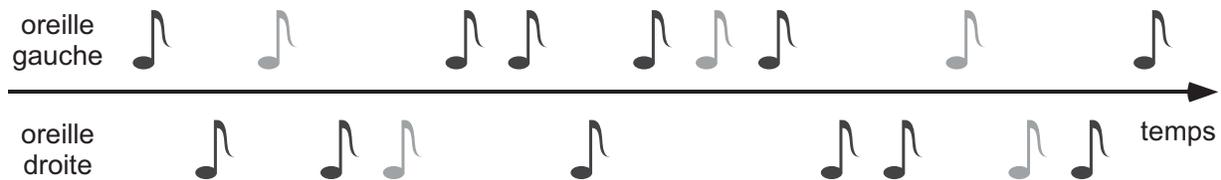


FIG. 3.1 – Protocole dichotique. Des sons standards (en noir) et cibles (en gris) sont présentés aléatoirement dans chaque oreille. Les sujets devaient détecter les cibles arrivant dans une des deux oreilles et ignorer les sons arrivant dans l'autre oreille.

## 3.2 Modèles physiologiques de l'attention sélective

L'utilisation des potentiels évoqués (PE) a apporté des arguments fondamentaux et décisifs pour déterminer si la sélection attentionnelle pouvait intervenir avant que l'analyse sensorielle soit complète. Plusieurs études ont montré que le traitement des sons pouvait être modifié par l'attention dès 60 ms (Hansen et Hillyard, 1984; Hillyard *et al.*, 1973; Picton et Hillyard, 1974; Woldorff *et al.*, 1993; Woods *et al.*, 1991) et même dès 20 ms (Woldorff *et al.*, 1987; Woldorff et Hillyard, 1991) après le début du son. Ainsi, la précision temporelle des PE a permis d'adopter définitivement la *théorie de sélection précoce* de l'attention (voir Näätänen, 1990, 1992, pour des revues). Cependant, il fallait encore éclaircir à partir de quel moment exactement dans le traitement sensoriel et par quels mécanismes physiologiques, la sélection attentionnelle pourrait se manifester.

Ces interrogations ont été principalement étudiées à l'aide de paradigmes dichotiques sélectifs (figure 3.1 ci-dessus). Les sujets devaient détecter de rares stimuli cibles dans une série de sons présentés dans une oreille alors qu'ils ignoraient une séquence simultanée dans l'autre oreille. Il était alors possible de comparer les PE en réponse aux mêmes sons présentés dans la même oreille dans deux conditions différentes : attendu (attention sur cette oreille) et non attendu (attention sur l'autre oreille). Le résultat généralement observé était un déplacement négatif des PE en réponse aux sons attendus en comparaison aux PE pour les mêmes sons quand ils étaient ignorés. Cependant, cette négativité attentionnelle a été différemment interprétée et a donné naissance à deux modèles physiologiques de l'attention sélective auditive.

### 3.2.1 Théories du gain ou filtrage sensoriel

Dans leur expérience pionnière, Hillyard et collaborateurs (1973) ont utilisé un protocole dichotique classique à un rythme rapide (intervalle inter-stimulus de 100 à 800 ms). Ils trouvèrent un effet de l'attention (déplacement négatif des PE aux sons attendus par rapport aux sons non attendus) dans la fenêtre de temps de l'onde N1, entre 60 et 150 ms après le début du stimulus (figure 3.2 page suivante). L'onde N1 auditive est connue pour être générée en partie dans les cortex auditifs (voir la partie 1.3.3 page 22). L'augmentation de l'onde N1 pour les stimuli attendus a alors été interprétée comme une augmentation de l'activité des générateurs de l'onde N1. Cette augmentation refléterait une modulation de l'activité des populations neuronales impliquées dans l'analyse sensorielle obligatoire des stimuli acoustiques dans le cortex auditif. Selon les auteurs, l'attention sélective agirait

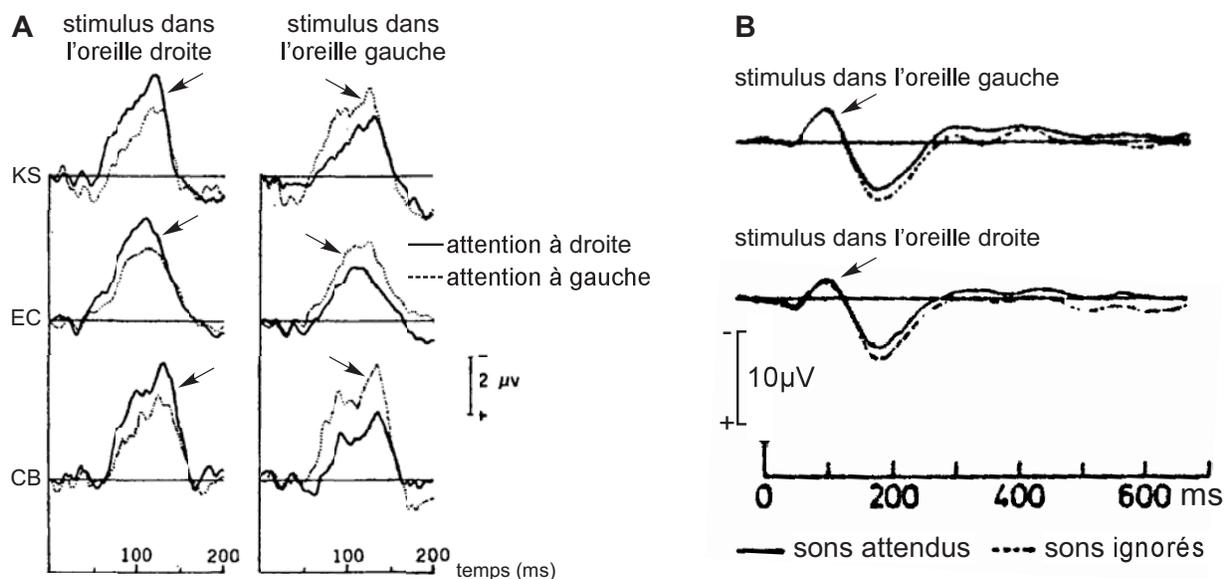


FIG. 3.2 – Effet de l'attention sur les potentiels évoqués auditifs. **A.** Résultats de l'expérience pionnière d'Hillyard et collaborateurs (1973). Potentiels évoqués enregistrés au vertex de trois sujets (KS, EC et CB). Chaque courbe correspond à la réponse moyenne aux sons présentés dans chaque oreille dans les conditions attention à droite (ligne continue) et attention à gauche (ligne en pointillés). **B.** Dissociation de l'effet attentionnel et de l'onde sensorielle N1. Réponses évoquées aux sons attendus (ligne continue) et ignorés (ligne en pointillés), dans chaque oreille (G : gauche et D : droite), sur l'électrode de scalp Cz. Adapté de Näätänen *et al.* (1978). Les flèches pointent l'onde évoquée N1.

comme un *mécanisme de filtrage* ou de *gain sensoriel*, capable d'inhiber ou d'atténuer les informations non attendues par rapport aux informations attendues, à un niveau précoce de l'analyse sensorielle (vers 100 ms). Ainsi, des sons distracteurs physiquement similaires aux sons attendus produiraient des interférences car ils seraient sélectionnés par le filtre pour des traitements de plus haut niveau. Par contre, des sons distracteurs très différents des sons attendus ne seront pas sélectionnés par le filtre attentionnel et leur traitement sera facilement réduit. Ce modèle correspond à une version physiologique des *modèles psychologiques de filtrage* ou de *filtrage par atténuation*.

### 3.2.2 Théories de la trace attentionnelle

Plus tard, Näätänen et collaborateurs (1978) montrèrent que la négativité attentionnelle observée par Hillyard et collaborateurs (1973) pouvait être dissociée dans le temps de l'onde N1 obligatoire, en utilisant un intervalle inter-stimulus plus long et constant (800 ms). Pour cela, ils mesurèrent la négativité attentionnelle, "Nd", obtenue en soustrayant les PE aux sons ignorés, des PE aux mêmes sons attendus. Ils montrèrent que cette onde Nd débutait vers 150 ms après le stimulus et persistait pendant au moins 500 ms (figure 3.2 ci-dessus). Näätänen et collaborateurs proposèrent que l'onde Nd ou PN (pour "processing negativity", négativité de traitement) serait une composante d'origine endogène, indépendante de l'analyse sensorielle obligatoire, qui représenterait l'activité des

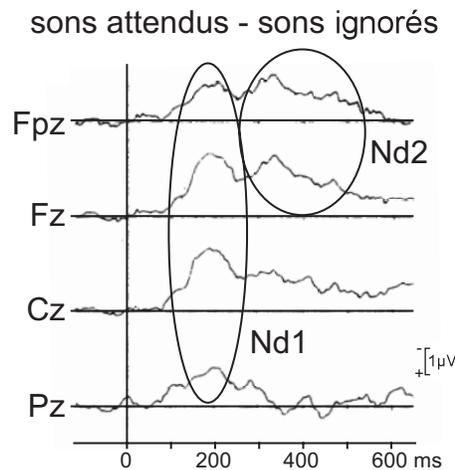


FIG. 3.3 – Dissociation de deux composantes de l'onde Nd. Différence entre la réponse évoquée par les sons attendus et celle évoquée par les sons ignorés, aux électrodes de scalp le long de la ligne médiane Fpz, Fz, Cz et Pz. La composante précoce (Nd1) est plutôt centrale et la composante tardive (Nd2) frontale. Adapté de Hansen et Hillyard (1980).

systèmes neuronaux spécifiques de l'attention. Ils suggèrent que l'augmentation de l'onde N1 observée par le groupe d'Hillyard serait due à une superposition de l'onde PN endogène et de l'onde N1 exogène, plutôt qu'à un renforcement de l'activité du générateur de l'onde N1. L'intervalle inter-stimulus utilisé dans l'expérience d'Hillyard pourrait, selon Näätänen, avoir raccourci la latence de l'onde PN puisque les sujets devaient traiter les stimuli plus rapidement.

L'onde attentionnelle Nd a ensuite été décomposée en deux composantes (figure 3.3 ci-dessus) : une "PN précoce", vraisemblablement générée dans le cortex auditif associatif, et une "PN tardive" d'amplitude et de durée plus grandes, d'origine frontale (Hansen et Hillyard, 1980; Näätänen *et al.*, 1981). Ces observations conduisirent Näätänen à développer le *modèle de la trace attentionnelle* de l'attention sélective (Näätänen, 1982, 1990). D'après ce modèle, la sélection initiale s'effectue par un processus de comparaison des entrées sensorielles et de la trace attentionnelle dans le cortex auditif. Cette trace est définie comme une représentation des attributs acoustiques qui séparent les stimuli pertinents des stimuli non pertinents. Plus la correspondance serait bonne, plus le processus de comparaison persisterait. Cette trace serait maintenue volontairement grâce à un système de contrôle conscient. La composante précoce de l'onde PN refléterait ce mécanisme de comparaison en temps réel. La composante tardive correspondrait à un mécanisme frontal de contrôle et de maintien de la trace attentionnelle.

### 3.3 Mécanismes cérébraux de l'attention sélective : la dualité de la sélection

Les deux *théories physiologiques du filtrage sensoriel ou de la trace attentionnelle* sont fondamentalement différentes. Elles diffèrent non seulement par leur nature, mais aussi par

leurs prédictions et implications en ce qui concerne le traitement des informations auditives pertinentes ou non. Le *filtrage sensoriel* pourrait avoir lieu à de nombreux niveaux du traitement et pourrait directement modifier la transmission, l'analyse et la représentation des informations sensorielles pertinentes et ignorées (Hansen, 1990). Le point en suspens est la nature de l'onde Nd (ou PN). D'après cette *hypothèse de filtrage*, l'onde Nd pourrait inclure des modulations des composantes exogènes mais aussi exprimer l'implication d'un système de traitement endogène. Dans le modèle de Näätänen, tous les effets de l'attention sélective seraient d'origine endogène et explicables par la *théorie de la trace attentionnelle*. Le processus de comparaison serait le mécanisme de sélection précoce.

Pour mieux comprendre les mécanismes cérébraux de l'attention sélective auditive et trancher entre ces deux modèles, de nombreuses études ont été menées à l'aide de techniques électrophysiologiques (EEG, MEG et ECoG) et de neuroimagerie (IRMf et TEP), à différents niveaux du système auditif (cortical et sous-cortical). La grande majorité de ces travaux s'est focalisée sur l'encodage des informations attendues (partie 3.3.1 ci-dessous). Cependant l'étude de l'encodage des informations non attendues (distracteurs) a révélé d'autres mécanismes importants de l'attention sélective (partie 3.3.2 page 67). Ces mécanismes agissent sur l'encodage des sons attendus et non attendus, et même par anticipation avant le début des sons (partie 3.3.5 page 72), dans différentes structures au sein du système auditif (partie 3.3.3 page 70) et semblent être contrôlés par un réseau de régions corticales frontales et pariétales (partie 3.3.4 page 71).

### 3.3.1 Encodage des informations attendues

La plupart des chercheurs s'intéressant à cette question a pu se mettre d'accord sur trois résultats (voir Giard *et al.*, 2000, pour une revue) :

- au moins une partie de l'onde attentionnelle Nd est d'origine endogène (par exemple Hansen et Hillyard, 1980; Näätänen, 1992, 1990; Alcaini *et al.*, 1995);
- l'onde Nd comprend une composante précoce spécifique de la modalité, probablement générée dans le cortex auditif, et une composante tardive frontale (Hansen et Hillyard, 1980; Näätänen *et al.*, 1981; Näätänen, 1982; Hansen et Hillyard, 1984; Alho *et al.*, 1987b; Woods *et al.*, 1991; Woldorff et Hillyard, 1991; Alho *et al.*, 1994; Alcaini *et al.*, 1995) (figure 3.3 page précédente);
- le début de cette onde Nd dépend fortement du rythme de la stimulation, plus ce rythme est rapide plus l'onde Nd est précoce (par exemple Hansen et Hillyard, 1984).

Ces résultats ont été fortement défendus par Näätänen comme corroborant la *théorie de la trace attentionnelle* (Näätänen, 1990, 1992).

Cependant un certain nombre de travaux a remis en cause cette hypothèse, en montrant que la morphologie et/ou la topographie de l'onde Nd précoce étaient plus complexes que ce que l'on pouvait attendre d'une composante évoquée simple qui changerait uniquement en amplitude et en latence. Dans certaines expériences d'écoute dichotique utilisant des intervalles inter-stimulus plus courts et des cibles plus difficiles à détecter (forte charge attentionnelle), des effets de l'attention ont pu être observés sur plusieurs réponses évoquées de latence moyenne ainsi que sur des ondes plus tardives (Woldorff *et al.*, 1987; Woldorff et Hillyard, 1991). Par exemple, Woldorff et Hillyard (1991) ont montré que l'amplitude des ondes Pa (20-50 ms), N1 (60-150 ms), P2 (150-250 ms) et N2 (250-400 ms) était plus

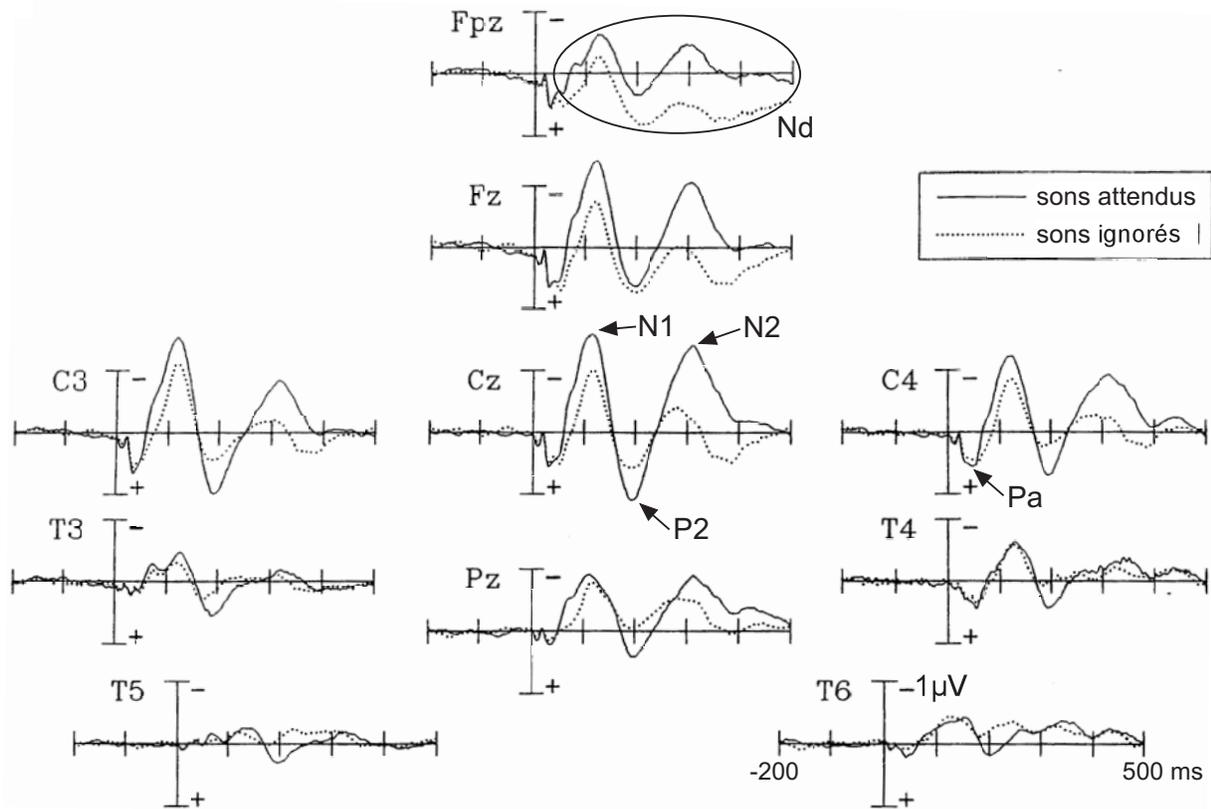


FIG. 3.4 – Augmentation des ondes évoquées par l'attention. Réponses évoquées par les sons attendus et ignorés, sur différentes électrodes de scalp. Les ondes Pa, N1, P2 et N2 sont plus importantes pour les sons attendus sur les électrodes centrales (Cz, C3 et C4). La composante Nd est visible sur les électrodes frontales (Fpz et Fz). Adapté de Woldorff et Hillyard (1991).

importante pour les mêmes sons quand ils sont attendus que quand ils sont ignorés (figure 3.4 ci-dessus). Dans cette même expérience, ils ont aussi trouvé l'onde Nd frontale classiquement observée avec des rythmes de stimulation plus lents. L'observation d'une modulation attentionnelle des composantes évoquées obligatoires dans les 100 premières ms après le début du stimulus renforce l'hypothèse d'un gain sensoriel au sein du cortex auditif et soutient le *modèle du filtrage attentionnel* au niveau cortical. Ces résultats ont été confirmés par des enregistrements en MEG (Woldorff *et al.*, 1993) montrant une augmentation par l'attention des réponses évoquées à 50 et 100 ms. De plus, la topographie de l'effet attentionnel (différence entre la réponse aux sons attendus et la réponse aux sons non attendus) était similaire à celle de la réponse aux sons attendus ou non attendus (Woldorff *et al.*, 1993).

L'étude topographique des réponses évoquées permettait ainsi d'apporter de nouveaux arguments pour trancher entre les deux théories. En effet, selon la *théorie du filtrage attentionnel*, la topographie de l'effet attentionnel devrait être similaire à la topographie des PE sensoriels exogènes. Par contre, selon la *théorie de la trace attentionnelle*, l'onde attentionnelle, considérée comme une composante endogène, pourrait avoir une topographie différente des réponses évoquées sensorielles. En parallèle, des études en EEG

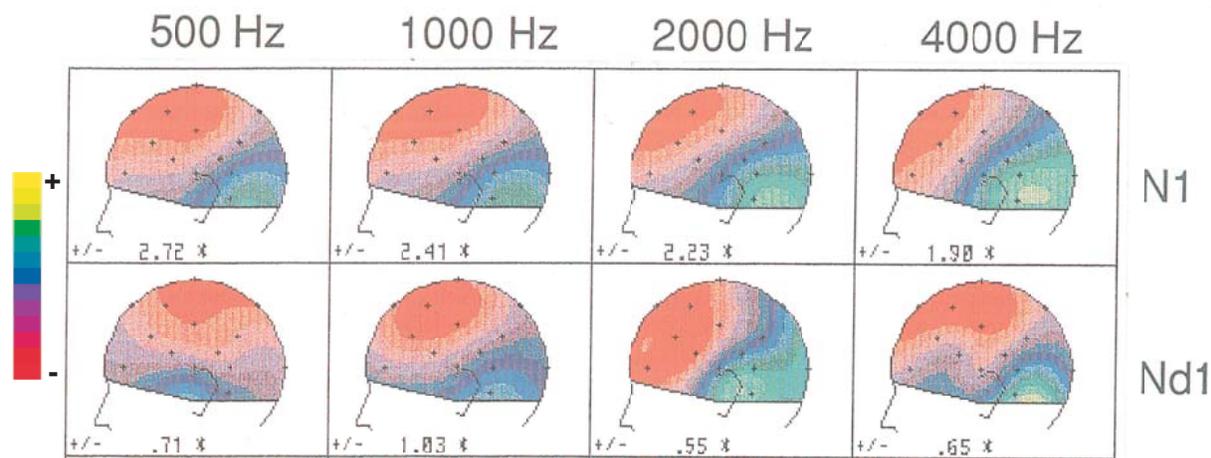


FIG. 3.5 – Modulation de l'onde N1 exogène par l'attention. Topographies de l'onde N1 (entre 80 et 100 ms) en réponse aux sons ignorés à différentes fréquences (500, 1000, 2000 et 4000 Hz). Topographies de l'onde Nd1 (entre 80 et 100 ms) qui correspond à la différence entre la réponse aux sons attendus et celle aux mêmes sons ignorés, aux mêmes fréquences (500, 1000, 2000 et 4000 Hz). Adapté de Alcaïni *et al.* (1995).

ont révélé que la topographie de l'onde N1 variait en fonction de la fréquence des sons (Bertrand *et al.*, 1991; Woods *et al.*, 1993). Cette propriété a été utilisée dans une expérience d'écoute dichotique utilisant des intervalles inter-stimulus plutôt longs (800 ms) qui montra que l'attention pouvait se manifester à travers trois composantes successives de différente nature (Alcaïni *et al.*, 1995). La première, une composante "Nd1" émergeait autour de 70-80 ms. Sa topographie variait en fonction de la fréquence des sons de manière identique à la topographie de l'onde exogène N1 (figure 3.5 ci-dessus). Les auteurs interprétèrent cette onde Nd1 comme une véritable modulation de l'activité neuronale dans des régions tonotopiques du cortex auditif temporal supérieur. La seconde, une composante attentionnelle endogène "Nd2" (entre 110 et 275 ms) était d'origine différente de l'onde N1 dans le cortex auditif et était plus forte dans l'hémisphère gauche quelle que soit l'orientation de l'attention. La troisième, une onde attentionnelle plus tardive "Nd3", avait une distribution frontale et semblait être générée dans des structures profondes du cortex frontal. Ainsi, l'étude topographique des réponses évoquées a permis d'apporter de nouveaux arguments étayant la *théorie du filtrage attentionnel* en montrant qu'au moins une composante de l'onde Nd présentait les mêmes propriétés temporelles, topographiques et fonctionnelles que l'onde sensorielle obligatoire N1. Ces travaux ont aussi montré qu'une forte charge attentionnelle n'était pas une condition nécessaire pour obtenir une modulation attentionnelle des composantes exogènes sensorielles.

Ainsi, certaines réponses évoquées exogènes, dont l'onde N1, pourraient être modulées par l'attention. Il est possible que dans des conditions d'attention, les générateurs de l'onde N1 aient un seuil d'activation plus bas (ils sont plus sensibles) et peuvent donc générer une activité plus importante. Cette interprétation confirme et complète deux autres résultats sur la perception auditive. Premièrement, l'amplitude de l'onde N1 auditive est corrélée au seuil de détection des événements acoustiques (Näätänen et Picton, 1987; Parasura-

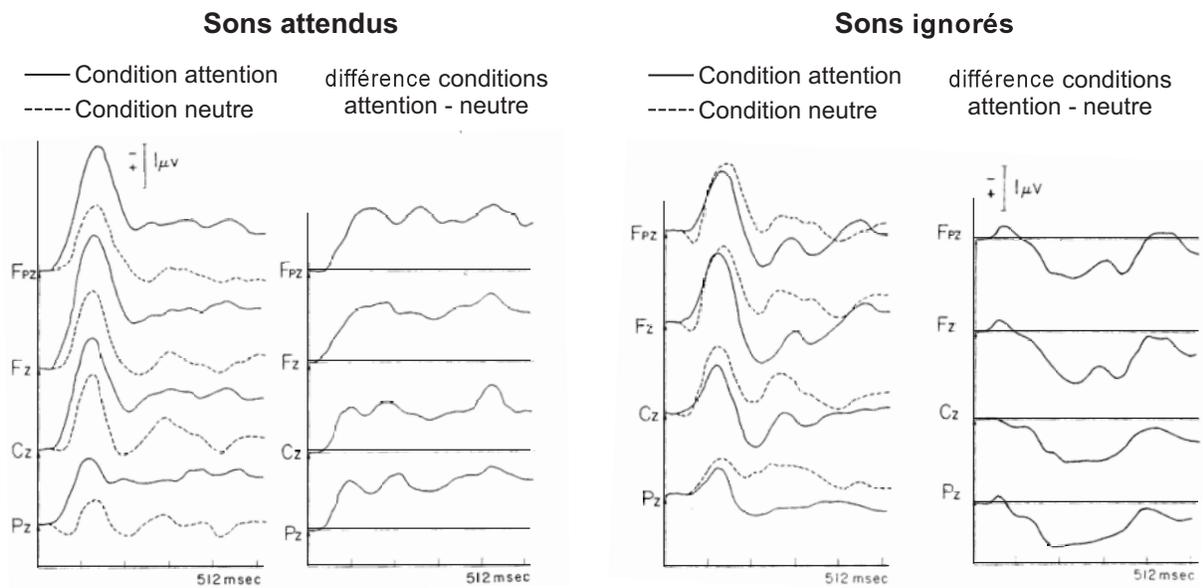


FIG. 3.6 – Traitements des sons attendus et ignorés. Réponses évoquées aux sons attendus et ignorés aux électrodes de scalp le long de la ligne médiane Fpz, Fz, Cz et Pz, dans les conditions attention (ligne continue) et "neutre" (ligne en pointillés) et leur différence. Une onde négative en réponse aux sons attendus est suivie d'une onde positive en réponse aux sons ignorés. Adapté de Donald (1987).

man *et al.*, 1982). Deuxièmement, l'attention sélective auditive dirigée vers une gamme de fréquences peut diminuer le seuil de détection des sons dans cette même gamme de fréquences (Scharf *et al.*, 1987). Ainsi, l'augmentation de l'onde N1 (ainsi que d'autres composantes exogènes de latence moyenne) pourrait refléter ce changement dans la sensibilité du système auditif sous le contrôle de mécanismes cérébraux de plus haut niveau, sans doute reflétés par la composante frontale tardive de l'onde Nd (Giard, 1990).

### 3.3.2 Encodage des informations non attendues

En fait, l'attention sélective met en jeu deux processus : d'une part, la focalisation sur les informations pertinentes, et d'autre part, le rejet des informations perturbatrices. La majorité des études présentées précédemment ne permet pas de distinguer ces deux processus. Les effets attentionnels observés pourraient aussi bien correspondre à un déplacement négatif des PE en réponse aux sons attendus (par rapport à une condition "neutre") qu'à un déplacement positif des PE en réponse aux mêmes sons non attendus. Ces données ne permettent donc ni de dire si les informations non attendues sont activement rejetées ou simplement ignorées, ni à quel niveau de traitement un tel mécanisme pourrait avoir lieu.

Une étude a abordé ces questions en définissant la condition "neutre" au sein de la modalité auditive comme une situation dans laquelle les PE en réponse aux sons attendus et non attendus ne différaient pas. (Donald, 1987). Donald utilisa un protocole d'écoute dichotique avec pour tâche la détection de déviants en durée dans une oreille donnée. Il obtint des PE identiques pour les sons attendus et non attendus lorsque la discrimination

était difficile, cela correspondit à sa condition "neutre". Lorsque la discrimination était plus facile (condition attention), il observa le classique déplacement négatif (PN) des PE en réponse aux sons attendus par rapport aux sons ignorés. Il put alors comparer le traitement des sons attendus ou non dans la condition attention par rapport à la condition "neutre" (figure 3.6 page précédente). Pour les sons attendus, il trouva une onde soutenue négative débutant dès 25 ms. Pour les sons non attendus, il observa une onde transitoire positive débutant à 125 ms et maximale à 200 ms. Il montra ainsi que la PN classiquement observée était en fait composée d'une onde négative en réponse aux sons attendus et d'une onde positive en réponse aux sons ignorés.

D'autres études ont abordé cette question en considérant, comme condition "neutre", une situation où le sujet effectuait une tâche dans une autre modalité (lecture, détection visuelle, calcul mental...). En électrophysiologie, une onde négative (vers 100 ms) en réponse aux sons attendus était suivie d'une onde positive (vers 200 ms) en réponse aux sons ignorés (Alho *et al.*, 1987a, 1994; Michie *et al.*, 1990, 1993). En neuroimagerie (Ghatan *et al.*, 1998; Kawashima *et al.*, 1999), une diminution de l'activité des cortex auditifs était observée lorsque l'attention était détournée de la modalité auditive.

Quelques années plus tard, Alain et collaborateurs (1993; 1994) ont étudié l'encodage des sons non attendus au sein de plusieurs séquences sonores entrelacées. Par exemple, Alain et Woods (1994) ont utilisé des sons purs alternant entre trois fréquences porteuses A, B et C (A étant la plus aiguë et C la plus grave). Les sujets devaient réaliser deux tâches (détection de déviants en durée à la fréquence A ou C) dans trois conditions différentes où la fréquence B restait constante (figure 3.7 page ci-contre) :

- équidistance : les fréquences A et B, et B et C sont séparées de 8 demi-tons ;
- groupement facile : la fréquence extrême non attendue est rapprochée de la fréquence B (1 seul demi-ton d'écart), l'autre est séparée de la B par 8 demi-tons ;
- groupement difficile : la fréquence extrême attendue est rapprochée de la fréquence B (1 seul demi-ton d'écart), l'autre est séparée de la B par 8 demi-tons.

Ils ont trouvé, dans toutes les conditions, que la réponse N1 était d'autant plus forte que la fréquence du son était proche de la fréquence attendue (figure 3.7 page suivante). Ainsi, dans la condition d'équidistance, la réponse N1 aux sons attendus était plus forte que celle aux sons de fréquence intermédiaire B, elle-même plus forte que celles aux sons de fréquence la plus éloignée. Dans la condition de groupement facile, la réponse N1 aux sons attendus était plus forte que celles à tous les autres sons qui étaient égales. Dans la condition de groupement difficile, la réponse N1 aux sons attendus était égale à celle aux sons B et supérieure à celle aux sons les plus éloignés. Ils observèrent l'effet inverse pour la réponse évoquée suivante, P2. Ces résultats montraient que la différence entre les réponses aux sons attendus et non attendus se composait d'une plus forte négativité pour les sons attendus vers 100-150 ms suivie d'une plus forte positivité pour les sons non attendus vers 250 ms, confirmant ainsi les résultats de Donald (1987). De plus, ils confortèrent l'hypothèse d'un filtrage des informations non attendues puisque le traitement des sons distracteurs différait de celui des sons attendus uniquement quand la séparation en fréquence entre les sons attendus et ignorés était importante.

Enfin, l'étude de patients cérébro-lésés a montré qu'une lésion cérébrale spécifique dans le cortex préfrontal dorsolatéral entraînait une augmentation des potentiels évoqués de

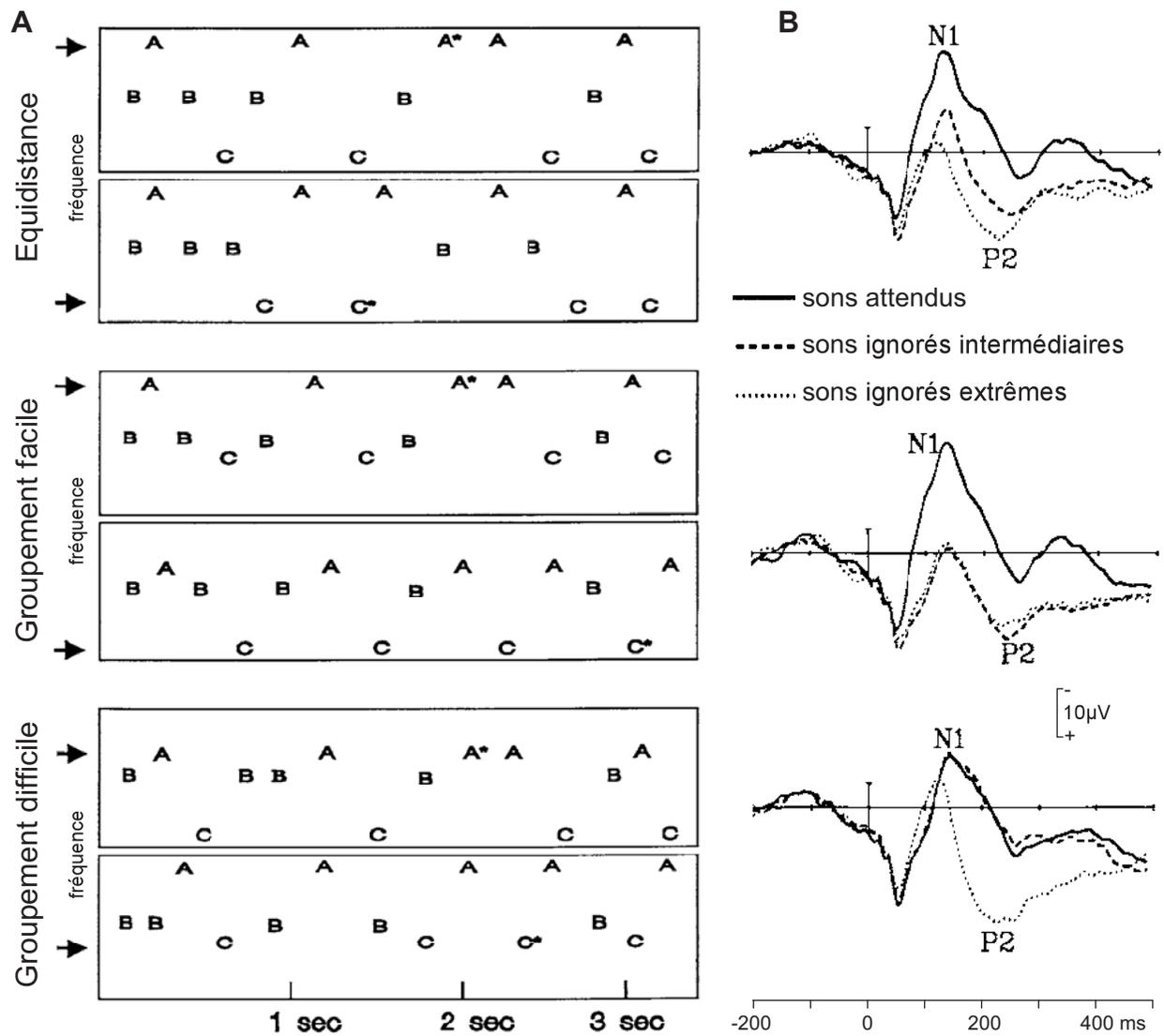


FIG. 3.7 – Traitement des sons ignorés en fonction de leur similarité avec les sons attendus. **A.** Schéma des séquences sonores utilisées : des sons purs alternaient entre trois fréquences porteuses A, B et C. Soit les trois fréquences étaient séparées entre elles de 8 demi-tons (équidistance), soit la fréquence non attendue extrême était rapprochée de la fréquence non attendue intermédiaire (groupement facile), soit la fréquence attendue était rapprochée de la fréquence non attendue intermédiaire (groupement difficile). La fréquence B était toujours la même. Les sujets devaient détecter des déviants en durée (indiqués par une étoile) à la fréquence A ou C (direction de l'attention indiquée par une flèche). **B.** Réponses évoquées par les sons attendus, ignorés intermédiaires et ignorés extrêmes à l'électrode Fz. La réponse N1 était d'autant plus forte que la fréquence du son était proche de la fréquence attendue et inversement pour la réponse P2. Adapté de Alain et Woods (1994).

moyenne latence en réponse à des sons distracteurs (Knight *et al.*, 1989). Ces résultats, confirmés par d'autres travaux (Chao et Knight, 1998; Knight *et al.*, 1999), suggéraient l'existence d'un mécanisme d'inhibition du traitement des informations non pertinentes dans le cortex auditif primaire, ce mécanisme étant contrôlé par le cortex préfrontal (voir la partie 3.3.4 page ci-contre pour plus de précisions).

Ces travaux suggèrent donc fortement qu'il existe un mécanisme de rejet actif (ou de *filtrage*) des informations acoustiques non pertinentes. De plus, les mécanismes de facilitation et d'inhibition attentionnelles semblent être deux processus distincts avec des propriétés temporelles différentes (l'inhibition étant plus tardive que la facilitation).

### 3.3.3 Les structures cérébrales affectées par l'attention sélective auditive

L'attention pourrait donc affecter différentes réponses auditives exogènes (partie 3.3.1 page 64). La localisation précise des effets de l'attention représente un élément important pour étayer l'une ou l'autre des deux théories. En effet, contrairement aux prédictions de la *théorie de la trace attentionnelle*, un mécanisme de *filtre attentionnel* pourrait théoriquement affecter le traitement auditif à tous les niveaux de l'analyse, y compris au niveau périphérique du système auditif. Si de nombreuses études ont identifié des effets de l'attention à différents niveaux du cortex, un petit nombre d'études a aussi mis en évidence des effets de l'attention au niveau périphérique.

#### Effet de l'attention au niveau central

Pour localiser, dans le cortex, les effets de l'attention sélective auditive sur le traitement des sons, différentes techniques ont été utilisées comme la localisation de dipôles en magnétoencéphalographie (MEG) et la neuroimagerie (TEP et IRMf). Au sein de la modalité auditive, un renforcement de l'activité cérébrale par l'attention sélective a pu être observé non seulement dans les aires auditives secondaires en IRMf (Jancke *et al.*, 1999; Lipschutz *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2007), TEP (Pugh *et al.*, 1996), MEG (Woldorff *et al.*, 1993; Ahveninen *et al.*, 2006) et ECoG (Neelon *et al.*, 2006), mais aussi dans le cortex auditif primaire en TEP (Alho *et al.*, 1999), IRMf (Jancke *et al.*, 1999) et MEG (Fujiwara *et al.*, 1998). En contrastant des conditions d'attention sélective dans les modalités auditive et visuelle, une augmentation de l'activité par l'attention sélective auditive a été trouvée uniquement dans les aires auditives secondaires en TEP (O'Leary *et al.*, 1997) et en IRMf (Woodruff *et al.*, 1996; Petkov *et al.*, 2004; Shomstein et Yantis, 2004).

#### Effet de l'attention au niveau sous-cortical et périphérique

De nombreuses études ont tenté de montrer, en vain, un effet de l'attention sur les PE auditifs du tronc cérébral, générés durant les dix premières ms de l'analyse sensorielle (voir Meric et Collet, 1994, pour une revue). Cependant, Lukas montra, en 1980, que les ondes I et V du tronc cérébral, en réponse à un son, étaient diminuées en amplitude et retardées en latence quand l'attention était dirigée vers des stimuli visuels (Lukas, 1980, 1981). De plus, avec un protocole dichotique classique, (Giard *et al.*, 1994a), montrèrent que les oto-émissions acoustiques de la cochlée (voir 15) étaient plus fortes pour les sons

attendus que pour les sons non-attendus. Ainsi, l'attention sélective auditive pourrait agir comme un filtre au niveau des récepteurs de la cochlée avant tout processus de transmission aux niveaux supérieurs. Ces résultats au niveau périphérique ont depuis été confortés par d'autres études montrant des effets de l'attention sélective sur les réponses provenant aussi bien du tronc cérébral (Galbraith et Arroyo, 1993; Hoormann *et al.*, 1994; Galbraith et Doan, 1995) que de la cochlée (Maison *et al.*, 2001).

### 3.3.4 Un réseau cérébral contrôlant l'attention sélective

La mise en évidence de modulations attentionnelles à différents niveaux de l'analyse sensorielle n'exclut pas la participation d'autres régions cérébrales constituant un système de traitement endogène. Celui-ci permettrait de contrôler les modulations observées au sein des cortex sensoriels (cortex auditif) et pourrait correspondre à la composante endogène de l'onde Nd systématiquement observée en PE. Les études en neuroimagerie se sont tout particulièrement intéressées à identifier un réseau cérébral impliqué dans le contrôle attentionnel, principalement dans la modalité visuelle. Un même réseau fronto-pariétal a été mis en évidence quelle que soit la nature de la tâche visuelle (voir Corbetta et Shulman, 2002; Kastner et Ungerleider, 2000, pour des revues). Plusieurs travaux ont retrouvé ce même réseau au cours de tâches auditives (par exemple Kawashima *et al.*, 1999; Lipschutz *et al.*, 2002; Zatorre *et al.*, 1999). Ainsi, le contrôle de la sélection ou de l'orientation attentionnelle pourrait reposer sur un réseau commun de régions cérébrales multimodales, pariétales et frontales, qui affecterait l'analyse sensorielle par des connexions neuronales descendantes (Kok *et al.*, 2006).

L'implication du cortex frontal dans le contrôle de l'attention sélective concorde avec l'observation, en PE, d'une composante frontale plutôt soutenue de l'onde Nd. Au sein du cortex frontal, deux principales régions seraient impliquées dans le contrôle de l'attention sélective auditive : le cortex préfrontal dorsolatéral (Bushara *et al.*, 1999; Zatorre *et al.*, 1999; Lewis *et al.*, 2000; Voisin *et al.*, 2006) et le cortex frontal inférieur (Pugh *et al.*, 1996; Belin *et al.*, 1998; Hall *et al.*, 2000; Lewis *et al.*, 2000; Alain *et al.*, 2001a; Lipschutz *et al.*, 2002; Binder *et al.*, 2004; Voisin *et al.*, 2006). Des études chez des patients cérébro-lésés ont pu montrer que le cortex préfrontal dorsolatéral serait impliqué à la fois dans la sélection des informations pertinentes par des projections excitatrices vers les aires auditives secondaires, et dans le rejet des distracteurs par des projections inhibitrices vers le cortex auditif primaire (Knight *et al.*, 1981; Woods et Knight, 1986; Knight *et al.*, 1989; Chao et Knight, 1995, 1998; Knight *et al.*, 1999).

Le cortex pariétal a d'abord été considéré comme spécifiquement impliqué dans le contrôle de l'attention spatiale dans la modalité visuelle (voir Kastner et Ungerleider, 2000, pour une revue), puis dans la modalité auditive (Pugh *et al.*, 1996; Bushara *et al.*, 1999; Lewis *et al.*, 2000; Lipschutz *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2007), mais son activation a aussi été observée au cours de tâches auditives non spatiales (Belin *et al.*, 1998; Zatorre *et al.*, 1999; Alain *et al.*, 2001a; Shomstein et Yantis, 2004, 2006; Degerman *et al.*, 2006). Il pourrait être impliqué dans le contrôle des changements d'orientation attentionnelle (Shomstein et Yantis, 2004, 2006). Cette interprétation pourrait expliquer pourquoi une activation pariétale est rarement observée dans les études de l'attention sélective auditive en PE.

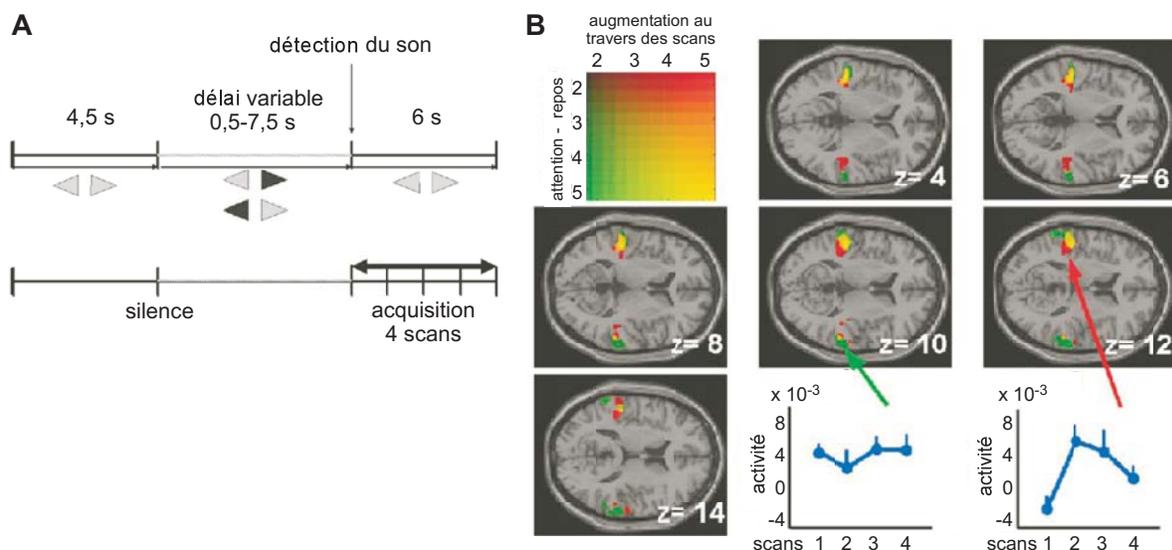


FIG. 3.8 – Activation du cortex auditif pendant l'attente silencieuse d'un son. **A**. Le sujet devait détecter un son dont la localisation était annoncée par un indice visuel. L'acquisition constituée de quatre enregistrements (scans) successifs était déclenchée par la réponse motrice du sujet. **B**. Les activités n'augmentant pas à travers les scans (en vert) correspondent à des activations avant même l'apparition du son. Au contraire, les activités augmentant au fur et à mesure des scans (en rouge et jaune) correspondent au traitement du son. Adapté de Voisin *et al.* (2006).

### 3.3.5 Mécanismes d'anticipation attentionnelle

Dans la modalité visuelle, l'utilisation de variantes du protocole de Posner a permis d'étudier l'attention en tant qu'état à travers l'anticipation attentionnelle. Dans ces protocoles, un indice annonce où un stimulus cible va apparaître après un certain délai. Il est alors possible d'étudier l'influence de l'attention à la fois sur le traitement de la cible et sur l'activité de base avant même que la cible ne soit présente. Quelques études, en électrophysiologie chez le singe (Luck *et al.*, 1997) et en IRMf chez l'Homme (Kastner *et al.*, 1999; Hopfinger *et al.*, 2001; Woldorff *et al.*, 2004), ont exploré l'activité dans le cortex visuel avant l'apparition de la cible. Il a ainsi été montré que l'attention sélective peut se manifester non seulement en modulant les réponses évoquées par le stimulus cible, mais aussi en augmentant l'activité de base avant même l'arrivée du stimulus. Cette augmentation de l'activité de base, dans les régions spécifiquement impliquées dans le traitement des stimuli attendus, pourrait refléter l'état attentionnel (attente ou anticipation) dans lequel se trouve le sujet avant l'apparition du stimulus.

Nous avons répliqué ces résultats dans la modalité auditive avec le même type de protocole, dans une expérience en IRMf (Voisin *et al.*, 2006). Les sujets devaient détecter un son qui augmentait de manière exponentielle en intensité. L'arrivée de ce son dans l'une ou l'autre oreille était annoncée par un indice visuel. En fait, à l'insu des sujets, le son commençait avec un délai variable après l'indice. Ainsi, une période de silence de durée variable se situait entre l'indice et le début effectif du son. Les contraintes de l'IRMf dans la modalité auditive (bruit de la machine) nous ont conduit à utiliser la méthode du "sparse sampling" pour obtenir une véritable situation de silence (l'enregistrement des signaux

était déclenché par la réponse du sujet). Cela rendait la dissociation des régions activées avant et après la cible plus difficile. Les régions dont l'activité n'augmentait pas au fur et à mesure des scans ont été considérées comme activées avant même l'apparition du son. Au contraire, les régions dont l'activité augmentait au travers des scans ont été considérées comme reflétant la réponse à l'apparition du son. Nous avons ainsi montré que le gyrus de Heschl's (comprenant le cortex auditif primaire) était plutôt impliqué dans le traitement du son, et que les régions adjacentes (cortex auditif associatif) pouvaient être activées au cours de l'attente silencieuse, avant l'apparition du son (figure 3.8 page ci-contre).

La pré-activation des régions cérébrales spécifiquement impliquées dans l'encodage des stimuli à venir pourrait permettre un filtrage plus efficace des informations attendues et une amplification des réponses sensorielles à ces mêmes informations. Ces mécanismes d'anticipation attentionnelle n'avaient pas été imaginés dans les modèles physiologiques de l'attention sélective auditive, mais supportent l'existence d'un *filtrage attentionnel*.

### 3.3.6 Quel modèle pour l'attention sélective auditive ?

Les différents résultats présentés ci-dessus montrent que l'attention sélective auditive :

- peut moduler le traitement auditif à différents niveaux de l'analyse sensorielle, notamment au niveau du cortex auditif, du tronc cérébral et très probablement de la cochlée (partie 3.3.3 page 70) ;
- facilite le traitement des sons attendus et inhibe l'encodage des sons non attendus ;
- peut se manifester par une pré-activation des régions sensorielles impliquées dans le traitement du son à venir ;
- et, est contrôlée par un réseau fronto-pariétal constituant un système de traitement endogène.

De plus, ils montrent qu'une forte charge attentionnelle provoque des effets plus précoces de l'attention (Näätänen *et al.*, 1978; Woldorff et Hillyard, 1991; Woldorff *et al.*, 1993; Giard *et al.*, 1994a) ; et que l'attention dirigée vers une gamme particulière de fréquences induit des changements spécifiques dans le traitement perceptif aux niveaux comportemental (Scharf *et al.*, 1987; Mondor et Bregman, 1994; Botte, 1995; Hill *et al.*, 1997), cortical (Alcaini *et al.*, 1995), et périphérique (Giard *et al.*, 1994a).

La plupart de ces résultats va dans le sens de l'hypothèse d'un mécanisme de filtrage flexible et adaptatif pour l'attention sélective auditive. Ce mécanisme de filtrage pourrait être réglé en fonction de la charge attentionnelle pendant la tâche : plus la demande attentionnelle est forte plus le filtre sera étroit, efficace et précoce. Des effets périphériques de l'attention auront lieu uniquement si le système est contraint de le faire. Dans une tâche de faible demande énergétique, les effets de l'attention se manifesteront plus tard, laissant plus de ressources pour traiter les stimuli non attendus. En d'autres termes, la sélection pourrait avoir lieu à différents niveaux et s'adapterait pour obtenir un résultat plus efficace avec le plus faible coût énergétique possible. L'existence d'un véritable mécanisme de filtrage ou de gain dans le cortex n'est pas surprenante, puisque dans les systèmes visuel et somatosensoriel, de nombreux travaux montrent que l'attention sélective peut moduler des composantes exogènes à un stade précoce de l'analyse sensorielle (Hillyard et Mangun, 1986; Desmedt et Tomberg, 1989; Luck *et al.*, 1990).

Cependant, l'observation systématique d'une onde frontale tardive en potentiels évoqués et l'activation d'un réseau fronto-pariétal en neuroimagerie, au cours de tâches de sélection attentionnelle, signifient qu'il existe d'autres opérations physiologiques que le *filtrage attentionnel* au cours de la sélection. En fait, chaque théorie de sélection nécessiterait une forme de modèle pour représenter les attributs acoustiques qui séparent les sons attendus des sons non attendus, ainsi qu'un processus de comparaison avec le modèle. Ainsi, le réseau fronto-pariétal pourrait correspondre au maintien d'une *trace attentionnelle*.

À partir de ces résultats, il apparaît difficile de décider quel modèle correspond au fonctionnement de l'attention sélective auditive. Le rôle de l'attention sélective, longtemps sous-estimé pour comprendre les mécanismes d'analyse de la scène auditive, est cependant primordial dans l'organisation perceptive (voir le chapitre suivant, notamment la section 4.3 page 80). Des modèles prenant en compte ces deux aspects fondamentaux de la perception auditive permettront peut-être d'avoir une vision plus large du rôle de l'attention dans les processus perceptifs.

# Chapitre 4

## Analyse de la scène auditive

Dans un environnement sonore complexe, un mélange des ondes acoustiques émises par diverses sources sonores parvient à nos oreilles. Pourtant, nous ne percevons que rarement un brouhaha confus et inintelligible. Nous sommes en fait capables de distinguer chacune des sources sonores en présence et de suivre leurs émissions indépendamment. Cette capacité repose sur l'analyse ou organisation perceptive de la scène auditive. Cette analyse est indispensable à l'extraction des attributs auditifs et à la reconnaissance des sources sonores qui nous entourent. Les aspects psychologiques de l'analyse de la scène auditive ont été étudiés pendant de nombreuses années (section 4.2 page suivante), soulignant l'étroit lien entre celle-ci et les processus d'attention sélective (section 4.3 page 80). Plus récemment, quelques études neurophysiologiques ont tenté de décrypter les mécanismes cérébraux impliqués dans l'analyse de la scène auditive (section 4.4 page 86).

### 4.1 Définitions

L'analyse de la scène auditive est le processus qui permet de décomposer le mélange acoustique parvenant à nos oreilles en différents éléments et d'associer ces éléments acoustiques en plusieurs flux sonores cohérents.

Cette définition de l'analyse de la scène auditive fait appel à plusieurs termes bien précis qu'il convient de définir :

- une source sonore est un objet physique qui émet des sons ;
- un élément, évènement ou composant acoustique est émis par une source sonore ;
- un flux sonore est la représentation mentale d'une suite d'évènements acoustiques provenant d'une même source.

D'après ces définitions, les termes "élément", "évènement" et "composant" acoustiques font clairement référence aux causes physiques dans le monde extérieur qui vont engendrer un percept. Une succession d'évènements acoustiques constitue une séquence.

L'expression "flux sonore" correspond à la représentation mentale, perceptive, engendrée par les évènements acoustiques, elle renvoie donc au mot "objet" dans la modalité visuelle. L'expression "objet sonore" sera peu utilisée car elle sous-estime fortement la dimension temporelle intrinsèque à la perception auditive.

Enfin, le mot "son" peut faire allusion aussi bien au son physique dans le monde extérieur qu'à l'expérience perceptive engendrée. Ce mot ne sera donc utilisé que quand la

différence entre ce qui arrive à nos oreilles et ce que l'on perçoit n'est pas majeure.

Ainsi, des sources sonores émettent des événements acoustiques qui vont être interprétés par le système auditif en flux sonores cohérents.

## 4.2 Aspects psychologiques de l'organisation perceptive

L'analyse de la scène auditive a fait l'objet de très nombreuses études en psychoacoustique et psychologie cognitive. Une grande partie de ces travaux est présentée dans l'ouvrage *Auditory Scene Analysis* (Bregman, 1990), dont cette section est largement inspirée. Cette section n'a pas vocation à être exhaustive et se contentera d'énoncer les principaux résultats et principes qui ont inspiré les travaux sur les mécanismes cérébraux impliqués dans l'organisation perceptive (section 4.4 page 86).

### 4.2.1 Analyse primitive

Selon Bregman (1990), l'analyse de la scène auditive est sous-tendue par deux processus psychologiques distincts : une analyse primitive ascendante et une analyse descendante guidée par les schémas (partie 4.3.1 page 80).

L'analyse primitive se fait de manière automatique ou "aveugle", c'est-à-dire même si on ne prête pas attention aux sons qui parviennent à nos oreilles. Celle-ci s'effectuerait à partir des propriétés acoustiques générales, selon certains principes : les événements acoustiques auraient d'autant plus tendance à être groupés qu'ils se ressemblent, qu'ils suggèrent une continuité et qu'ils suivent les mêmes modulations. Ces règles découlent directement des principes de la Gestalt développés dans les années 1930 pour la modalité visuelle.

#### Similarité et proximité

Des événements présentant des propriétés acoustiques similaires ont tendance à être groupés. Ainsi, les notes provenant d'un même instrument ont toutes le même timbre et seront groupées dans un même flux sonore. Par contre, les notes provenant d'un autre instrument à la même place et dans la même tonalité formeront un flux sonore distinct du précédent, car elles ont un autre timbre. La proximité temporelle des sons peut aussi renforcer le groupement perceptif lorsque ces sons sont similaires selon les autres dimensions (spectrale, spatiale...).

#### Tendance commune

Les événements acoustiques qui ont tendance à suivre les mêmes variations au cours du temps ("common fate") vont être groupés. C'est le cas des événements qui débutent et finissent en même temps. En effet, des sources sonores indépendantes commencent rarement à émettre des sons simultanément et terminent également rarement de les émettre en même temps.

Les corps vibrants émettent souvent des sons harmoniques (la plupart des sons naturels) et donc périodiques, et il est rare que deux sources simultanées aient la même périodicité.

Ainsi, la périodicité va permettre de grouper les harmoniques d'un même son harmonique entre elles et de séparer les harmoniques provenant de deux sons harmoniques distincts.

### **Continuité et clôture**

Des événements acoustiquement proches mais différents peuvent être perçus comme des prolongements les uns par rapport aux autres et donc sont groupés en un seul flux sonore. En effet, les changements dans le son émis par une source ont tendance à se faire graduellement.

Un événement acoustique partiellement masqué par un autre bruit sera perçu comme un seul flux continu et non comme deux sons disjoints grâce à un processus de reconstruction. Ce processus d'induction auditive repose sur la forte continuité entre les parties non masquées d'un événement acoustique. Cette induction peut se transformer en continuité illusoire quand on supprime une partie de l'événement et qu'on insère à la place un autre son. Cet événement interrompu est alors perçu comme continu car la coupure est considérée comme un masquage. Par exemple, nous comprenons mieux une phrase quand elle est interrompue par des bruits plutôt que par des silences.

Il est important de noter que ces principes peuvent être en compétition dans certaines conditions et que les mécanismes qui permettent de résoudre cette compétition sont peu connus. Une possibilité est l'intervention de processus descendants comme la confrontation de ce que l'on perçoit avec nos connaissances antérieures (section 4.3 page 80).

#### **4.2.2 Organisation simultanée et séquentielle**

L'analyse de la scène auditive consiste d'une part à regrouper ou séparer à un instant donné les composants acoustiques, et d'autre part à établir un lien perceptif entre les événements acoustiques au cours du temps en fonction de leur appartenance à une ou plusieurs sources. Ainsi, elle repose sur des processus d'organisation simultanée et d'organisation séquentielle.

Les processus d'organisation séquentielle vont plutôt suivre les principes de similarité et de continuité entre des événements acoustiques successifs, alors que les processus d'organisation simultanée vont surtout reposer sur les principes de tendance commune entre deux composants acoustiques superposés dans le temps.

#### **La ségrégation séquentielle de flux sonores**

L'organisation séquentielle a été largement explorée à travers l'étude de la ségrégation de flux sonores ou "streaming" qui a pour but de comprendre comment un ou plusieurs flux sonores peuvent être perçus à partir d'une succession d'événements sonores disjoints.

De nombreux travaux de psychoacoustique ont tenté d'atteindre cet objectif avec le même type de protocoles (figure 4.1 page suivante) : des séquences de sons purs alternant entre deux fréquences porteuses, A et B, et formant un motif ABAB ou ABA-ABA (où le "-" correspond à un silence). Ces travaux ont montré que le percept induit par ces

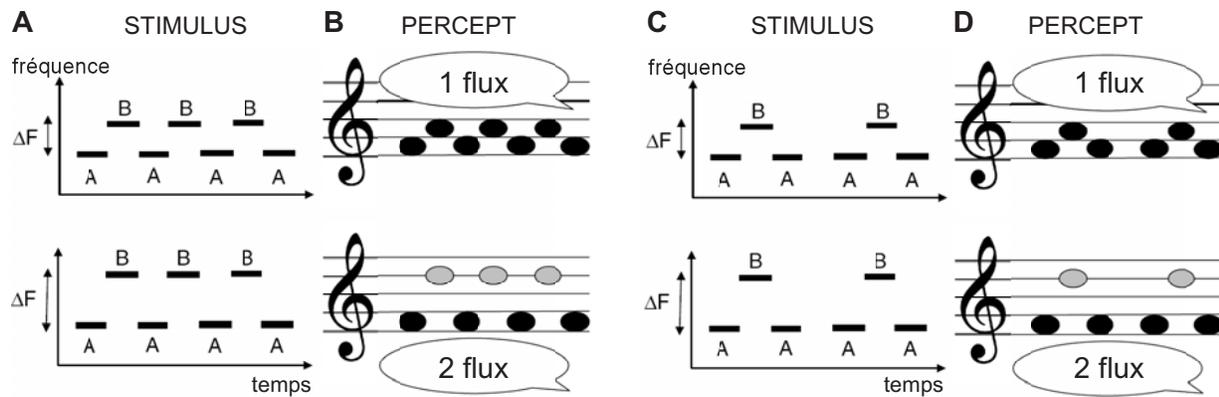


FIG. 4.1 – Représentation schématique des stimuli (**A** : motif ABA et **C** : motif ABA-ABA) généralement utilisés pour étudier la ségrégation séquentielle de flux sonores et les percepts auditifs correspondant (**B** et **D**). Le stimulus est une séquence temporelle de sons purs alternant entre deux fréquences, A et B. La différence entre les deux fréquences A et B ( $\Delta F$ ) est soit petite (ligne du haut), soit grande (ligne du bas). Les percepts engendrés sont, respectivement, 1 flux ou 2 flux. Adapté de Micheyl *et al.* (2007).

séquences dépend fortement de la séparation en fréquences des sons A et B et du taux de présentation (ou tempo) de ces sons :

- quand la séparation en fréquences est petite et/ou le tempo lent, la séquence est entendue comme un seul flux sonore cohérent alternant en hauteur tonale (dans le cas du motif ABA-ABA, un rythme de galop est perçu) ;
- quand la séparation en fréquences est grande et/ou le tempo rapide, la séquence est perçue comme deux flux sonores distincts, l'un constitué des sons A et l'autre des sons B (le rythme de galop n'est plus entendu pour le motif ABA-ABA).

Il est important de noter que les percepts distincts, d'un ou deux flux, sont systématiquement obtenus pour des valeurs plutôt petites (en-dessous du seuil de fission) ou grandes (au-dessus du seuil de cohérence temporelle) de la différence en fréquence et de l'intervalle entre les sons (panneau A de la figure 4.2 page ci-contre). Et cela est vrai même si on essaie d'entendre le percept opposé (van Norden, 1975). Pour les valeurs intermédiaires, le percept induit par ces séquences sonores peut alterner spontanément entre la perception d'un ou deux flux, sur une durée de plusieurs secondes. Pour ces valeurs, des processus descendants semblent pouvoir influencer le percept provoqué par les séquences (voir la section 4.3 page 80 pour une description de ces processus). Dans la plupart des cas, le premier percept est celui d'un flux sonore qui peut ensuite être remplacé par celui de deux flux distincts, comme s'il y avait un processus de mise en place du percept de deux flux séparés. Plus la différence en fréquence est grande plus cette mise en place survient vite (panneau de la figure 4.2 page ci-contre).

D'autres facteurs que la fréquence porteuse des sons peuvent influencer la perception d'une séquence sonore. Ainsi, une séquence de sons purs (de même fréquence) alternant entre deux niveaux d'intensité ou entre deux localisations peut induire la perception de deux flux sonores distincts si la séparation est suffisamment grande. Certains facteurs,

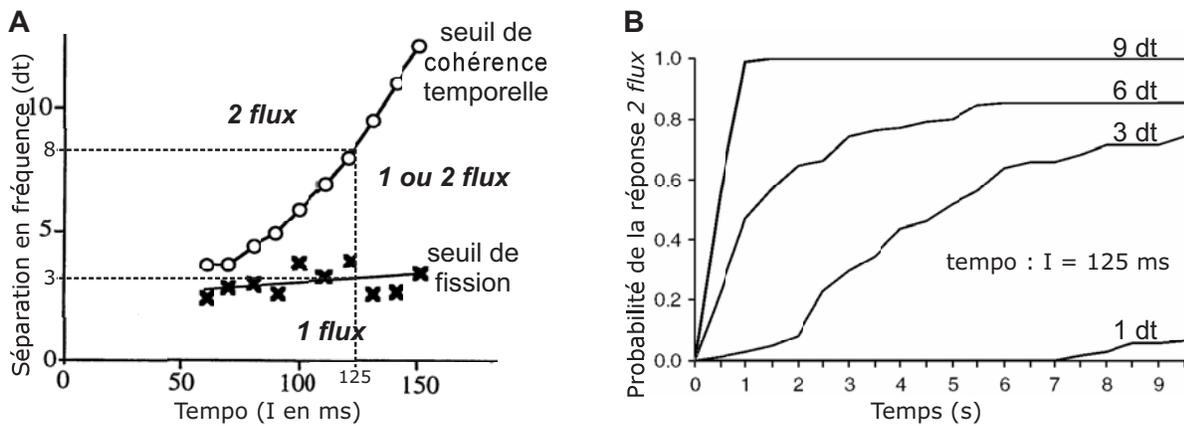


FIG. 4.2 – Influence de la séparation en fréquences, du tempo et du temps sur la perception de séquences sonores (ABA-ABA). **A.** Percept induit par une séquence auditive en fonction du tempo et de la différence en fréquence. Le seuil de fission en dessous duquel on entend un seul flux, alors qu'on essaie d'en entendre deux, est indiqué par des croix. Le seuil de cohérence temporelle à partir duquel on entend deux flux, alors qu'on essaie d'en entendre un seul, est indiqué par des cercles. Ces seuils varient en fonction de l'intervalle de temps qui sépare le début de deux sons successifs ( $I$  en ms) et de la différence de fréquence en demi-tons (dt) entre les sons A et B composant la séquence. Adapté de van Norden (1975). **B.** Probabilité du percept "2 flux" en fonction du temps pour différentes séparation en fréquences (en dt) entre les sons A et B présentés à un tempo de 25 Hz ( $I = 125$  ms). Adapté de Micheyl *et al.* (2007). Les lignes en pointillés sur la figure A permettent de faire la correspondance entre les deux figures : pour un intervalle  $I$  de 125 ms (celui utilisé en B), on reste en dessous du seuil de fission avec une séparation en fréquences de 1 dt, il est donc difficile de percevoir deux flux distincts ; on est dans la zone intermédiaire quand elle est comprise entre 3 et 8 dt, il est donc possible de percevoir deux flux au bout d'un certain temps ; on est au-dessus du seuil de cohérence temporelle quand elle est de 9 dt, les deux flux sont perçus presque instantanément.

comme les facteurs spectraux contribuent fortement à la ségrégation des flux, d'autres y contribuent plus faiblement (intensité, durée...). Des séquences de sons plus complexes peuvent aussi être séparées en deux flux en fonction de la hauteur tonale et du timbre des sons.

### L'organisation de sons simultanés

L'organisation simultanée doit résoudre un problème délicat quand plusieurs événements acoustiques se produisent simultanément : s'agit-il d'un seul objet sonore ayant un contenu spectral complexe ou de plusieurs objets sonores au contenu spectral plus simple ? Pour résoudre cette question, l'organisation fait principalement appel aux principes de tendance commune (figure 4.3 page suivante).

L'organisation simultanée est très sensible à la synchronisation des débuts et fins des événements acoustiques qui se chevauchent dans le temps. Ainsi, des composants acoustiques qui commencent avec un décalage inférieur à 30 ms ont tendance à être perçus comme un seul objet sonore. De même, des composants modulés en amplitude avec une même enveloppe sont groupés.

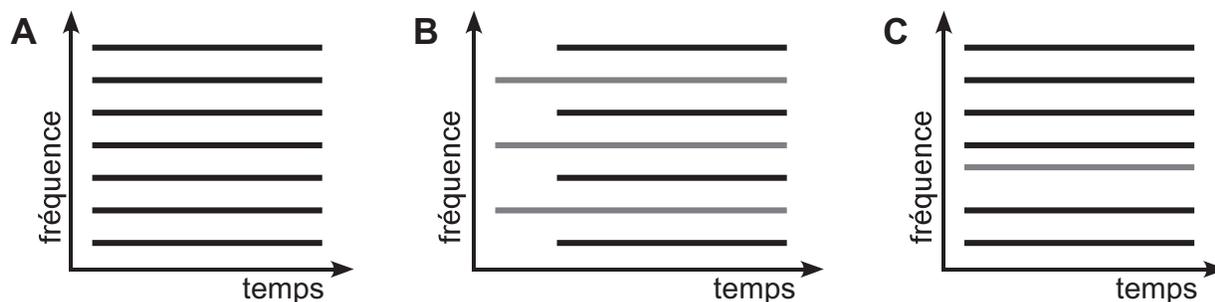


FIG. 4.3 – Représentation schématique d'évènements acoustiques simultanés. **A.** Des évènements harmoniques synchrones sont perçus comme un seul objet sonore. **B.** Si tous les évènements ne commencent pas en même temps, ils seront groupés en fonction de leur synchronie. Dans ce cas, deux objets sonores complexes (gris et noir) sont perçus. **C.** Si tous les évènements ne sont pas harmoniques entre eux, ils seront groupés en fonction de leur harmonie. Dans ce cas, deux objets sonores, un son complexe harmonique (noir) et un son pur (gris), sont perçus.

L'harmonie joue aussi un rôle important dans l'organisation de sons simultanés. En effet, des composants acoustiques harmoniques partagent la même périodicité temporelle et sont donc groupés en un seul objet sonore. Un composant dont la déviation à partir d'une relation harmonique est supérieure à 3% va avoir tendance à être perçu séparément des autres, comme un son pur.

### 4.3 Analyse guidée par des processus descendants

Les résultats présentés dans la section précédente reposent principalement sur des processus ascendants liés aux caractéristiques acoustiques de la stimulation. Selon Bregman (1990), l'organisation perceptive reposerait aussi sur une analyse descendante guidée par les schémas. La dissociation des deux types d'analyse est difficile et leur rôle respectif dans l'organisation perceptive reste controversé. Des approches électrophysiologiques ont cependant permis d'apporter des éléments de réponse.

#### 4.3.1 Considérations psychologiques : l'analyse guidée par les connaissances

L'analyse guidée par les schémas est un processus descendant de sélection de l'information. Cette analyse consisterait à sélectionner l'information auditive sur la base de l'activation de connaissances spécifiques concernant les sons et les séquences significatives pour l'individu (musique, parole, bruits de machine, cris d'animaux...). L'activation de ces connaissances pourrait être automatique (quand nous entendons notre nom dans un environnement bruyant, par exemple) ou volontaire (quand nous cherchons à entendre un son particulier dans le brouhaha).

Selon Bregman (1990), l'organisation perceptive se ferait de manière automatique et les processus descendants de l'analyse guidée par les connaissances permettraient uniquement d'affiner l'organisation perceptive et de sélectionner les flux déjà formés pour en identifier

le sens, l'origine... Cette idée se rapproche de la *théorie de sélection tardive* considérant que le rôle de l'attention serait seulement de contrôler l'accès à la conscience, la mémoire et la réponse comportementale (ce modèle est présenté dans la partie 3.1.2 page 60). Selon ces modèles, la scène auditive serait organisée automatiquement en plusieurs objets ou flux sonores et les processus descendants (attention, comparaison aux connaissances, apprentissage...) ne pourraient pas modifier cette organisation.

Cependant, il existe des situations où des processus descendants semblent perturber l'organisation perceptive. Par exemple, Van Noorden (1975) a trouvé que le percept engendré par une séquence sonore dépendait en partie de ce que l'on cherchait à entendre, un ou deux flux (figure 4.2 page 79). Plusieurs études ont montré qu'il était beaucoup plus facile d'extraire une mélodie familière intercalée à des sons distracteurs présentés dans le même registre, si l'auditeur connaissait au préalable la mélodie présentée dans le mélange (voir par exemple Dowling, 1973; Dowling *et al.*, 1987; Bey et McAdams, 2003). Alain et collaborateurs ont aussi trouvé que l'apprentissage perceptif rapide (voir Alain *et al.*, 2007, pour un apprentissage d'une heure) ou lent (voir Reinke *et al.*, 2003, pour un apprentissage pendant 4 jours) améliorerait la capacité à identifier deux syllabes simultanées. À partir de ces résultats, il est difficile d'affirmer que l'organisation perceptive a été réalisée uniquement grâce à une analyse basée sur des schémas, en l'absence d'analyse primitive de la scène auditive. Il est possible que l'analyse primitive ait permis une séparation partielle des flux et ait été complétée par l'analyse guidée par les connaissances pour une ségrégation complète et une meilleure reconnaissance des flux sonores ou syllabes.

Carlyon et collaborateurs (2001) ont montré que l'attention pouvait influencer la mise en place de la ségrégation de flux sonores (figure 4.4 page suivante). Des sujets qui entendaient une séquence ABA-ABA dans l'oreille gauche et d'autres sons dans l'oreille droite ne percevaient pas la même chose en fonction de l'orientation de leur attention sur l'oreille droite ou gauche. Quand ils devaient indiquer s'ils entendaient un ou deux flux dans l'oreille gauche, la probabilité d'entendre deux flux augmentait rapidement, puis se stabilisait. Quand ils devaient discriminer les sons dans l'oreille droite pendant la première moitié de la séquence, puis indiquer s'ils entendaient un ou deux flux dans l'oreille gauche pendant la seconde moitié, la mise en place du percept de deux flux séparés suivait la même dynamique que dans la première condition, mais était retardée, elle ne commençait pas avant le début de la deuxième tâche. Ce résultat peut s'expliquer de deux manières, soit la mise en place de la ségrégation de flux n'a pas pu se faire tant que l'attention était détournée des sons A et B, soit le changement de tâche a interrompu et relancé cette mise en place (voir aussi Cusack *et al.*, 2004). Dans les deux cas, l'attention semble jouer un rôle important dans la construction de l'organisation perceptive.

Un débat persiste donc dans la compréhension de l'analyse de la scène auditive : cette analyse se fait-elle de manière automatique ou peut-elle dépendre, précocement, de processus descendants comme l'attention ?

En fait, toute la difficulté de savoir si l'analyse se fait de manière automatique ou pas réside en la méthode utilisée pour déterminer le percept engendré par une séquence sonore.

En psychoacoustique, les méthodes directes où les sujets doivent indiquer s'ils perçoivent un ou deux flux ne sont pas vérifiables et ne permettent pas d'exclure l'influence de stratégies sur les processus d'organisation perceptive.

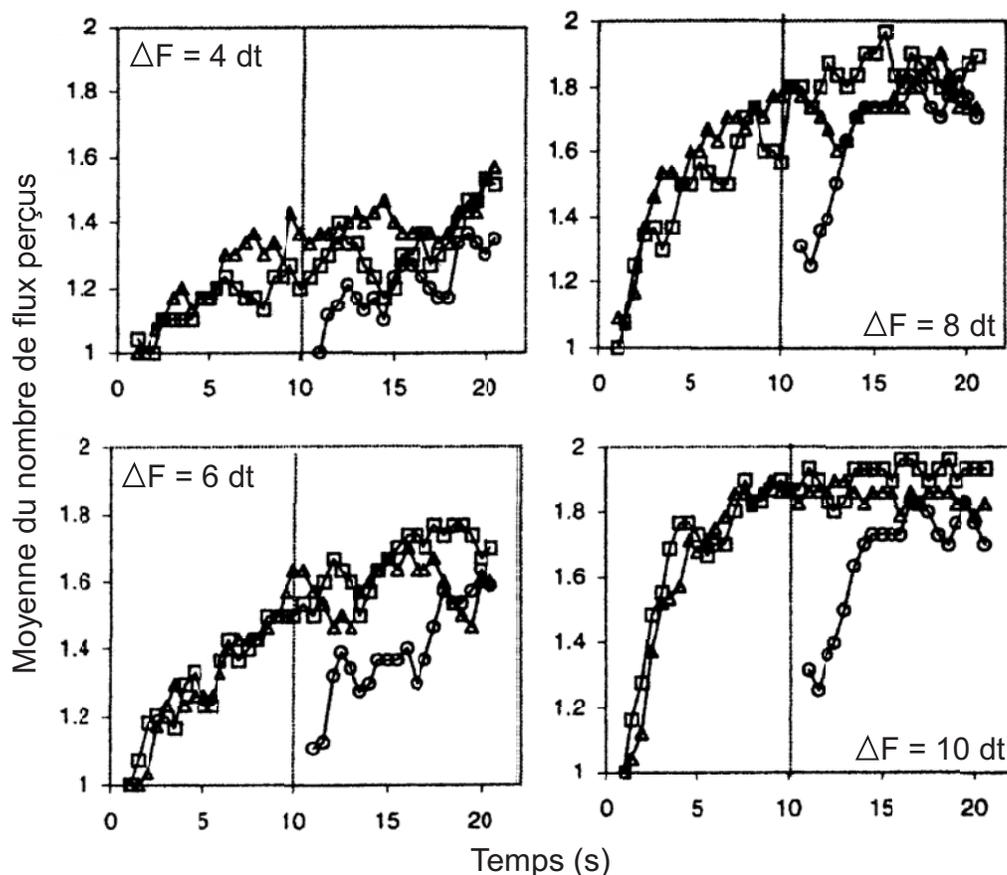


FIG. 4.4 – Moyenne à travers les sujets du nombre de flux perçus à partie d’une séquence ABA-ABA au cours du temps. Cette moyenne est indiquée dans trois conditions différentes. Dans la première condition, les sujets écoutaient la séquence ABA dans l’oreille gauche et indiquaient s’ils entendaient un ou deux flux (triangles). Dans la deuxième condition, les sujets écoutaient la séquence ABA dans l’oreille gauche, ignoraient d’autres sons dans l’oreille droite et indiquaient s’ils entendaient un ou deux flux dans l’oreille gauche (carrés). Dans la troisième condition, pendant la première moitié de la séquence, les sujets ignoraient la séquence ABA dans l’oreille gauche et discriminaient d’autres sons dans l’oreille droite ; puis pendant la seconde moitié, ils écoutaient la séquence ABA dans l’oreille gauche, ignoraient les autres sons dans l’oreille droite et indiquaient s’ils entendaient un ou deux flux dans l’oreille gauche (rond). La séparation en fréquences ( $\Delta F$ ) variait de 4 à 10 demi-tons (dt). Adapté de Carlyon *et al.* (2001).

Les méthodes indirectes mesurent la représentation d'un flux cible en demandant aux sujets de reconnaître un motif à l'intérieur d'un flux (rythmique, mélodique, ordre des sons) qui ne peut être détecté que s'il y a eu préalablement ségrégation. Ces méthodes accèdent de façon indirecte à la ségrégation de flux sonores et font intervenir d'autres composantes cognitives (mnésiques, attentionnelles...).

### 4.3.2 Apports de l'électrophysiologie

En électrophysiologie, une réponse évoquée bien particulière permet d'obtenir des indications sur l'organisation perceptive en absence et présence d'attention sur les événements sonores. Il s'agit de la négativité de discordance ou "mismatch negativity" (MMN). Cette réponse évoquée est générée automatiquement pour tout changement dans l'environnement sonore, plus précisément par la violation d'une régularité dans la stimulation sonore. Expérimentalement, la MMN est observée en réponse à un son rare déviant au sein d'une séquence régulière de sons identiques. Elle est générée entre 100 et 200 ms après le début du déviant dans les cortex temporaux supérieurs avec une contribution du cortex frontal.

La MMN est un outil précieux pour étudier l'organisation perceptive. Le principe est de trouver un déviant qui rompt une régularité uniquement si la séquence est perçue comme deux flux sonores. Ainsi, l'observation d'une MMN en réponse aux sons déviants en condition passive, signifiera que la séquence a été ségrégée automatiquement en deux flux alors que l'absence de MMN signifiera que la séquence a été perçue comme un seul flux. La MMN constitue donc une mesure indirecte et objective de la ségrégation de flux sonores.

Sussman et collaborateurs (1998; 1999) ont mis au point une séquence sonore dont les déviants ne sont détectables que s'il y a eu ségrégation des flux au préalable (figure 4.5 page suivante) : elle est composée de triplets (aiguës ou graves) de notes ascendantes intercalées, les déviants (triplets descendants) constituent un changement important dans la régularité au sein de chacun des flux, une fois séparés.

#### Processus ascendant

Sussman et collaborateurs (1999) ont observé, en condition d'écoute passive (lecture), une MMN en réponse au premier son des triplets déviants aigus et graves, uniquement pour un tempo rapide (intervalle entre le début de deux sons successifs de 100 ms), et non pour un tempo lent (intervalle de 750 ms). D'après des mesures comportementales directes, la séquence au tempo rapide est perçue comme deux flux distincts et celle au tempo lent comme un seul flux. Ainsi, la MMN était présente quand la séquence était perçue comme deux flux et non quand elle était perçue comme un seul flux.

Des résultats similaires ont été trouvés à l'aide de la MMN, en condition d'écoute passive, avec deux flux séparés en localisation spatiale et fréquence (Ritter *et al.*, 2000), avec trois flux séparés en localisation spatiale et fréquence (Nager *et al.*, 2003), avec une séquence de pas au sein d'une mixture sonore complexe (Winkler *et al.*, 2003b). Une MMN, indexant la ségrégation de deux ou trois flux sonores, a aussi été observée lorsque les sujets effectuaient une tâche visuelle difficile (Winkler *et al.*, 2003a; Sussman *et al.*, 2005).

Enfin, l'étude de Alain et Woods (1994) a montré que des sons non attendus proches des sons attendus perturbaient la tâche à réaliser sur les sons attendus, les réponses évoquées par les sons attendus ou non étant identiques (voir la partie 3.3.2 page 67 pour plus de

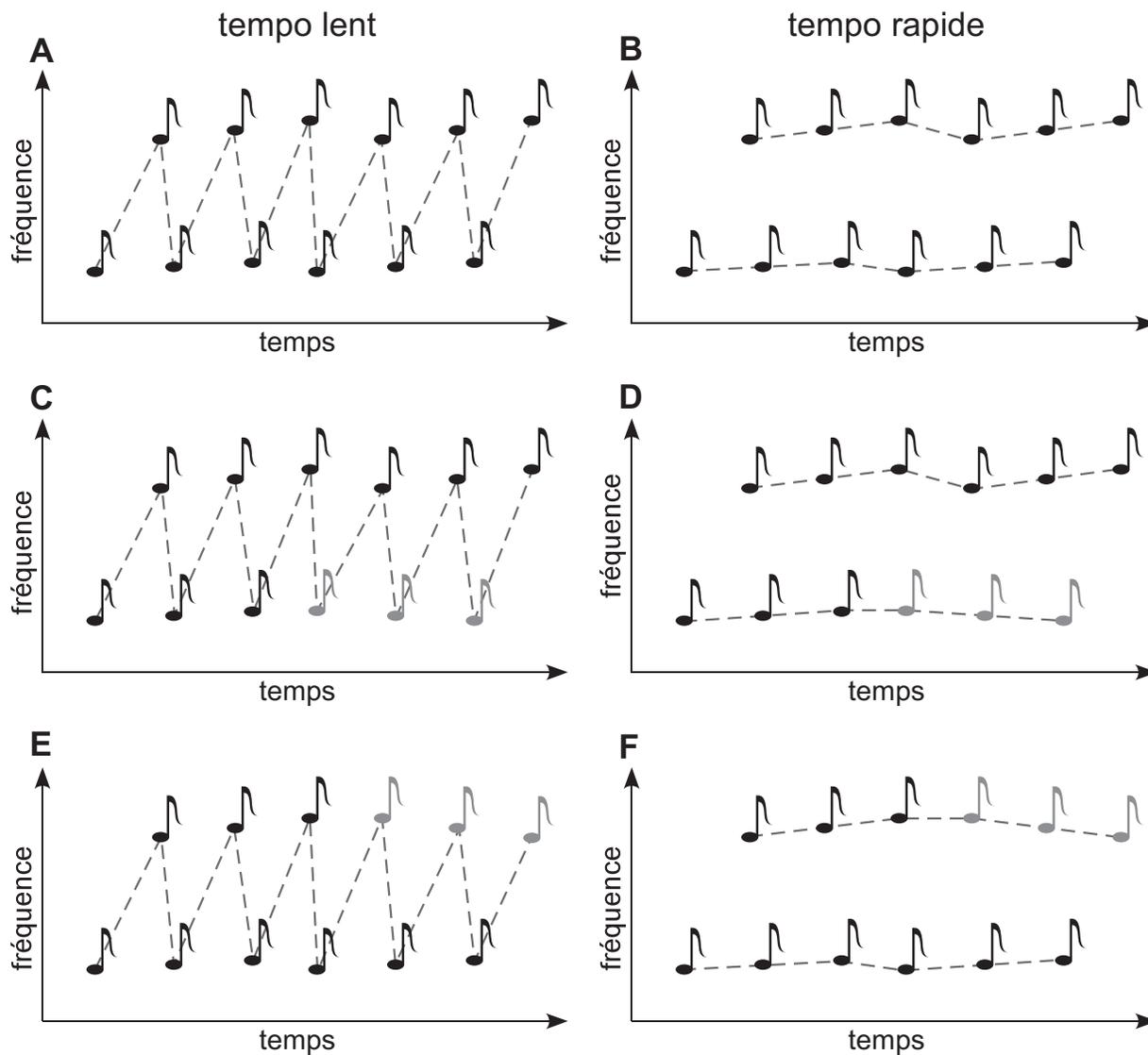


FIG. 4.5 – Représentation schématique des séquences sonores utilisées pour étudier les processus d’analyse la de scène auditive avec la MMN. Cette séquence est composée de triplets (aigus ou graves) de notes ascendantes intercalées. Quand le tempo est lent, cette séquence est perçue comme un seul flux (**A**, **C** et **E**), alors que quand il est rapide, elle est organisée en deux flux distincts (**B**, **D** et **F**). Dans certains cas, le triplet ascendant grave (**C** et **D**) ou aigu (**E** et **F**) était remplacé par un triplet descendant (déviant). Ce déviant était détectable quand le tempo était rapide car il constituait un changement important dans la régularité au sein d’un des deux flux séparés (**D** et **F**). Adapté de Sussman *et al.* (1999).

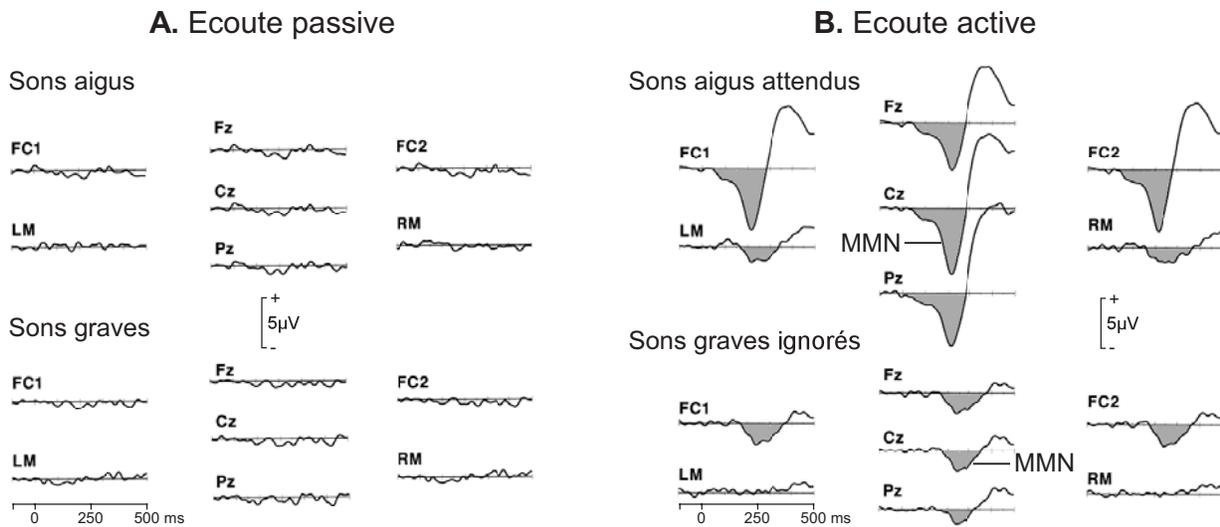


FIG. 4.6 – Réponses évoquées par des sons déviants au sein d'une séquence sonore en écoute passive (**A**) ou active (**B**) sur différentes électrodes de scalp. En condition d'écoute active, une réponse MMN aux sons déviants parmi les sons attendus et ignorés est observée alors qu'elle n'est pas générée en condition passive. Adapté de Sussman *et al.* (1998).

détails). Une interprétation possible est que l'attention ne permettait pas de dissocier en deux flux distincts les sons attendus et non attendus.

Ces résultats suggèrent que la ségrégation de flux peut s'effectuer de manière automatique et qu'il existe des situations où l'attention sélective ne suffit pas à provoquer une séparation des sons attendus et non attendus.

### Processus descendant

Dans une autre expérience, Sussman et collaborateurs (1998) ont testé le même type de séquence que précédemment (figure 4.5 page précédente) avec un intervalle de 500 ms dans deux conditions, une d'écoute passive (lecture) et une d'écoute active (détection des déviants aigus). Ils n'ont observé une MMN qu'en condition d'écoute active, aussi bien en réponse aux déviants aigus qu'aux déviants graves (figure 4.6 ci-dessus). Ce résultat suggère que la séquence est perçue comme un seul flux sonore en l'absence d'attention et comme deux flux distincts quand l'attention est focalisée sur un ensemble de sons de la séquence. L'attention vers certains sons de la séquence a favorisé la ségrégation de cette séquence en deux flux sonores, permettant la génération d'une MMN par les déviants de chaque flux. La MMN aux déviants aigus était d'amplitude plus grande que celle aux déviants graves, reflétant probablement une augmentation par l'attention de la MMN en réponse aux sons attendus.

Plus récemment, Sussman et collaborateurs (2005) ont étudié l'organisation perceptive d'une séquence composée de sons dans trois registres fréquentiels différents. Il s'agissait en fait de la même séquence que dans les expériences précédentes, à laquelle des sons aigus standards et déviants ont été rajoutés (figure 4.7 page 87). Cette séquence pourrait donc être perçue comme trois flux distincts. Dans la condition d'écoute passive (visualisation

d'un film sous-titré), une MMN en réponse aux déviants de chaque flux a été observée, suggérant que la séquence a bien été organisée en trois flux distincts de manière automatique. Dans la condition d'écoute active (détection de deux déviants successifs dans les sons aigus), une MMN n'a été observée qu'en réponse aux déviants des sons aigus, suggérant que les sons des deux autres registres fréquentiels sont groupés en un seul flux sonore. Ce résultat montre que l'attention peut aussi modifier l'organisation perceptive de sons ignorés au sein d'une séquence complexe.

### La complémentarité des processus ascendant et descendant

D'après l'ensemble de ces résultats, il existe des situations où l'analyse primitive suffit à la construction de l'organisation perceptive (Sussman *et al.*, 1999) et d'autres où l'attention ne peut pas modifier cette organisation (Alain et Woods, 1994). Cela suggère fortement que l'organisation perceptive repose sur des processus automatiques.

Cependant, des processus descendants pourraient intervenir précocement dans le traitement et modifier l'analyse primitive de la scène auditive. En effet, les processus attentionnels peuvent non seulement modifier l'organisation des sons sur lesquels l'attention est focalisée (Sussman *et al.*, 1998), mais aussi l'organisation des sons dont l'attention est détournée (Sussman *et al.*, 2005).

Il est fort probable que ces deux types d'analyse interagissent fortement, notamment dans le cas de scènes auditives ambiguës. Nous avons vu dans le chapitre précédent (page 59) que l'attention sélective pouvait agir très tôt tant le traitement des informations auditives, dès le niveau des cellules de la cochlée. Les processus descendants pourraient intervenir d'autant plus précocement dans l'organisation perceptive que la dissociation des flux sonores est difficile. Il est possible que l'attention sélective agisse comme un filtre en affinant l'organisation perceptive des informations pertinentes selon un modèle hiérarchique, tout en considérant que tous les sons non attendus appartiennent à un même flux sonore (Cusack *et al.*, 2004).

## 4.4 Mécanismes neurophysiologiques de l'analyse de la scène auditive

Les mécanismes neurophysiologiques de l'analyse de la scène auditive ont été principalement étudiés en électrophysiologie unitaire ou multi-unitaire dans le cortex auditif primaire du singe éveillé et en électrophysiologie de surface (EEG et MEG) chez l'Homme.

### 4.4.1 Ségrégation et fusion de flux sonores

Les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans l'organisation séquentielle ont été explorés, chez le macaque et l'Homme, à travers l'étude de la ségrégation de flux sonores (voir Micheyl *et al.*, 2007, pour une revue), avec le même type de protocole expérimental qu'en psychoacoustique (figure 4.1 page 78).

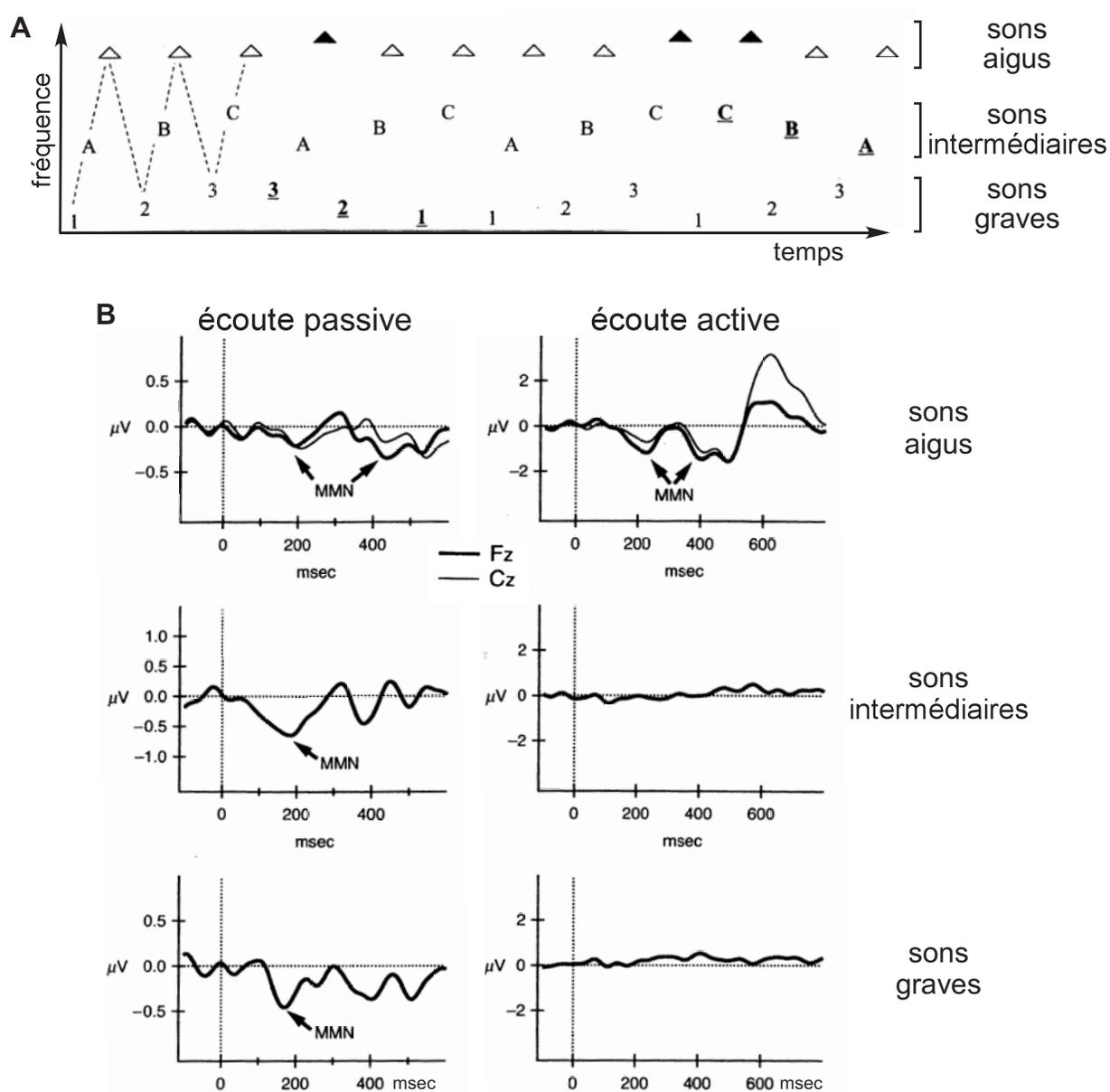


FIG. 4.7 – Organisation perceptive en absence ou présence d'attention. **A**. La séquence sonore était composée de sons dans trois registres fréquentiels différents : des triplets ascendants (triplets descendants pour les déviants, gras souligné) pour les registres grave et intermédiaire et des sons de même fréquence (déviants en fréquence, triangles noirs) pour le registre aigu. Dans la condition d'écoute active, les sujets devaient détecter deux déviants successifs parmi les sons aigus. **B**. Réponses aux déviants dans chaque registre. Une MMN était présente pour les trois registres en condition d'écoute passive et dans le registre aigu uniquement quand l'attention était focalisée sur les sons aigus (écoute active). Adapté de Sussman *et al.* (2005).

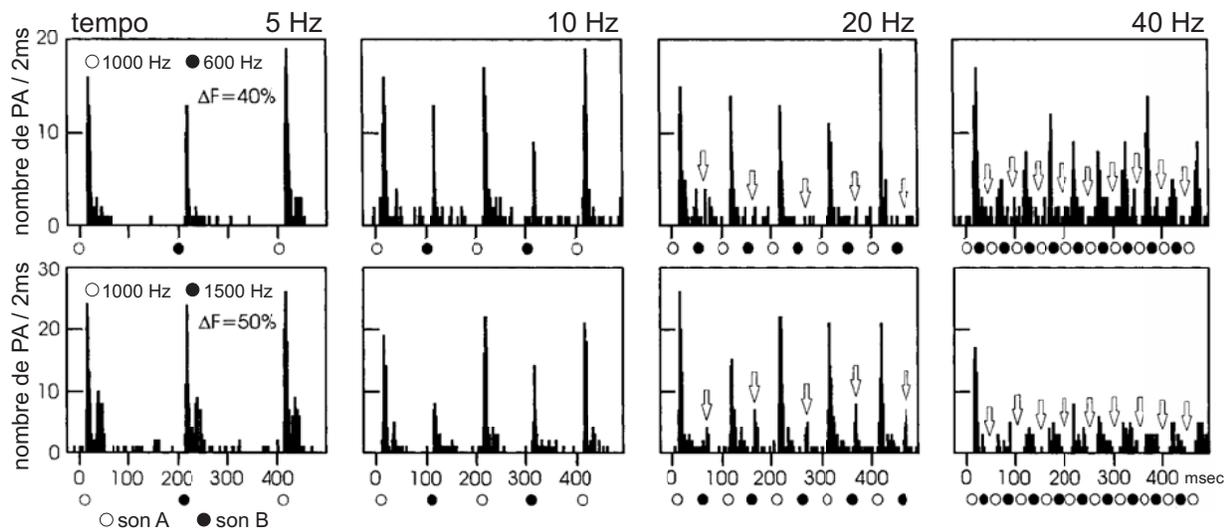


FIG. 4.8 – Réponses neuronales à une séquence ABAB dans l'aire A1 du macaque. La réponse multi-unitaire a été enregistrée en réponse à une séquence ABAB à différents tempo (5, 10, 20 ou 40 Hz) au niveau d'un site dont la fréquence préférée est celle des sons A (1000 Hz). La fréquence du son B était de 600 Hz (ligne du haut) ou 1500 Hz (ligne du bas) correspondant respectivement à une séparation en fréquences ( $\Delta F$ ) de 40 % ou 50 %. La réponse neuronale est représentée par le nombre de potentiels d'action (PA) toutes les 2 ms. Plus le tempo est rapide, plus la réponse neuronale aux sons B est réduite (flèches). Adapté de Fishman *et al.* (2001).

### Suppression neuronale sélective à la fréquence

*Chez le macaque* Fishman et collaborateurs (2001) ont enregistré les activités multi-unitaires et de champs locaux en réponse à une séquence auditive ABAB, dans le cortex auditif primaire du macaque éveillé. La fréquence porteuse des sons A était ajustée pour chaque site enregistré pour être au plus proche de la fréquence préférée de ce site. La fréquence du son B différait de 10 à 50% de la fréquence du son A. Le taux de présentation des sons variait de 5 à 40 Hz.

Leurs principaux résultats sont (figure 4.8 ci-dessus) :

- plus le taux de présentation des sons était rapide, plus la réponse aux sons B était atténuée et l'activité neuronale du site était principalement constituée des réponses aux sons A à un rythme deux fois plus lent (que le taux de présentation de tous les sons A et B) ;
- plus la différence de fréquence entre les sons A et B était grande, plus l'effet précédent (la suppression des réponses aux sons B quand le taux de présentation des sons accélère) était accentué.

Ainsi, les réponses enregistrées dans le cortex auditif primaire dépendraient du tempo et de la différence en fréquence entre les sons A et B, de la même façon que le percept engendré par les séquences : plus le tempo est lent et la différence de fréquence petite, plus la séquence est perçue comme un seul flux sonore par l'Homme et plus les réponses aux sons A et B sont similaires sur un même site d'enregistrement chez le macaque (et inversement).

Les auteurs ont expliqué ces résultats par un phénomène de suppression qui entraîne une réduction de la réponse neuronale à un stimulus par le stimulus précédent. Cette suppression est d'autant plus importante que les deux sons sont proches dans le temps et que la fréquence du son, dont la réponse est réduite, est distincte de la fréquence préférée du neurone enregistré. Cette suppression présente donc une sélectivité à la fréquence.

A partir de ces résultats, ils ont proposé un modèle physiologique de la ségrégation de flux sonores reposant sur un mécanisme de suppression sélectif à la fréquence au sein de l'aire A1 organisée tonotopiquement (figure 4.9 page suivante) :

- quand la différence en fréquence est petite et le tempo lent, le phénomène de suppression est faible et les sons A et B activent fortement une même population neuronale, provoquant la perception d'un seul flux sonore ;
- quand la séparation en fréquences est importante et le tempo rapide, le phénomène de suppression est important et les sons A et B activent des populations neuronales différentes, entraînant la perception de deux flux distincts.

Ainsi, le phénomène de suppression permet d'accentuer la séparation spatiale des populations neuronales respectivement activées par les sons A et B. Plus ces populations sont séparées, plus les séquences seraient perçues comme deux flux sonores distincts.

Ces résultats ont été répliqués chez la chauve souris (Kanwal *et al.*, 2003) et l'étourneau (Bee et Klump, 2004, 2005). De plus, en variant indépendamment la durée des sons et de l'intervalle entre les sons, deux études (Fishman *et al.*, 2004; Bee et Klump, 2005) ont montré que la diminution de la réponse aux sons B était plutôt corrélée à l'intervalle entre chaque son qu'à la durée des sons ou au taux de présentation des sons. Ceci est en accord avec des résultats obtenus en psychoacoustique chez l'Homme (Bregman *et al.*, 2000) et renforce l'hypothèse de l'implication d'un mécanisme de suppression neuronale dans la réduction des réponses aux sons B.

Il est important de noter que ces réponses enregistrées dans le cortex auditif primaire peuvent refléter des mécanismes survenus au cours des précédentes étapes du traitement auditif dans des régions sous-corticales tonotopiquement organisées (les différents relais auditifs sont présentés dans la partie 1.2.2 page 13). Ainsi, la ségrégation de flux sonores pourrait reposer sur un mécanisme de suppression neuronale dans une région auditive sélective à la fréquence, corticale ou sous-corticale.

*Chez l'Homme* La plupart de ces études chez l'animal compare les réponses neuronales enregistrées chez une espèce avec les données de psychoacoustique recueillies chez l'Homme. Des études en MEG (Gutschalk *et al.*, 2005) et EEG (Snyder *et al.*, 2006) chez l'Homme ont permis de comparer, chez les mêmes individus, les réponses électrophysiologiques et les résultats comportementaux provoqués par des séquences ABA-ABA.

Ces études ont montré que les réponses évoquées (P1, N1 et P2) par les sons B et les deuxièmes sons A de chaque triplet augmentaient avec la séparation en fréquences et l'intervalle de temps entre les sons A et B (figure 4.10 page 91), quelle que soit la fréquence fixe (celle des sons A ou B). Cette observation est en accord avec des résultats antérieurs montrant que l'amplitude de la réponse N1 dépend de la séparation en fréquences et de l'intervalle de temps entre deux sons successifs (par exemple Picton *et al.*, 1978b). Comme chez l'animal, ce résultat peut être expliqué par un mécanisme de suppression neuronal

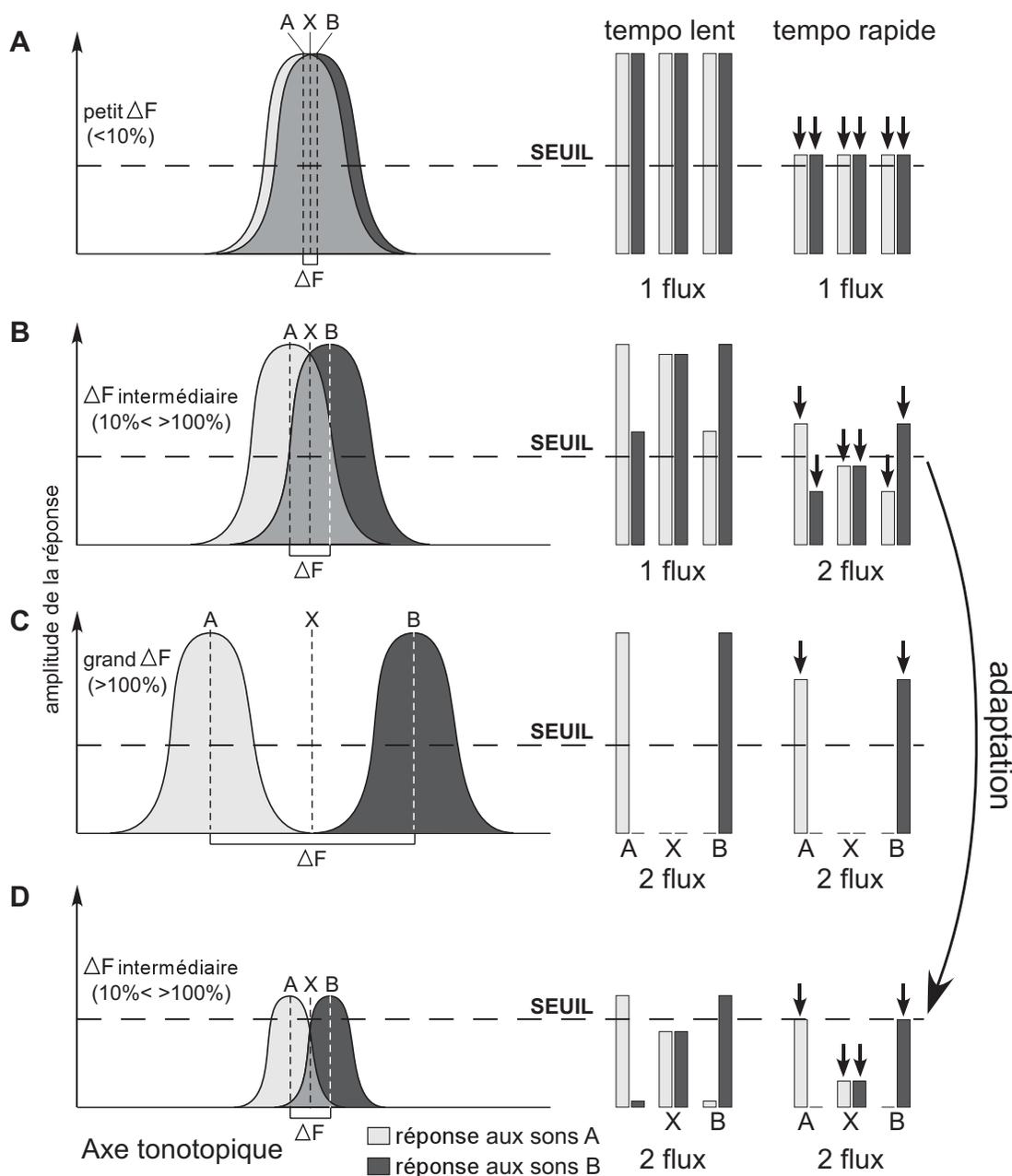


FIG. 4.9 – Modèle neurophysiologique de la ségrégation de flux sonores dans A1. Les activités des neurones placés sur un axe tonotopique, en réponse aux sons A (blanc) et B (noir) sont représentées schématiquement par des courbes en cloche (échelle arbitraire) dans la colonne de gauche. La zone en gris foncé (X) correspond à la région activée à la fois par les sons A et B. La distribution spatiale des activités est représentée pour trois différences en fréquence ( $\Delta F$ ). Dans la colonne de droite, la taille de chaque barre est proportionnelle à l'amplitude des réponses aux sons A et B dans les régions tonotopiques A, B et X en fonction du temps. Les flèches indiquent qu'il y a eu réduction de la réponse neuronale par un mécanisme de suppression sélective. Un seuil arbitraire est schématisé par une ligne horizontale en pointillés. Si aucun neurone ne présente des réponses aux sons A et B supérieures à ce seuil, la séquence sera perçue comme deux flux distincts. **A, B et C.** Représentation des activités neuronales au début de la séquence. Adapté de Fishman *et al.* (2001). **D.** Représentation des activités neuronales à la fin de la séquence : un mécanisme d'adaptation a réduit les réponses aux sons A et B. D'après Michey *et al.* (2005).

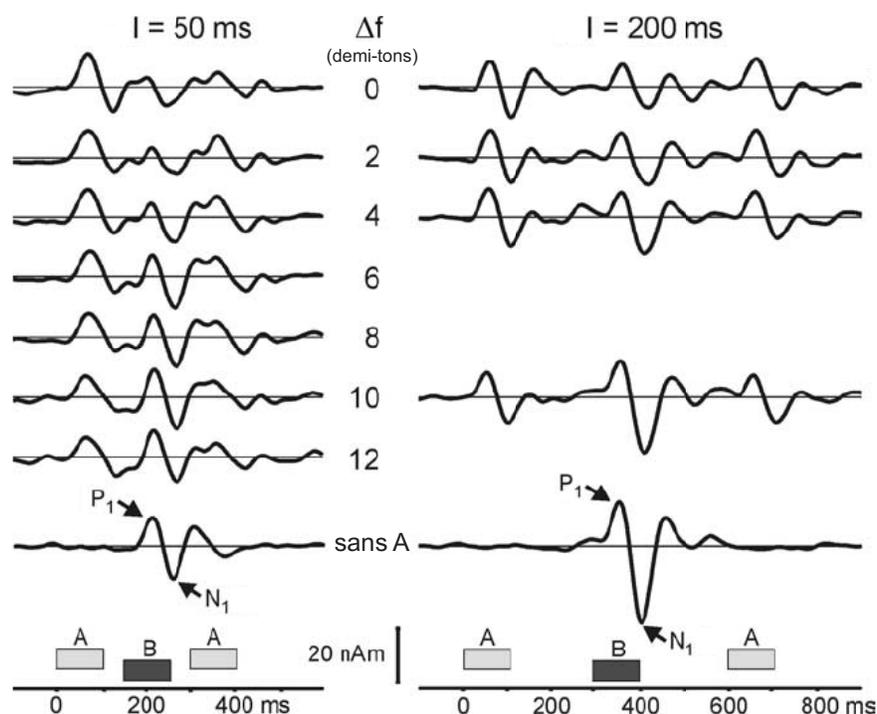


FIG. 4.10 – Réponses évoquées par une séquence ABA chez l'Homme. La réponse a été construite au niveau d'une source dipolaire dans le cortex temporal supérieur à partir des réponses enregistrées sur les capteurs en MEG chez 14 sujets. La séparation fréquentielle ( $\Delta F$ ) entre les sons A et B variait entre 0 et 12 demi-tons, la fréquence du son B étant fixe (1000 Hz). La réponse aux sons B en absence de sons A est présentée sur la dernière ligne. L'intervalle silencieux entre chaque son (I) était de 50 ms (colonne de gauche) ou de 200 ms (colonne de droite). Les réponses transitoires évoquées en réponse au son B ( $N_1$  et  $P_1$ ), mais aussi celles au deuxième son A du triplet, ont une amplitude plus grande quand la séparation fréquentielle et l'intervalle augmentent. Adapté de Gutschalk *et al.* (2005).

sélectif à la fréquence quand la séparation en fréquences et l'intervalle sont petits. Quand la séparation en fréquences est grande, des populations de neurones distinctes sont activées par les sons A et B.

De plus, ces deux études ont montré que l'augmentation des réponses évoquées avec la séparation en fréquences était corrélée au percept : plus les réponses  $P_1$ ,  $N_1$  et  $P_2$  sont grandes, plus deux flux distincts sont perçus facilement. Cependant, comme le percept et l'amplitude des réponses électrophysiologiques dépendent tous deux de la séparation en fréquences, cette corrélation ne permet pas de savoir si les modulations des réponses évoquées reflètent les changements acoustiques ou perceptifs.

Pour trancher entre ces deux possibilités, Gutschalk (2005) et collaborateurs ont mesuré l'amplitude des ondes  $P_1$  et  $N_1$  en réponse aux sons A et B quand une même séquence induit le percept d'un ou deux flux. Ils ont trouvé que l'amplitude de l'onde  $N_1$  était plus grande quand une même séquence était perçue comme deux flux plutôt qu'un seul. Ces résultats sont comparables à ceux obtenus avec différentes séparations en fréquence : plus la réponse  $N_1$  est grande, plus deux flux distincts sont perçus facilement. Ainsi, pour le même

contenu acoustique, la modulation de la réponse N1 correspondrait au percept engendré. Snyder (2006) et collaborateurs ont étudié l'évolution des réponses aux sons du triplet ABA au cours du temps. Ils ont trouvé qu'une onde positive d'origine temporelle augmentait au cours du temps de manière similaire à la probabilité de percevoir deux flux sonores. Il semblerait donc que les réponses électrophysiologiques provenant du cortex auditif seraient plutôt liées au percept qu'aux caractéristiques physiques de la séquence sonore.

Il est important de noter que si les activités enregistrées chez l'animal proviennent clairement du cortex auditif primaire, il est fort probable que les réponses évoquées, enregistrées chez l'Homme, reflètent plutôt l'activité de plusieurs aires auditives associatives. De plus, une nouvelle analyse des signaux enregistrés par Gutschalk (2005), Snyder (2006) et leurs collaborateurs, focalisée sur les réponses de latence moyenne, n'a pas mis en évidence le même effet que celui observé pour le P1 et le N1 (Micheyl *et al.*, 2007).

### **Adaptation neuronale**

Micheyl et collaborateurs (2005) ont spécifiquement étudié la mise en place du percept de deux flux séparés pour comprendre les mécanismes neurophysiologiques de la ségrégation séquentielle de flux sonores. Ils ont enregistré les activités unitaires en réponse à une séquence auditive ABA-ABA, dans le cortex auditif primaire du macaque éveillé. La fréquence porteuse des sons A était ajustée pour chaque site enregistré pour être au plus proche de la fréquence préférée de ce site. La fréquence du son B différait de celle du son A par 1, 3, 6 ou 9 demi-tons. Ils ont observé une forte diminution de la réponse aux sons B quand la séparation entre les sons A et B augmentait, plus forte en présence plutôt qu'en absence des sons A (figure 4.11 page suivante). Ces résultats suggéraient l'intervention d'un mécanisme de suppression sélectif à la fréquence, confortant, encore une fois, les résultats de Fishman et collaborateurs (2001).

Ils ont ensuite comparé les réponses aux sons du premier triplet ABA et du dernier de chaque séquence. Ils ont trouvé que les réponses aux sons du dernier triplet étaient systématiquement plus faibles que celles aux sons du premier (figure 4.11 page ci-contre). En fait, ces réponses aux sons A et B diminuaient fortement au début de la séquence (pendant les deux premières secondes). Ces résultats suggèrent l'intervention de mécanisme d'adaptation ou d'habituation dans le cortex auditif primaire. Les auteurs ont alors considéré la probabilité (à travers les essais) pour que la réponse (le taux de décharge) aux sons B dépasse un certain seuil comme le prédicteur de la probabilité pour que la séquence soit perçue comme deux flux distincts chez le macaque. Ils l'ont ensuite comparé à la probabilité pour que la séquence soit perçue comme deux flux distincts par l'Homme (mesure comportementale directe). Ils ont trouvé que ces deux probabilités chez le macaque et l'Homme suivaient les mêmes tendances en fonction du temps et de la séparation en fréquences entre les sons A et B (panneau C de la figure 4.11 page suivante). Micheyl et collaborateurs ont



donc proposé un nouveau modèle physiologique de la ségrégation de flux sonores suggérant que la perception de deux flux sonores dépendrait d'un seuil :

- si ce seuil est dépassé par les réponses aux sons A et B au sein de la même population neuronale, la séquence est perçue comme un seul flux sonore ;
- si ce seuil est dépassé par les réponses aux sons A et B au sein de populations neuronales séparées spatialement (sur un axe tonotopique), la séquence est perçue comme deux flux sonores distincts.

Ce modèle rejoint fortement celui de Fishman et collaborateurs (2001), mais prend en compte un mécanisme supplémentaire, l'adaptation qui fait que les réponses aux sons A et B diminuent et peuvent passer en dessous du seuil au cours du temps et donc qu'une même séquence n'est pas perçue de la même façon au début et à la fin (figure 4.9 page 90). Il ne permet cependant pas d'expliquer pourquoi le percept d'une même séquence peut alterner spontanément entre un et deux flux. Des effets descendants, difficiles à étudier chez le macaque, entrent probablement en jeu.

Ce processus d'adaptation, enregistré dans le cortex auditif primaire peut, lui aussi, avoir lieu au cours des précédentes étapes du traitement auditif. Ainsi, s'il est fort vraisemblable que la ségrégation de flux sonores repose sur des mécanismes de suppression sélective et d'adaptation neuronale, il est difficile de savoir, à partir de ces données, si ce processus a lieu au niveau cortical ou sous-cortical.

Ces résultats suggèrent tous un modèle "spatial" : plus les populations neuronales activées par les sons A et B sont disjointes spatialement, plus la séquence sera perçue comme deux flux distincts. Ce modèle est facilement concevable pour une ségrégation basée sur la fréquence porteuse car de nombreuses régions auditives présentent une organisation tonotopique. Mais il est aussi valable pour une ségrégation basée sur d'autres indices. En effet, des sons différents en localisation spatiale, timbre ou autre, sont fortement susceptibles d'activer des populations neuronales distinctes qui pourront être spécifiquement sensibles (en termes de suppression et d'adaptation) à ces caractéristiques acoustiques. Même si ces populations sont entrelacées spatialement, elles seront d'autant plus dissociées que la différence entre les sons sera grande. Il reste cependant à découvrir s'il existe un processus de plus haut niveau qui interprète cette dissociation des populations activées par les divers événements acoustiques pour conduire à l'établissement de l'organisation perceptive.

#### 4.4.2 Un détecteur de plusieurs objets sonores simultanés

L'organisation simultanée a surtout été explorée chez l'Homme avec des sons complexes harmoniques ou dont toutes les composantes, sauf une, sont harmoniques (panneau C de la figure 4.3 page 80).

##### Une négativité liée à la présence de plusieurs objets sonores

Alain et collaborateurs ont effectué plusieurs études pour comprendre les mécanismes neurophysiologiques induisant la perception d'un seul son complexe dont toutes les composantes sont harmoniques et la perception d'un son complexe et d'un son pur quand une des composantes n'est plus harmonique (voir Alain, 2007, pour une revue).

Ils ont observé (Alain *et al.*, 2001b, 2002), en condition passive (lecture ou visualisation d'un film muet), une onde négative générée en réponse aux sons non harmoniques vers 180 ms après le début du stimulus (figure 4.12 page suivante). Ils l'ont nommée la négativité liée aux objets ou "object related negativity" (ORN). Cette onde présentait une topographie similaire à celle de l'onde N1 et serait générée dans les cortex temporaux supérieurs. De plus, l'amplitude de cette onde était d'autant plus grande que la probabilité de percevoir deux sons simultanés (un son pur et un son complexe harmonique) augmentait. L'amplitude de cette onde ORN était aussi augmentée si la composante déviante du son harmonique était présentée à une autre position que le son complexe, augmentant ainsi la probabilité de percevoir deux objets sonores distincts (McDonald et Alain, 2005).

Une onde ORN vers 200 ms a aussi été observée quand la perception de deux bruits simultanés était provoquée par une différence de position induite par un délai inter-aural, en conditions d'écoute active ou passive (Johnson *et al.*, 2003; Hautus et Johnson, 2005). De même, elle serait générée vers 145 ms lors de la perception de deux voyelles simultanées quand leurs fréquences fondamentales diffèrent d'au moins 1 demi-ton et qu'elles sont plus facilement identifiables (Alain *et al.*, 2005).

Ces résultats suggèrent que l'ORN ne reflète pas tout simplement une détection automatique des composantes non harmoniques, mais indexe plutôt la perception de plusieurs objets sonores simultanés. L'onde ORN pourrait correspondre à un processus de détection de la présence de plusieurs objets sonores simultanément ou pourrait refléter, comme la MMN, le traitement de ces objets sonores une fois séparés. Ainsi, une question importante demeure en suspens : l'onde ORN est-elle un détecteur ou un marqueur d'objets sonores simultanés ?

### Un détecteur automatique ?

Cette onde ORN a donc été obtenue indépendamment de l'attention, même lorsque les sujets effectuaient une tâche difficile orientée vers d'autres sons (Alain et Izenberg, 2003) ou vers la modalité visuelle (Dyson *et al.*, 2005). Elle semble donc refléter un processus automatique de ségrégation de sons simultanés.

Cependant, elle peut aussi être modulée par des processus descendants. En effet, l'amplitude de l'onde ORN peut être plus grande quand les sujets doivent indiquer le percept engendré par les sons (un ou deux sons) qu'en situation d'écoute passive (Alain *et al.*, 2001b, 2002). Ainsi, l'onde ORN refléterait des processus automatiques qui pourraient être facilités par des processus descendants, tels que l'attention. Dans les conditions d'écoute active, l'onde ORN était accompagnée d'une autre composante vers 400 ms (figure 4.12 page suivante), une onde P400 (Alain *et al.*, 2001b, 2002, 2005; Hautus et Johnson, 2005). Cette réponse plus tardive pourrait refléter des traitements de plus haut niveau comme l'identification des objets sonores et la génération de la réponse motrice appropriée.

De plus, l'onde ORN n'a pu être observée qu'en condition d'écoute active, en réponse à une composante harmonique différant des autres harmoniques en localisation spatiale (McDonald et Alain, 2005). Les indices spatiaux sont connus pour être des indices de ségrégation plus faibles que les indices spectraux et ne suffiraient peut-être pas à déclencher automatiquement la ségrégation des objets sonores. Dans ce cas, des processus descendants seraient indispensables à la séparation perceptive des objets sonores.

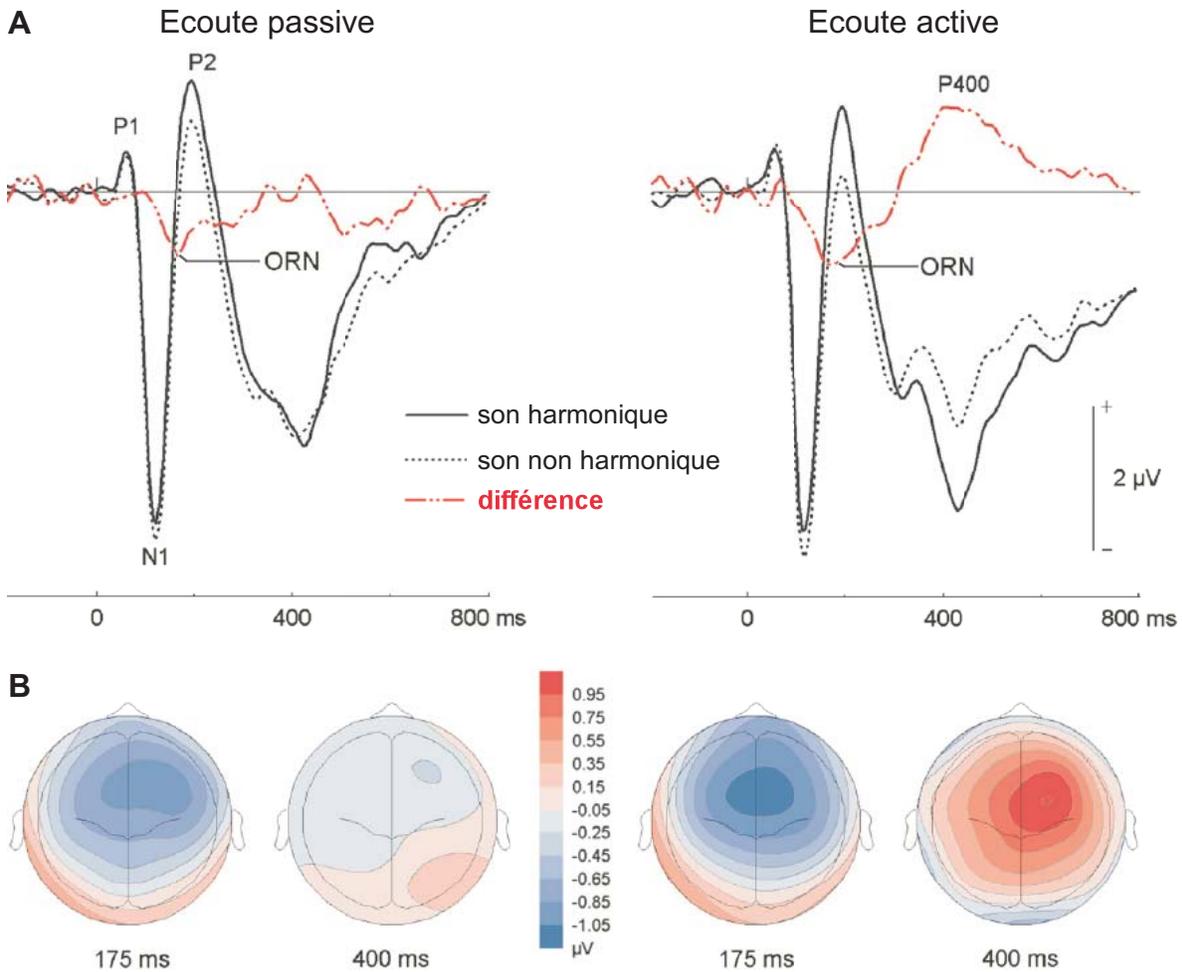


FIG. 4.12 – Réponses évoquées par un son harmonique ou un son complexe (non harmonique) dont seule la deuxième composante n'est pas harmonique. **A.** Décours temporel des réponses enregistrées sur une électrode fronto-centrale droite en condition d'écoute passive (colonne gauche) et active (colonne droite). La différence entre les réponses aux deux sons est représentée en rouge. L'ORN provoquée par la déviation d'une composante au sein d'un son harmonique est présente dans les deux conditions alors que l'onde tardive P400 n'est présente qu'en condition d'écoute active. **B.** Topographie de l'ORN et de la P400. Adapté de Alain (2007).

De la même manière que pour la ségrégation séquentielle, il est possible d'imaginer que lorsque l'amplitude de l'ORN dépasse un certain seuil, la scène s'organise en plusieurs objets sonores plutôt qu'un seul. Les processus descendants, comme l'attention ou l'apprentissage, en modulant l'amplitude de l'ORN pourraient modifier cette organisation et favoriser la séparation des objets sonores quand les différences acoustiques entre les différents objets sont peu importantes. Ce modèle suggère, comme dans la section 4.3 page 80, que l'organisation perceptive repose sur des processus automatiques dépendant des caractéristiques physiques des sons, mais qu'elle peut être influencée de manière très précoce par des processus descendants.

### 4.4.3 Interaction de plusieurs mécanismes dans l'analyse de la scène auditive

Étant donné le grand nombre de facteurs qui peut influencer l'organisation perceptive (section 4.2 page 76), il est peu probable que celle-ci repose sur un seul mécanisme neuronal dans une région cérébrale bien particulière. Il est plus vraisemblable que l'analyse de la scène auditive repose sur plusieurs mécanismes neuronaux qui peuvent interagir entre eux.

Ainsi, les processus automatiques semblent reposer sur plusieurs mécanismes neuronaux impliqués dans l'encodage des caractéristiques physiques des sons, comme la suppression neuronale spécifique à la fréquence (ou à une autre propriété acoustique) et l'adaptation. Ces mécanismes pourraient se manifester à différents niveaux du traitement des informations auditives.

Les multiples processus descendants vont moduler ces mécanismes automatiques à différents niveaux de la construction de l'organisation perceptive. Cette modulation sera d'autant plus précoce que la séparation des objets et flux sonores est difficile à partir des informations acoustiques uniquement, c'est-à-dire que la scène auditive est ambiguë.

L'étude des mécanismes neurophysiologiques impliqués dans l'analyse de la scène auditive a mis en évidence différents mécanismes qui permettraient la construction des flux ou objets sonores. On peut cependant se demander comment ces processus sont ensuite interprétés pour construire une représentation cohérente de chaque objet sonore. Une hypothèse possible est l'implication, comme dans la modalité visuelle de processus oscillatoires (voir la partie 1.3.6 page 26 pour des précisions sur les activités cérébrales oscillatoires) dans le liage perceptif : les régions impliquées dans le traitement des différentes caractéristiques de chaque objet ou flux sonore pourraient interagir par synchronisation oscillatoire. Chaque objet ou flux en présence serait représenté par un réseau oscillant à une fréquence spécifique.



# Problématique

Cette présentation de divers aspects de la perception auditive met en exergue l'importance de l'analyse fréquentielle dans le traitement des informations auditives, en particulier dans l'étape cruciale de l'analyse de la scène auditive. Le parallèle entre la dimension fréquentielle en audition et la dimension spatiale en vision a souvent été fait et se justifie par les organisations tonotopique d'une part, et rétinotopique d'autre part, notamment des aires sensorielles primaires corticales.

Cependant cette vision de la perception auditive est tout à fait incomplète. Si une scène visuelle peut être statique, l'émission d'une source sonore n'a de sens qu'au cours du temps. Ainsi, il est possible d'apprécier, presque instantanément, la complexité d'une scène visuelle, alors que la richesse d'une scène auditive ne transparaît qu'à travers les variations temporelles du signal acoustique. Ce sera justement ces variations acoustiques au cours du temps qui vont nous permettre de séparer et d'identifier les sources sonores qui nous entourent ou de comprendre la signification des sons.

La perception auditive repose donc en fait sur l'intégration temporelle d'un message acoustique qui varie au cours du temps. Cependant, par tradition et souci de simplification, la plupart des études sur les mécanismes cérébraux de l'audition ont utilisé des sons simples et courts, ne dépassant pas quelques centaines de ms. De plus, les techniques d'imagerie métabolique (IRMf et PET) ne permettent pas d'analyser l'activité cérébrale avec une précision temporelle suffisante. Les différentes techniques électrophysiologiques (EEG, MEG et SEEG) ont montré qu'au delà des réponses transitoires, il existe des activités cérébrales qui se maintiennent dans le temps au cours d'une stimulation sonore prolongée (réponses soutenue et entretenue, par exemple). Cependant, le nombre d'études s'intéressant à ces réponses demeurent restreint.

Il apparaît donc important d'étudier la dynamique temporelle de l'intégration auditive, et notamment d'explorer les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans la perception de flux sonores continus de longue durée (supérieure à une seconde). L'utilisation des techniques électrophysiologiques de surface ou intracérébrale est particulièrement appropriée puisqu'elles possèdent une résolution temporelle très précise.

Les travaux présentés dans les chapitres suivants se focalisent sur les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans trois étapes essentielles et étroitement liées de la perception auditive :

- l'intégration au cours du temps des attributs spectraux et spatiaux d'un flux sonore (Chapitre 5 page 103) ;
- l'intégration de deux flux sonores simultanés (Chapitres 6 page 129 et 7 page 157) ;
- l'effet de l'attention sur l'intégration d'un ou deux flux sonores (Chapitres 5 page 103 et 7 page 157).

Ces travaux expérimentaux reposent sur l'investigation de l'ensemble des réponses électrophysiologiques corticales qui pourraient être impliquées dans l'encodage de flux sonores de longue durée dans différents contextes acoustiques et attentionnels.

Pour chaque étude, les objectifs, les méthodes utilisées, les principaux résultats et leur discussion sont présentés en insistant sur les spécificités de chaque expérience et leurs points communs. La plupart de ces travaux a fait l'objet d'articles. Ceux-ci sont intégrés à cette thèse et fournissent des informations complémentaires sur les expériences effectuées et les résultats trouvés.

Deuxième partie  
Travaux expérimentaux



# Chapitre 5

## Intégration des variations spatiales et spectrales d'un flux sonore et attention sélective

### 5.1 Objectifs

D'après le modèle *What/Where*, les informations auditives seraient traitées en parallèle selon deux voies (présentées dans la section 2.2 page 47), une voie ventrale temporo-frontale permettant la reconnaissance des sources sonores et une voie dorsale temporo-pariéto-frontale impliquée dans le traitement des aspects spatiaux des sons. Ce modèle demeure controversé, notamment en ce qui concerne les rôles du *planum temporale* et du cortex pariétal au sein de la voie dorsale (voir la partie 2.2.2 page 50 pour plus de détails).

La plupart des travaux sur ce sujet chez l'Homme a été menée en IRMf et en PET. L'inconvénient de ces approches est leur faible résolution temporelle qui ne permet pas la dissociation des différents processus engagés au cours d'une tâche ou de la présentation de stimuli, en fonction de leur déroulement temporel.

Peu d'études en EEG ou MEG ont comparé directement les traitements des informations auditives spatiales et non spatiales ("objet"). Ces études se sont surtout intéressées à la mémorisation des attributs spatiaux et spectraux de sons brefs (Rama *et al.*, 2000; Anourova *et al.*, 2001; Anurova *et al.*, 2003). Elles ont montré qu'un même réseau cérébral pariéto-frontal était impliqué dans la mémorisation des propriétés spatiales et spectrales des sons, mais que ces propriétés semblaient être encodées différemment au sein des cortex auditifs. Ce dernier résultat a été confirmé par deux travaux en MEG. Les générateurs de la réponse N1 ont d'abord été dissociés au sein du cortex auditif au cours d'une tâche de détection soit de cibles spatiales, soit de cibles "objet", au sein d'une série de sons environnementaux à des localisations variables (Herrmann *et al.*, 2002). Puis Ahveninen et collaborateurs (2006) ont montré que les sources de la réponse N1 dans le cortex auditif postérieur seraient plus sensibles à un processus d'adaptation sélectif à la localisation alors que celles dans le cortex auditif antérieur seraient plus sensibles à un processus d'adaptation sélectif au contenu spectral.

Ces résultats montrent que l'électrophysiologie est adaptée à l'étude des voies auditives *What* et *Where* chez l'Homme. En effet, le déroulement temporel précis des activités permet

de dissocier les régions impliquées dans l'encodage des propriétés acoustiques de celles recrutées par des processus de plus haut niveau comme la mémoire.

Nous avons utilisé cette précision temporelle dans une étude électrophysiologique à partir d'électrodes de surface pour identifier les activités liées au traitement d'un flux sonore de longue durée, et plus spécifiquement à l'encodage des variations spectrales ou spatiales de ce flux (section 5.2 ci-dessous). En contrôlant l'attention des sujets, nous avons pu dissocier les régions impliquées dans le traitement soutenu automatique des attributs auditifs spatiaux ou spectraux, d'une part, et le réseau cérébral engagé dans des processus de plus haut niveau comme l'attention et la préparation motrice, d'autre part.

Pour préciser au sein du cortex auditif les régions impliquées dans le traitement actif et soutenu des variations acoustiques spectrales ou spatiales, nous avons aussi réalisé une étude électrophysiologique intracérébrale chez des patients épileptiques avec des flux sonores de longue durée (section 5.3 page 106).

## 5.2 Étude électrophysiologique de surface : Article 1

*Stimuli et tâches* (voir les pages 123, 124 et 125 pour plus de détails)

L'EEG de scalp de 16 adultes volontaires a été enregistré au cours d'un protocole expérimental auditif.

Dans cette expérience, chaque stimulus était un son d'une durée comprise entre 1715 et 3080 ms, perçu comme un flux sonore (figure 5.1 page ci-contre). Il s'agissait d'un bruit filtré (5 demi-tons de largeur de bande), modulé de manière sinusoïdale en amplitude à 28.57 Hz (bouffées de 35 ms). Chaque flux était composé de deux parties (stationnaire et dynamique). Pendant la partie stationnaire, la position spatiale (en face du sujet) était fixe. Pendant la partie dynamique, le flux sonore variait, soit en localisation spatiale (en azimut), soit par son contenu fréquentiel, en suivant une trajectoire en zigzag (linéaire par morceaux). Le mouvement spatial du flux a été obtenu en filtrant chacune des bouffées par une fonction de transfert calculée sur une tête artificielle standard (voir <http://sound.media.mit.edu/KEMAR.html>). Le signal stéréophonique, ainsi construit, tenait compte des différences de temps et d'intensité interaurales ainsi que des pondérations spectrales dans chaque oreille.

Les flux sonores, variant fréquemment ou spatialement, étaient présentés successivement de manière aléatoire dans une même série. Dans la tâche d'attention, les sujets devaient indiquer, à l'aide d'un joystick à quatre positions, la direction finale du flux (droite, gauche ou haut, bas pour aiguë, grave). Dans la tâche contrôle, les sujets devaient comparer deux bruits cibles supplémentaires émis vers la fin du flux sonore qui différaient soit en localisation spatiale, soit en contenu fréquentiel. Ils répondaient à l'aide du même joystick.

Cette étude correspond donc à un protocole à deux facteurs à deux niveaux : le type de variations du flux sonore (spatiales ou fréquentielles) et l'orientation de l'attention (focalisée ou détournée du flux sonore). Dans la tâche d'attention, les sujets étaient focalisés sur les variations du flux sonore, celles-ci étaient donc traitées activement. Par contre, dans la tâche contrôle, l'attention des sujets était détournée des variations, mais restait orientée vers la modalité auditive ; les variations étaient donc traitées de manière automatique.

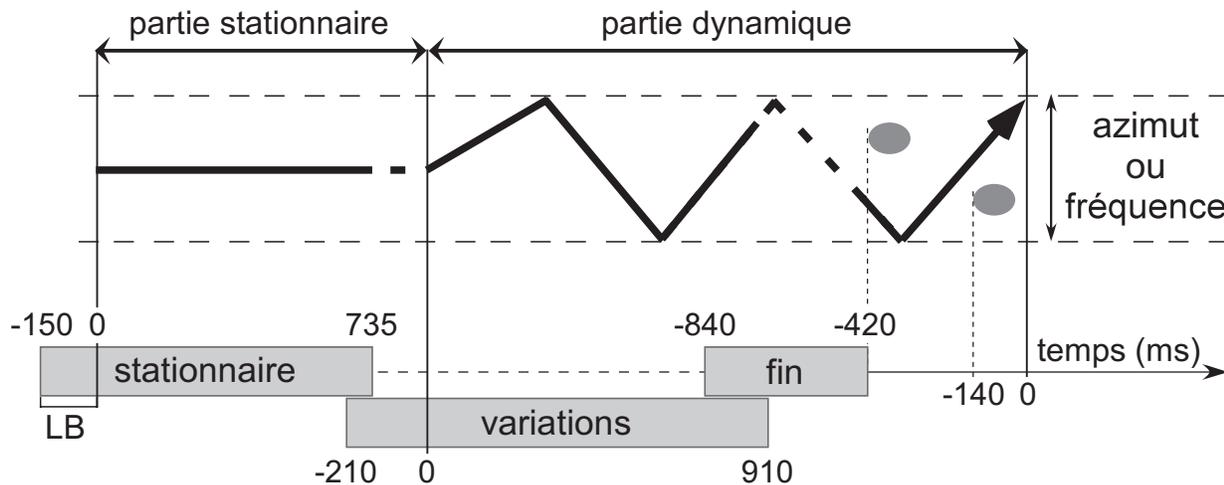


FIG. 5.1 – Stimuli. Chaque flux sonore était composé de deux parties (stationnaire et dynamique). Pendant la partie dynamique, le flux variait, soit en azimut, soit en fréquence, en suivant une trajectoire en zigzag. Dans la tâche contrôle, les sujets devaient comparer deux bruits cibles superposés à la fin du flux sonore (ovales gris). Trois périodes de temps différentes ont été définies pour l'analyse des signaux : stationnaire (calée sur le début du flux), variations (calée sur le début des variations) et fin (calée sur la fin du flux). LB = ligne de base.

*Analyse des données électrophysiologiques de surface* (voir les pages 125 et 126 pour plus de détails)

La réponse évoquée moyenne a été calculée sur les parties communes à tous les stimuli (avant apparition des cibles), c'est-à-dire selon trois périodes de temps différentes (voir la figure 5.1) avec une ligne de base commune (entre -150 et 0 ms par rapport au début du flux) : stationnaire (calée sur le début du flux), variations (calée sur le début des variations) et fin (calée sur la fin du flux).

Afin d'analyser la structure spatio-temporelle des réponses, les cartes de potentiels de surface ont été générées grâce à une interpolation par spline sphérique. Pour obtenir une meilleure résolution spatiale et séparer les diverses composantes présentes à chaque instant, les densités radiales de champs de courant ("scalp current density", SCD) ont ensuite été estimées en calculant la dérivée seconde spatiale (laplacien de surface) des distributions de potentiels interpolés (Perrin *et al.*, 1987). Les densités de champs de courant ont les propriétés de ne pas dépendre de l'électrode de référence et d'avoir des distributions topographiques plus focales que les distributions de potentiels de surface. Elles permettent donc de dissocier les activités, superposées dans le temps et l'espace, de plusieurs sources cérébrales, sans émettre d'hypothèses au préalable sur le nombre de sources et leur éventuelle localisation (la comparaison des topographies des potentiels évoqués classiques et des SCD est possible page 118).

Les différences entre les conditions ont été estimées par une analyse de variances à 2 facteurs ("type de variations" et "attention") à 2 niveaux à travers les sujets, sur les amplitudes moyennes dans des fenêtres temporelles adaptées à chaque type de réponse transitoire ou soutenue à partir des signaux SCD (voir la page 126 pour plus de détails).

## 5.3 Étude électrophysiologique intracérébrale

*Stimuli et tâches* Au cours d'un test auditif, l'EEG intracérébral a été enregistré à partir d'électrodes profondes, implantées dans les cerveaux de cinq patients épileptiques en vue d'un traitement chirurgical (deux patients implantés dans l'hémisphère gauche et trois dans l'hémisphère droit).

Le protocole utilisé dans cette étude était une adaptation de celui de l'expérience en EEG de scalp (section précédente 5.2 page 104) : le flux sonore était aussi un bruit filtré (5 demi-tons de largeur de bande), modulé en amplitude à 28.57 Hz. Dans cette étude, le flux sonore durait 1600 ms et variait à la fois en fréquence et en position spatiale de manière linéaire monotone. Pour chaque série d'enregistrement, les patients devaient réaliser une tâche, spatiale ou fréquentielle. Dans la tâche spatiale, ils devaient indiquer la direction spatiale finale du flux sonore (droite ou gauche). Dans la tâche fréquentielle, ils devaient indiquer la direction spectrale finale du flux sonore (haut pour les aigus ou bas pour les graves). La réponse était aussi effectuée avec un joystick à quatre positions. La trajectoire des variations était donc simplifiée par rapport au protocole d'EEG de surface pour tenir compte des capacités attentionnelles des patients épileptiques.

Ainsi, dans cette étude, les patients entendaient les mêmes flux sonores dans les deux tâches, mais devaient focaliser leur attention sur un attribut spécifique des flux (spatial ou spectral). Les deux attributs étaient donc traités, l'un automatiquement et l'autre activement.

*Analyse des données électrophysiologiques intracérébrales* Les patients avaient tous des électrodes dans le cortex temporal supérieur, les électrodes T traversant le *planum polare* ou la partie antéro-latérale du gyrus de Heschl, les H la partie postéro-médiale du gyrus de Heschl et le *planum temporale*, les G et R le *planum temporale* postérieur et les N surplombant les électrodes H (figure 5.4 page 109).

La réponse évoquée moyenne a été calculée, dans les deux conditions, sur la durée totale du flux sonore avec une ligne de base entre -150 et 0 ms par rapport au début du flux.

Les différences entre les deux conditions ont été estimées, chez chaque patient, par un test non paramétrique de Mann-Whitney à travers les essais, sur des fenêtres temporelles glissantes avec la correction de Bonferroni pour les tests multiples (à partir d'un  $p=0,01$ ).

## 5.4 Principaux résultats

### 5.4.1 Au sein du cortex auditif

#### Étude électrophysiologique de surface

La partie stationnaire nous a permis d'identifier, au niveau des électrodes temporales, les réponses évoquées au sein du cortex auditif par un flux sonore modulé en amplitude de longue durée : des réponses transitoires (N1 et P2) au début du flux et des réponses soutenue et entretenue ("steady-state"). Parmi ces réponses temporelles, la réponse transitoire N1 et la réponse soutenue étaient augmentées par l'attention (voir page 119).

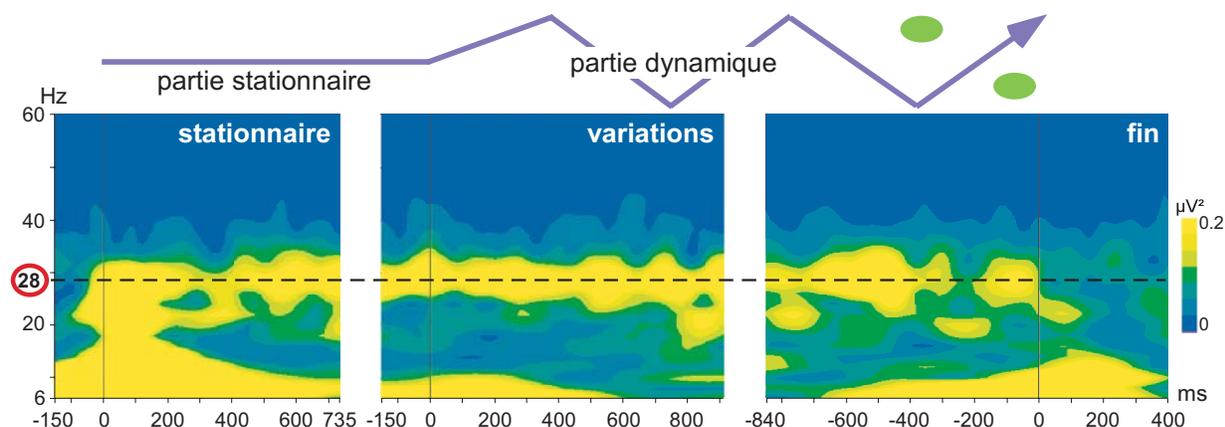


FIG. 5.2 – Représentation temps-fréquence de la réponse entretenue. Pour chaque condition, au niveau du site temporel inférieur gauche, les signaux en densités de champs de courant sont convolués avec une ondelette complexe de Morlet afin d'obtenir la représentation temps-fréquence des activités oscillatoires (voir la partie 1.3.6 page 26 pour plus de détails). La moyenne des quatre conditions est représentée ici. Une forte activité oscillatoire autour de 28-29 Hz, correspondant à la réponse entretenue, est mise en évidence sur toute la durée du stimulus.

Les réponses entretenue (figure 5.2 ci-dessus) et soutenue persistaient pendant toute la durée du flux. Si aucune modulation de la réponse entretenue n'a pu être observée, la réponse soutenue temporelle gauche présentait une amplitude plus forte pour les variations fréquentielles que pour les variations spatiales pendant la partie dynamique (figure 5.5 page 110).

De plus, l'analyse de variances a révélé un effet d'interaction entre les facteurs "attention" et "type de variations". Les tests post-hoc de Wilcoxon ont montré que l'activité temporelle gauche était plus forte (figures page 119) :

- quand les variations étaient fréquentielles plutôt que spatiales, quelle que soit l'orientation de l'attention ;
- quand l'attention était focalisée, plutôt que détournée, sur les variations fréquentielles.

Des réponses transitoires N1 et P2 étaient également visibles au début des variations spectrales ou spatiales du flux. Ces réponses transitoires provoquées par le début des variations ont été étudiées avec une correction de ligne de base par rapport aux 150 ms précédant le début de ces variations. La réponse N1, ainsi obtenue, présentait une amplitude beaucoup plus importante pour les variations spectrales que pour les variations spatiales (figure 5.3 page suivante).

La modulation du N1 et de la réponse soutenue en fonction du type de variations, pendant la partie dynamique uniquement, suggère un traitement automatique différentiel des attributs spectraux et spatiaux au sein du cortex auditif.

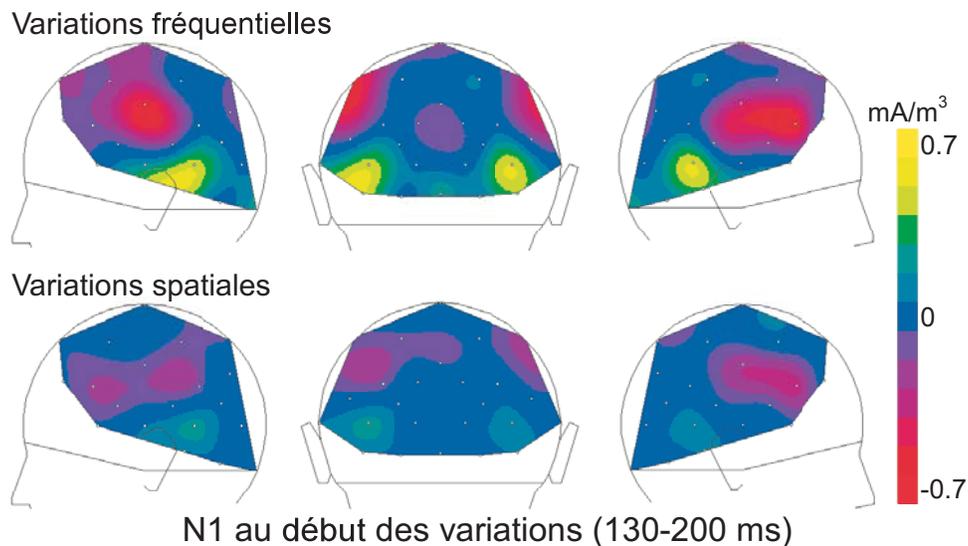


FIG. 5.3 – Topographie en densités de champs de courant de l’onde N1 au début des variations. Au niveau des sites temporaux, la topographie du N1, entre 130 et 200 ms après le début des variations, est semblable à celle du N1 au début du flux (dont la topographie est présentée page 118). Cependant, elle ne présente pas de composante frontale. Cette réponse N1 est plus importante pour les variations fréquentielles que spatiales, dans les deux hémisphères.

### Étude électrophysiologique intracérébrale

#### *Localisation des différentes réponses électrophysiologiques au sein du cortex auditif*

Dans l’étude intracérébrale, les réponses transitoires, soutenue et entretenue ont pu être localisées plus précisément au sein du cortex auditif. Une réponse transitoire précoce vers 35 ms ( $\pm 7$  ms) était générée dans la partie profonde du gyrus de Heschl (cortex auditif primaire). Elle était suivie d’une autre réponse transitoire vers 130 ms ( $\pm 30$  ms), puis d’une réponse soutenue jusqu’à la fin du son, qui étaient enregistrées sur la plupart des électrodes (dans le gyrus de Heschl et les *planum polare* et *temporale*). Enfin, la réponse entretenue vers 29 Hz, superposée à la réponse soutenue, était générée dans le cortex auditif primaire bilatéralement et dans la partie antéro-latérale du gyrus de Heschl dans l’hémisphère droit. La topographie de ces différentes réponses électrophysiologiques au sein du cortex auditif sera aussi abordée dans les deux chapitres suivants (chapitres 6 page 129 et 7 page 157) et dans la discussion générale (chapitre ?? page ??).

#### *Effets de l’orientation de l’attention sur les réponses électrophysiologiques* (figure 5.4 page ci-contre)

Des effets très variables, principalement dans le *planum temporale*, ont été observés sur les réponses transitoires entre 130 et 240 ms après le début du flux. Aucun effet n’a pu être identifié sur la réponse entretenue. Par contre, à des latences distinctes et dans différentes régions, la réponse soutenue présentait une plus forte amplitude quand l’attention était focalisée sur les variations spatiales plutôt que sur les variations spectrales (figure 5.4 page suivante). Dans l’hémisphère gauche, entre 250 et 500 ms, cet effet était localisé à la jonction postérieure entre le gyrus de Heschl et le *planum temporale* (probablement l’aire PA) et

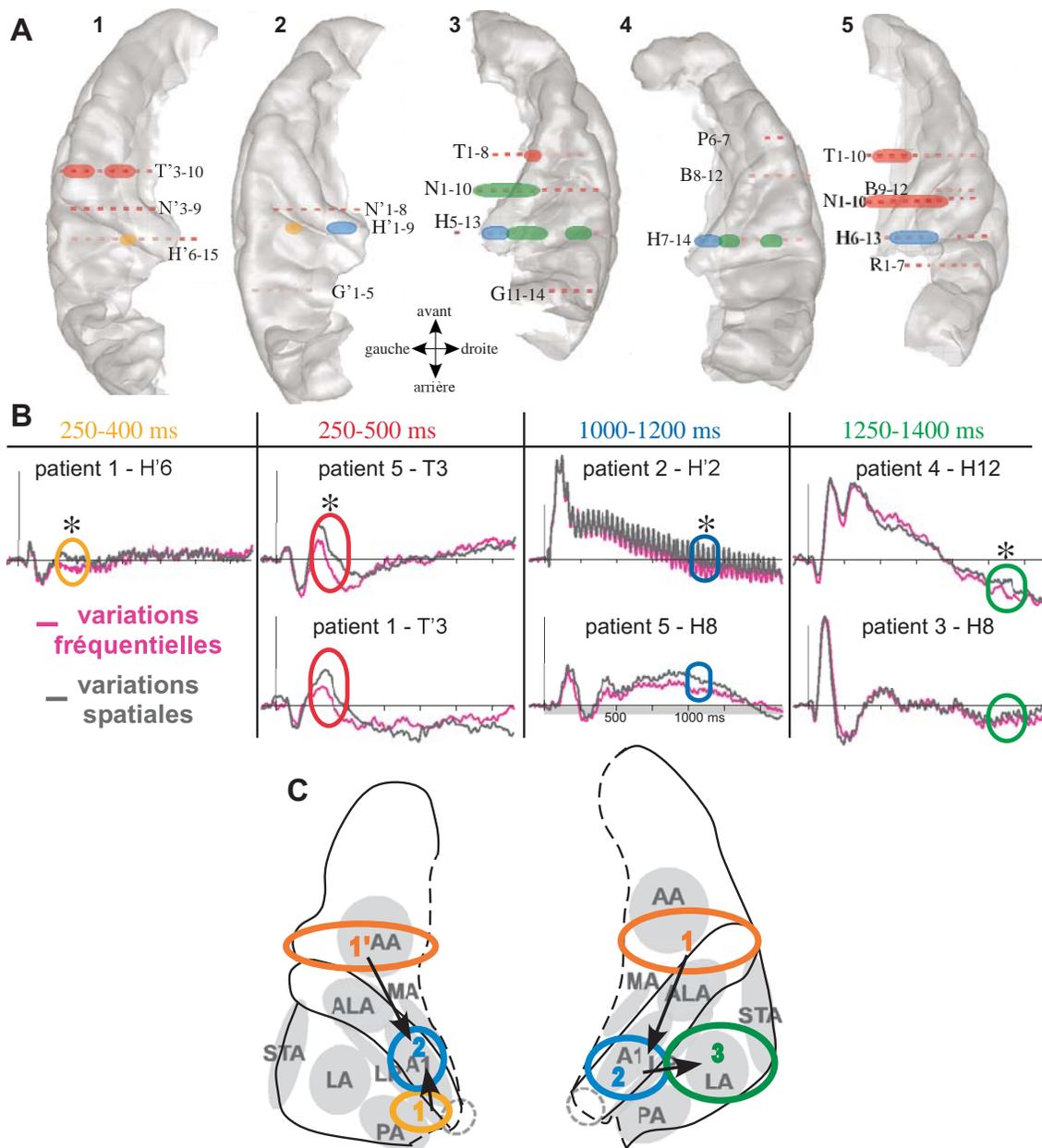


FIG. 5.4 – Effets de l'orientation de l'attention sur la réponse soutenue. **A.** Localisation des effets sur les cortex temporaux des patients (vus de dessus). Pour chaque patient (de 1 à 5), le cortex temporal implanté a été isolé par une méthode de segmentation des coupes IRM 3D du cerveau. La position des électrodes a été reportée sur chacun des cortex temporaux supérieurs. Les électrodes présentant des effets sont indiquées par des ovales de couleur, les couleurs correspondant aux latences indiquées en B. **B.** Exemples de réponses évoquées obtenues dans les deux conditions (attention vers les variations fréquentielles en rose ou spatiales en gris). Les effets (activité soutenue plus importante quand l'attention est orientée vers les variations spatiales plutôt que fréquentielles) sont représentés par des ovales. Les étoiles indiquent les effets qui persistaient après la correction de Bonferroni pour les tests multiples ( $p < 0.01$  corrigé), les autres ont été obtenus avec un  $p < 0.01$  non corrigé. **C.** Distribution spatio-temporelle des effets de l'orientation de l'attention sur la réponse soutenue. Cette distribution est superposée au schéma des cortex auditifs obtenu à partir du cerveau standard du MNI et aux aires auditives identifiées chez l'Homme (d'après la figure 2.1 page 36).

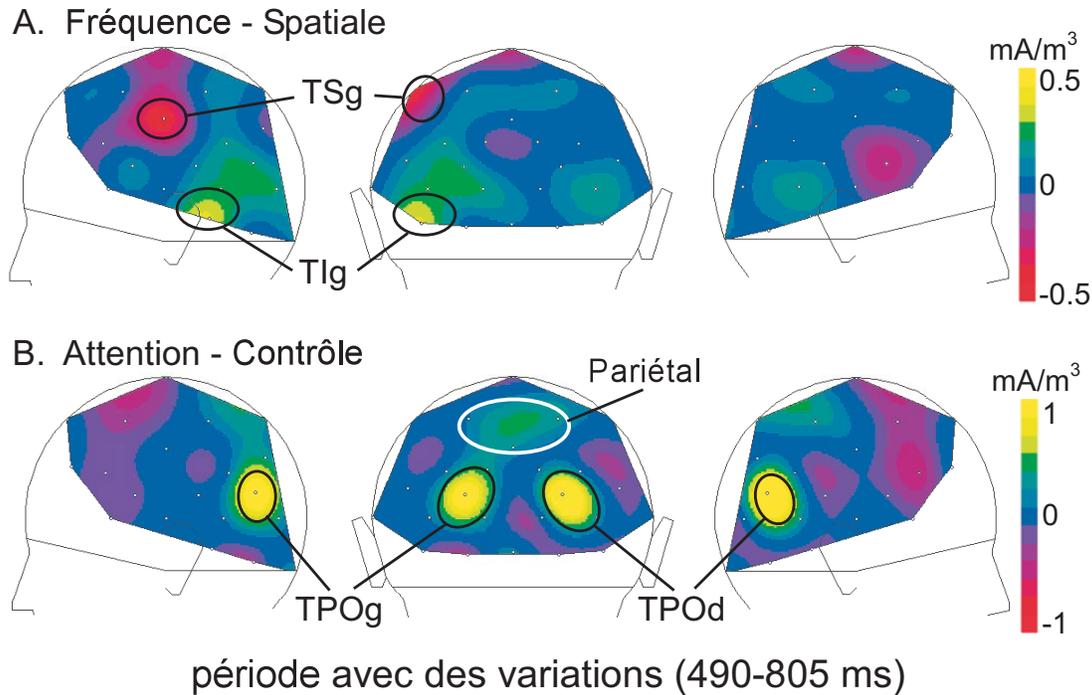


FIG. 5.5 – Topographie en densités de champs de courant des principaux effets entre 490 et 805 ms après le début des variations. **A.** La topographie de la différence entre les variations fréquentielles et spatiales montre une plus forte activation des composantes temporales gauches quand les variations sont fréquentielles. **B.** La topographie de la différence entre les conditions d'attention et contrôles montre une plus forte activation des sites pariétal et temporo-pariéto-occipitaux quand l'attention est focalisée sur le flux sonore. TIg = temporal inférieur gauche, TPOg = temporo-pariéto-occipital gauche, TPOd = temporo-pariéto-occipital droit, TSg = temporal supérieur gauche.

dans le *planum polare* (aire AA), puis il se retrouvait dans le cortex auditif primaire (A1) entre 1000 et 1200 ms. Dans l'hémisphère droit, entre 250 et 500 ms, cet effet était localisé uniquement dans le *planum polare* (aire AA), il se retrouvait ensuite dans le cortex auditif primaire entre 1000 et 1200 ms, puis dans le *planum temporale* (aire LA) entre 1250 et 1400 ms.

Ces résultats suggèrent que :

- plusieurs aires auditives primaire et associatives sont impliquées dans le traitement actif des variations spectrales et spatiales ;
- il existe des mécanismes différents dans les deux hémisphères pour le traitement actif des informations auditives ;
- l'activité du cortex auditif primaire peut être modulée en fonction de l'orientation de l'attention par des effets descendants probablement issus des aires associatives.

Ainsi, la dissociation des traitements actifs des variations spectrales ou spatiales suivrait une dynamique spatio-temporelle complexe au sein du cortex auditif.

### 5.4.2 Au-delà des cortex auditifs

Le traitement des attributs spatiaux ou spectraux des sons, au-delà du cortex auditif, n'est abordé que dans l'étude électrophysiologique de surface. Dans cette étude, en plus des activités observées au niveau des cortex temporaux, des activités aux niveaux de sites frontaux, pariétaux et temporo-pariéto-occipitaux ont été observées. Seule l'activité frontale présentait, comme les activités temporales, des réponses transitoires aux débuts du flux et des variations. Par contre, toutes les activités étaient soutenues pendant toute la durée du flux sonore et avaient tendance à augmenter au début des variations. Celles-ci ne différaient pas en fonction du type de variations, mais étaient fortement modulées par l'attention (figures pages 119 et 120). La réponse soutenue frontale augmentait avec l'attention pendant la partie stationnaire, uniquement. Les réponses pariétale et temporo-pariéto-occipitales étaient accentuées par l'attention pendant toute la durée du flux sonore (voir la figure 5.5 page ci-contre). Les réponses temporo-pariéto-occipitales étaient en fait présentes uniquement quand l'attention était focalisée sur les flux.

Ces résultats suggèrent que ces réponses seraient liées à des processus de haut niveau plutôt qu'à l'encodage des propriétés acoustiques du flux.

Les sites d'enregistrement des réponses temporo-pariéto-occipitales se situaient à proximité de l'aire visuelle V5 (figure 5.6 page suivante), impliquée dans le traitement ou l'imagerie mentale du mouvement dans la modalité visuelle (Lewis *et al.*, 2000; Dumoulin *et al.*, 2000; Sunaert *et al.*, 2000, 1999; Chawla *et al.*, 1999; Goebel *et al.*, 1998). Les sujets ayant tous affirmé s'être représenté mentalement la trajectoire des flux sonores dans la tâche d'attention, il est fort probable que ces activités temporo-pariéto-occipitales correspondent à un processus d'imagerie mentale visuelle de la trajectoire des variations acoustiques spatiales ou spectrales.

## 5.5 Discussion

Les résultats de ces deux études permettent de clarifier le rôle des voies auditives ventrale et dorsale au sein et au-delà du cortex auditif.

### 5.5.1 Dissociations des traitements *What* et *Where* au sein du cortex auditif

D'après l'étude en EEG de scalp, les informations auditives spatiales et spectrales seraient traitées, de manière soutenue, dans les cortex temporaux supérieurs, bilatéralement. Ce résultat est en accord avec plusieurs études précédentes en IRMf (Lewis *et al.*, 2000; Thivard *et al.*, 2000; Pavani *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2002; Zatorre *et al.*, 2002b; Warren et Griffiths, 2003; Hart *et al.*, 2004).

Cependant, dans notre étude, une dissociation entre les deux types de traitement au sein du cortex auditif n'a été observée que dans l'hémisphère gauche alors que plusieurs études ont montré qu'une telle dissociation existait dans les deux hémisphères (Warren et Griffiths, 2003; Hart *et al.*, 2004; Ahveninen *et al.*, 2006; Barrett et Hall, 2006). L'absence d'effet dans l'hémisphère droit pourrait être tout simplement due à une résolution spatiale trop faible

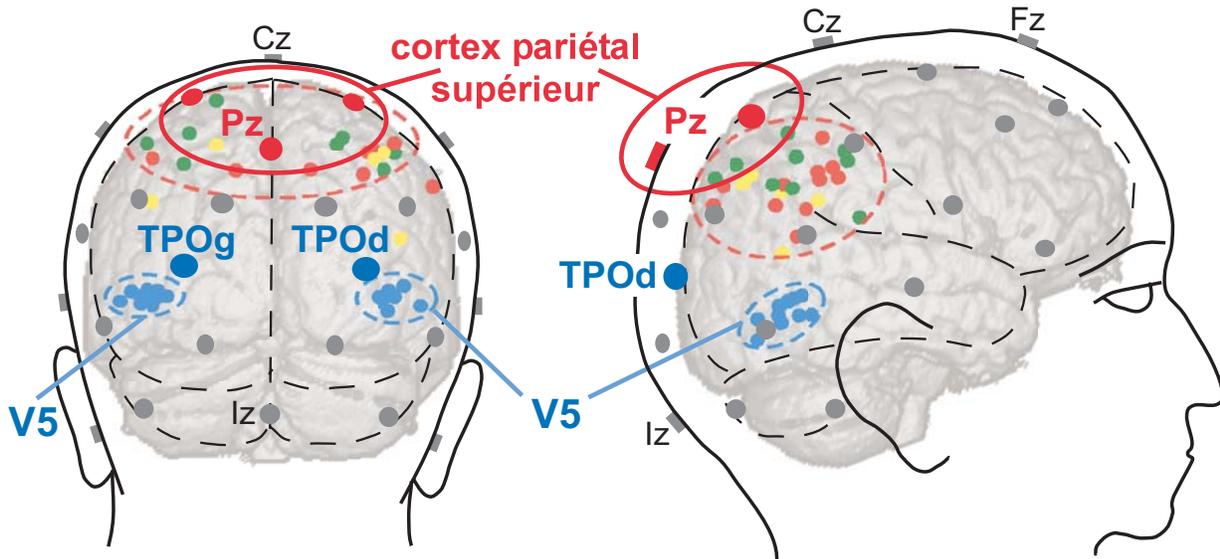


FIG. 5.6 – Superposition des positions des électrodes de surface d'EEG, et des activations dans le cortex pariétal et l'aire visuelle V5 obtenues en neuroimagerie. Les coordonnées de Talairach des activations induites par des mouvements visuels dans l'aire visuelle V5 (en bleu) proviennent de six études (Lewis *et al.*, 2000; Dumoulin *et al.*, 2000; Sunaert *et al.*, 2000, 1999; Chawla *et al.*, 1999; Goebel *et al.*, 1998). Celles des activations pariétales provoquées par des sons en mouvement (en vert), la localisation de sons (en rouge) et par des traitements fréquentiels (en jaune) proviennent de treize études (Griffiths *et al.*, 1998, 2000; Lewis *et al.*, 2000; Pavani *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2002; Hart *et al.*, 2004; Bushara *et al.*, 1999; Weeks *et al.*, 1999; Zatorre *et al.*, 1999; Alain *et al.*, 2001a; Maeder *et al.*, 2001; Zatorre *et al.*, 2002b, 1994). Ces coordonnées ont été superposées sur les vues arrière (à gauche) et latérale (à droite) de la représentation en trois dimensions du cerveau standard du MNI. Les électrodes de surface utilisées pour l'enregistrement de l'EEG sont positionnées sur une surface de scalp réaliste. Les contours de la tête et du cerveau ont été superposés par rotation et mise à l'échelle. Les électrodes où l'activité pariétale a été enregistrée sont indiquées en rouge, celles où les activités temporo-pariéto-occipitales ont été enregistrées sont en bleu. TPOd = temporo-pariéto-occipital droit, TPOg = temporo-pariéto-occipital gauche, Fz, Cz, Pz et Iz = électrodes placées le long de la ligne médiane.

des densités de champs de courant ou à une orientation particulière des générateurs au sein du cortex auditif droit. Il est donc vraisemblable que la dissociation entre les traitements des informations auditives spatiales ou spectrales existe dans les deux hémisphères. Ceci semble être confirmé par l'étude intracérébrale puisque l'attention sélective module différemment les deux types de traitement dans les deux hémisphères.

L'étude intracérébrale montre aussi que plusieurs aires auditives primaire et associatives sont modulées par l'attention sélective dirigée vers les propriétés spatiales ou fréquentielles du flux sonore. De plus, les aires qui montrent des effets, diffèrent d'un hémisphère à l'autre, ce qui pourrait expliquer l'asymétrie observée en EEG de surface.

Nos travaux ne mettent pas en évidence de dissociation spatiale des activités de type *What* et *Where*, comme cela a été observé en IRMf. L'étude intracérébrale suggère plutôt que plusieurs aires auditives traitent différemment les deux types d'informations auditives selon un décours temporel complexe qui n'est pas accessible avec des techniques de faible résolution temporelle comme l'IRMf.

Enfin, d'après l'étude en EEG de scalp, il semblerait que cette dissociation *What/Where* existe quelle que soit l'orientation de l'attention, c'est-à-dire pour un traitement actif ou automatique des variations spatiales ou spectrales.

Ces deux études confirment donc que les informations spatiales et fréquentielles sont traitées différemment au sein des cortex auditifs.

### 5.5.2 Voie dorsale : attention sélective et préparation motrice ?

L'étude en EEG de scalp met clairement en évidence un réseau fronto-pariétal activé avant et pendant les variations acoustiques quelles qu'elles soient. De plus, l'activité de ce réseau augmente quand l'attention est focalisée sur le flux sonore. Ces résultats suggèrent fortement que ce réseau est impliqué dans des processus de haut niveau, liés à la tâche plutôt qu'aux caractéristiques physiques des flux sonores. Ce réseau est bien connu pour être impliqué dans le contrôle de l'attention sélective (voir la partie 3.3.4 page 71 pour plus de détails).

La réponse frontale pourrait également refléter l'attente par le sujet des informations acoustiques importantes pour réaliser la tâche et la préparation de la réponse motrice. L'activité pariétale pourrait correspondre au processus de transformation des variations acoustiques en un mouvement spatialement orienté du joystick. Cette explication rejoint la proposition d'une voie dorsale *Do*, plutôt que *Where*, qui permettrait la transformation des informations auditives en un signal contraignant la réponse motrice (Warren *et al.*, 2005).

L'activation du cortex pariétal quel que soit le type des variations du flux n'est pas surprenante. Comme cela a été développé dans la partie 2.2.3 page 55, l'activation du cortex pariétal au cours du traitement d'informations auditives spatiales, mais également non spatiales, a été observée dans de nombreuses études (voir aussi la figure 5.6 page ci-contre).

L'ensemble de ces résultats suggère qu'il existe un encodage différentiel des attributs fréquentiels et spatiaux au sein des cortex auditifs et que la distinction fonctionnelle entre les voies ventrale et dorsale au-delà des cortex auditifs reposerait davantage sur des processus liés à la tâche que sur le traitement des propriétés physiques des sons.



# Article 1

Dynamics of a Temporo-Fronto-Parietal Network during Sustained Spatial or Spectral Auditory Processing.

Bidet-Caulet, A., & Bertrand, O.

*Journal of Cognitive Neuroscience*, 2005, 17(11), 1691-1703.

# Dynamics of a Temporo-Fronto-Parietal Network during Sustained Spatial or Spectral Auditory Processing

Aurélie Bidet-Caulet and Olivier Bertrand

## Abstract

■ Animal and human studies have suggested that posterior temporal, parietal, and frontal regions are specifically involved in auditory spatial (location and motion) processing, forming a putative dorsal “where” pathway. We used scalp EEG and current density mapping to investigate the dynamics of this network in human subjects presented with a varying acoustic stream in a two-factor paradigm: spatial versus pitch variations, focused versus diverted attention. The main findings were: (i)

a temporo-parieto-frontal network was activated during the whole duration of the stream in all conditions and modulated by attention; (ii) the left superior temporal cortex was the only region showing different activations for pitch and spatial variations. Therefore, parietal and frontal regions would be involved in task-related processes (attention and motor preparation), whereas the differential processing of acoustic spatial and object-related features seems to take place at the temporal level. ■

## INTRODUCTION

Both neurophysiological works in animals and human brain imaging studies have suggested separate auditory processing pathways for object-related and spatial features, similarly to the visual system (Rauschecker, 1998). Within the lateral belt of the auditory cortex of anaesthetized macaque monkeys, neurons with narrow spatial tuning were situated in the caudal region, whereas a better selectivity to monkey vocalizations was found in the rostral region (Tian, Reser, Durham, Kustov, & Rauschecker, 2001; Rauschecker & Tian, 2000). Two recent functional MRI studies reported the same functional dissociation within the temporal auditory cortex in humans: anterior lateral auditory areas (lateral Heschl’s gyrus, anterior planum temporale, and planum polare) are specifically activated by pitch changes, whereas posterior medial auditory regions (posteromedial planum temporale) are activated by spatial location changes (Hart, Palmer, & Hall, 2004; Warren & Griffiths, 2003). Connectivity studies in macaque have identified (i) a ventral route connecting rostral auditory belt and parabelt areas, rostral superior temporal gyrus and ventral prefrontal cortex, and (ii) a dorsal route connecting caudal auditory belt and parabelt areas, and parietal and dorsolateral prefrontal cortices (Kaas & Hackett, 2000; Rauschecker & Tian, 2000; Hackett, Stepniewska, & Kaas, 1999; Kaas, Hackett, & Tramo, 1999; Romanski,

Bates, & Goldman-Rakic, 1999; Romanski, Tian, et al., 1999). By analogy with the visual system, these ventral/dorsal routes were suggested to support two functionally distinct “what” and “where” auditory pathways (Kaas & Hackett, 1999).

In humans, many lesion (Clarke et al., 2002; Griffiths, Rees, Witton, et al., 1996), functional neuroimaging (Hart et al., 2004; Rama et al., 2004; Pavani, Macaluso, Warren, Driver, & Griffiths, 2002; Warren, Zielinski, Green, Rauschecker, & Griffiths, 2002; Zatorre, Bouffard, Ahad, & Belin, 2002; Alain, Arnott, Hevenor, Graham, & Grady, 2001; Maeder et al., 2001; Griffiths, Green, Rees, & Rees, 2000; Lewis, Beauchamp, & DeYoe, 2000; Baumgart, Gaschler-Markefski, Woldorff, Heinze, & Scheich, 1999; Bushara et al., 1999; Griffiths & Green, 1999; Weeks et al., 1999; Griffiths, Rees, Rees, et al., 1998), and electrophysiological (Kaiser & Bertrand, 2003; Kaiser, Ripper, Birbaumer, & Lutzenberger, 2003; Ducommun et al., 2002; Lutzenberger, Ripper, Busse, Birbaumer, & Kaiser, 2002; Xiang et al., 2002; Alain et al., 2001; Anourova et al., 2001) data are consistent with the hypothesis of “what” and “where” separate auditory streams: anterior temporal and inferior frontal regions would process auditory “object” information and posterior temporal areas, parietal and frontal cortices are involved in the spatial processing of both stationary and moving sounds. This dual pathway was recently supported in a neuroimaging meta-analysis by Arnott et al. (2004).

However, the extent and the functional role of these two pathways remain unclear and controversial (Hall,

---

INSERM U280, Mental Processes and Brain Activation Laboratory, IFNL, UCBL1, Lyon, France

2003; Middlebrooks, 2002; Belin & Zatorre, 2000; Cohen & Wessinger, 1999). Indeed, the parietal areas do not seem to be specifically involved in auditory spatial processing and could also be activated during pitch-oriented tasks (Maeder et al., 2001; Rama et al., 2000; Weeks et al., 1999; Zatorre, Mondor, & Evans, 1999; Zatorre, Evans, & Meyer, 1994).

In a recent neuroimaging study (Zatorre, Bouffard, et al., 2002), a clear parietal activation could be found only when transforming spatial auditory information into an oriented joystick movement. Moreover, the activation of the parieto-frontal network, during audio-spatial processing, could be due to goal-directed selective attention in active paradigms, as well as stimulus-driven attentional capture (Behrmann, Geng, & Shomstein, 2004). In passive listening paradigms, an involuntary attentional switch towards more attractive stimuli, such as moving sounds for instance, could account for parietal activities (Pavani et al., 2002; Warren et al., 2002; Xiang et al., 2002; Griffiths, Green, et al., 2000; Griffiths & Green, 1999; Griffiths, Rees, Rees, et al., 1998). Thus, the dorsal auditory pathway, usually considered as specifically processing spatial auditory information, could rather be involved in nonstimulus-specific cognitive processes.

The present study aims at clarifying the role of the different components of the temporo-parieto-frontal network during the processing of pitch-related or spatial acoustic features. We used ERP mapping in human subjects processing varying acoustic streams in situations of controlled attention. By means of a two-factor paradigm (spatial vs. pitch variations, focused vs. diverted attention), we could characterize brain regions specifically involved in the processing of pitch and/or spatial acoustic features and investigate how their activity could be modulated by attention. Furthermore, by analyzing the dynamics of the temporo-parieto-frontal network, it became possible to dissociate components related to the sensory integration of specific acoustic features from those components corresponding to higher-level cognitive processes, such as attention for instance.

## RESULTS

Two participants had to be excluded because of excessive eye blinks or muscular activity. Thus, 14 subjects were included in the analysis considering four conditions: attention oriented (A) to the streams with spatial (AS condition) or pitch (AP) variations, and attention diverted (control, C) from acoustic feature variations (CS and CP, respectively).

### Behavioral Data

Correct response rates did not differ between attention and control tasks (mean value, 93.1% and 92.2%, respec-

tively,  $p > .05$ ), or within the attention task, between spatial and pitch variation processing (93.2% and 92.9%, respectively,  $p > .05$ ). All subjects reported that they were mentally following spatial or pitch variations of the auditory streams in the AS and AP conditions while they were actively ignoring the auditory stream trajectories in the control task. Moreover, the EOG signal was drifting during stimulus presentation and no attention or acoustic variation effect was noticed in the EOG time courses ( $p > .05$ ) until 700 msec after variation onset.

### Topographical Analysis

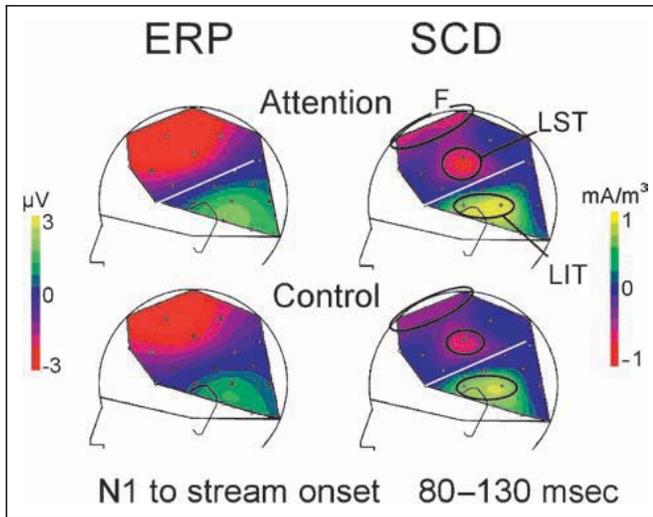
The main component elicited by the auditory stimulus onset, N1, showed a classical ERP topography with a fronto-central maximum and a polarity reversal across the sylvian fissure, in both A and C conditions (Figure 1). Computing scalp current densities (SCDs) by surface laplacian has proved to be efficient in separating temporal, frontal (Giard et al., 1994), and parietal (Kaiser & Bertrand, 2003) components of auditory responses. Applied to the present data, SCD maps showed, in both tasks, bilateral current sink/source patterns over temporal regions and a current sink over fronto-central areas (Figure 1). These components were maintained throughout the stimulus duration.

After this N1 component, we found a parieto-occipital component largely prominent in the attention condition (Figure 2). SCD analysis permitted to dissociate two subcomponents: a current source over superior parietal cortices and bilateral sources over temporo-parieto-occipital (TPO) junctions, clearly visible on the attention-minus-control maps (Figure 2).

In order to estimate the time courses of those components, SCD maps were averaged across subjects and subsets of electrodes were selected to cover eight regions. Fronto-central (F: Fz/Cz), right/left superior temporal (RST: C4 and LST: C3), and right/left inferior temporal (RIT: T8/P8 and LIT: T7/P7) electrode groups were defined from the N1 topography (Figure 1), whereas superior parietal (P: CP1/Pz/CP2) and right/left temporo-parieto-occipital (RTPO: PO4 and LTPO: PO3) electrode groups were from the topographies of the varying period (Figure 2). SCD curves were averaged within each group for subsequent statistical analysis (Figures 3 and 4).

### Fronto-Central Component

The frontal component (F in Figure 3) started with a transient N1/P2 complex followed by a sustained negative deflection throughout the stimulus duration (emerging at 210 msec for all conditions,  $p < .001$ ), on which a small N1/P2 complex was superimposed at variation onset. During the stationary period, both



**Figure 1.** Stream-onset N1 topographies. Left hemisphere ERP and SCD maps (mean value between 80 and 130 msec, 14 subjects) in attention and control conditions. SCD allows to better disclose temporal and frontal components. Black ovals indicate electrode groups chosen for the analysis: fronto-central current sink (F), left superior temporal current sink (LST), and left inferior temporal current source (LIT). Very similar topographies were obtained over the right hemisphere and symmetrical electrode groups were chosen for the right temporal components.

stream-onset N1 mean amplitude (80–130 msec) and the sustained negative deflection (210–420 msec,  $p < .05$ , and 525–735 msec,  $p < .05$ ) were more negative for the attention condition ( $p < .001$ ). No effect was detected

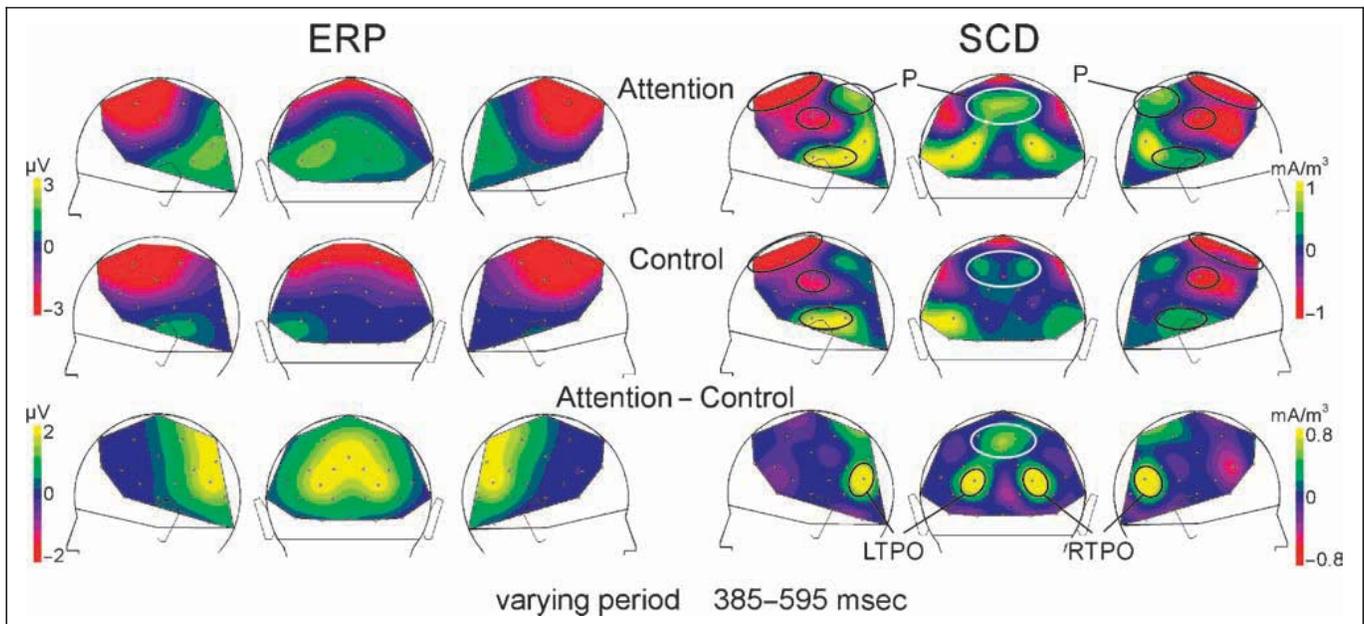
for the P2 component. During the varying part, no attention, acoustic variation, or interaction effect was found significant for the sustained component.

### Temporal Components

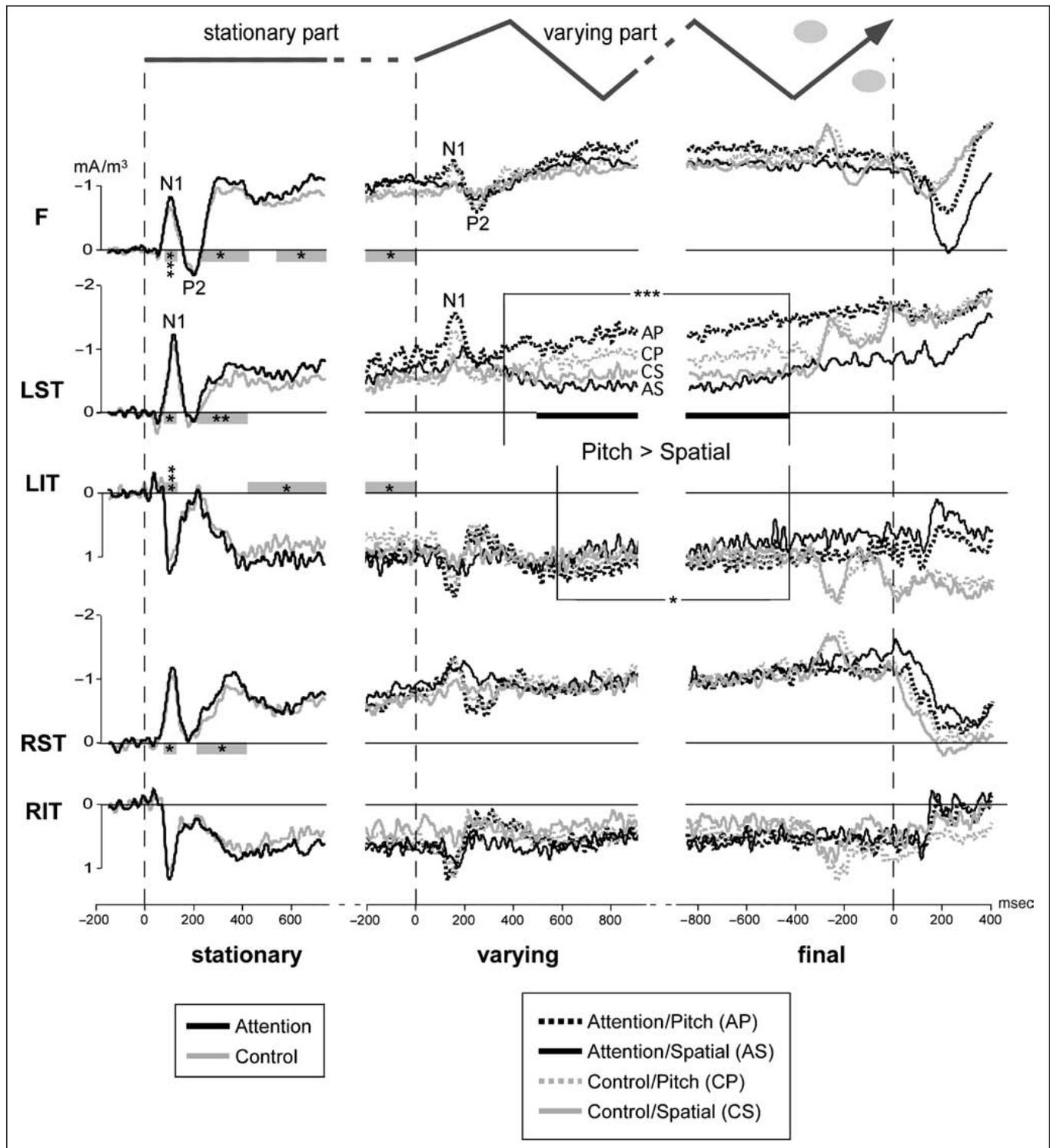
The temporal N1/P2 complexes were followed by a sustained bilateral deflection with polarity reversal, maintained during the entire stream duration (emerging at 210 msec for all conditions,  $p < .01$  at RST,  $p < .05$  at LST, and  $p < .01$  at LIT).

During the stationary period, N1 mean amplitude (80–130 msec) to auditory stream onset was significantly more negative for the attention than the control condition at LST ( $p < .05$ ), RST ( $p < .05$ ), and LIT ( $p < .001$ ) sites. The sustained waves were partially enhanced in the A condition during the stationary period as indicated by gray bars in Figure 3. No effect was detected for the P2 component.

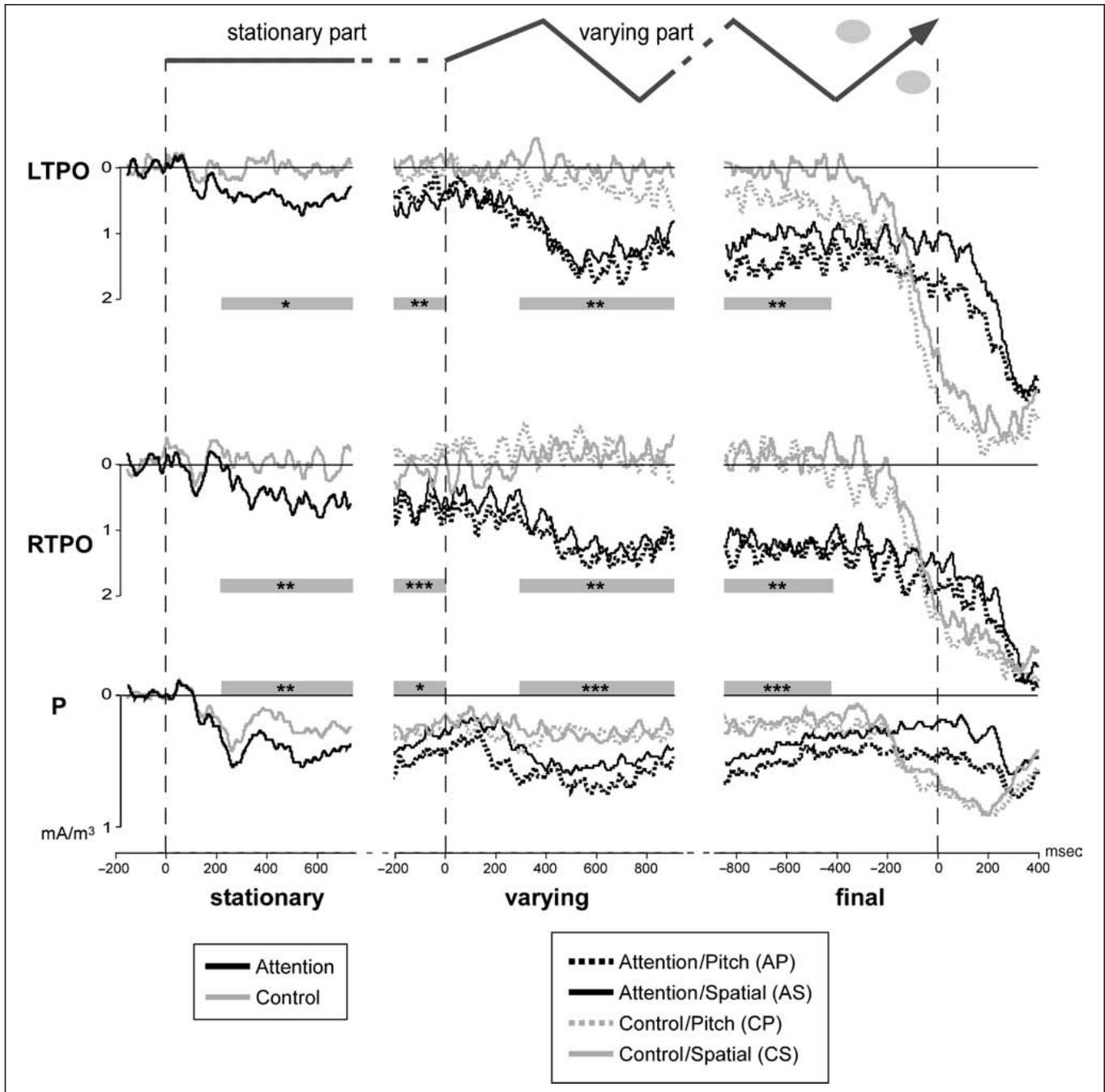
At stream variation onset, a small N1/P2 complex was superimposed on the sustained waves. During the varying period, pitch variations induced a larger sustained activity than spatial variations over the left auditory cortex, irrespective of attention (LST: all 210-msec windows from 385 to 910 msec,  $p < .01$  and LIT: all 210-msec windows from 595 to 910 msec,  $p < .05$ ). Additionally, an interaction effect (Attention  $\times$  Acoustic variations) was found at the LST site (all 210-msec windows from 490 to 910 msec,  $p < .05$ ). Wilcoxon tests



**Figure 2.** Topographies during the varying period. ERP and SCD maps (left, back, and right views, mean value between 385 and 595 msec after variation onset, 14 subjects) in attention and control conditions, and difference maps between conditions. In ERP maps, a positive component is present in the attention condition and is topographically distributed over parietal and occipital areas. SCD maps allow to disclose distinct and focal current sources over the superior parietal cortex for both tasks and over TPO junctions in the attention condition only, clearly visible on the attention-minus-control maps. Ovals indicate the electrode groups chosen for the analysis: superior parietal current source (P), right and left TPO current sources (RTPO and LTPO, respectively), in addition to the frontal and temporal components already defined in the N1 topography (Figure 1).



**Figure 3.** Temporal and frontal SCD time courses. Mean SCD curves (14 subjects) are drawn over the three analysis periods (defined in Figure 6C) for the frontal (F), left superior and inferior temporal (LST and LIT, respectively), and right superior and inferior temporal (RST and RIT, respectively) electrode groups. The time structure of the stimulus is shown at the top of the figure (gray ovals represent additional noise-bursts used in the control task). During the stationary part, only mean attention (A) and control (C) curves are drawn, whereas in the varying part all conditions are depicted with different line symbols. The evoked N1/P2 complex to auditory stream onset is clearly visible at all electrode groups. N1/P2 to acoustic variations onset can also be noticed, although less pronounced. Note the polarity reversal throughout the stimulus duration between superior and inferior temporal components bilaterally. Significant differences between the attention and the control conditions are indicated by gray bars (ANOVA:  $*p < .05$ ,  $**p < .01$ ,  $***p < .001$ ). During the varying part, the left temporal components show a significantly more pronounced sustained response for pitch (AP and CP) than for spatial variations (AS and CS) with stars symbolizing the level of significance (ANOVA:  $*p < .05$ ,  $***p < .001$ ). The black horizontal bars at the LST site indicate interaction effects between attention and acoustic variation ( $p < .05$ ).



**Figure 4.** Parietal SCD time courses. Mean SCD curves (14 subjects) are presented for the three analysis periods (defined in Figure 6C) for the LTPO and RTPO, respectively, and the superior parietal (P) electrode groups. The time structure of the stimulus is shown at the top of the figure (gray ovals represent additional noise-bursts used in the control task). During the stationary part, only mean attention (A) and control (C) curves are drawn, whereas in the varying part all conditions are depicted with different line symbols. Note the large TPO activities developing in the attention condition only and a sustained parietal activity enhanced by attention. Significant differences between the attention and the control conditions are indicated by gray bars (ANOVA: \* $p < .05$ , \*\* $p < .01$ , \*\*\* $p < .001$ ).

showed that the negativity was significantly larger for the AP condition than for AS and CP ( $p < .01$ ), and for CP than CS ( $p < .05$ ), whereas no significant difference was found between the AS and CS conditions. The same effects were found during the final period as indicated in Figure 3.

The apparent “noise” on these temporal waveforms actually corresponded to the periodic steady-state re-

sponse (35 msec) elicited by the amplitude modulation of the auditory stream.

### Temporo-Parieto-Occipital Components

Bilateral positive sustained components (LTPO and RTPO in Figure 4) were significantly emerging, over the TPO junctions, in the A condition only, from 250 msec

to the end of the stationary period ( $p < .05$ ) and from 350 msec after the variation onset until the end of the stream ( $p < .05$ ). In the A condition, irrespective of the type of acoustic variations, these components were significantly more positive during the stationary (all 210-msec windows from 210 to 735 msec,  $p < .05$ ), varying (all 210-msec windows from 280 to 910 msec,  $p < .01$ ), and final (all 210-msec windows from  $-840$  to  $-420$  msec,  $p < .01$ ) periods. No difference between pitch and spatial variations, no interaction effect, and no interhemispheric difference were found significant for these components.

### Superior Parietal Component

A positive sustained component (P in Figure 4) was significantly emerging, over superior parietal cortices, in all conditions, from 100 msec to the end of the stream ( $p < .05$ ). This component was significantly more positive in the A condition during the stationary (all 210-msec windows from 210 to 735 msec,  $p < .01$ ), varying (all 210-msec windows from 280 to 910 msec,  $p < .001$ ), and final (all 210-msec windows from  $-840$  to  $-420$  msec,  $p < .001$ ) periods. No difference between pitch and spatial variations and no interaction effect was found significant for this component. There was no significant interhemispheric difference (Wilcoxon test,  $p > .05$ ) when comparing SCD activities at the left and right parietal electrodes (Cp1 and Cp2).

## DISCUSSION

ERP correlates of spatial or pitch variation processing were investigated during a highly demanding auditory task requiring the continuous processing of stream trajectory, contrasted to a similarly difficult control condition with diverted attention. Using similarly complex pitch and spatial trajectories enabled to characterize the brain regions involved in such feature integration. SCD mapping permitted to both disentangle several active brain structures and estimate their dynamics. It then became possible to dissociate components related (i) to basic auditory integration (sustained during the whole stream duration), (ii) to sensory integration of specific acoustic features (during the varying period only), (iii) to cognitive processes required by the tasks and common to both features (sustained during the whole stream duration). Furthermore, by comparing two active tasks with identical stimuli and similar demands on arousal and motor response preparation, we could investigate how attention modulated these activities. The most important findings were: (i) a fronto-parietal network activated during the whole duration of the stream in all conditions and modulated by attention, irrespective of acoustic features; (ii) a sustained activity over the TPO junctions

during both the stationary and the varying parts in the attention condition only; and (iii) a left temporal component differentially activated by spatial and pitch acoustic variations.

### Attention Network

As parietal and frontal activities were maintained during the whole duration of the stream and were only modulated by the orientation of attention and not by the acoustic feature to be integrated, they are likely to be related to high-level task-related processes.

### Fronto-Central Component

The sustained fronto-central negative component was enhanced in the attention task during the stationary part. This could reflect the subject's expectation of the next critical event (i.e., the acoustic variation onset). During the varying part, this component did not differ between conditions and could be associated with common processes required by both tasks: the anticipatory attention to the imperative acoustic event (end of the stream or noise bursts) and the preparation of the motor response. It was similar, in topography and time course, to the frontal component reported in a previous working memory study during the expectation of the crucial stimuli (Kaiser & Bertrand, 2003), and could be considered as a contingent negative variation component (Brunia & van Boxtel, 2001).

### Superior Parietal Component

The sustained superior parietal activity was emerging in both tasks and enhanced in the attention condition during the whole duration of the stream. This activity could be due to eye movement planning (Andersen, 1995), because we found slow EOG drifts during stimulus presentation with no difference between tasks during the varying part.

Parietal subregions have also been shown to be involved in "multisensory integration and coordinate transformation required to convert sensory input to motor output" (Andersen & Buneo, 2002). In the present study, subjects had to achieve a complex transformation converting the acoustic input into an oriented joystick movement (right-left or front-back). That could explain why both tasks activate the parietal cortex. This interpretation is consistent with recent neuroimaging results (Zatorre, Bouffard, et al., 2002) showing a clear parietal activation only when transforming spatial auditory information into a directed joystick movement.

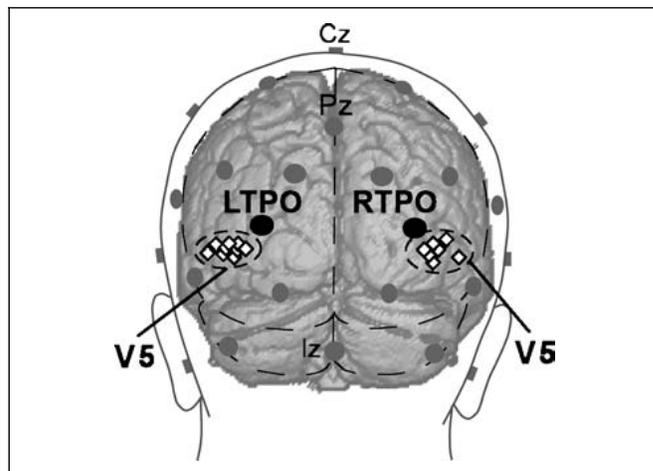
Finally, in the present study, the superior parietal activity could simply reflect supramodal attentional processes (Andersen & Buneo, 2002). In the attention condition, the parietal activity enhancement could be due to selective attention, including the voluntary

allocation of attention to spatial or pitch features of the auditory stream (Behrmann et al., 2004; Zatorre, Mondor, et al., 1999; Pugh et al., 1996). Interestingly, in a recent study, a superior parietal cortex activation has been found for attention to sound motion irrespective of the stimulus properties (spectro-temporal or spatial) (Hart et al., 2004). In addition, Warren and Griffiths (2003), in a passive paradigm of spatial versus pitch auditory perception, did not find any parietal activity and explained it by “the lack of an output task.” Thus, the parietal areas, which were proposed as contributing to auditory spatial processing by several authors (Hart et al., 2004; Zatorre, Bouffard, et al., 2002; Alain et al., 2001; Maeder et al., 2001; Lewis et al., 2000; Bushara et al., 1999; Weeks et al., 1999), may as well be involved in task-related processes such as auditory attention and/or motor preparation. Besides, in passive listening paradigm (Pavani et al., 2002; Warren et al., 2002; Griffiths, Green, et al., 2000; Griffiths & Green, 1999; Griffiths, Rees, Rees, et al., 1998), these parietal activities could be due to stimulus-driven attentional capture. These interpretations permit to explain why parietal activities could also be found during pitch-related tasks (Maeder et al., 2001; Rama, Paavilainen, et al., 2000; Weeks et al., 1999; Zatorre, Mondor, et al., 1999; Zatorre, Evans, et al., 1994).

Thus, the parietal activity could be related to high-level task-related cognitive processes that would be common to both features. In the present study, the parietal and frontal components seem to be part of the network usually found to be involved in attentional processes and motor preparation (Jancke, Specht, Shah, & Hugdahl, 2003; Brunia & van Boxtel, 2001; Posner & Dehaene, 1994).

### Temporo-Parieto-Occipital Components

By means of SCD mapping, it has also been possible to detect large and very focal bilateral TPO activities in the attention condition. To our knowledge, no similar activity has ever been found in neuroimaging studies on sound motion, which were generally based on passive listening or simple stimuli. In contrast, we used more complex varying stimuli in a demanding task. In the attention condition, to be able to follow both types of acoustic variations, most of the subjects (11 among 14) asserted that they had mentally generated a visual representation of the sound. It should be noted that TPO electrode sites are close to V5 visual areas (Figure 5) known to be activated during visual motion perception and mental imagery (Goebel, Khorram-Sefat, Muckli, Hacker, & Singer, 1998). The bilateral TPO activation could thus correspond to visual mental imagery induced by both types of acoustic variation processing. The existence of these same activities with small amplitude before the acoustic variation onset could be associated with a preparatory attentional process selectively involv-



**Figure 5.** Surface electrode positions on a normalized brain with neuroimaging findings. The Talairach coordinates of activations induced by visual motion in area V5 (diamonds) were collected in several neuroimaging studies (Dumoulin et al., 2000; Lewis et al., 2000; Sunaert, Van Hecke, Marchal, & Orban, 1999, 2000; Chawla et al., 1999; Goebel et al., 1998). These activations were superimposed on a 3-D rendered magnetic resonance image template from the Montreal Neurological Institute (MNI), back view. Dashed ovals cover V5 activities. The EEG electrodes of the present experiment (10–20 and 10–10 electrode systems and additional intermediate electrodes) are positioned on a realistic scalp surface (Oostenfeld & Praamstra, 2001), and head and brain contours are coregistered (rotation and scaling) to the MNI template. Electrodes corresponding to RTPO and LTPO activities are indicated in black.

ing the brain areas which will be later engaged in visual mental imagery.

### Temporal Components

At last, sustained bilateral temporal components were characterized by SCD polarity reversals throughout the stimulus duration. These activities most likely originate from superior temporal auditory areas (Gutschalk, Patterson, Rupp, Uppenkamp, & Scherg, 2002) and reflect auditory integration. We found these bilateral temporal activities for spatial and pitch processing in both tasks. Previous studies have suggested bilateral (Hart et al., 2004; Warren & Griffiths, 2003; Pavani et al., 2002; Warren et al., 2002; Zatorre, Bouffard, et al., 2002; Lewis et al., 2000) or right-lateralized (Baumgart et al., 1999) activation of the planum temporale when contrasting moving or spatially distributed sounds to stationary sounds. For pitch processing, right-lateralized (Patterson, Uppenkamp, Johnsrude, & Griffiths, 2002; Zatorre et al., 1994) or bilateral (Hart et al., 2004; Warren & Griffiths, 2003; Thivard, Belin, Zilbovicius, Poline, & Samson, 2000) activation in superior temporal areas has been found when contrasting sequences with changing pitch to sequences with fixed pitch.

During the varying part, left temporal activities were particularly more important for pitch than for spatial variations. This result suggests a differential processing

of spatial and pitch variations in the left temporal auditory cortex. This dissociation could correspond either to an increased neuronal activity for pitch processing or to different configurations of neural sources for spatial and pitch processing. To our knowledge, few studies have been interested in the difference between pitch and spatial processing within the temporal cortex. By contrasting sound sequences with changing pitch to sequences with changing location, Hart et al. (2004) and Warren and Griffiths (2003) have shown a dissociation between pitch and spatial processing in the right and left superior temporal planes. Nevertheless, our left-lateralized effect is consistent with Hart et al.'s additional activity for pitch processing in the left planum polare. According to these studies, a posteromedial (spatial)–anterolateral (pitch) dissociation would exist within the superior temporal cortex of both hemispheres. Close configurations of neural sources for spatial and pitch processing that could not be disentangled with the spatial resolution of SCD computation could explain why we could not find any difference in the right hemisphere.

As an interaction effect between attention and acoustic variations has been found during the same period for the left superior component, pitch and spatial feature integration within the auditory cortex could correspond to automatic processes that are differentially modulated by attention. In addition, there was a small attention effect on the left temporal activity during the stationary part. This effect prior to stream variation could be due to an attention-dependent preactivation of the auditory areas which will be subsequently involved in differential feature processing.

All these modulations of the temporal activities are consistent with a current hypothesis (Griffiths & Warren, 2002) suggesting a role of the planum temporale in differentially processing auditory spectro-temporal information.

## Conclusion

Combining the use of long-lasting auditory streams and a precise spatio-temporal analysis of electrophysiological signals allows to clarify the role of the temporal, parietal, and frontal regions in auditory processing. The frontal component would be involved in unspecific task-related processes, such as crucial stimulus expectation and motor preparation. The parietal activity would reflect task-specific processes, such as selective attention and preparation for auditory–motor transformation, as suggested in recent reviews (Hall, 2003; Griffiths & Warren, 2002; Middlebrooks, 2002). The temporal cortices would be more specifically involved in auditory integration, acoustic spatial and pitch features being differentially processed within the left temporal auditory areas.

The present study provides further experimental evidence for a differential processing of “what” and

“where” acoustic features within the temporal auditory areas.

## METHODS

### Subjects

Sixteen paid subjects (15 right-handers, 6 men, mean age 24 years) participated in the study and were selected during a selection session on the basis of their performance in both tasks. All were free of neurological diseases and had normal hearing. Written informed consent was obtained from each subject.

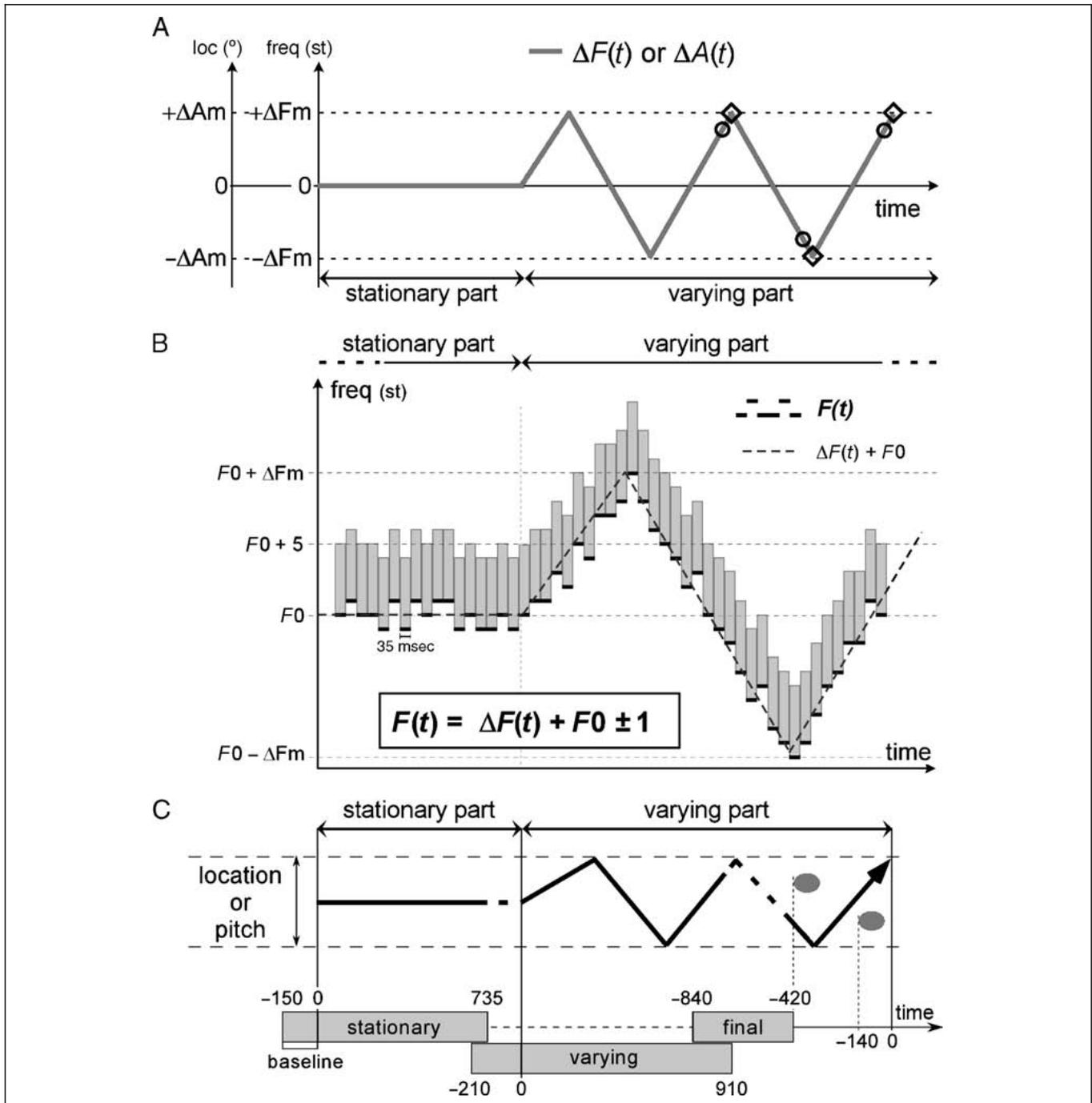
### Task

Subjects had to perform two different tasks in separate blocks. In each block, the stimuli consisted of pitch-varying streams randomly alternating with spatially varying streams with equal probabilities. In the stream-oriented attention task (called attention task), subjects were asked to follow sound variations and report its final direction (high/low pitch or left/right) with a four-direction joystick (up/down or left/right, respectively). In the diverted attention task (called control task), subjects were asked to compare two successive noise-bursts superimposed to the end of the stream, thus orienting their attention away from the varying stream. These two bursts randomly differed in location or pitch, independently of the underlying stream variations. Subjects had to report with the same joystick whether the second burst was to the right or to the left, or lower- or higher-pitched than the first one. Performances were balanced between tasks and also between spatial and pitch feature processing with difficulty levels adapted to each subject (see Procedure section). Each new stimulus started between 3.3 and 4.1 sec after the subject's response and no specific speed instructions were given.

### Stimuli

Auditory streams consisted of 35-msec band-passed noise-bursts [5-semitone (st) wide, starting from a frequency  $F$ , and cosine tapered] and were presented through headphones (Sennheiser PX30, Wedemark, Germany). In both tasks, they were composed of two successive parts, a stationary part of random duration (735, 805, 875 msec with equal probabilities) followed by an acoustically varying part (duration ranging from 980 to 2205 msec).

Stream trajectories were piecewise-linear functions, identical for pitch and spatial variations (Figure 6A). Trajectories of pitch-varying streams were following piecewise-linear functions  $\Delta F(t)$  defined in semitones (st). These functions were equal to zero during the stationary part and were increasing or decreasing between  $-\Delta F_m$  and  $+\Delta F_m$  during the varying part.



**Figure 6.** Stimulus structure. (A) Stream trajectories. Auditory streams were composed of two successive parts, a stationary and a varying part. Streams varied in location or pitch, following zigzag trajectories. Each trajectory of pitch-varying stream was following a piecewise-linear function  $\Delta F(t)$  (gray line) defined in semitones. In the case of spatial variations, the functions  $\Delta A(t)$  were varying between  $-\Delta Am$  and  $+\Delta Am$ . These functions were identical for pitch and spatial variations. They consisted of 4 to 7 segments and could be interrupted at variable times, either when the variations were reaching an extremum (black diamonds) or four bursts before (black circles). (B) Stream frequency content. Gray bars represent the 35-msec, band-passed and 5-st wide noise-bursts which composed of auditory streams. In the case of pitch-varying streams, the lower frequency  $F$  of each burst was defined in semitones by the function:  $F(t) = \Delta F(t) + F_0 \pm 1$  with  $\Delta F(t)$  as described in B. The black dashed line represents the trajectory  $\Delta F(t) + F_0$ , and the black dashes represent the actual lower frequency  $F(t)$  of each burst. (C) Analysis periods. Three periods were chosen for signals analysis: stationary ([-150, 735 msec], time 0 being the onset of the stream), varying ([-150, 910 msec], time 0 being the onset of the varying part), and final ([-840, -420 msec], time 0 being the offset of the stream). They correspond to the periods having the shortest duration for each part and common to both tasks, that is, before noise-burst (gray ovals) occurrence in the control condition. Freq = frequency; loc = location; st = semitones.

Trajectories of spatially varying streams were following piecewise-linear functions  $\Delta A(t)$  defined in degrees. These functions were equal to  $0^\circ$  (ahead) during the stationary part and were increasing or decreasing between  $-\Delta A_m$  and  $+\Delta A_m$  during the varying part. Depending on the difficulty level in the attention task,  $\Delta A_m$  was ranging between  $30^\circ$  and  $60^\circ$ , and  $\Delta F_m$  between 6 and 14 st. Nevertheless, the speed of variation remained about the same across difficulty levels (around 30 st/sec and  $160^\circ/\text{sec}$ ). To minimize predictability, there were, for each difficulty level, at least six different trajectories varying by the number of segments of the functions  $\Delta F(t)$  and  $\Delta A(t)$  (randomized between 4 and 7). Moreover, the trajectories were interrupted at variable times, either when the variations were reaching an extremum or four bursts before. This led to about 12 different time courses, identical for spatial and pitch variations, consisting of 3 to 6 direction changes for each difficulty level.

To minimize habituation effects for both types of variation, the lower frequency  $F$  of each burst was randomly varying by  $\pm 1$  st around  $F_0$ , with  $F_0$  equiprobably chosen between 1318, 1480, and 1661 Hz for each stimulus. In the case of pitch-varying streams, the lower frequency of each burst was thus defined in semitones by the function:  $F(t) = \Delta F(t) + F_0 \pm 1$  with  $\Delta F(t)$  as described above (see Figure 6B). In the case of spatially varying streams,  $F(t)$  is only varying around  $F_0$ ,  $F(t) = F_0 \pm 1$ , throughout stimulus duration. Pitch-varying streams were localized ahead at  $0^\circ$  azimuth.

To give the impression of a continuously moving sound source, each burst was convoluted with an average-listener, head-related transfer function (see <http://sound.media.mit.edu/KEMAR.html>) with a  $5^\circ$ -step in azimuth. Compared to other studies using only interaural time differences to position sounds in space with earphones, this procedure creates a better percept of sound objects located in the external space by modulating phase, amplitude, and frequency content of the sounds.

In the control condition, two additional noise-bursts (5-st wide, starting from a frequency  $F$ , and lasting 100 msec) appeared successively 420 and 140 msec before the end of the stream (Figure 6C). They differed either in location [azimuths:  $\pm \Delta A_b$ ; frequency:  $F$ ] or in pitch [azimuth:  $0^\circ$ ; frequency:  $F \pm \Delta F_b$ ]. Depending on the difficulty level,  $\Delta A_b$  was ranging from  $5^\circ$  to  $35^\circ$  and  $\Delta F_b$  from 1 to 8 st. Because the trajectories were randomized and interrupted at variable times, subjects could not predict the end of the stream, and thus, the occurrence of the noise-bursts.

More generally, to minimize habituation and predictability, many acoustic parameters were randomized: the central pitch of the stationary part ( $F_0$ ), the pitch of each burst ( $F$ ), and the stream trajectory. Furthermore, by randomizing stream duration, the subject's attention was maintained focused throughout the stimulus in

both tasks, and sustained processing of the stream trajectories was ensured in the attention task. With such a randomization strategy, it seems unlikely that subjects could memorize and recognize all these trajectory patterns during a recording session.

## Procedure

In the first session, subjects were selected on the basis of their ability to perceive spatial variations, to perform the different tasks, and to minimize blinks and eye movements assessed by electrooculogram. First, they were familiarized with sound sequences and tasks in a step-wise learning procedure using visual feedback. Then, they performed blocks of each task with different difficulty levels, until we could determine the difficulty level corresponding to an 80% correct response rate for each kind of stimuli in each task (spatially or pitch-varying streams in the attention task and location- or pitch-differing noise-bursts in the control task). Only 1 subject out of 17 had to be excluded because of excessive eye blinks.

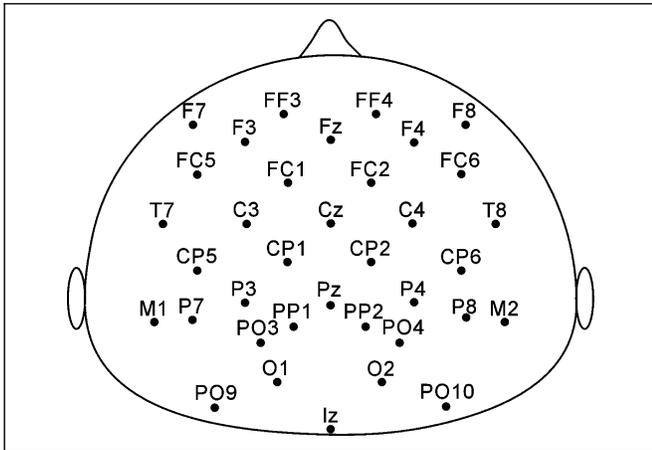
In the second session, subjects' EEG were recorded during 12 blocks of 30 trials in both attention and control tasks, yielding a total of 360 trials per task (180 with spatial and 180 with pitch variations). Attention (A) and control (C) blocks were presented in an AA-CC-AA-CC-... design. For each subject, the difficulty level was determined during the selection procedure as mentioned above. In some cases, because of subjects' performance improvement or tiredness, the difficulty level was adapted after each block to maintain a constant performance (around 80% correct response rate) throughout the session. Subjects were instructed to keep their eyes open while fixating a point, and to refrain from blinking during stimulus presentation.

## EEG Recordings

The subjects were seated in an armchair in a sound-attenuated and electrically shielded chamber. EEG was recorded from 36 scalp electrodes (Easy Cap, FMS, Herrsching, Germany) referenced to the nose (ground electrode at forehead and impedances below 5 k $\Omega$ ) and EOG from two electrodes were placed centrally above the right eye and at its outer canthus. The electrode positions are shown schematically in Figure 7. Signals were amplified, filtered (0.05–200 Hz bandwidth), and sampled at 1000 Hz (Synamps, Neuroscan Labs, Sterling, VA).

## Data Analysis

Trials contaminated by eye blinks or excessive muscular activity, or corresponding to incorrect responses, were rejected from further analysis. ERPs were averaged and digitally filtered (low-pass 35 Hz) in three time periods,



**Figure 7.** EEG recording sites. Electrodes were placed according to the following scheme: 19 locations of the 10–20 electrode system, 13 locations of the 10–10 electrode system, and 4 additional intermediate locations. One should note the high density of electrodes over parietal areas required for precise SCD estimates.

called “stationary,” “varying,” and “final” periods and locked to stationary stream onset, varying stream onset, and stream offset, respectively (Figure 6C). Due to the randomization in duration of the stationary and varying parts, analysis was only performed on the periods having the shortest duration for each part (latencies defined in Figure 6C). As the analysis mainly focused on the slow waves extending over the three periods, a common amplitude baseline was defined between  $-150$  and  $0$  msec before stream onset. For each subject, the ERPs were computed separately in the four conditions corresponding to the  $2 \times 2$  factorial design: Attention (stream-oriented or -diverted)  $\times$  Acoustic variation (spatial or pitch). The mean number of correct and nonartifactual trials per condition ranged from 127 to 143 out of 180.

Topographical analysis of the evoked responses was performed not only by scalp potential mapping, but also by SCD estimates (surface laplacian) using spherical spline interpolation (Perrin, Pernier, Bertrand, & Echallier, 1989). By providing sharper spatial peaks and troughs, SCDs allow to spatio-temporally disentangle multiple overlapping sources. SCD time courses were reconstructed at each electrode site.

Statistical analyses were performed on SCD estimates, averaged across electrode subsets corresponding to the main topographical components. To test for the emergence of slow waves, Wilcoxon tests were performed on 105-msec moving windows compared to the prestimulus baseline. Furthermore, to estimate the dynamics of attention and acoustic variation effects, two-way ANOVAs were computed on mean amplitudes over a 50-msec window for the transient responses (stationary period: 80–130 msec for N1 and 165–215 msec for P2) and over 210-msec moving windows with a 105-msec step for the slow waves (from 210 to 735 msec in the stationary period, from  $-210$  to  $0$  msec and from 280 to 910 msec

in the varying period, and from  $-840$  to  $-420$  msec in the final period).

All signal analyses were performed with ELAN-Pack software developed at INSERM U280.

### Acknowledgments

We thank Jochen Kaiser for helpful discussions, and Pierre-Emmanuel Aguera and Jean-François Echallier for technical support.

Reprint requests should be sent to Aurélie Bidet-Caulet, INSERM U280, 69675 Bron, Cedex, France, or via e-mail: bidet-caulet@lyon.inserm.fr.

### REFERENCES

- Alain, C., Arnott, S. R., Hevenor, S., Graham, S., & Grady, C. L. (2001). “What” and “where” in the human auditory system. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, *98*, 12301–12306.
- Andersen, R. A. (1995). Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. *Cerebral Cortex*, *5*, 457–469.
- Andersen, R. A., & Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, *25*, 189–220.
- Anourova, I., Nikouline, V. V., Ilmoniemi, R. J., Hotta, J., Aronen, H. J., & Carlson, S. (2001). Evidence for dissociation of spatial and nonspatial auditory information processing. *Neuroimage*, *14*, 1268–1277.
- Arnott, S. R., Binns, M. A., Grady, C. L., & Alain, C. (2004). Assessing the auditory dual-pathway model in humans. *Neuroimage*, *22*, 401–408.
- Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Woldorff, M. G., Heinze, H. J., & Scheich, H. (1999). A movement-sensitive area in auditory cortex. *Nature*, *400*, 724–726.
- Behrmann, M., Geng, J. J., & Shomstein, S. (2004). Parietal cortex and attention. *Current Opinion in Neurobiology*, *14*, 212–217.
- Belin, P., & Zatorre, R. J. (2000). “What,” “where” and “how” in auditory cortex. *Nature Neuroscience*, *3*, 965–966.
- Brunia, C. H., & van Boxtel, G. J. (2001). Wait and see. *International Journal of Psychophysiology*, *43*, 59–75.
- Bushara, K. O., Weeks, R. A., Ishii, K., Catalan, M. J., Tian, B., Rauschecker, J. P., & Hallett, M. (1999). Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans. *Nature Neuroscience*, *2*, 759–766.
- Chawla, D., Buechel, C., Edwards, R., Howseman, A., Josephs, O., Ashburner, J., & Friston, K. J. (1999). Speed-dependent responses in V5: A replication study. *Neuroimage*, *9*, 508–515.
- Clarke, S., Bellmann Thiran, A., Maeder, P., Adriani, M., Vernet, O., Regli, L., Cuisenaire, O., & Thiran, J. P. (2002). What and Where in human audition: Selective deficits following focal hemispheric lesions. *Experimental Brain Research*, *147*, 8–15.
- Cohen, Y. E., & Wessinger, C. M. (1999). Who goes there? *Neuron*, *24*, 769–771.
- Ducommun, C. Y., Murray, M. M., Thut, G., Bellmann, A., Viaud-Delmon, I., Clarke, S., & Michel, C. M. (2002). Segregated processing of auditory motion and auditory location: An ERP mapping study. *Neuroimage*, *16*, 76–88.

- Dumoulin, S. O., Bittar, R. G., Kabani, N. J., Baker, C. L., Jr., Le Goualher, G., Bruce Pike, G., & Evans, A. C. (2000). A new anatomical landmark for reliable identification of human area V5/MT: A quantitative analysis of sulcal patterning. *Cerebral Cortex*, *10*, 454–463.
- Giard, M. H., Perrin, F., Echallier, J. F., Thevenet, M., Froment, J. C., & Pernier, J. (1994). Dissociation of temporal and frontal components in the human auditory N1 wave: A scalp current density and dipole model analysis. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *92*, 238–252.
- Goebel, R., Khorram-Sefat, D., Muckli, L., Hacker, H., & Singer, W. (1998). The constructive nature of vision: Direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery. *European Journal of Neuroscience*, *10*, 1563–1573.
- Griffiths, T. D., & Green, G. G. (1999). Cortical activation during perception of a rotating wide-field acoustic stimulus. *Neuroimage*, *10*, 84–90.
- Griffiths, T. D., Green, G. G., Rees, A., & Rees, G. (2000). Human brain areas involved in the analysis of auditory movement. *Human Brain Mapping*, *9*, 72–80.
- Griffiths, T. D., Rees, A., Witton, C., Shakir, R. A., Henning, G. B., & Green, G. G. (1996). Evidence for a sound movement area in the human cerebral cortex. *Nature*, *383*, 425–427.
- Griffiths, T. D., Rees, G., Rees, A., Green, G. G., Witton, C., Rowe, D., Buchel, C., Turner, R., & Frackowiak, R. S. (1998). Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans. *Nature Neuroscience*, *1*, 74–79.
- Griffiths, T. D., & Warren, J. D. (2002). The planum temporale as a computational hub. *Trends in Neurosciences*, *25*, 348–353.
- Gutschalk, A., Patterson, R. D., Rupp, A., Uppenkamp, S., & Scherg, M. (2002). Sustained magnetic fields reveal separate sites for sound level and temporal regularity in human auditory cortex. *Neuroimage*, *15*, 207–216.
- Hackett, T. A., Stepniewska, I., & Kaas, J. H. (1999). Prefrontal connections of the parabelt auditory cortex in macaque monkeys. *Brain Research*, *817*, 45–58.
- Hall, D. A. (2003). Auditory pathways: Are “What” and “Where” appropriate? *Current Biology*, *13*, R406–R408.
- Hart, H. C., Palmer, A. R., & Hall, D. A. (2004). Different areas of human non-primary auditory cortex are activated by sounds with spatial and nonspatial properties. *Human Brain Mapping*, *21*, 178–190.
- Jancke, L., Specht, K., Shah, J. N., & Hugdahl, K. (2003). Focused attention in a simple dichotic listening task: An fMRI experiment. *Brain Research, Cognitive Brain Research*, *16*, 257–266.
- Kaas, J. H., & Hackett, T. A. (1999). “What” and “where” processing in auditory cortex. *Nature Neuroscience*, *2*, 1045–1047.
- Kaas, J. H., & Hackett, T. A. (2000). Subdivisions of auditory cortex and processing streams in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, *97*, 11793–11799.
- Kaas, J. H., Hackett, T. A., & Tramo, M. J. (1999). Auditory processing in primate cerebral cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, *9*, 164–170.
- Kaiser, J., & Bertrand, O. (2003). Dynamics of working memory for moving sounds: An event-related potential and scalp current density study. *Neuroimage*, *19*, 1427–1438.
- Kaiser, J., Ripper, B., Birbaumer, N., & Lutzenberger, W. (2003). Dynamics of gamma-band activity in human magnetoencephalogram during auditory pattern working memory. *Neuroimage*, *20*, 816–827.
- Lewis, J. W., Beauchamp, M. S., & DeYoe, E. A. (2000). A comparison of visual and auditory motion processing in human cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, *10*, 873–888.
- Lutzenberger, W., Ripper, B., Busse, L., Birbaumer, N., & Kaiser, J. (2002). Dynamics of gamma-band activity during an audiospatial working memory task in humans. *Journal of Neuroscience*, *22*, 5630–5638.
- Maeder, P. P., Meuli, R. A., Adriani, M., Bellmann, A., Fornari, E., Thiran, J. P., Pittet, A., & Clarke, S. (2001). Distinct pathways involved in sound recognition and localization: A human fMRI study. *Neuroimage*, *14*, 802–816.
- Middlebrooks, J. C. (2002). Auditory space processing: Here, there or everywhere? *Nature Neuroscience*, *5*, 824–826.
- Oostenveld, R., & Praamstra, P. (2001). The five percent electrode system for high-resolution EEG and ERP measurements. *Clinical Neurophysiology*, *112*, 713–719.
- Patterson, R. D., Uppenkamp, S., Johnsrude, I. S., & Griffiths, T. D. (2002). The processing of temporal pitch and melody information in auditory cortex. *Neuron*, *36*, 767–776.
- Pavani, F., Macaluso, E., Warren, J., Driver, J., & Griffiths, T. (2002). A common cortical substrate activated by horizontal and vertical sound movement in the human brain. *Current Biology*, *12*, 1584.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., & Echallier, J. F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *72*, 184–187.
- Posner, M. I., & Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends in Neurosciences*, *17*, 75–79.
- Pugh, K. R., Offywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Fulbright, R. K., Byrd, D., Skudlarski, P., Shankweiler, D. P., Katz, L., Constable, R. T., Fletcher, J., Lacadie, C., Marchione, K., & Gore, J. C. (1996). Auditory selective attention: An fMRI investigation. *Neuroimage*, *4*, 159–173.
- Rama, P., Paavilainen, L., Anourova, I., Alho, K., Reinikainen, K., Sipila, S., & Carlson, S. (2000). Modulation of slow brain potentials by working memory load in spatial and nonspatial auditory tasks. *Neuropsychologia*, *38*, 913–922.
- Rama, P., Poremba, A., Sala, J. B., Yee, L., Malloy, M., Mishkin, M., & Courtney, S. M. (2004). Dissociable functional cortical topographies for working memory maintenance of voice identity and location. *Cerebral Cortex*, *14*, 768–780.
- Rauschecker, J. P. (1998). Cortical processing of complex sounds. *Current Opinion in Neurobiology*, *8*, 516–521.
- Rauschecker, J. P., & Tian, B. (2000). Mechanisms and streams for processing of “what” and “where” in auditory cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, *97*, 11800–11806.
- Romanski, L. M., Bates, J. F., & Goldman-Rakic, P. S. (1999). Auditory belt and parabelt projections to the prefrontal cortex in the rhesus monkey. *Journal of Comparative Neurology*, *403*, 141–157.
- Romanski, L. M., Tian, B., Fritz, J., Mishkin, M., Goldman-Rakic, P. S., & Rauschecker, J. P. (1999). Dual streams of auditory afferents target multiple domains in the primate prefrontal cortex. *Nature Neuroscience*, *2*, 1131–1136.
- Sunaert, S., Van Hecke, P., Marchal, G., & Orban, G. A. (1999). Motion-responsive regions of the human brain. *Experimental Brain Research*, *127*, 355–370.
- Sunaert, S., Van Hecke, P., Marchal, G., & Orban, G. A. (2000). Attention to speed of motion, speed discrimination, and task difficulty: An fMRI study. *Neuroimage*, *11*, 612–623.
- Thivard, L., Belin, P., Zilbovicius, M., Poline, J. B., & Samson, Y. (2000). A cortical region sensitive to auditory spectral motion. *NeuroReport*, *11*, 2969–2972.

- Tian, B., Reser, D., Durham, A., Kustov, A., & Rauschecker, J. P. (2001). Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex. *Science*, *292*, 290–293.
- Warren, J. D., & Griffiths, T. D. (2003). Distinct mechanisms for processing spatial sequences and pitch sequences in the human auditory brain. *Journal of Neuroscience*, *23*, 5799–5804.
- Warren, J. D., Zielinski, B. A., Green, G. G., Rauschecker, J. P., & Griffiths, T. D. (2002). Perception of sound-source motion by the human brain. *Neuron*, *34*, 139–148.
- Weeks, R. A., Aziz-Sultan, A., Bushara, K. O., Tian, B., Wessinger, C. M., Dang, N., Rauschecker, J. P., & Hallett, M. (1999). A PET study of human auditory spatial processing. *Neuroscience Letters*, *262*, 155–158.
- Xiang, J., Chuang, S., Wilson, D., Otsubo, H., Pang, E., Holowka, S., Sharma, R., Ochi, A., & Chitoku, S. (2002). Sound motion evoked magnetic fields. *Clinical Neurophysiology*, *113*, 1–9.
- Zatorre, R. J., Bouffard, M., Ahad, P., & Belin, P. (2002). Where is “where” in the human auditory cortex? *Nature Neuroscience*, *5*, 905–909.
- Zatorre, R. J., Evans, A. C., & Meyer, E. (1994). Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. *Journal of Neuroscience*, *14*, 1908–1919.
- Zatorre, R. J., Mondor, T. A., & Evans, A. C. (1999). Auditory attention to space and frequency activates similar cerebral systems. *Neuroimage*, *10*, 544–554.

# Chapitre 6

## Influence du contexte acoustique sur la perception de deux flux sonores simultanés

### 6.1 Objectifs

Les mécanismes neurophysiologiques de l'analyse de la scène auditive ont été abordés dans la littérature selon deux approches bien distinctes. D'une part, l'étude de l'encodage de sons brefs simultanés a permis d'identifier une onde ORN ("object related negativity") qui pourrait correspondre à un marqueur ou à un détecteur de plusieurs sons courts simultanés (partie 4.4.2 page 94). D'autre part, l'exploration de l'intégration au cours du temps de sons brefs successifs engendrant la perception d'un ou plusieurs flux a mis en évidence des mécanismes de suppression et d'adaptation neuronales (partie 4.4.1 page 86). L'organisation séquentielle reposerait donc sur des mécanismes prenant en compte le contexte acoustique (l'ensemble des événements acoustiques dans lequel s'insère l'élément d'intérêt) : l'encodage d'un son étant fortement influencé par ceux qui le précèdent.

Cette dichotomie reflète la distinction, faite par les psychologues (voir Bregman, 1990, par exemple) entre les organisations simultanée et séquentielle : regrouper/séparer les composants acoustiques à un instant donné et lier au cours du temps les événements acoustiques provenant d'une même source. Cependant, un événement sonore survient rarement de manière isolée et il est peu vraisemblable que la séparation d'événements à un instant donné ne dépende pas du contexte dans lequel ces événements se produisent.

Cette étude a donc tenté de réconcilier ces deux aspects en explorant les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans la perception de composants acoustiques simultanés de longue durée en fonction du contexte acoustique, c'est-à-dire en fonction de ce qui précède la situation de compétition sonore.

L'approche électrophysiologique intracérébrale, combinant une bonne résolution temporelle à une précision spatiale (du moins au sein du cortex auditif), était particulièrement adaptée à cet objectif. En effet, les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans l'organisation perceptive ont été principalement identifiés au sein du cortex auditif et semblent fortement liés à une intégration temporelle des informations auditives (section 4.4 page 86).

Pour atteindre cet objectif, il fallait aussi trouver un marqueur électrophysiologique

pour chacun des composants. Nous avons utilisé la réponse évoquée entretenue ("steady-state") à des sons modulés en amplitude (voir la partie 1.3.5 page 23 pour plus de détails sur cette réponse). En effet, en utilisant un composant modulé en amplitude à 21 Hz et un composant modulé à 29 Hz, nous avons enregistré une activité entretenue à 21 Hz correspondant spécifiquement à l'encodage du composant à 21 Hz et une activité à 29 Hz correspondant à l'encodage du composant à 29 Hz.

La situation de compétition sonore était donc composée des deux composants, à 21 et 29 Hz, simultanés (figure 6.1 page suivante). Cette partie des stimuli était acoustiquement identique dans toutes les conditions. Pour induire des percepts distincts (un ou deux flux) pendant la compétition sonore, le contenu acoustique précédant cette situation variait :

- soit la compétition sonore était précédée par le composant à 21 Hz seul, introduisant un décalage temporel entre les débuts des composants à 21 et 29 Hz (ou une continuité de hauteur) et favorisant (d'après les principes de tendance commune, présentés dans la section 4.2 page 76) la perception de deux flux sonores distincts pendant la compétition sonore (stimulus 2-flux) ;
- soit elle était précédée par un composant à 21 Hz avec une hauteur tonale plus grave ou plus aiguë que le composant à 21 Hz de la compétition sonore, permettant une synchronisation des débuts des composants à 21 et 29 Hz (ou une discontinuité de hauteur) et favorisant la perception d'un seul flux sonore complexe pendant la compétition sonore (stimulus 1-flux).

À partir de ces stimuli, nous avons exploré l'influence du contexte acoustique sur plusieurs réponses électrophysiologiques générées au cours de la situation de compétition sonore :

- les réponses évoquées transitoires et soutenues qui se sont déjà révélées informatives dans le traitement de sons brefs simultanés (ORN) ;
- les réponses entretenues qui permettent de dissocier en partie l'encodage de chacun des deux composants ;
- les activités oscillatoires induites (entre 20 et 100 Hz) qui sont impliquées dans la construction d'objets visuels cohérents (partie 1.3.6 page 26) et pourraient jouer un rôle dans la formation de flux sonores.

## 6.2 Étude électrophysiologique intracérébrale : Article 2

*Stimuli* (voir les pages 142 et 143 pour plus de détails)

Les patients épileptiques ont affirmé qu'ils percevaient bien un ou deux flux quand ils écoutaient, respectivement, les stimuli "1-flux" ou "2-flux". Par ailleurs, nous avons montré, par une mesure comportementale indirecte, dans une population de dix sujets sains que les deux types de stimuli (définis ci-dessus) étaient perçus différemment pendant la situation de compétition sonore (voir page 145). C'est pourquoi, nous avons considéré que ces stimuli étaient automatiquement perçus comme un ou deux flux par les patients (voir la section 4.3 page 80 pour une discussion sur l'aspect automatique de l'analyse de la scène auditive et les difficultés pour mesurer comportementalement ce processus).

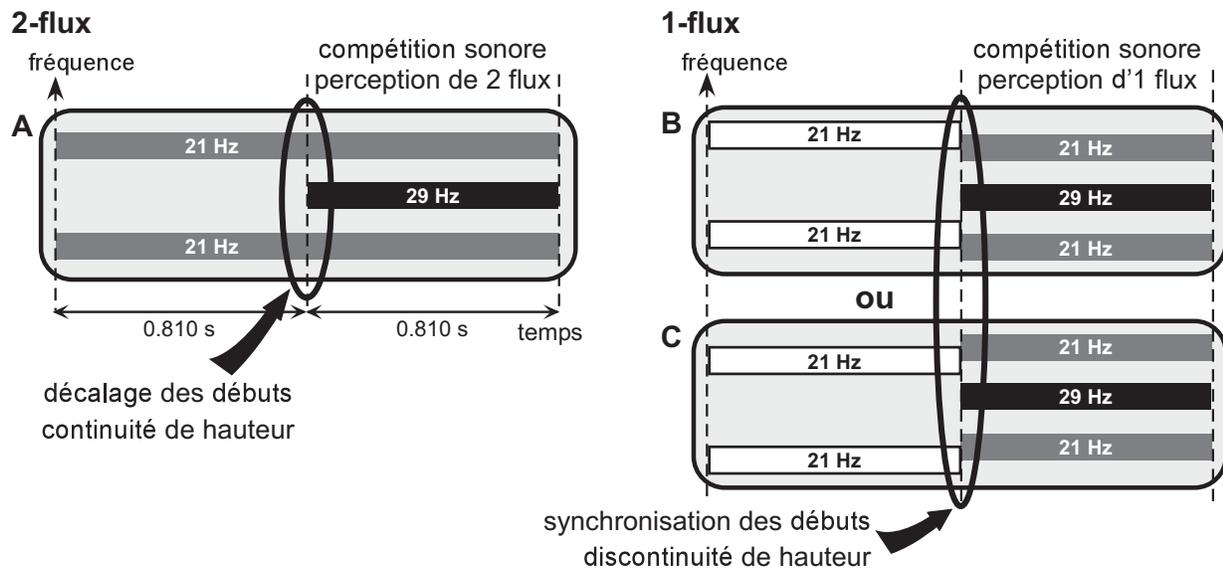


FIG. 6.1 – Stimuli. Pendant la période de compétition sonore les stimuli étaient acoustiquement identiques et comprenaient deux composants acoustiques, un composé de deux fréquences porteuses et modulé en amplitude à 21 Hz (en gris) et un composé d'une fréquence porteuse et modulé en amplitude à 29 Hz (en noir). Si la compétition sonore était précédée par le composant à 21 Hz seul (A), introduisant un décalage temporel entre les débuts des composants à 21 et 29 Hz (ou une continuité de hauteur), les deux composants étaient perçus comme deux flux sonores distincts (2-flux). Si la compétition sonore était précédée par un composant à 21 Hz avec une hauteur tonale plus aiguë (B) ou plus grave (C) que le composant à 21 Hz de la compétition sonore, introduisant un décalage temporel entre les débuts des composants à 21 et 29 Hz (ou une discontinuité de hauteur), les deux composants étaient perçus comme un seul flux sonore complexe (1-flux).

*Procédure* (voir les pages 143, 144 et 145 pour plus de détails)

L'EEG intracérébral a été enregistré à partir d'électrodes profondes, implantées dans les cerveaux de cinq patients épileptiques en vue d'un traitement chirurgical (trois patients implantés dans l'hémisphère droit seulement et deux dans les deux hémisphères).

Les patients avaient tous des électrodes dans le cortex temporal supérieur, les électrodes T traversant le *planum polare* ou la partie antéro-latérale du gyrus de Heschl, les H la partie postéro-médiale du gyrus de Heschl et le *planum temporale* et les N, dans l'opercule pariétal, surplombant les électrodes H.

Nous avons présenté aux patients une succession de stimuli "1-flux" ou "2-flux" aléatoirement. Les patients ne devaient pas porter leur attention sur ces stimuli et devaient détecter des bruits cibles superposés de temps en temps aux stimuli. Ainsi, les réponses électrophysiologiques enregistrées ont été considérées comme liées à des processus automatiques de ségrégation ou de fusion de flux sonores.

*Analyse des données électrophysiologiques intracérébrales* (voir les pages 143 et 144 pour plus de détails)

La réponse évoquée moyenne a été calculée, dans les deux conditions, sur la durée totale des stimuli avec une ligne de base entre -100 et 0 ms par rapport au début des stimuli.

La puissance des activités évoquées entretenues (à 21 et 29 Hz) et oscillatoires induites (entre 20 et 100 Hz) a été calculée par une décomposition temps-fréquence (TF) en ondelettes (voir la partie 1.3.6 page 26 pour plus de détails). Cette méthode permet d'estimer la puissance des activités induites et évoquées (calées en phase au stimulus) dans le domaine TF. Pour dissocier les activités induites des activités évoquées par les stimuli, nous avons utilisé le "phase locking factor" (voir la partie 1.3.6 page 26 pour plus de détails). Ce facteur varie entre 0 (forte variabilité en latence) et 1 (strict calage en phase).

Pendant la période de compétition sonore, l'analyse statistique a été réalisée à travers les essais, chez chaque patient, avec des tests non paramétriques sur une succession de fenêtres temporelles pour les réponses évoquées transitoires, soutenue et entretenues, et de fenêtres TF pour les oscillations gamma induites (voir page 144 pour plus de détails). Seuls les effets qui persistaient après la correction de Bonferroni pour les tests multiples sont discutés par la suite. Pour chaque réponse électrophysiologique, l'analyse statistique reposait sur deux étapes successives :

- identification de l'émergence de chaque activité avec un test de Wilcoxon par rapport à une ligne de base avant le début du stimulus ;
- caractérisation des différences entre les deux conditions avec un test de Mann-Whitney sur les électrodes où l'émergence est significative.

De plus, pour caractériser les oscillations gamma induites émergentes, la combinaison de deux critères a été utilisée :

- émergence avec le test de Wilcoxon ;
- absence de calage en phase au stimulus, c'est-à-dire un "phase locking factor" inférieur à 0,17 (d'après le test de Rayleigh, défini à la page 28).

### 6.3 Résultats et discussion

Les résultats se résument par une augmentation des réponses évoquées transitoires, entretenue, et oscillatoires induites quand les deux composants sont perçus comme un seul flux sonore (1-flux) plutôt que deux (2-flux). Cet effet débutait dès 60 ms sur les réponses transitoires dans la partie postérieure du gyrus temporal supérieur pour se propager jusqu'à 200 ms dans plusieurs aires auditives associatives du *planum temporale* et le long du gyrus temporal supérieur (voir la figure page 148). Les oscillations étaient modulées dans les mêmes régions entre 100 et 300 ms (voir les figures page 150). Enfin, la réponse évoquée entretenue à 21 Hz était augmentée pendant plusieurs centaines de ms dans le cortex auditif primaire (gyrus de Heschl profond), et dans la partie latérale du gyrus de Heschl dans l'hémisphère droit (voir la figure page 149). La localisation de ces effets est schématisée sur la figure 6.2 page suivante.

Cette augmentation de l'ensemble des réponses électrophysiologiques peut s'expliquer aisément par les différences acoustiques présentes avant la situation de compétition sonore.

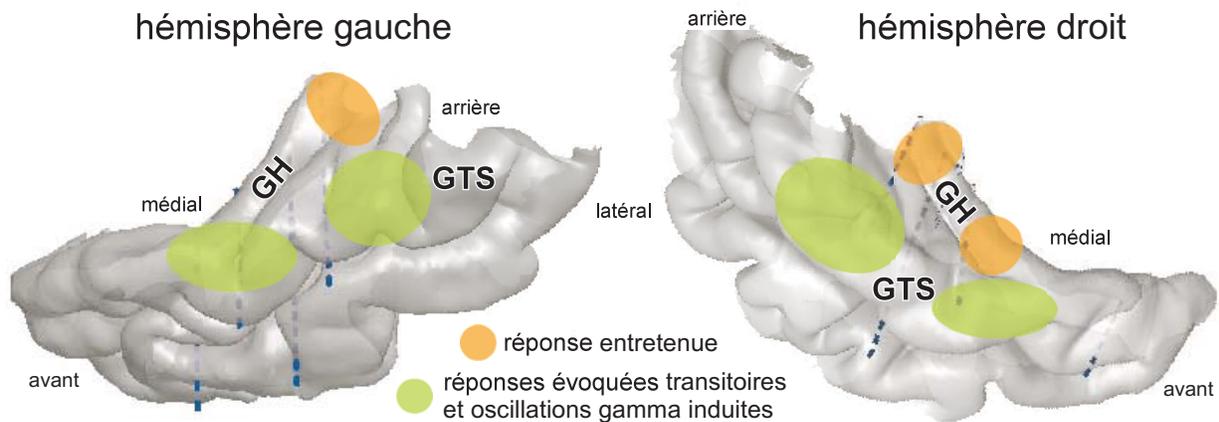


FIG. 6.2 – Localisation des différences entre les conditions "1-flux" et "2-flux". Ces effets sont approximativement localisés sur les cortex temporaux isolés droit et gauche d'un patient. L'augmentation dans la condition "1-flux" des réponses évoquées transitoires et oscillatoires induites a été observée dans le *planum temporale* et dans le gyrus temporal supérieur, tandis que celle de la réponse évoquée entretenue à 21 Hz se situait dans la partie profonde du gyrus de Heschl et dans sa partie latérale dans l'hémisphère droit. GTS = gyrus temporal supérieur, GH = gyrus de Heschl.

En effet, dans la condition "1-flux", il existe une discontinuité de hauteur entre les deux parties du stimulus, qui n'existe pas dans la condition "2-flux".

### Sélectivité fréquentielle

Dans des régions auditives sélectives à la fréquence, cette différence acoustique provoque des réponses évoquées transitoires différentes dans les deux conditions au début de la compétition sonore (figure 6.3 page suivante). En effet, en cas de continuité de hauteur, seul le composant à 29 Hz active une nouvelle population neuronale et provoque les réponses évoquées transitoires alors que dans le cas de la discontinuité de hauteur, les deux composants activent de nouvelles populations neuronales et participent aux réponses transitoires qui sont donc plus grandes.

Cette explication est aussi valable pour l'augmentation des oscillations induites dans la condition "1-flux".

### L'hypothèse du liage perceptif

Cependant, une autre interprétation possible de l'augmentation des oscillations gamma pourrait reposer sur l'hypothèse du liage perceptif. Cette hypothèse suggère que les oscillations gamma induites correspondent au mécanisme neuronal permettant à différentes aires corticales, impliquées dans l'encodage de composants distincts d'un même objet, d'interagir pour construire le percept d'un objet cohérent (voir la partie 1.3.6 page 26 pour plus de détails). Nos résultats concordent avec cette hypothèse puisque la puissance de ces oscillations est plus grande quand les composants acoustiques sont groupés en un seul flux sonore que quand ils sont séparés selon deux flux distincts.

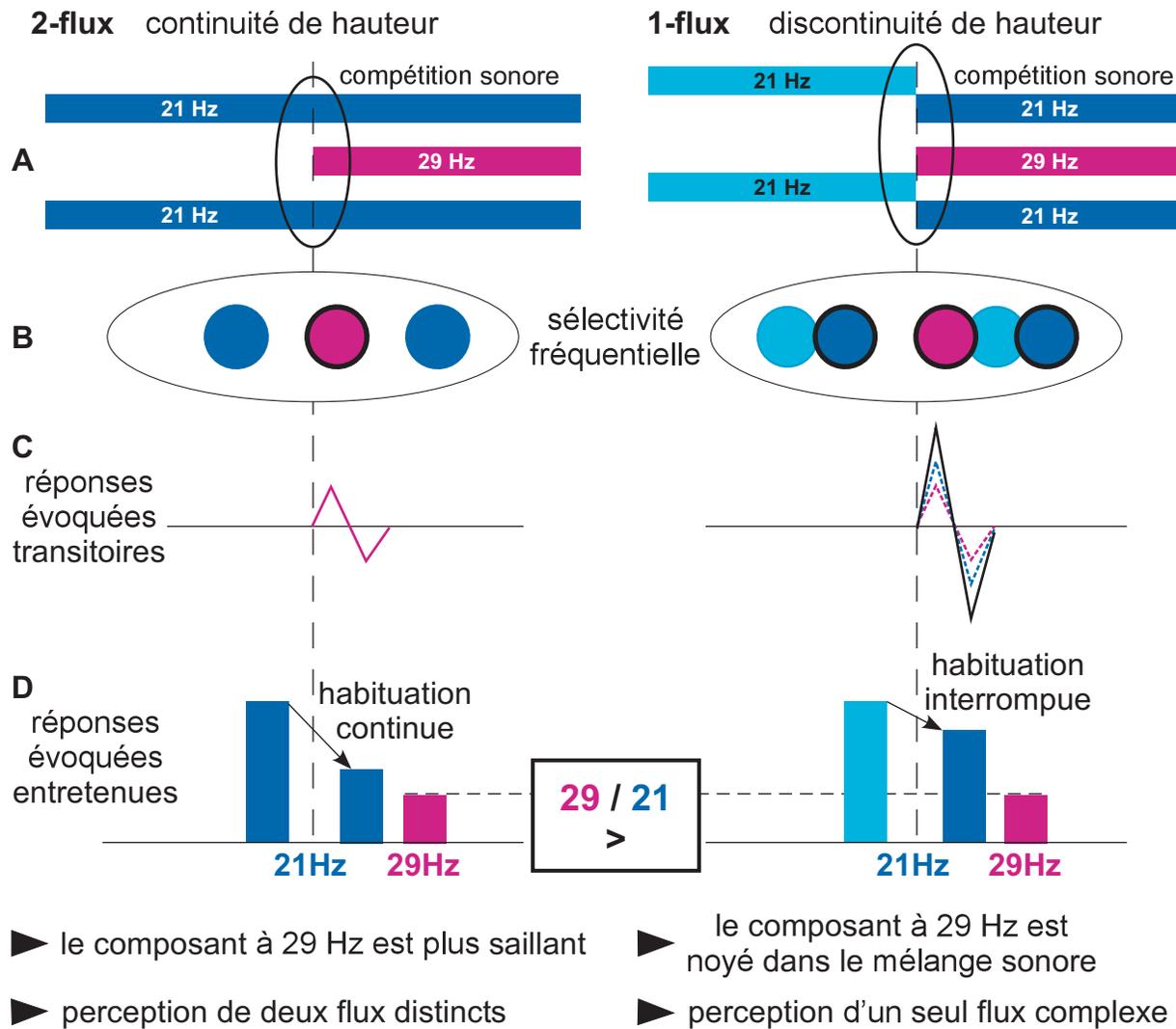


FIG. 6.3 – Interprétation des différences entre les conditions "1-flux" et "2-flux". **A.** Schémas des stimuli. **B.** Représentation schématique des populations neuronales activées par les stimuli dans une région auditive organisée tonotopiquement. Chaque disque correspond à une population neuronale activée par le composant acoustique de la même couleur en A. Les disques encadrés de noir correspondent aux populations qui s'activent au début de la compétition sonore. **C.** Schémas des réponses transitoires évoquées au début de la compétition sonore. Dans la condition "2-flux", seul le composant à 29 Hz participe à ces réponses. Dans la condition "1-flux", les réponses aux débuts des composants à 21 (en bleu) et 29 Hz (en rose) contribuent à ces réponses transitoires (en noir). Elles sont donc plus grandes dans la condition "1-flux". **D.** Schématisation de la puissance des activités entretenues à 21 et 29 Hz. L'activité à 29 Hz (en rose) est présente pendant la compétition sonore uniquement et ne varie pas entre les conditions. L'activité à 21 Hz diminue au cours du temps. Cette diminution est plus forte dans la condition "2-flux" quand le composant à 21 Hz, et donc le mécanisme d'habituation, sont continus pendant toute la durée du stimulus. Dans la condition "1-flux", l'habituation est interrompue par le changement de hauteur du composant à 21 Hz et la diminution est plus faible. Ce mécanisme d'habituation conduit à des rapports d'amplitude entre les activités à 21 et 29 Hz différents dans les deux conditions.

Il est important de noter que cette explication des résultats est aussi valable si les réponses sont générées dans des régions auditives non tonotopiques, mais dont les neurones présentent une sélectivité à la fréquence.

### Habituation sélective à la fréquence

L'effet observé pour l'activité entretenue à 21 Hz peut aussi s'expliquer par les différences acoustiques avant la compétition sonore.

En observant le décours temporel de cette activité à 21 Hz (figure 6.4 page suivante), on peut observer une forte diminution de cette activité au cours du temps. Cette diminution peut être abrupte à l'arrivée du composant à 29 Hz et pourrait être due à une interaction entre les activités à 21 et 29 Hz. Elle peut aussi être progressive et semble alors correspondre à un mécanisme d'habituation.

Cette diminution est plus forte dans la condition "2-flux" quand le composant à 21 Hz, et donc l'habituation, sont continus pendant toute la durée du stimulus. Dans la condition "1-flux", le mécanisme d'habituation est interrompu par le changement de hauteur du composant à 21 Hz et la diminution est plus faible. Ce mécanisme d'habituation serait donc sélectif à la fréquence.

Ce mécanisme d'habituation, en modulant le poids de l'activité à 21 Hz (alors que l'activité à 29 Hz n'est pas modulée), conduit à des rapports d'amplitude entre les activités à 21 et 29 Hz différents dans les deux conditions (voir le panneau D de la figure 6.3 page précédente). Ce rapport est plus grand dans la condition "2-flux" que dans la condition "1-flux". Dans la condition "2-flux", la réponse à 21 Hz est fortement réduite, la réponse à 29 Hz devient relativement plus importante. Cela pourrait rendre le composant à 29 Hz plus saillant et entraîner la ségrégation des deux composants en deux flux sonores distincts. Par contre, dans la condition "1-flux", la réponse à 21 Hz est faiblement réduite, le composant à 29 Hz a tendance à être noyé dans le mélange sonore et les deux composants sont perçus comme un seul flux complexe.

Ainsi, l'augmentation des réponses électrophysiologiques dans la condition "1-flux" semble reposer sur des mécanismes de sélectivité fréquentielle et d'habituation. Les différences acoustiques avant la compétition sonore font intervenir différemment ces mécanismes dans les deux conditions, ce qui provoque des réponses électrophysiologiques distinctes pendant la compétition sonore. Ce sont aussi les différences acoustiques avant la compétition sonore qui induisent la perception d'un ou deux flux sonores. La perception de sons simultanés pourrait donc reposer sur les mécanismes de sélectivité fréquentielle et d'habituation, liés aux caractéristiques acoustiques de sons. Cette interprétation est en accord avec les mécanismes de suppression et d'adaptation neuronales proposés pour participer à la ségrégation séquentielle de flux sonore dans plusieurs études chez le macaque (Fishman *et al.*, 2001; Micheyl *et al.*, 2005) et l'Homme (Gutschalk *et al.*, 2005; Snyder *et al.*, 2006).

L'organisation simultanée pourrait se faire en plusieurs étapes. Les propriétés acoustiques des sons seraient d'abord encodées dans des régions sélectives à la fréquence (corticales ou sous-corticales). Ensuite, au niveau cortical, les oscillations gamma induites pourraient permettre l'interaction de ces régions pour aboutir à la construction de flux cohérents. Enfin, des mécanismes d'habituation (révélés par la modulation de l'activité entretenue) pourraient contribuer au maintien du percept.

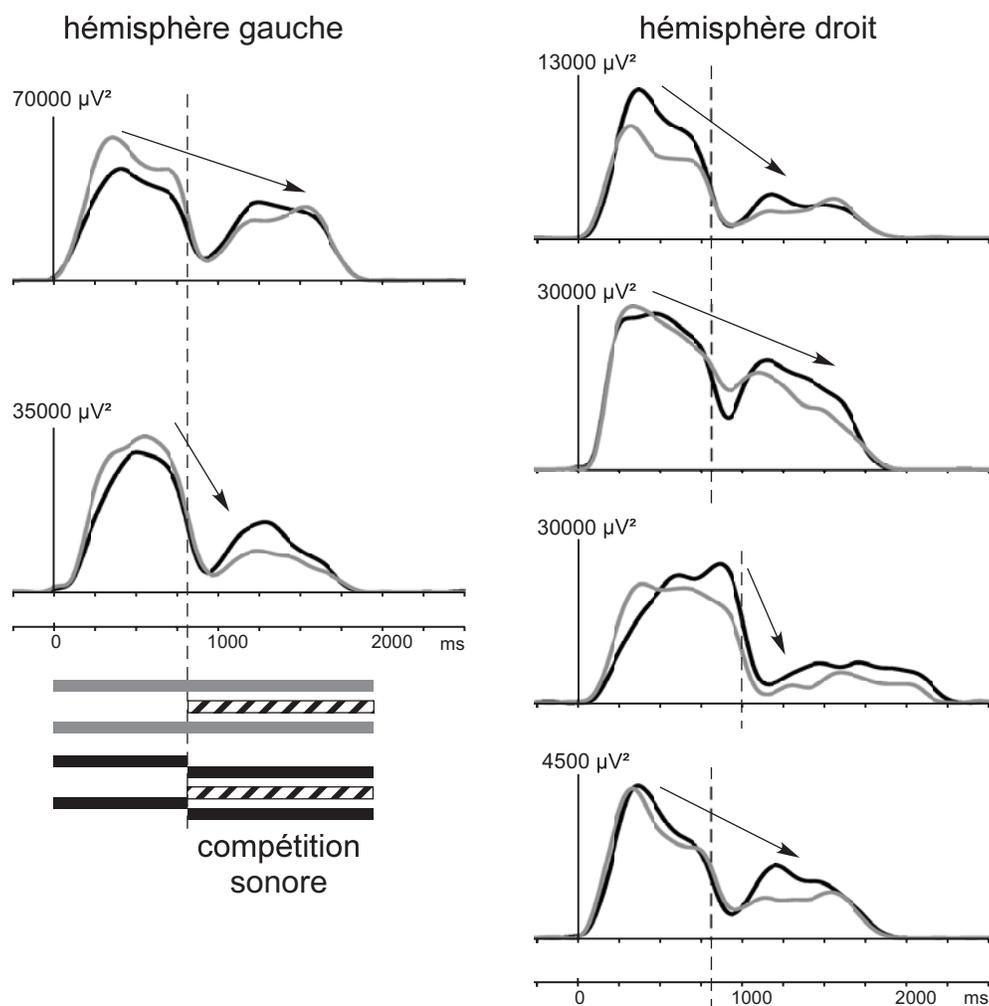


FIG. 6.4 – Exemples de décours temporel de l'activité entretenue à 21 Hz dans les conditions "1-flux" (en noir) et "2-flux" (en gris) enregistrée à partir d'électrodes dans le cortex auditif primaire. L'activité représentée est la puissance des oscillations à 21 Hz. Cette activité a tendance à fortement diminuer au début de la compétition sonore, c'est-à-dire avec l'arrivée du composant à 29 Hz (flèches).

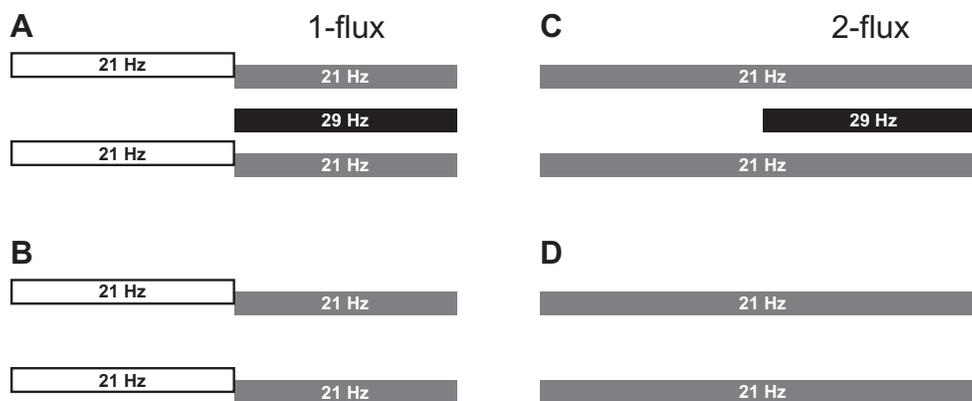


FIG. 6.5 – Conditions contrôles. **A et C.** Stimuli utilisés dans l'étude. **B et D.** Stimuli proposés comme contrôles. Ce sont respectivement les mêmes stimuli qu'en A et C, sans le composant à 29 Hz. En comparant les différences électrophysiologiques obtenues entre les conditions A et B d'une part, et C et D d'autre part, il serait possible de dissocier les réponses électrophysiologiques liées à la discontinuité de hauteur de celles liées à l'organisation perceptive des sons simultanés.

### Limites de cette étude

Les résultats obtenus dans cette étude présentent le même inconvénient que ceux obtenus dans d'autres études explorant les mécanismes neurophysiologiques de l'organisation perceptive (Fishman *et al.*, 2001; Gutschalk *et al.*, 2005; Snyder *et al.*, 2006). Il s'agit des différences acoustiques entre les stimuli qui peuvent expliquer les différences électrophysiologiques observées. Gutschalk et collaborateurs (2005) ont contourné ce problème en utilisant des séquences induisant des percepts distincts au cours du temps et en corrélant les réponses électrophysiologiques aux réponses comportementales chez l'homme. Micheyl et collaborateurs (2005) ont utilisé le même type de séquence et corrélé les réponses neuronales enregistrées chez le macaque aux réponses comportementales chez l'Homme. Cependant, les mesures comportementales chez l'Homme ont été obtenues par des mesures directes et des processus descendants sont susceptibles d'être intervenus.

Il apparaît donc difficile d'accéder aux mécanismes neurophysiologiques impliqués dans l'analyse automatique de la scène auditive. Dans cette étude, deux conditions contrôles (figure 6.5 ci-dessus) sont envisagées pour permettre de savoir si les mécanismes identifiés contribuent réellement à la construction des percepts ou s'ils sont juste impliqués dans l'encodage des caractéristiques acoustiques des sons. Ces conditions consistent à utiliser les mêmes stimuli sans le composant à 29 Hz. Ces contrôles nous permettraient de dissocier les réponses électrophysiologiques liées à la discontinuité de hauteur de celles liées à l'organisation perceptive des sons simultanés.



## Article 2

Neural substrate of concurrent sound perception : direct electrophysiological recordings from human auditory cortex.

Bidet-Caulet A, Fischer C, Bauchet F, Aguera PE, & Bertrand O.

En cours de révision dans *Journal of Cognitive Neuroscience*.

## **Neural substrate of concurrent sound perception: direct electrophysiological recordings from human auditory cortex**

Bidet-Caulet A.<sup>1</sup>, Fischer C.<sup>1,2</sup>, Bauchet F.<sup>1,3</sup>, Aguera P.E.<sup>1</sup> and Bertrand O.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INSERM, U821, Lyon, F-69500, France; IFR 19, Institut Fédératif des Neurosciences, Lyon, F-69000, France; Univ Lyon 1, Lyon, F-69000, France

<sup>2</sup> Neurological Hospital, Functional Neurology and Epileptology Dept, Lyon, F-69000, France

<sup>3</sup> CERMEP, MEG department, Lyon, F-69000, France

### **Abstract**

In everyday life, consciously or not, we are constantly disentangling the multiple auditory sources contributing to our acoustical environment. To better understand the neural mechanisms involved in concurrent sound processing, we manipulated sound onset asynchrony to induce the segregation or grouping of two concurrent sounds. Each sound consisted of amplitude modulated tones at different carrier and modulation frequencies. Electrophysiological recordings were carried out in epileptic patients with pharmacologically resistant partial epilepsy, implanted with depth electrodes in the temporal cortex. Patients were presented with the stimuli while they performed an auditory distracting task. We found that transient and steady-state evoked responses, and induced gamma oscillatory activities were enhanced in the case of onset synchrony. These effects were mainly located in the Heschl's gyrus for steady-state responses whereas they were found in the lateral superior temporal gyrus for evoked transient responses and induced gamma oscillations. They can be related to distinct neural mechanisms such as frequency selectivity and habituation. These results in the auditory cortex provide an anatomically refined description of the neurophysiological components which might be involved in the perception of concurrent sounds.

### **INTRODUCTION**

In ecological situations, we are often confronted with a mixture of sounds produced by several simultaneously active sources and it is crucial to be able to parse and identify these multiple sources. In fact, within this mixture, we can suddenly detect one acoustic sequence or stream that can be clearly isolated from other sounds and attributed to a source, like a bird song in the forest or a motorbike acceleration in a noisy street. We can also decide to focus our attention on a specific auditory stream and ignore other sounds, as it is the case when we listen to one conversation during a cocktail party. This acoustic segregation relies on the ability of our auditory system to group together or to dissociate acoustic components at a given instant and over time, leading to the perception of several simultaneous auditory streams.

Many psychoacoustical studies (Bregman, 1990) have shown the contribution of various acoustic features (e.g. pitch, timbre, location, onset synchrony) in segregating or grouping acoustic events, as well as the influence of top-down processes (e.g. attention, learning, knowledge). Auditory segregation could thus correspond to an automatic neural process that could be modulated by attention. This has been confirmed by electrophysiological recordings in humans (Alain & Izenberg, 2003; Nager, Kohlmetz, Joppich, Mobes, & Munte, 2003; Sussman, Ritter, & Vaughan, 1999; Sussman, Bregman, Wang, & Khan, 2005; Takegata et al., 2005; Winkler, Teder-Salejarvi, Horvath, Naatanen, & Sussman, 2003). Nevertheless, few studies have investigated the neural mechanisms involved in the perception of sounds overlapping in time, and, among those, most of them have focused on the mistuning of a component from a harmonic complex sound. Different electrophysiological responses were found for harmonic and mistuned stimuli, in the chinchilla inferior colliculus (Sinex, Sabes, & Li, 2002) and in human auditory cortex (Alain, Arnott, & Picton, 2001; Alain, Schuler, & McDonald, 2002; Dyson & Alain, 2004). Nevertheless, the neural mechanisms, and their electrophysiological expression, by which the auditory system dissociates or groups

overlapping auditory components still remain largely unclear. This particularly applies to the electrophysiological correlates of the impact of the acoustic context on concurrent sound perception.

In the present electrophysiological study, we manipulated sound onset asynchrony to induce two perceptual situations, the segregation or grouping of two concurrent sounds (Bregman, 1990; Darwin, Hukin, & al-Khatib, 1995; Turgeon, Bregman, & Ahad, 2002). Stimuli were made of two partially overlapping components having different carrier frequencies and amplitude modulation frequencies (21 and 29 Hz): the 21Hz- and 29Hz-components (fig 1). To have a similar acoustical structure across conditions, the 21Hz-component always started first (part 1), and then, at the onset of the 29Hz-component (part 2), its carrier frequency could be kept constant (pitch continuity) or shifted (pitch discontinuity). To reduce electrophysiological differences due to the acoustical properties of the sounds, stimuli were identical in the last part, in the two conditions. By behavioural testing, we assessed that, in case of pitch continuity of the 21Hz-component (i.e. onset asynchrony), the two components were perceived as two distinct streams during part 2 (2-stream condition), whereas in case of pitch discontinuity (i.e. onset synchrony), they were perceived as one complex stream (1-stream condition). We used intracranial electrophysiological (EEG) recordings of epileptic patients with pharmacologically resistant epilepsy, implanted with multicontact depth electrodes in the temporal cortex. This constitutes a unique approach for providing a precise time-course and localization of the neurophysiological correlates of concurrent sound perception in humans. During the electrophysiological recordings, the patients were presented with both types of stimuli and performed an auditory distracting task which required focusing their attention away from the streams. Analyzing part 2 of the stimulus, when both components are present, allowed us to compare the electrophysiological responses to acoustically identical stimuli, corresponding to distinct percepts (one or two streams) because of different history in the part 1, i.e., different acoustical contexts. We investigated different electrophysiological components to have a comprehensive insight into the neural mechanisms that could be involved at distinct processing levels, in different cortical auditory areas (Heschl's gyrus, planum temporale and polare). First, we analyzed transient and sustained evoked responses that have already constituted a powerful tool for exploring the neural correlates of concurrent sound perception (Alain, Arnott, & Picton, 2001). Thanks to the distinct amplitude modulation frequencies of the two simultaneous sounds, the steady-state responses have been used for tagging the electrophysiological activity corresponding to each component, independently (Draganova, Ross, Borgmann, & Pantev, 2002 ; Lins, & Picton, 1995). Finally, we investigated the induced beta/gamma oscillatory activities (20-100 Hz) which are assumed to be involved in the construction of coherent objects (Bertrand & Tallon-Baudry, 2000) and could thus play an important role in auditory grouping. From the analysis of these complementary electrophysiological components, directly recorded from the human auditory cortex, we suggest that the implicit segregation or grouping of two concurrent sounds could rely on the interaction of several neurophysiological mechanisms, highly related to the acoustic context, occurring at different latencies and locations in the human auditory system.

## **METHODS**

### **Electrophysiological experiment**

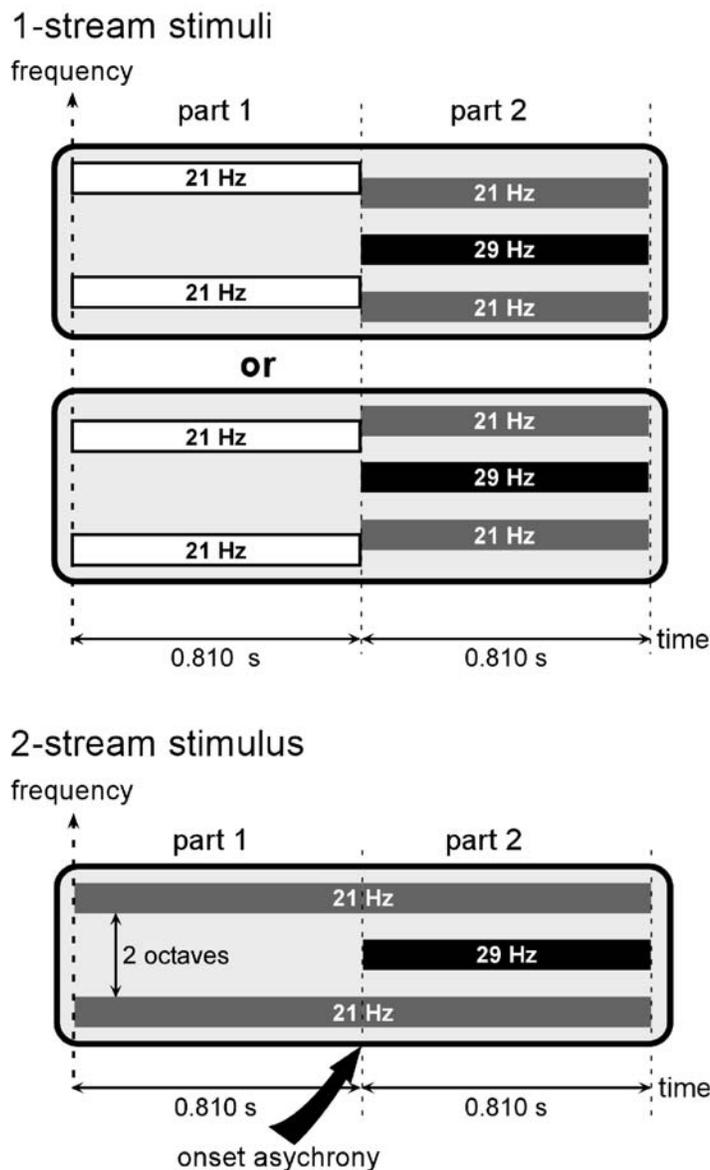
#### *Patients*

Five patients (4 female and 1 male, age ranging from 22 to 36 years) suffered from pharmacologically resistant partial epilepsy and were candidates for surgery. Because the location of the epileptic focus could not be identified using noninvasive methods, they were stereotactically implanted with multicontact depth probes. Electrophysiological recording is part of the brain functional evaluation that is performed routinely before epilepsy surgery in patients implanted with depth electrodes. According to the French regulations concerning invasive investigations with a direct individual benefit, patients were fully informed about the electrode implantation, stereotactic EEG and evoked potential recordings and the cortical stimulation procedures used to localize the epileptogenic and functional brain areas. All patients gave their informed consent to participate in the experiment.

The signals described here were recorded away from the seizure focus. When the recording sessions took place, antiepileptic drugs administered to the patients had been either discontinued or drastically reduced for the purpose of recording seizures. No patient was administered benzodiazepines. None of the patients reported any auditory complaint.

### Stimuli and task

Stimuli were composed of two sounds which could be perceived as 1 complex stream or 2 distinct streams, corresponding to the 1-stream or 2-stream condition, respectively. They were randomly presented to patients in 4 blocks of 80 trials (resulting in 160 repetitions in each condition). They had to perform a diverted attention task which consisted of the detection of rare noise bursts superimposed to the stimuli, thus orienting their attention away from the stimulus content. They were instructed to answer as soon as they heard a noise burst, by pressing a button. The task presented no major difficulty but was demanding enough to keep the patients alert: all the patients detected all the noise bursts, except one who missed two of them. After the recording session, patients reported that they did not pay attention to the stimuli on which the noise bursts were superimposed and did not notice the presence of two types of stimuli.



**Figure 1.** Stimuli. Stimuli were composed of two sounds which could be perceived as 1 complex stream or 2 distinct streams, corresponding to the 1-stream or 2-stream condition, respectively. All stimuli were composed of two parts lasting at least 0.810 s (see details in the text). During part 2, all stimuli consisted of two components. The 21Hz-component (gray bars) was composed of two tones, separated by two octaves, and amplitude modulated at a frequency of 21 Hz. The 29Hz-component (black bar) consisted of one tone, separated by one octave from each tone of the first component, and amplitude modulated at a frequency of 29 Hz. During part 2, all stimuli were thus acoustically identical. To have a similar acoustical structure across stimulus conditions, the 21Hz-component was always present during part1. For 2-stream stimuli, the carrier frequency of the 21Hz-component (gray bars) was maintained constant (pitch continuity) whereas for 1-stream stimuli the 21Hz-component (white bars) was shifted by plus or minus 3 semitones (pitch discontinuity). Therefore, in the case of 2-stream stimuli, the 21Hz-component started before the 29Hz-component, which corresponded to an onset asynchrony and induced auditory segregation and the perception of two distinct streams. Conversely, in the case of 1-stream stimuli, the two acoustic components started at the same time (onset of part 2) inducing a grouping of the two sounds into one single complex stream.

All stimuli were composed of two successive parts (Fig. 1). Part 1 lasted 0.810 s (1 s for the first patient) and the duration of part 2 was equiprobably chosen between 0.810, 0.905, 1 and 1.095 s (1.095, 1.190, 1.286 and 1.381 s for the first patient). During part 2, all stimuli are made of two components: the 21Hz-component and the 29Hz-component. The 21Hz-component was composed of two amplitude modulated tones separated by two octaves, the carrier frequency of the lower one being equiprobably chosen between 659, 698, 740 and 784 Hz. These two tones were both amplitude modulated in phase at a frequency of 21 Hz. The 29Hz-component consisted of one tone separated by one octave from each tone of the first sound. This tone was amplitude modulated at a frequency of 29 Hz. Thus, during part 2, all stimuli were acoustically identical. To have a similar acoustical structure across stimulus conditions, the 21Hz-component was always present during part 1. For 2-stream stimuli, the carrier frequency of the 21Hz-component was maintained constant (pitch continuity) whereas for 1-stream stimuli it was shifted by plus or minus 3 semitones (pitch discontinuity). Therefore, in the case of 2-stream stimuli, the 21Hz-component started before the 29Hz-component, which corresponded to an onset asynchrony and induced auditory segregation and the perception of two distinct streams. Conversely, in the case of 1-stream stimuli, the two acoustic components started at the same time (onset of part 2) inducing a grouping of the two sounds into one single complex stream.

The superimposed target sounds were 150-ms band-pass filtered noise-bursts (20-semitone wide starting at 784 Hz with 10 ms rise/fall time). They were present in 15 % of the stimuli and randomly occurred 0.2, 0.7, 1.6 or 1.9 s before the end of the stimulus. In the presence of noise bursts, the next stimulus started between 0.5 and 0.7 s after the patient's response, otherwise the intertrial interval was randomized between 0.7 and 1 s. The intensities of all tones were corrected according to their carrier frequency (Botte, Canévet, Demany, & Sorin, 1989, Fig 1.2 p17) and then, 21Hz- and 29Hz- components were matched in intensity. Stimuli were delivered at an intensity level judged comfortable by the patient at the beginning of the experiment (about 70 dB SPL). Noise bursts were 5 dB above the stimulus intensity level. All component onsets and offsets were linearly ramped during 10 ms. In case of 1-stream stimuli, the 21Hz-component was also ramped on both sides of the pitch discontinuity. Stimulus duration, carrier frequency and noise burst occurrence were randomized to limit habituation and predictability.

#### *Recording and signal analysis*

Intracranial recordings were performed at the Functional Neurology and Epilepsy Department (Lyon Neurological Hospital). EEG was recorded from 64 intracranial electrode contacts referenced to an intracranial contact away from the superior temporal cortex (ground electrode being at forehead). Signals were amplified, filtered (0.1-200 Hz bandwidth) and sampled at 1000 Hz (Synamps, Neuroscan Labs, Sterling, VA, USA).

The analysis was restricted to the electrodes located in the temporal cortex and its immediate vicinity. Raw data were visually inspected and trials showing epileptic spikes were discarded. Because of excessive epileptic spikes, patient #3 was excluded from evoked response analysis but kept for steady-state and gamma oscillation analysis because their frequency bands were less contaminated by the spectral content of epileptic spikes. Trials with a noise burst occurring before 1.620 s (about 12% of all trials) and incorrect trials were rejected from further analysis. The mean numbers of correct and non-artifacted trials were 134 and 131.6 out of 160 for 1-stream and 2-stream conditions, respectively.

ERPs were averaged during the shortest duration of each part (i.e., 0.810 s for each part), separately for the two conditions. The ERP of the two periods (parts) were corrected with respect to the same baseline defined between -150 and 0 ms before part 1 stimulus onset.

Both the steady-state periodic response, evoked by the amplitude modulation of the sound components at 21 and 29 Hz (phase-locked to the stimulus content) and the beta/gamma oscillations, in the 20-100 Hz range, induced by the stimulus (jittering in latency from trial to trial) were analyzed by means of a wavelet decomposition which provides a good compromise between time and frequency resolutions. Each single-trial signal was transformed in

the time-frequency domain by convolution with complex gaussian Morlet's wavelets with a ratio  $f/\sigma_f$  of 10 with  $f$  being the central frequency of the wavelet and  $\sigma_f$  its standard deviation (Tallon-Baudry and Bertrand, 1999, for details). The resulting time-frequency powers were then averaged across trials. This method led to a power estimate of both evoked and induced activities in the time-frequency (TF) domain. A baseline correction was applied on TF plots by subtracting the pre-stimulus power between -250 and -150 ms before stimulus onset, in each frequency band. To distinguish induced oscillatory activities from phase-locked evoked activities (i.e., transient and steady-state responses), we computed, at each point of the TF domain, the stimulus phase-locking factor (PLF) from the single trial TF analysis (Tallon-Baudry, Bertrand, Delpuech, & Pernier, 1996). This factor ranges from 0 (uniform phase distribution, i.e. high latency jitter) to 1 (strict phase-locking to the stimulus). The Rayleigh statistic was used to test for the non uniformity of phase distribution (Jervis, Nichols, Johnson, Allen, & Hudson, 1983). Therefore, with the number of trials used in this experiment, when the PLF was less than 0.17, oscillations were considered to be non phase-locked to the stimulus.

### *Statistical analysis*

The statistical analysis in the two conditions, during both parts, focused on different electrophysiological components: the transient evoked responses to the onsets of parts 1 and 2, the slow wave responses elicited during the whole duration of the stimulus (sustained responses), the steady-state activities at 21 Hz, 29 Hz and 42 Hz (first harmonic of the 21 Hz), and the induced gamma oscillations. As the data were not normally distributed, only non-parametric tests (Wilcoxon or Mann-Whitney) were used with a number of trials superior to 100.

To identify, in each patient, the electrode contacts where a transient or sustained response was emerging, we computed a time varying Wilcoxon test from the single trials. It was applied on the mean amplitude of successive 20-ms windows between 0 and 200 ms and successive 100-ms windows between 200 and 800 ms after the onset of each part, compared to a pre-stimulus baseline (defined between -100 and 0 ms before part 1 onset). For contacts that showed a significant response, condition differences were estimated by a Mann-Whitney test applied to the same windows as described for the response identification test.

The emergence of steady-state activities was assessed by a Wilcoxon test on the mean power of each frequency (21, 29 and 42 Hz) over successive 100-ms windows between 0 and 800 ms after the onset of each part, compared to the pre-stimulus baseline power (between -250 and -150 ms before part 1 onset) of each frequency (note that the pre-stimulus baseline is shifted away from 0 ms because wavelet analysis tends to stretch out the early post-stimulus low frequency components). For contacts that showed a significant steady-state response, condition differences were estimated by a Mann-Whitney test applied to the same windows as described for the response identification test. As the carrier frequencies of the 21Hz-component were the same during parts 1 and 2 of the 2-stream condition and part 2 of the 1-stream condition, we compared, with a Mann-Whitney test, the mean power between 200 and 800 ms of part 2 for each condition to the mean power between 200 and 800 ms of part 1 in the 2-stream condition.

The emergence of oscillatory beta/gamma activities was detected in the time-frequency domain with a Wilcoxon test on the mean power of 100ms x 10Hz windows (from 0 to 800 ms and from 20 to 100 Hz) compared to the pre-stimulus power (between -250 and -150 ms before part 1 onset) in the same frequency band. To circumscribe the components which are not phase-locked to the stimulus, i.e., induced oscillations, the combination of two criteria in the time-frequency domain was used: an emergence assessed by the Wilcoxon test and an absence of phase locking to the stimulus assessed by the Rayleigh test ( $PLF < 0.17$ ), as defined above. The 1- and 2-stream conditions were then compared with a Mann-Whitney test on the mean power of 50ms x 6Hz windows where induced gamma activities were previously found to emerge.

For each component, only those effects are discussed that met Bonferroni-corrected p-value criteria. In each patient, the probability threshold of 0.05 was thus divided by the number of tested windows over all investigated electrode contacts. The statistical analysis will mainly focus on the responses observed in part 2 during which the

acoustical content of the stimuli were strictly the same but perception differed.

All signal analysis was performed with the ELAN-Pack software developed at INSERM U280.

#### *Anatomical registration*

Electrode contacts were 2 mm long and spaced every 3.5 mm (center-to-center). Depth probes (diameter 0.8 mm) with 10 or 15 contacts each were inserted perpendicularly to the sagittal plane using Talairach's stereotactic grid (Talairach & Tournoux, 1988). Numbering of contacts is increasing from medial to lateral along an electrode track. Electrode locations were measured on X-ray images obtained in the stereotactic frame. The depth of penetration of each contact was measured on the frontal X-ray image from the tip of the electrode to the midline, which was visualized angiographically by the sagittal sinus. The co-registration of the lateral X-ray image and a midsagittal MRI scan, both having the same scale of 1, allowed to measure the electrode coordinates in the individual Talairach's space defined by the median sagittal plane, the AC-PC (anterior commissure - posterior commissure) horizontal plane and the vertical AC frontal plane, these anatomical landmarks being identified on the 3D MRI scans. This procedure led to the superposition of each electrode contact onto the patients' structural MRIs. The accuracy of the registration procedure was 2 mm, estimated on another patient's MR images obtained just after electrode explantation and in which electrode tracks were still visible.

Eventually, electrode contacts and experimental effects have been visualized on individual 3D rendering of isolated temporal cortices to facilitate the identification of auditory brain structures and the comparison of activated sites across subjects. The cortical surface was individually segmented by using FreeSurfer software (<http://surfer.nmr.mgh.harvard.edu>).

#### **Psychophysical experiment**

A psychophysical experiment was used to ensure that the two types of stimuli implicitly induced two distinct perceptions. We considered that if perceptions during part 2 were different (whereas stimuli are acoustically identical during this part), behavioral performances in a stream-irrelevant auditory task could be differentially influenced. We chose to compare the detection thresholds of offset asynchrony for 1-stream and 2-stream stimuli.

17 paid subjects participated in the study. All were free of neurological diseases and had normal hearing. Written informed consent was obtained from each subject.

A constant Yes/No procedure tracking 50% correct responses was used to define the detection threshold of offset asynchrony. The 1-stream and 2-stream stimuli described above were randomly presented to the subjects. In this experiment, the 29Hz-component, which was ending at the same time as the 21Hz-component in the electrophysiological experiment, could end slightly before the 21Hz-component (time difference: DT). Subjects had to indicate whether the two components were ending at the same time, or not, by pressing, with the same hand, a left or right button, respectively.

Only those subjects who have more than 65% of correct responses for both DT=0 ms and their maximal DT value, were kept in the analysis. Only 10 subjects (6 men, age ranging from 22 to 34 years) fulfilled these criteria. Subject's psychometric function was fitted by a sigmoid function and the offset asynchrony detection threshold was defined as the DT value leading to 50% correct responses. The detection thresholds obtained in each condition were compared with a Wilcoxon test.

## **RESULTS**

### **Behavioural assessment of the stream perception induced in the two stimuli**

The aim of the psychophysical experiment was to ensure, by an indirect measure, that the two kinds of stimuli induced two different perceptions even when the subject is paying attention to aspects of the stimulus that are not related to stream segregation. We chose to compare the detection thresholds of offset asynchrony for 1-stream and

2-stream stimuli. We found that the mean detection thresholds of offset asynchrony were significantly different in 1-stream and 2-stream conditions (52.1 and 71.5 ms, respectively,  $p=0.017$ ). Subjects were better at detecting offset asynchrony in the 1-stream rather than in the 2-stream condition.

In addition to the psychological experiment, we played the sounds to the subjects and asked them whether they heard one or two sounds during the second part. They always responded “one” and “two” for 1-stream and 2-stream conditions, respectively.

Moreover, four of the five patients also performed an active stream segregation task with the same 2-stream stimuli. They had to detect a spatial shift of the 21Hz-component, which was impossible to perform without segregating the two streams. Their hit rate was ranging between 85 and 99 % correct responses.

Thus we have shown, with these stimuli, that onset asynchrony explicitly induces stream segregation in patients and implicitly induces auditory segregation in normal subjects, as it has already been shown with other types of sounds (Bregman, 1990; Darwin, Hukin, & al-Khatib, 1995; Turgeon, Bregman, & Ahad, 2002 ; Turgeon, Bregman, & Roberts, 2005). The electrophysiological experiment was performed on alert patients engaged in detecting stream-irrelevant sounds, and therefore, the observed brain responses could be related to implicit concurrent sound segregation/fusion.

### **Anatomical data**

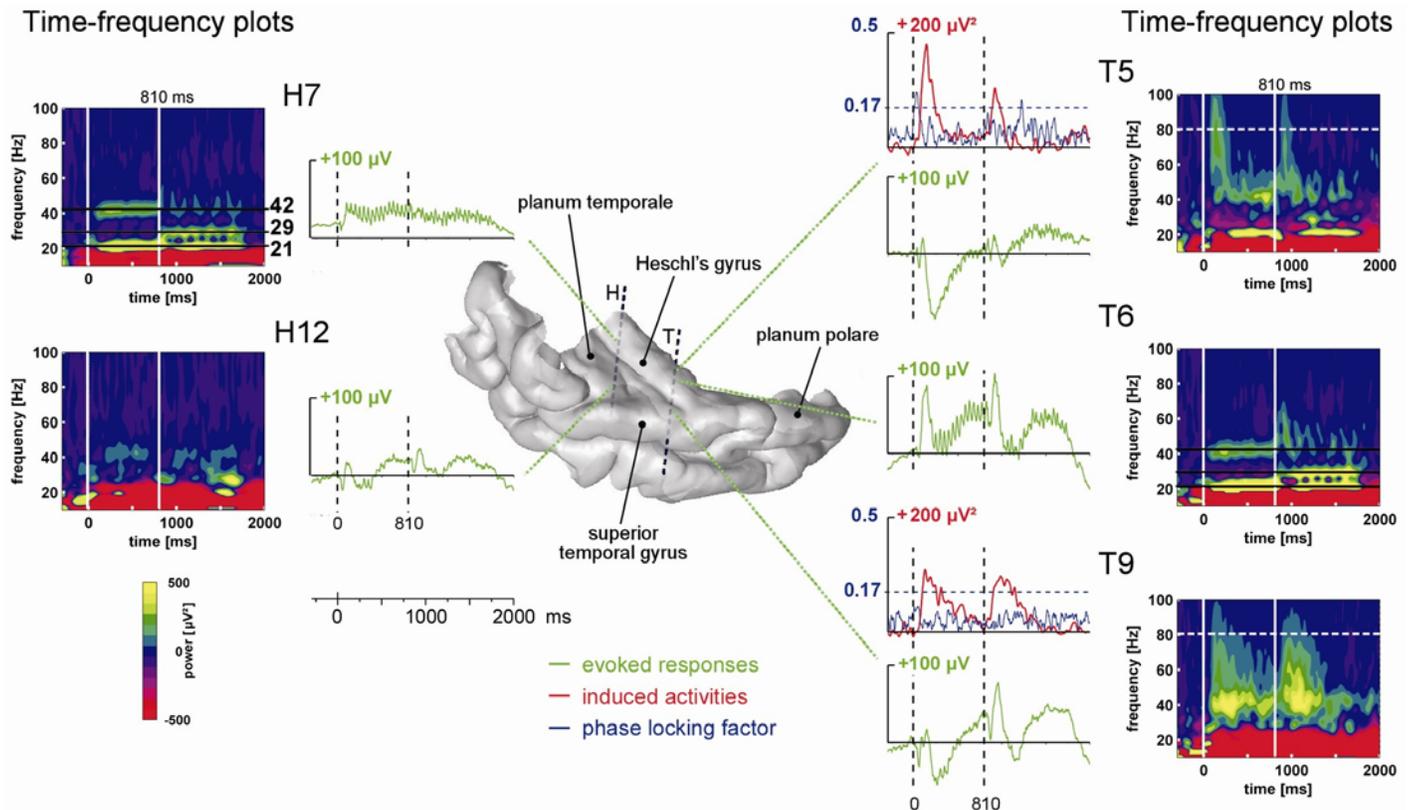
Three patients were implanted in the right hemisphere only, and two in both hemispheres. In all implanted hemispheres, at least one electrode track was located in the superior temporal plane. Electrodes H or H' (for right or left hemisphere, respectively) were positioned posteriorly, passing through the Heschl's gyrus (HG), the planum temporale (PT) and the superior temporal gyrus (STG), and electrodes T, T' and W were positioned anteriorly, passing through the HG and the anterior PT or the planum polare (PP). Electrode A, A', B, B', and C were penetrating through the middle temporal gyrus (MTG). Electrode N was located just above the superior temporal plane, in the parietal operculum.

Even though intracranial recordings in epileptic patients provide a sparse spatial sampling of the auditory cortex, we could access not only primary auditory areas (posteromedial part of the HG) but also posterior and anterior secondary auditory regions.

### **Electrophysiological components modulated as a function of perception**

Distinct electrophysiological components were identified in different parts of the auditory cortex. Figure 2 illustrates all these components, in the 1-stream condition, on the 3D rendering of patient #4's temporal cortex. The 21, 29 and 42 Hz steady-state evoked activities were found in the posteromedial part of the HG and more anteriorly in the HG. Transient and sustained evoked responses were observed at most of the electrode contacts located in the superior temporal plane: in the HG, in the posterior part of the STG and in the planum temporale. Induced gamma oscillations, not phase-locked to stimulus onset, were found in the anterior part of the HG and in the lateral STG.

All these components were present during both parts 1 and 2. Since part 1 is acoustically different in the 1- and 2- stream conditions, we concentrated on the electrophysiological activities of part 2, during which, inputs were acoustically identical whereas perceptions, induced by the preceding part, were different. All 1- vs. 2-stream effects on the different electrophysiological components following part 2 onset will be presented, in all patients, on the 3D rendering of their individual temporal cortex. To illustrate the time-course of the responses, typical waveforms will be plotted from electrode contacts showing such effects.

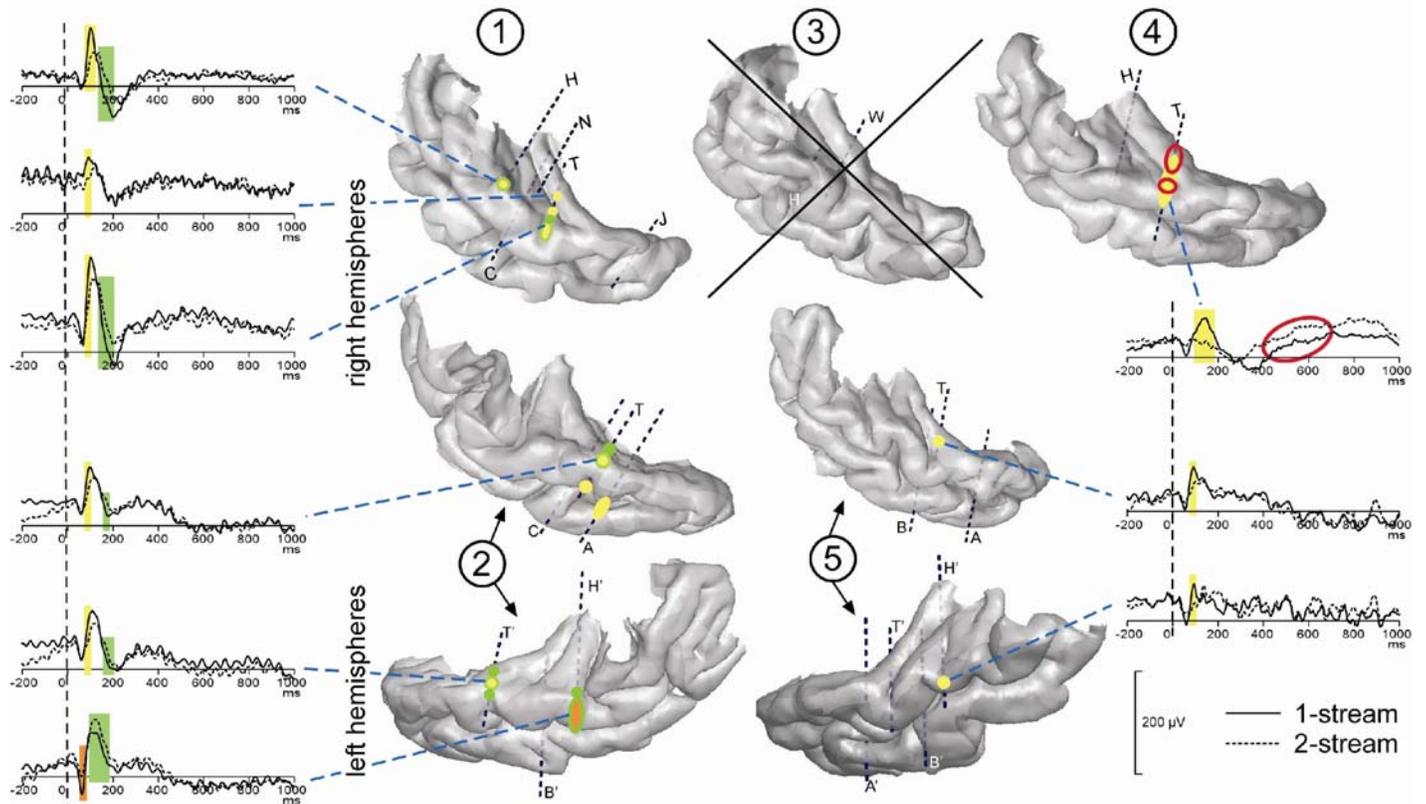


**Figure 2.** Illustration of the typical electrophysiological responses and their location in the 3D rendering of the temporal cortex (1-stream condition in patient #4). Evoked responses (obtained by single trial averaging) are plotted in green. Transient and sustained evoked responses were observed at most of the electrode contacts located in the superior temporal plane: in the Heschl's gyrus, HG (electrode contacts H7, T5 and T6), in the superior temporal gyrus, STG (T9) and in the planum temporale, PT (H12). The time-frequency plot of these activities (time-frequency power averaged after a wavelet-based analysis on each single trial) permits a good visualization of both evoked steady-state and gamma induced oscillations. 21, 29 and 42 Hz steady-state evoked activities were found in the posteromedial part of the HG (H7) and more anteriorly in the HG (T6). Induced gamma oscillations were found in the anterior part of the HG (T5) and on the lateral STG (T9). The time profiles of induced activities at 80 Hz are depicted in red. When evoked and induced activities were present at the same place, in the same frequency band (see T5 as an example), the phase locking factor indicated which activities were evoked (phase-locked to the stimulus: PLF>0.17). The time profiles of the phase-locking factor at 80 Hz are depicted in blue. All these responses are baseline corrected with respect to the pre-stimulus period preceding part 1 onset.

### Transient and sustained evoked responses (4 patients)

Most contacts of electrodes H, H', T, T' and W presented transient evoked responses. Three main transient waves were found after the onset of part 2. A first one was maximal between 50 and 80 ms, a second one around 100 ms (between 80 and 150 ms) and a third one starting around 150 ms. The two first waves were significantly more prominent in the 1-stream condition, between 60 and 80 ms and between 80 and 150 ms, on several contacts of the four patients kept for this analysis. The third one presented a steeper slope in the 1-stream condition, between 120 and 200 ms. These effects were mainly located in the anterolateral HG and in the lateral part of the STG (Fig. 3).

At most of the electrode contacts presenting transient responses, a sustained slow wave was present until the end of the stimulus, with generally no condition effect. Only in patient #4, effects were found between 200 and 700 ms after the onset of part 2. In this case, the mean amplitude was significantly greater in the 2-stream condition. It should be noted that in the 2-stream condition very small transient evoked responses were generally elicited so that the sustained wave could begin earlier than in the 1-stream condition.



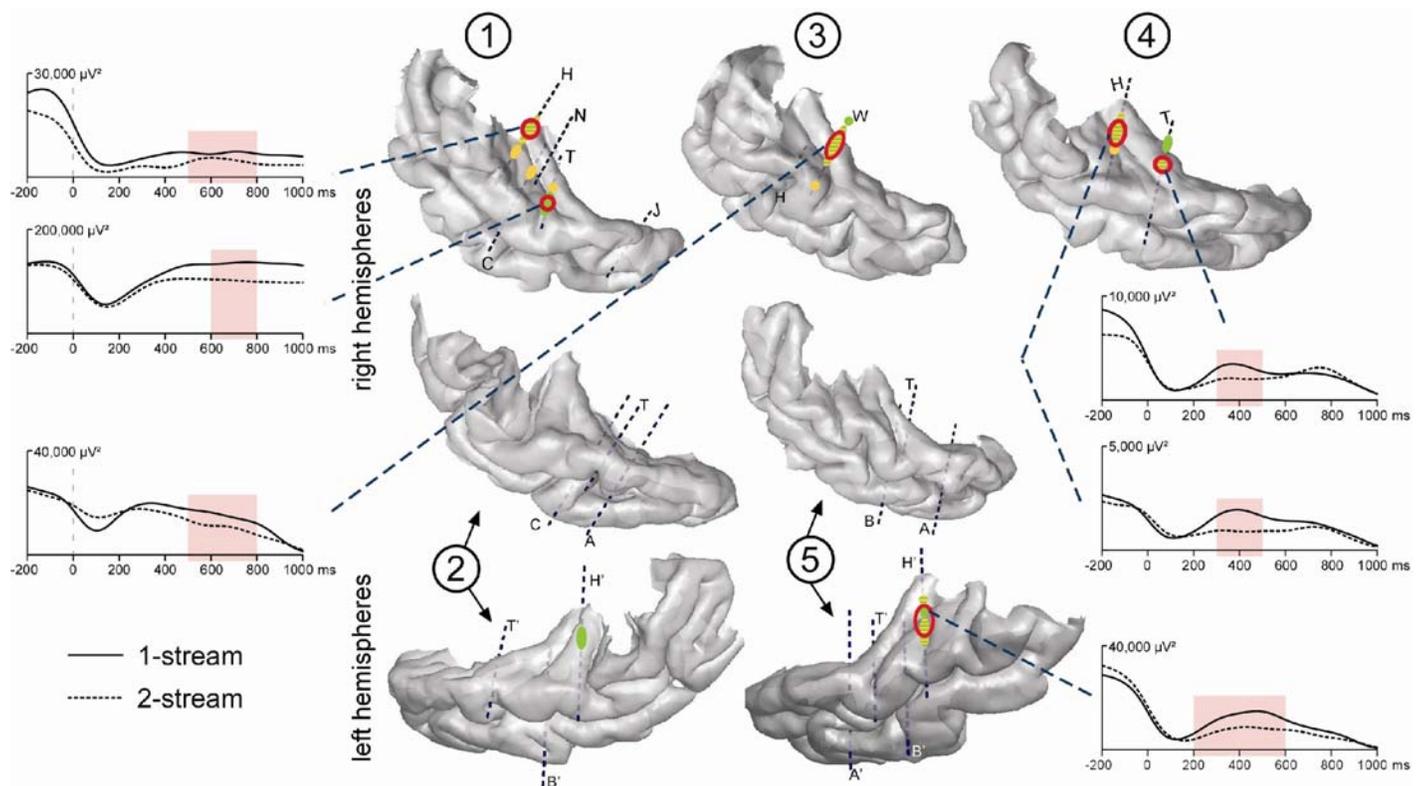
**Figure 3.** Modulations of evoked transient and sustained responses on the 3D rendering of individual temporal cortices. After the onset of part 2 (0 ms), three main transient waves were found more prominent in the 1-stream condition, on several contacts of the four patients kept for this analysis. A first one was modulated between 60 and 80 ms (orange), a second one between 80 and 160 ms (yellow) and a third one between 120 and 200 ms (green). These effects were mainly located on the lateral STG and their time-courses are depicted. In patient #4, effects on the sustained response were found between 200 and 700 ms: mean amplitude was greater in the 2-stream condition (red circles). Yellow-green hatchings correspond to electrode contacts where both second and third effects are present. These evoked responses are baseline corrected with respect to the [-100, 0 ms] period preceding part 1. Each number corresponds to a patient, patients # 2 and 5 being implanted in both hemispheres.

### Steady-state evoked activities

Steady-state evoked responses were emerging at 21, 29 and 42 Hz on several contacts for all patients (Fig. 4). 21, 29 and 42 Hz activities could be observed at the same electrode contacts, but in most of the cases, their respective maximum values were at different adjacent contacts. A first focus was found bilaterally in the posteromedial part of the HG and a second one in the right hemisphere only, in a more anterior part of the HG. These activities were emerging during several hundreds of ms and, in some cases, during the whole duration of part 2.

21 and 42 Hz activities were found significantly greater in the 1-stream condition, in four and three patients, respectively. These effects were mainly concentrated between 400 and 700 ms for 21 Hz, and between 300 and 700 ms, for 42 Hz activities. No condition effect was found concerning the 29 Hz steady-state activity.

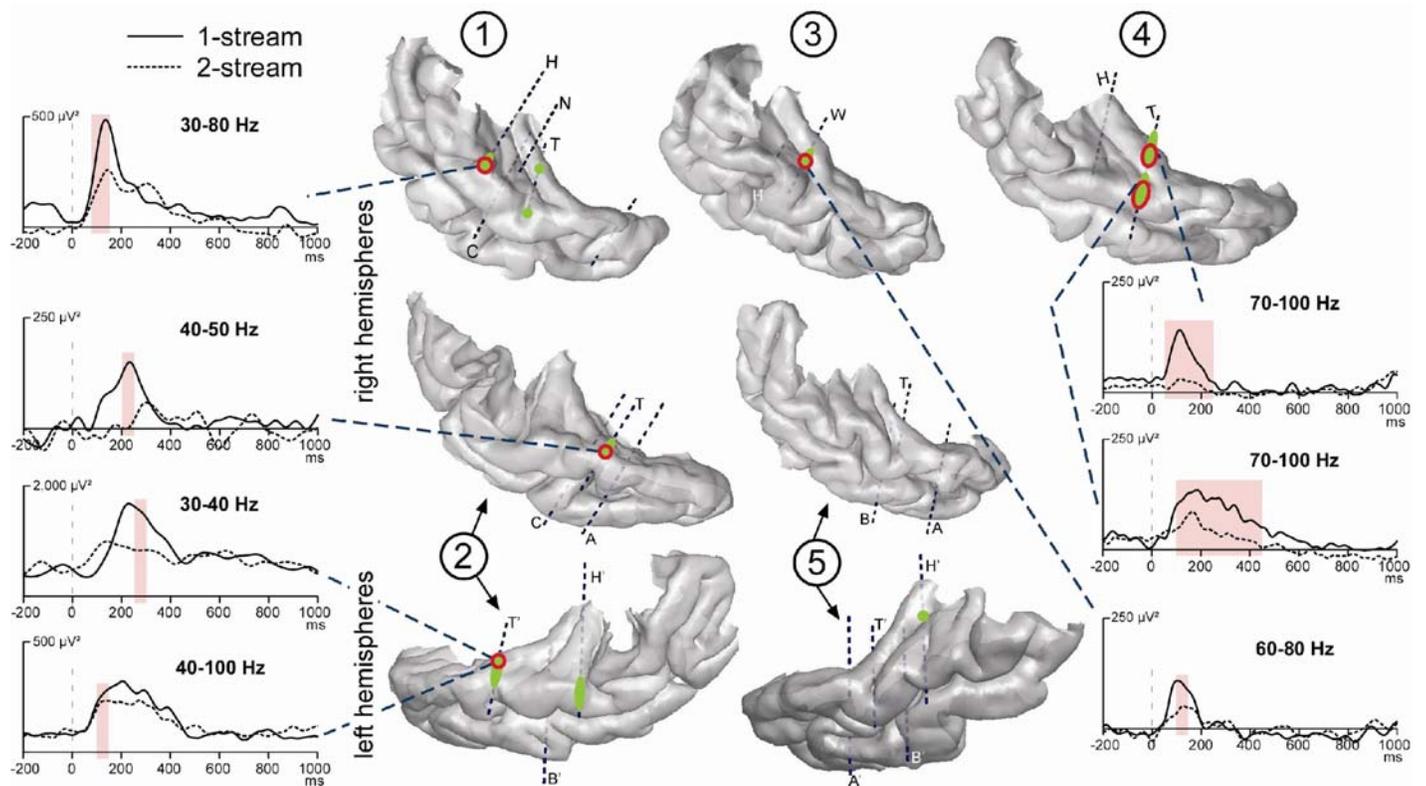
The evolution of the 21 Hz power over the whole stimulus duration was also analyzed. When comparing the 21 Hz power between part 2 of each condition and part 1 of the 2-stream condition (comparison of 200 to 800 ms time-windows after part 1 and 2 onset), we found that, among the electrode contacts presenting a 21 Hz steady-state activity, 67% and 81% of them presented a greater activity during part 1, and only 5% and 2% during part 2, in the 1-stream and 2-stream conditions, respectively.



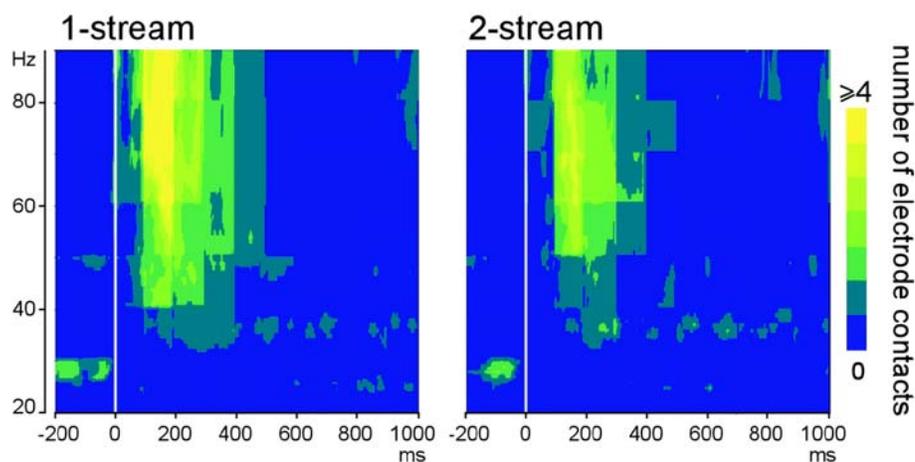
**Figure 4.** Emergence and modulations of evoked steady-state activities on the 3D rendering of individual temporal cortices. Emergence after the onset of part 2 (0 ms) are depicted on the temporal cortices, in green for 21 and yellow for 29 Hz steady-state activities. A first focus of steady-state activities was bilateral and located in the posterior part of the HG and a second one in the right hemisphere only, in a more anterior part of the HG. 21 Hz activities were found to be enhanced in the 1-stream condition, in four patients ('1-stream > 2-stream', red circles). Time profiles at 21 Hz of these effects are plotted (significant differences are defined by light-red shaded areas). The power of these oscillatory activities is baseline corrected with respect to the [-250, -150 ms] period preceding part 1. 42 Hz steady-state emergence and effects presented quite similar topographies than 21 Hz steady-state activities. Each number corresponds to a patient, patients # 2 and 5 being implanted in both hemispheres.

### Induced gamma oscillations

Induced gamma oscillations were emerging at few contacts for each patient (Fig. 5). They could be observed quite laterally in the HG and the STG. These activities were most frequently emerging between 100 and 350 ms in the 50-90 Hz frequency band (Fig. 6). They were found significantly more prominent in the 1-stream condition, in four patients. These effects were quite distributed in the time-frequency (TF) domain (peaking between 150 and 300 ms) and were lasting 100 ms on average.



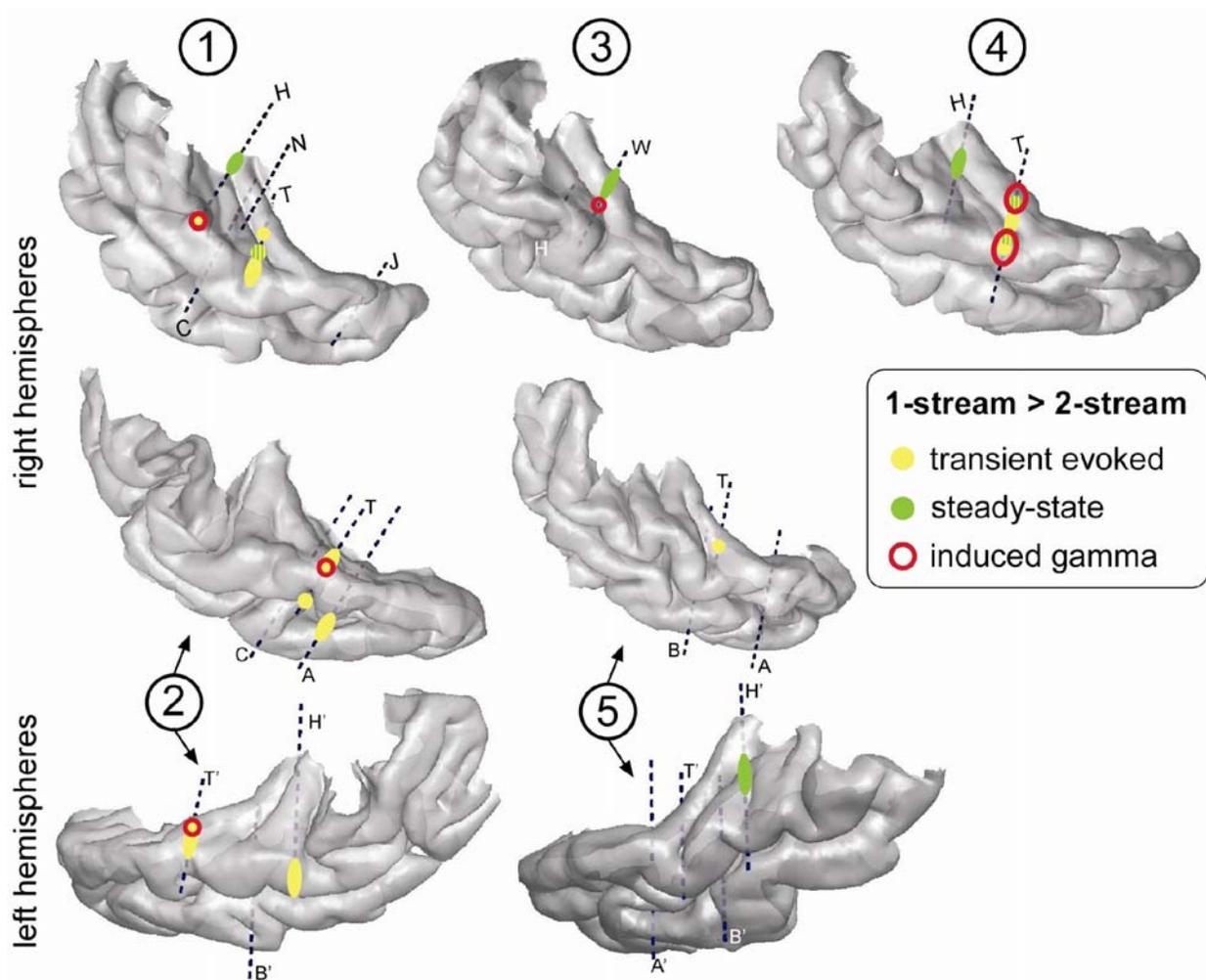
**Figure 5.** Emergence and modulations of induced gamma oscillations on the 3D rendering of individual temporal cortices. Emergence of induced gamma oscillations after the onset of part 2 (0 ms) is depicted in green. Induced gamma oscillations were emerging quite laterally in the HG and STG. They were found more prominent in the 1-stream condition, in four patients ('1-stream > 2-stream', red circles). At each electrode contact, significant effects were found in a specific frequency band. The gamma power time profiles of the corresponding frequency bands are plotted (significant differences are indicated by light-red shaded areas). The power of these oscillatory activities is baseline corrected with respect to the [-250, -150 ms] period preceding part 1. Each number corresponds to a patient, patients # 2 and 5 being implanted in both hemispheres.



**Figure 6.** Emergence of induced gamma oscillations after the onset of part 2 (0 ms). Representation, in the time-frequency domain, of the mean number of electrode contacts across patients which presented significantly emerging induced gamma oscillations. By means of a time-frequency criteria based on the stimulus phase-locking factor (PLF), only non phase-locked induced activities are represented here. These activities were most frequently present between 100 and 350 ms in the 50-90 Hz frequency band.

### Topographies of the different electrophysiological activities

The effects found for each component were combined on the individual 3D cortical renderings (Fig. 7) to compare their topographies. Effects on induced gamma oscillations and transient evoked responses were mainly found in the lateral STG with a tendency to overlap. Effects on steady-state activities were more medial in the HG and had little overlap with other activities.



**Figure 7.** Topographies of the different electrophysiological activities on the 3D rendering of individual temporal cortices. The effects '1-stream > 2-stream' after the onset of part 2 are depicted in yellow for transient evoked responses, green for steady-state activities and red for induced gamma oscillations. Effects for induced gamma oscillations and transient evoked responses were mainly found in the lateral STG with a tendency to overlap. Effects for steady-state activities were more medial in the HG and had little overlap with other activities. Each number corresponds to a patient, patients # 2 and 5 being implanted in both hemispheres.

## DISCUSSION

In the present experiment, we manipulated the onsets of two concurrent sounds to generate different percepts (segregation or fusion). We found that transient and steady-state evoked responses, and induced gamma oscillations, directly recorded in the human superior temporal cortex, are more pronounced in the case of onset synchrony of the two concurrent sounds than in the case of onset asynchrony. These findings are noteworthy, because they provide both a precise time-course and a detailed localization of the neurophysiological correlates of concurrent sound perception in humans. Indeed, investigating epileptic patients with intracranial recordings represents a rare opportunity to combine high spatio-temporal resolution of brain activities with well controlled behavioral measures. The earliest effect was found around 60 ms on the transient evoked responses elicited in secondary auditory areas (posterior lateral STG). This effect is subsequently spreading over the PT and the lateral STG, until 200 ms. Induced gamma oscillations were then modulated in the same or nearby regions, until 300 ms. Steady-state evoked responses were in turn affected during several hundreds of ms in the primary auditory cortex and in the anterolateral part of the

HG, in the right hemisphere.

### **Spatio-temporal characterization of the auditory responses**

Three transient evoked responses were found significantly enhanced in the 1-stream condition. The first wave, between 50 and 80 ms, was more pronounced in the lateral HG, in one patient only. The two later waves around 100 and 150-200 ms were more pronounced at two foci, one in the most anterior and lateral part of the PT and one more posteriorly. These effects are thus mainly located in associative areas, and not in the primary auditory cortex (PAC), located in the posteromedial part of the HG (Liegeois-Chauvel, Musolino, & Chauvel, 1991; Rivier & Clarke, 1997). The topographical distribution of those waves is similar to that found for tone bursts in previous intracranial studies (M. A. Howard et al., 2000; Liegeois-Chauvel, Musolino, Badier, Marquis, & Chauvel, 1994).

The 21, 29 and 42 Hz steady-state activities were found bilaterally in the posteromedial part of the HG, corresponding to the PAC, and in the right hemisphere only, in the anterolateral part of the HG, considered as a secondary auditory area. The origin of steady-state activities in the PAC is consistent with previous studies (Gutschalk et al., 1999; Liegeois-Chauvel, Lorenzi, Trebuchon, Regis, & Chauvel, 2004). Moreover, Gutschalk et al. (1999) found an additional generator of 40Hz steady-state activity in the lateral HG, bilaterally, and Liegeois-Chauvel et al. (2004) in different auditory associative areas according to the frequency of the amplitude modulation.

Induced gamma oscillations were emerging, in the lateral HG and STG, in the 50-90 Hz frequency band, between 100 and 350 ms after the onset of part 2. With electrocorticographic (ECoG) recordings, similar activities were found in primary and secondary auditory areas in rats (Franowicz & Barth, 1995) and anesthetized monkeys (Brosch, Budinger, & Scheich, 2002), and in the human STG (Crone, Boatman, Gordon, & Hao, 2001; Edwards, Soltani, Deouell, Berger, & Knight, 2005). The time-frequency characteristics of the observed induced gamma are consistent with previous MEG findings (Pantev, 1995). To our knowledge, the present study constitutes the first attempt to precisely localize these gamma oscillations in the human superior temporal plane, since ECoG does not permit to disentangle the contribution of different auditory regions (HG, PT, PP). Our results show that induced gamma oscillations can be elicited in several non-primary auditory areas.

### **Role of the frequency selectivity of auditory areas**

In the present study, we manipulated the acoustical context during the part 1 (sound onset asynchrony/synchrony) to induce the segregation/fusion of the two concurrent sounds during the part 2. The two kinds of stimuli were thus acoustically different during the part 1 only. For the 2-stream stimuli, the carrier frequency of the 21Hz-component was maintained throughout parts 1 and 2, whereas, for 1-stream stimuli, it presents a discontinuity at part 2 onset. Therefore, the only acoustic difference between the two conditions was the pitch continuity or discontinuity of the 21Hz-component between parts 1 and 2.

As several human auditory areas, including the lateral HG and the PT, are known to be tonotopically organized (Formisano et al., 2003; M. A. Howard, 3rd et al., 1996; Pantev et al., 1995; Romani, Williamson, & Kaufman, 1982; Talavage et al., 2004), a pitch discontinuity most likely activates new neural populations contributing to additional electrophysiological components. Thus, in the 1-stream condition, transient evoked response enhancement can be due to an additional ON-response induced by the pitch discontinuity. If an OFF-response to the offset of the 21Hz-component of part 1 cannot be ruled out, its contribution is probably minor (Makela, Hari, & Leinonen, 1988). Even though this effect is found in the lateral STG, a contribution, through parallel thalamocortical pathways (Kaas, Hackett, & Tramo, 1999), of subcortical relay nuclei, also known to be tonotopically organized, may also be considered. Because of relatively limited signal-to-noise ratio, we can not rule out the existence of an effect on earlier components in the PAC.

Similarly to the transient evoked responses, the enhancement of induced gamma oscillations in the 1-stream condition could be due to the frequency selectivity of neurons in the lateral STG. However, if, in monkey, the

occurrence of induced gamma oscillations has been found to be related to frequency selective neurons in the primary auditory area and in the caudomedial field, probably homologous of the human medial PT (Brosch, Budinger, & Scheich, 2002), no such frequency selectivity of induced oscillations has been reported in the lateral STG.

Therefore, the enhancement of transient evoked responses and induced gamma oscillations, in the 1-stream condition, could be related to the frequency selectivity of the tonotopically organized auditory cortical fields. Transient evoked responses and induced gamma oscillations could reflect the encoding of low-level information, like sound changes (e.g., sound onset and pitch step), and also the simultaneity of these sound changes.

### **The perceptual binding hypothesis in the context of concurrent sound perception**

An alternative interpretation of the induced gamma oscillation enhancement could be based on the 'perceptual binding hypothesis' (von der Malsburg & Schneider, 1986). This hypothesis proposes that induced gamma oscillations could correspond to the neural mechanism by which the different areas, involved in the processing of distinct components of the same object, could interact together to lead to the construction of a coherent object (Tallon-Baudry & Bertrand, 1999). Our results are consistent with this hypothesis, since induced gamma oscillations are more pronounced when the two sounds are grouped together into one complex stream.

### **Habituation of steady-state responses**

The 21 and 42 Hz steady-state activities were found significantly greater in the 1-stream than in the 2-stream condition, between 300 and 700 ms during part 2. In fact, this effect does not correspond to an enhancement of those activities in the 1-stream condition, but rather to a greater reduction in the 2-stream condition. Indeed, it appeared that the power of steady-state activities tends to decrease with repetition, as it is observed from the onset to the end of the stimulus in both conditions. This diminution is most likely to be related to habituation mechanisms (Thompson & Spencer, 1966). The reason why these activities were found less reduced in the 1-stream condition (whereas the acoustic inputs were identical) is certainly the change in pitch of the 21Hz-component. Since steady-state activities have been shown to be generated in the PAC and the anterolateral part of the HG, known as tonotopically organized regions (Pantev, Roberts, Elbert, Ross, & Wienbruch, 1996; Romani, Williamson, & Kaufman, 1982), they should be sensitive to pitch changes and to frequency-selective habituation mechanisms. Thus, in the 1-stream condition, an habituation process developed during part 1, leading to a progressive reduction of the 21 Hz activity. This decrease was interrupted by the pitch discontinuity, which elicited an enhanced 21 Hz activity, selective of the new pitch of the 21Hz-component. In the 2-stream condition, the habituation process also developed and produced a diminution of the continuous 21 Hz activity, progressively until the end of the stimulus. Thus the 21 Hz response is more reduced in the 2-stream than in the 1-stream condition whereas the 29 Hz response is similar.

Therefore, effects on steady-state responses can be explained by the combination of two mechanisms, frequency selectivity and habituation of the auditory cortical fields. By modulating the weight of the 21Hz response, these mechanisms lead to different amplitude ratios between 29 Hz and 21 Hz activities in the two conditions. This ratio is greater in the 2-stream than in the 1-stream condition. In the case of pitch continuity (onset asynchrony), the 21Hz response being highly reduced, the 29Hz response becomes relatively more important. This could contribute to the increased saliency of the new-coming 29Hz-component, leading to the segregation into two streams. Conversely, in the case of pitch discontinuity (onset synchrony), the 21Hz response being weakly reduced, the 29Hz-component tends to merge into the acoustic mixture and the two components are grouped into one complex stream.

### **Relationship with electrophysiological studies of stream segregation**

Many studies have explored sequential stream segregation, but very few have investigated the neural mechanisms involved in the perception of sounds that overlap in time. With the exception of binaural cues, studies of concurrent

sound segregation have focused on the mistuning of a component from an harmonic complex. Our results are partly consistent with previous human findings (Alain, Arnott, & Picton, 2001; Alain, Schuler, & McDonald, 2002; Dyson & Alain, 2004) showing that different electrophysiological waves originating in the auditory cortex (between 30 and 200 ms) were modulated according to the stimulus type, tuned or mistuned. The authors further proposed that their peak enhancement at 180 ms in case of mistuned stimuli could be due to an additional component, the 'object-related-negativity', associated with the segregation of simultaneous auditory objects. This effect could also be explained, as in the present experiment, by low-level processing of the acoustic contents which differed between tuned and mistuned stimuli.

The present experiment shows that frequency selectivity and habituation mechanisms contribute to the processing of concurrent sound characteristics (i.e. onset synchrony). As the manipulation of the onsets induces the perception of one or two streams, our results suggest that frequency selectivity and habituation mechanisms could be involved in the grouped or segregated perception of concurrent sounds. They are highly consistent with recent findings in the macaque PAC during sequential stream segregation (Micheyl, Tian, Carlyon, & Rauschecker, 2005). It has also been reported that sequential stream segregation could be based on low-level mechanisms, such as frequency selectivity and selective adaptation or suppression, in songbirds (Bee & Klump, 2004), in mustached bats (Kanwal, Medvedev, & Micheyl, 2003), in monkeys (Fishman, Arezzo, & Steinschneider, 2004; Fishman, Reser, Arezzo, & Steinschneider, 2001) and in humans (Gutschalk et al., 2005; Snyder, Alain & Picton, 2006). From the present neurophysiological observations, a possible interpretation of the dynamics of the neural interactions subtending concurrent sound perception could be proposed. Firstly, as can be observed on transient evoked responses, basic acoustic features are encoded in frequency selective regions, without excluding a possible participation of sub-cortical relays to this selective encoding. Secondly, at a cortical level, gamma oscillations could mediate the binding of these active regions for the construction of a coherent auditory stream. Lastly, steady-state activities in the primary auditory cortex, modulated by habituation mechanisms, could contribute to the maintenance of the 1- or 2- stream percept.

Many acoustic factors can influence the perception of an auditory scene by inducing grouping or segregation of the concurrent sounds (Bregman, 1990). Neurophysiologically, these acoustic factors trigger several neural mechanisms in the auditory system. Therefore, as previously suggested (Carlyon, 2004), concurrent sound segregation is not likely to be based on one single neural mechanism at a precise level of the auditory pathway, but rather on the interaction of several neurophysiological mechanisms, driven by acoustic input characteristics, in different auditory subcortical or cortical regions.

### Acknowledgments

We thank Nicolas Grimault (CNRS-UMR5020, Lyon) for helpful discussions.

### REFERENCES

- Alain, C., Arnott, S. R., & Picton, T. W. (2001). Bottom-up and top-down influences on auditory scene analysis: evidence from event-related brain potentials. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 27(5), 1072-1089.
- Alain, C., & Izenberg, A. (2003). Effects of attentional load on auditory scene analysis. *J Cogn Neurosci*, 15(7), 1063-1073.
- Alain, C., Schuler, B. M., & McDonald, K. L. (2002). Neural activity associated with distinguishing concurrent auditory objects. *J Acoust Soc Am*, 111(2), 990-995.
- Bee, M. A., & Klump, G. M. (2004). Primitive auditory stream segregation: a neurophysiological study in the songbird forebrain. *J Neurophysiol*, 92(2), 1088-1104.

- Bertrand, O., & Tallon-Baudry, C. (2000). Oscillatory gamma activity in humans: a possible role for object representation. *Int J Psychophysiol*, 38(3), 211-223.
- Botte, M. C., Canévet, G., Demany, L., & Sorin, C. (1989). *Psychoacoustique et Perception Auditive*.
- Bregman, A. (1990). *Auditory Scene Analysis: The Perceptual Organization of Sound*. Cambridge, MA: MIT.
- Brosch, M., Budinger, E., & Scheich, H. (2002). Stimulus-related gamma oscillations in primate auditory cortex. *J Neurophysiol*, 87(6), 2715-2725.
- Carlyon, R. P. (2004). How the brain separates sounds. *Trends Cogn Sci*, 8(10), 465-471.
- Crone, N. E., Boatman, D., Gordon, B., & Hao, L. (2001). Induced electrocorticographic gamma activity during auditory perception. *Clin Neurophysiol*, 112(4), 565-582.
- Darwin, C. J., Hukin, R. W., & al-Khatib, B. Y. (1995). Grouping in pitch perception: evidence for sequential constraints. *J Acoust Soc Am*, 98(2 Pt 1), 880-885.
- Draganova, R., Ross, B., Borgmann, & Pantev, C. (2002). Auditory Cortical Response Patterns to Multiple Rhythms of AM Sound. *Ear Hear*, 23(3), 254-265.
- Dyson, B. J., & Alain, C. (2004). Representation of concurrent acoustic objects in primary auditory cortex. *J Acoust Soc Am*, 115(1), 280-288.
- Edwards, E., Soltani, M., Deouell, L. Y., Berger, M. S., & Knight, R. T. (2005). High gamma activity in response to deviant auditory stimuli recorded directly from human cortex. *J Neurophysiol*.
- Fishman, Y. I., Arezzo, J. C., & Steinschneider, M. (2004). Auditory stream segregation in monkey auditory cortex: effects of frequency separation, presentation rate, and tone duration. *J Acoust Soc Am*, 116(3), 1656-1670.
- Fishman, Y. I., Reser, D. H., Arezzo, J. C., & Steinschneider, M. (2001). Neural correlates of auditory stream segregation in primary auditory cortex of the awake monkey. *Hear Res*, 151(1-2), 167-187.
- Formisano, E., Kim, D. S., Di Salle, F., van de Moortele, P. F., Ugurbil, K., & Goebel, R. (2003). Mirror-symmetric tonotopic maps in human primary auditory cortex. *Neuron*, 40(4), 859-869.
- Franowicz, M. N., & Barth, D. S. (1995). Comparison of evoked potentials and high-frequency (gamma-band) oscillating potentials in rat auditory cortex. *J Neurophysiol*, 74(1), 96-112.
- Gutschalk, A., Mase, R., Roth, R., Ille, N., Rupp, A., Hahnel, S., et al. (1999). Deconvolution of 40 Hz steady-state fields reveals two overlapping source activities of the human auditory cortex. *Clin Neurophysiol*, 110(5), 856-868.
- Gutschalk, A., Micheyl, C., Melcher, J. R., Rupp, A., Scherg, M., & Oxenham, A. J. (2005). Neuromagnetic correlates of streaming in human auditory cortex. *J Neurosci*, 25(22), 5382-5388.
- Howard, M. A., 3rd, Volkov, I. O., Abbas, P. J., Damasio, H., Ollendieck, M. C., & Granner, M. A. (1996). A chronic microelectrode investigation of the tonotopic organization of human auditory cortex. *Brain Res*, 724(2), 260-264.
- Howard, M. A., Volkov, I. O., Mirsky, R., Garell, P. C., Noh, M. D., Granner, M., et al. (2000). Auditory cortex on the human posterior superior temporal gyrus. *J Comp Neurol*, 416(1), 79-92.
- Jervis, B. W., Nichols, M. J., Johnson, T. E., Allen, E., & Hudson, N. R. (1983). A fundamental investigation of the composition of auditory evoked potentials. *IEEE Trans Biomed Eng*, 30(1), 43-50.
- Kaas, J. H., Hackett, T. A., & Tramo, M. J. (1999). Auditory processing in primate cerebral cortex. *Curr Opin Neurobiol*, 9(2), 164-170.
- Kanwal, J. S., Medvedev, A. V., & Micheyl, C. (2003). Neurodynamics for auditory stream segregation: tracking sounds in the mustached bat's natural environment. *Network*, 14(3), 413-435.
- Liegeois-Chauvel, C., Lorenzi, C., Trebuchon, A., Regis, J., & Chauvel, P. (2004). Temporal envelope processing in the human left and right auditory cortices. *Cereb Cortex*, 14(7), 731-740.
- Liegeois-Chauvel, C., Musolino, A., Badier, J. M., Marquis, P., & Chauvel, P. (1994). Evoked potentials recorded from the auditory cortex in man: evaluation and topography of the middle latency components. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92, 204-214.
- Liegeois-Chauvel, C., Musolino, A., & Chauvel, P. (1991). Localization of the primary auditory area in man. *Brain*, 114(Pt 1A), 139-151.

- Lins, O. G., & Picton, T. W. (1995). Auditory steady-state responses to multiple simultaneous stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *96*(5), 420-432.
- Makela, J. P., Hari, R., & Leinonen, L. (1988). Magnetic responses of the human auditory cortex to noise/square wave transitions. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *69*(5), 423-430.
- Micheyl, C., Tian, B., Carlyon, R. P., & Rauschecker, J. P. (2005). Perceptual organization of tone sequences in the auditory cortex of awake macaques. *Neuron*, *48*(1), 139-148.
- Nager, W., Kohlmetz, C., Joppich, G., Mobes, J., & Munte, T. F. (2003). Tracking of multiple sound sources defined by interaural time differences: brain potential evidence in humans. *Neurosci Lett*, *344*(3), 181-184.
- Pantev, C. (1995). Evoked and induced gamma-band activity of the human cortex. *Brain Topogr*, *7*(4), 321-330.
- Pantev, C., Bertrand, O., Eulitz, C., Verkindt, C., Hampson, S., Schuierer, G., et al. (1995). Specific tonotopic organizations of different areas of the human auditory cortex revealed by simultaneous magnetic and electric recordings. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *94*(1), 26-40.
- Pantev, C., Roberts, L. E., Elbert, T., Ross, B., & Wienbruch, C. (1996). Tonotopic organization of the sources of human auditory steady-state responses. *Hear Res*, *101*(1-2), 62-74.
- Rivier, F., & Clarke, S. (1997). Cytochrome oxidase, acetylcholinesterase, and NADPH-diaphorase staining in human supratemporal and insular cortex: evidence for multiple auditory areas. *Neuroimage*, *6*(4), 288-304.
- Romani, G. L., Williamson, S. J., & Kaufman, L. (1982). Tonotopic organization of the human auditory cortex. *Science*, *216*(4552), 1339-1340.
- Sinex, D. G., Sabes, J. H., & Li, H. (2002). Responses of inferior colliculus neurons to harmonic and mistuned complex tones. *Hear Res*, *168*(1-2), 150-162.
- Snyder, J. S., Alain, C., & Picton, T. W. (2006). Effects of attention on neuroelectric correlates of auditory stream segregation. *J Cogn Neurosci*, *18*(1), 1-13.
- Sussman, E., Ritter, W., & Vaughan, H. G., Jr. (1999). An investigation of the auditory streaming effect using event-related brain potentials. *Psychophysiology*, *36*(1), 22-34.
- Sussman, E. S., Bregman, A. S., Wang, W. J., & Khan, F. J. (2005). Attentional modulation of electrophysiological activity in auditory cortex for unattended sounds within multistream auditory environments. *Cogn Affect Behav Neurosci*, *5*(1), 93-110.
- Takegata, R., Brattico, E., Tervaniemi, M., Varyagina, O., Naatanen, R., & Winkler, I. (2005). Preattentive representation of feature conjunctions for concurrent spatially distributed auditory objects. *Brain Res Cogn Brain Res*.
- Talairach, J., & Tournoux, P. (1988). *Co-planar stereotaxic atlas of the human brain*. New York: Thieme Medical.
- Talavage, T. M., Sereno, M. I., Melcher, J. R., Ledden, P. J., Rosen, B. R., & Dale, A. M. (2004). Tonotopic organization in human auditory cortex revealed by progressions of frequency sensitivity. *J Neurophysiol*, *91*(3), 1282-1296.
- Tallon-Baudry, C., & Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends in Cognitive Sciences*, *3*(4), 151-162.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C., & Pernier, J. (1996). Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human. *J Neurosci*, *16*(13), 4240-4249.
- Thompson, R. F., & Spencer, W. A. (1966). Habituation: a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychol Rev*, *73*(1), 16-43.
- Turgeon, M., Bregman, A. S., & Ahad, P. A. (2002). Rhythmic masking release: contribution of cues for perceptual organization to the cross-spectral fusion of concurrent narrow-band noises. *J Acoust Soc Am*, *111*(4), 1819-1831.
- Turgeon, M., Bregman, A. S., & Roberts, B. (2005). Rhythmic masking release: effects of asynchrony, temporal overlap, harmonic relations, and source separation on cross-spectral grouping. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *31*(5), 939-953.
- von der Malsburg, C., & Schneider, W. (1986). A neural cocktail-party processor. *Biol Cybern*, *54*(1), 29-40.
- Winkler, I., Teder-Salejarvi, W. A., Horvath, J., Naatanen, R., & Sussman, E. (2003). Human auditory cortex tracks task-irrelevant sound sources. *Neuroreport*, *14*(16), 2053-2056.

# Chapitre 7

## Attention sélective et perception de deux flux sonores simultanés

### 7.1 Objectifs

Les mécanismes de l'attention sélective auditive ont été principalement étudiés à l'aide de paradigmes dichotiques où des sons brefs sont présentés aléatoirement dans l'une ou l'autre oreille (voir le chapitre 3 page 59). Cependant, dans des situations naturelles de scène auditive complexe, les sons peuvent être de plus longue durée et parvenir simultanément aux deux oreilles. Or, les mécanismes de l'attention sélective demeurent mal connus dans le contexte de flux sonores concomitants. De plus, si des mécanismes actifs de rejet des informations non attendues ont été mis en évidence (voir la partie 3.3.2 page 67), leurs modes d'action et leurs liens avec la charge attentionnelle ont été peu étudiés.

Le but de cette expérience était d'étudier l'effet de l'attention sélective auditive sur les représentations corticales de deux flux sonores simultanés, aussi bien sur la représentation du flux sonore attendu que sur celle du flux sonore ignoré. Pour atteindre cet objectif, il fallait résoudre deux problèmes :

- trouver un moyen de dissocier les réponses électrophysiologiques correspondant à chacun des deux flux ;
- trouver une condition "neutre" dans laquelle la charge attentionnelle destinée à chacun des deux flux serait la même.

La représentation corticale de chacun des deux flux a été obtenue de la même manière que dans l'expérience précédente en utilisant la réponse évoquée entretenue à des sons modulés en amplitude (un flux modulé à 21 Hz et un modulé à 29 Hz). Nous avons considéré comme "neutre", une condition dans laquelle l'attention était détournée des deux flux : détection de rares bruits cibles superposés aux flux (figure 7.1 page suivante). Dans les conditions d'attention, l'attention était orientée spécifiquement sur l'un ou l'autre des deux flux. Ainsi, nous avons obtenu les réponses électrophysiologiques à des stimuli identiques dans trois contextes attentionnels différents. Cependant, la durée du silence entre deux stimuli successifs (ISI) était différente selon les conditions, elle était plus longue en condition d'attention (environ 2s) qu'en condition "neutre" (environ 1,1s). Or, plusieurs études ont montré que des mécanismes d'habituation, d'adaptation ou liés à la fenêtre temporelle de réfraction se mettent en place au cours du silence et entraînent une diminution des réponses sensorielles au son suivant, d'autant plus forte que l'ISI est court. Ces mécanismes affectent

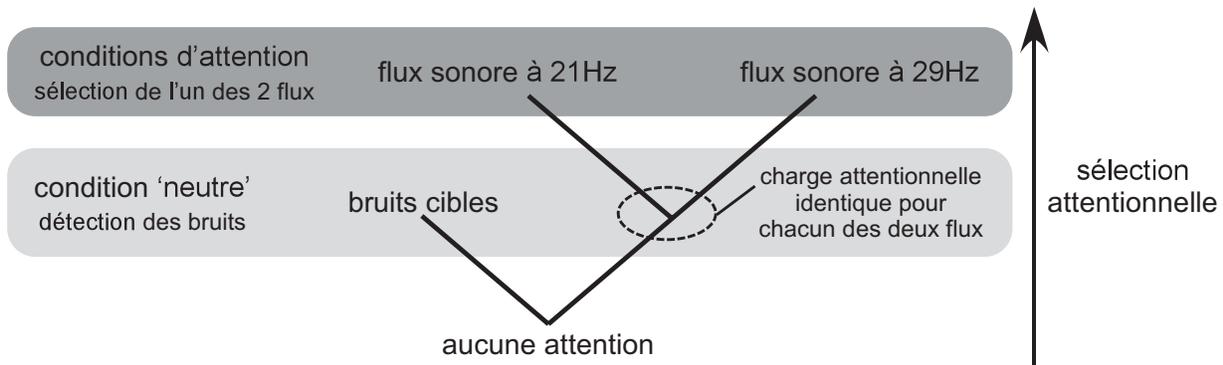


FIG. 7.1 – Conditions. Dans les conditions d'attention, le patient devait sélectionner l'un ou l'autre des deux flux. Dans la condition "neutre" ou contrôle, le patient devait détecter de rares bruits cibles superposés aux flux. Dans cette condition, la même charge attentionnelle était dirigée vers chacun des deux flux.

fortement les réponses évoquées transitoires (par exemples Picton *et al.*, 1978b; Woods, 1995) et plus faiblement les réponses évoquées soutenues (Picton *et al.*, 1978b). L'influence de ces mécanismes sur la réponse entretenue n'a pas été étudiée.

Toute augmentation en amplitude d'une réponse évoquée dans une condition d'attention par rapport à la condition "neutre" pouvait donc être liée à un mécanisme de facilitation attentionnelle et/ou aux différences en durée de l'ISI, alors que toute diminution en amplitude pouvait être interprétée comme une inhibition attentionnelle.

## 7.2 Étude électrophysiologique intracérébrale : Article 3

L'approche électrophysiologique intracérébrale était particulièrement adaptée aux objectifs. En effet, si un grand nombre des études électrophysiologiques sur l'attention sélective auditive montre des effets très précoces de l'attention, la nature endogène ou exogène de ces effets demeure controversée, notamment parce que ces effets observés en potentiels évoqués de scalp sont difficiles à localiser. Seule la caractérisation précise, à la fois spatialement et temporellement, des effets de l'attention sélective, au sein du cortex auditif, permettra de prouver l'existence ou non d'une modulation des réponses sensorielles obligatoires par l'attention. Elle permettra aussi de spécifier les mécanismes de rejet des informations non pertinentes.

Les stimuli étaient les mêmes que les stimuli "2-flux" de l'étude précédente (panneau A de la figure 6.1 page 131). Ils étaient composés de deux flux sonores modulés en amplitude à 21 ou 29 Hz. Le flux à 21 Hz commençait toujours avant le flux à 29 Hz (voir la page 165 pour plus de détails). Il était ainsi possible d'étudier l'effet de l'attention sélective avant et pendant la période de compétition sonore (présence des deux flux).

Les réponses évoquées de dix patients épileptiques (deux implantés dans l'hémisphère gauche, quatre dans le droit et quatre dans les deux hémisphères) ont été enregistrées et analysées sur les électrodes (H et T principalement) traversant le cortex temporal (voir les pages 165, 166 et 167 pour plus de détails). Avant la compétition sonore, les réponses évoquées transitoires, soutenue et entretenue à 21 Hz correspondaient au traitement du flux

à 21 Hz. Pendant la compétition sonore, les réponses évoquées transitoires et entretenue à 29 Hz correspondaient à l'encodage du flux à 29 Hz, tandis que la réponse entretenue à 21 Hz correspondait au traitement du flux à 21 Hz.

L'analyse statistique des réponses évoquées transitoires, soutenue et entretenues reposait sur les mêmes étapes que celle de l'étude précédente (section 6.2 page 130 et page 166 pour plus de détails).

## 7.3 Résultats et discussion

Une synthèse des résultats de cette expérience est présentée dans la figure 7.2 page suivante. Il est important de noter que seulement deux patients ont pu réaliser la tâche de sélection du flux sonore à 29 Hz et que les résultats présentés pour cette condition correspondent donc à deux patients uniquement. Tous les autres résultats reposent sur l'étude de neuf ou dix patients. Des exemples de chaque réponse évoquée, en fonction des conditions, sont montrés dans la figure 7.3 page 162.

Dans cette expérience, l'augmentation, dans les conditions d'attention, des réponses évoquées transitoires et soutenues à la première partie du stimulus est probablement due à une combinaison des effets de l'attention avec des effets liés à la période de réfraction (différence dans la durée de l'ISI).

Cette expérience a cependant permis de montrer que l'attention sélective affecte l'amplitude des réponses évoquées transitoires et soutenue dans les aires auditives associatives (voir les figures pages 168 et 169) ainsi que les réponses entretenues dans le cortex auditif primaire (voir les figures pages 169 et 170).

Les résultats obtenus pour les réponses transitoires (panneau A de la figure 7.3 page 162) montrent clairement que cette modulation correspond à une augmentation ou diminution des réponses sensorielles exogènes plutôt qu'à la superposition d'une autre composante endogène attentionnelle. Ainsi, les réponses sensorielles exogènes en réponse aux sons attendus et ignorés, générées dans le cortex auditif, sont modifiées par l'attention. Ces résultats renforcent l'hypothèse d'un filtre attentionnel au sein du cortex auditif (Hillyard *et al.*, 1973).

De plus, l'utilisation de flux sonores de longue durée a permis de montrer que les effets de l'attention sur les réponses soutenue et entretenue (figure 7.3 page 162) persistent pendant plusieurs centaines de ms. Ainsi, l'attention sélective, lorsqu'elle est soutenue, peut agir de manière durable sur la représentation corticale d'un flux sonore.

Cette étude a également permis de préciser les mécanismes de sélection attentionnelle. L'attention sélective auditive peut moduler le traitement des sons :

- d'une part, en augmentant les réponses neuronales aux stimuli attendus dans différentes aires du cortex auditif ;
- d'autre part, en filtrant les informations non pertinentes par l'inhibition des réponses aux stimuli distracteurs, principalement dans le cortex auditif primaire.

Ces deux mécanismes diffèrent par leur localisation et par leurs propriétés temporelles, l'inhibition attentionnelle étant plus tardive que la facilitation. Ils semblent donc correspondre à des processus distincts.

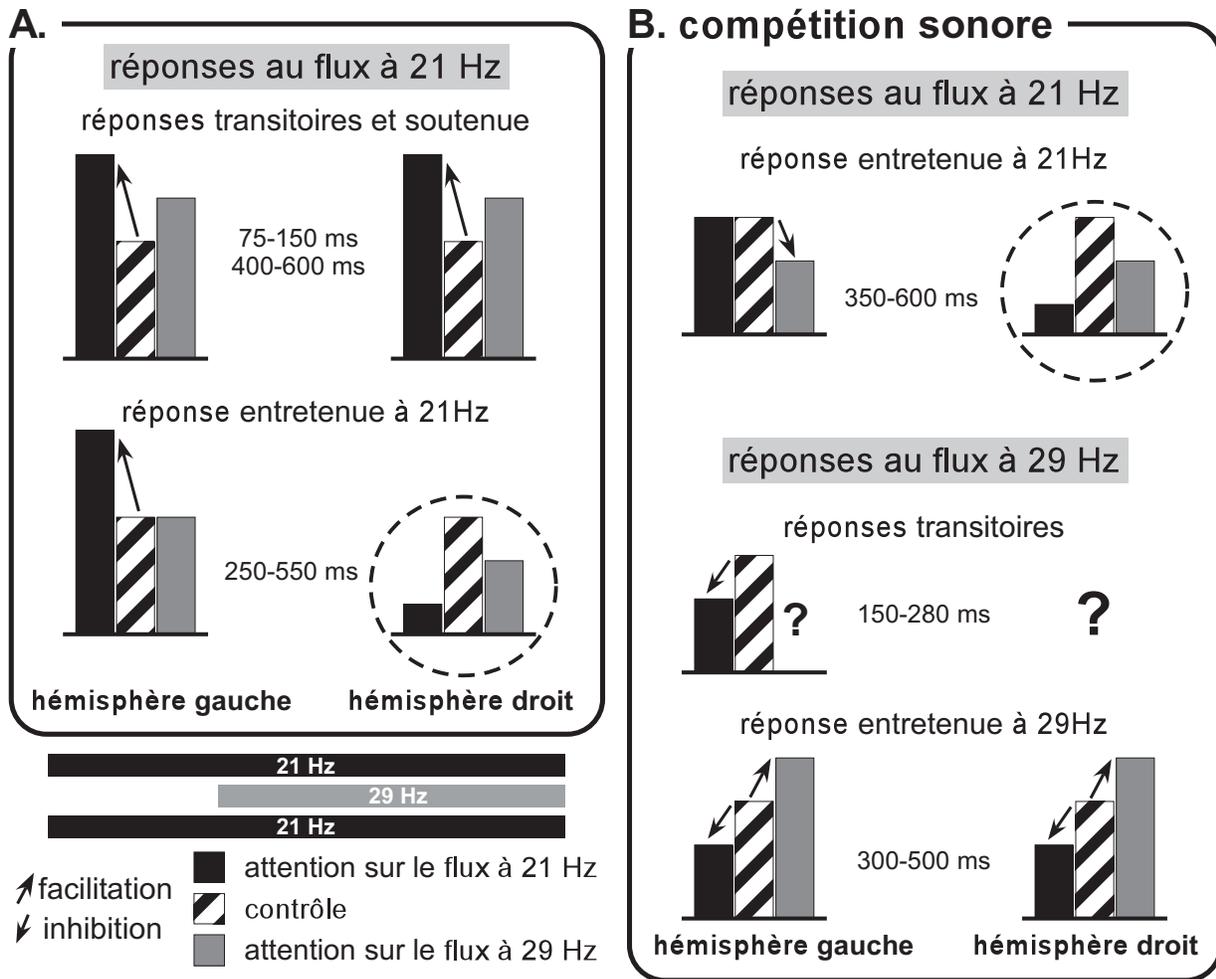


FIG. 7.2 – Représentation schématique des principaux effets de l'attention avant (A) et après (B) la situation de compétition sonore. Pour chaque réponse électrophysiologique, les principaux effets entre les conditions, accompagnés de leur latence, sont schématisés par des rectangles noirs, gris ou rayés. L'amplitude de l'activité est définie de manière arbitraire avec la même amplitude dans la condition contrôle et peut être augmentée ou réduite dans les deux autres conditions. Les effets correspondant à une facilitation attentionnelle sont représentés par une flèche vers le haut (la représentation du son attendu est augmentée). Les effets correspondant à une inhibition attentionnelle sont représentés par une flèche vers le bas (la représentation du son non attendu est réduite). Il est important de noter que les résultats, quand l'attention est focalisée sur le flux à 29 Hz, ne correspondent qu'à deux patients, alors que les autres résultats correspondent à neuf ou dix patients.

Avant la compétition sonore, les réponses évoquées transitoires et soutenues dans les deux hémisphères et la réponse entretenue à 21 Hz dans l'hémisphère gauche uniquement, sont augmentées par l'attention sélective.

Pendant la compétition sonore, dans l'hémisphère gauche, la réponse à 21 Hz est réduite quand l'attention est dirigée vers l'autre flux à 29 Hz. Dans l'hémisphère gauche, les réponses transitoires sont réduites quand l'attention est dirigée vers l'autre flux à 21 Hz. Dans les deux hémisphères, la réponse à 29 Hz est augmentée quand le flux à 29 Hz est attendu.

Pendant les deux parties, dans l'hémisphère droit, les effets attentionnels sur le flux à 21 Hz (cercles pointillés) sont différents de tous les autres effets. Ce résultat surprenant suggère une spécialisation des cortex auditifs droit et gauche dans les processus attentionnels.

Ces deux mécanismes complémentaires permettent probablement d'améliorer le "rapport signal sur bruit" dans le traitement des informations auditives (les sons attendus correspondant au "signal" et les sons non attendus au "bruit").

Enfin, le mécanisme de rejet actif des informations non pertinentes a été observé uniquement au cours de la situation de compétition sonore et serait donc plutôt activé dans des conditions de forte charge attentionnelle.

L'ensemble de ces résultats soutient fortement le modèle du filtrage attentionnel au niveau cortical. Cela n'exclut cependant pas l'implication d'une trace attentionnelle dans d'autres aires auditives ou dans le cortex frontal, comme cela a été proposé par Näätänen et collaborateurs (1978).

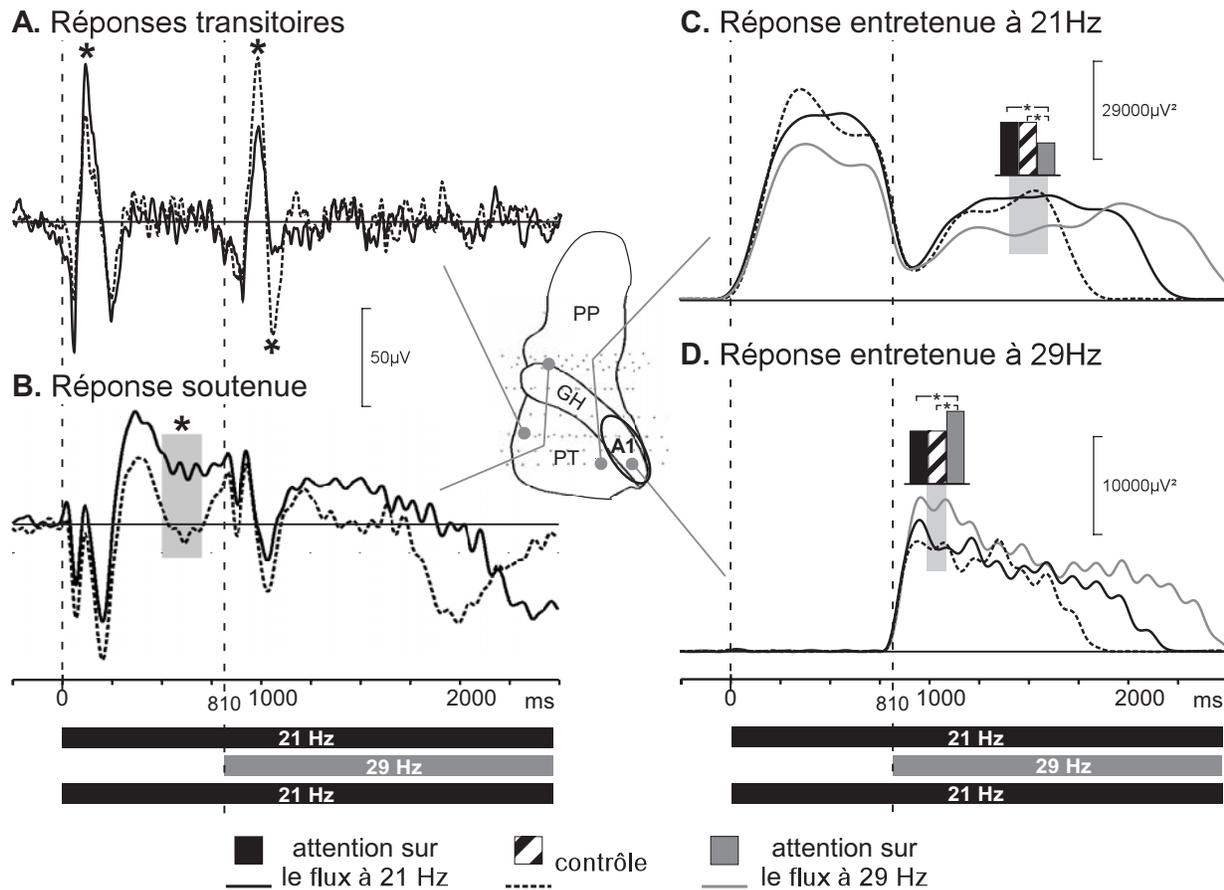


FIG. 7.3 – Exemples de modulation par l'attention de chaque réponse évoquée dans le cortex auditif. **A.** Les réponses transitoires (EEG filtré entre 2 et 150 Hz) sont augmentées au début du flux à 21 Hz et diminuées au début du flux à 29 Hz quand l'attention est focalisée sur le flux à 21 Hz par rapport au contrôle (patient n°9, électrode dans le *planum temporale* latéral). **B.** La réponse soutenue (EEG filtré entre 0,2 et 15 Hz) est augmentée avant la compétition sonore quand l'attention est focalisée sur le flux à 21 Hz par rapport au contrôle (patient n°2, électrode dans le gyrus de Heschl latéral). **C.** La réponse entretenue à 21 Hz (profil de la puissance du signal à 21 Hz) est diminuée pendant la compétition sonore, quand l'attention est focalisée sur le flux à 29 Hz par rapport au contrôle et à la condition d'attention sur le flux à 21 Hz (patient n°4, électrode très proche du cortex auditif primaire). **D.** La réponse entretenue à 29 Hz (profil de la puissance du signal à 29 Hz) est augmentée pendant la compétition sonore, quand l'attention est focalisée sur le flux à 29 Hz par rapport au contrôle et à la condition d'attention sur le flux à 21 Hz (patient n°4, électrode dans le cortex auditif primaire). Les latences auxquelles les effets sont significatifs sont indiquées par une étoile. En bas de chaque colonne, le schéma du stimulus est rappelé. **Au centre :** schéma du cortex auditif gauche avec la position des électrodes où les réponses électrophysiologiques présentées ici ont été enregistrées. A1 = cortex auditif primaire, GH = gyrus de Heschl, PP = *planum polare*, PT = *planum temporale*.

# Article 3

Effects of selective attention on the electrophysiological representation of concurrent sounds in the human auditory cortex.

Bidet-Caulet A, Fischer C, Besle J, Aguera PE, Giard MH & Bertrand O.

*Journal of Neuroscience*, 2007, 27(35), 9252-9261.

# Effects of Selective Attention on the Electrophysiological Representation of Concurrent Sounds in the Human Auditory Cortex

Aurélie Bidet-Caulet,<sup>1,2,3</sup> Catherine Fischer,<sup>1,2,3,4</sup> Julien Besle,<sup>1,2,3</sup> Pierre-Emmanuel Aguera,<sup>1,2,3</sup> Marie-Helene Giard,<sup>1,2,3</sup> and Olivier Bertrand<sup>1,2,3</sup>

<sup>1</sup>Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, Unite 821, Lyon F-69500, France, <sup>2</sup>Institut Fédératif des Neurosciences, <sup>3</sup>Université Lyon 1, and <sup>4</sup>Department of Functional Neurology and Epileptology, Neurological Hospital, Lyon F-69000, France

In noisy environments, we use auditory selective attention to actively ignore distracting sounds and select relevant information, as during a cocktail party to follow one particular conversation. The present electrophysiological study aims at deciphering the spatiotemporal organization of the effect of selective attention on the representation of concurrent sounds in the human auditory cortex. Sound onset asynchrony was manipulated to induce the segregation of two concurrent auditory streams. Each stream consisted of amplitude modulated tones at different carrier and modulation frequencies. Electrophysiological recordings were performed in epileptic patients with pharmacologically resistant partial epilepsy, implanted with depth electrodes in the temporal cortex. Patients were presented with the stimuli while they either performed an auditory distracting task or actively selected one of the two concurrent streams. Selective attention was found to affect steady-state responses in the primary auditory cortex, and transient and sustained evoked responses in secondary auditory areas. The results provide new insights on the neural mechanisms of auditory selective attention: stream selection during sound rivalry would be facilitated not only by enhancing the neural representation of relevant sounds, but also by reducing the representation of irrelevant information in the auditory cortex. Finally, they suggest a specialization of the left hemisphere in the attentional selection of fine-grained acoustic information.

**Key words:** auditory cortex; attention; intracranial EEG; human; event-related; steady-state; concurrent sound

## Introduction

In ecological situations, we are often confronted with a mixture of sounds and it is crucial to be able to select relevant information and resist auditory distracters for further cognitive processing and adapted behavioral response. The electrophysiological mechanisms of auditory selective attention have been extensively investigated through selective dichotic paradigms (for review, see Giard et al., 2000). Selective attention has been shown to modulate the processing of both relevant (Hillyard et al., 1973; Woldorff and Hillyard, 1991) and irrelevant stimuli (Donald, 1987; Michie et al., 1993), with effects at multiple levels of sensory analysis including the auditory cortex (Pugh et al., 1996; Jancke et al., 1999), the brainstem (Lukas, 1980, 1981) and down to the cochlea (Giard et al., 1994).

In a real cocktail party situation, however, the sounds do not reach the ears separately like in the dichotic paradigms classically used in the previous studies of selective auditory attention. To our knowledge, no electrophysiological study has investigated the

influence of active selection during the perception of overlapping binaural streams. The main reason is the difficulty to dissociate the neural activity specifically corresponding to either sound stream. One way to solve this issue is to use long-duration sounds at different amplitude modulation frequencies. Indeed, each of these sounds would elicit an evoked electrophysiological activity, named steady-state response (SSR), which has the particularity to be at the same frequency as the amplitude modulation of the sound.

The present electrophysiological study aims at deciphering the spatiotemporal organization of the effect of selective attention on the representation of concurrent sounds in the human auditory cortex. Two concurrent streams at different carrier frequencies and amplitude modulation frequencies (21 and 29 Hz) (see Fig. 1) were used. The perceptual segregation of these two simultaneous streams was induced by sound onset asynchrony (Bregman, 1990; Darwin et al., 1995; Turgeon et al., 2002): the 21 Hz stream always started before the 29 Hz stream. Intracranial electrophysiological (EEG) recordings were performed in epileptic patients with pharmacologically resistant epilepsy, implanted with multicontact depth electrodes in the temporal cortex. Patients were required either to focus their attention away from the streams [control (C) condition] or to actively select the 21 Hz stream (AS21 condition) or the 29 Hz stream (AS29 condition).

This paradigm therefore allowed us to compare the electro-

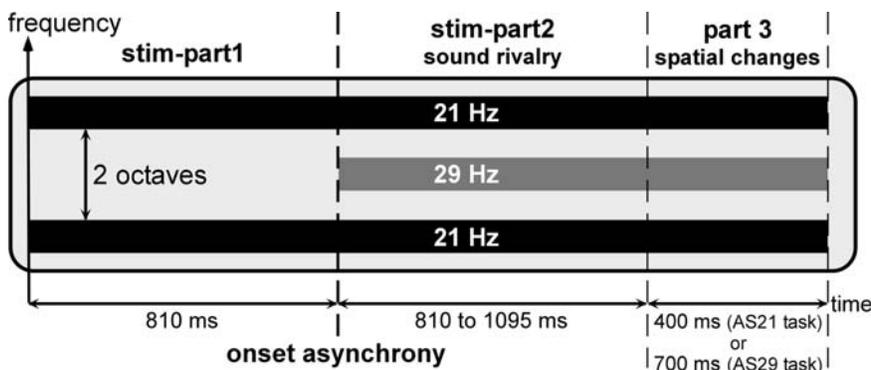
Received March 29, 2007; revised June 19, 2007; accepted July 11, 2007.

We thank Rhodri Cusack for constructive discussion.

Correspondence should be addressed to A. Bidet-Caulet, Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, Unite 821, Brain Dynamics and Cognition, Centre Hospitalier le Vinatier, 95 Boulevard Pinel, 69500 Bron, France. E-mail: bidet-caulet@lyon.inserm.fr.

DOI:10.1523/JNEUROSCI.1402-07.2007

Copyright © 2007 Society for Neuroscience 0270-6474/07/279252-10\$15.00/0



**Figure 1.** Stimuli. The stimuli were composed of two acoustic streams: a 21 Hz stream and a 29 Hz stream. The 21 Hz stream (black bars) was composed of two amplitude-modulated tones separated by two octaves, the carrier frequency of the lower one being equiprobably chosen between 659, 698, 740, or 784 Hz. These two tones were both amplitude modulated in phase at a frequency of 21 Hz. The 29 Hz stream (gray bar) consisted of one tone separated by one octave from each tone of the first stream. This tone was amplitude modulated at a frequency of 29 Hz. The 21 Hz stream always started 810 ms before the 29 Hz stream (stim-part1). After the onset of the 29 Hz stream, starts a time period of sound rivalry (stim-part2) of 810–1095 ms duration. Because the two streams started at different times (onset asynchrony), auditory stream segregation was induced and two distinct streams could be perceived. In the two stream-selection attention tasks (AS21 and AS29), the stimuli included an additional part (part 3) with a duration of 400 or 700 ms, during which one stream or both were changing in spatial direction.

physiological responses to acoustically identical stimuli in three different attentional contexts and to characterize the effect of selective attention before and during the sound rivalry. First, we analyzed the transient and sustained evoked responses that are well known to be modulated by attention (for review, see Picton et al., 1978; Giard et al., 2000). Second, thanks to the distinct amplitude modulation frequencies of the two simultaneous streams, the steady-state responses were used for tagging the electrophysiological activity corresponding to each stream independently. This approach thus allowed us to describe the multiple neural mechanisms of selective attention that may operate at distinct processing levels and in different areas of the auditory cortex (Heschl's gyrus, planum temporale, and polare).

## Materials and Methods

**Patients.** We recorded the data from 12 patients (eight female and four male, age ranging from 21 to 48 years) suffering from pharmacologically resistant partial epilepsy and candidate for surgery. Because the location of the epileptic focus could not be identified using noninvasive methods, they were stereotactically implanted with multicontact depth probes. Electrophysiological recording is part of the brain functional evaluation that is performed routinely before epilepsy surgery in these patients. According to the French regulations concerning invasive investigations with a direct individual benefit, patients were fully informed about the electrode implantation, stereotactic EEG and evoked-potential recordings, and the cortical-stimulation procedures used to localize the epileptogenic and functional brain areas. All patients gave their informed consent to participate in the experiment. The signals described here were recorded away from the seizure focus. Several days before EEG recordings, antiepileptic drugs administered to the patients had been either discontinued or drastically reduced. No patient was administered with benzodiazepines. None of the patients reported any auditory complaint.

**Stimuli and task.** Stimuli were composed of two acoustic streams (Fig. 1): a 21 Hz stream and a 29 Hz stream. The 21 Hz stream was composed of two amplitude-modulated tones separated by two octaves, the carrier frequency of the lower one being equiprobably chosen between 659, 698, 740, or 784 Hz at each trial. These two tones were both amplitude modulated in phase at a frequency of 21 Hz. The 29 Hz stream consisted of one tone separated by one octave from each tone of the first stream. This tone was amplitude modulated at a frequency of 29 Hz. The 21 Hz stream always started first (stim-part1; lasting 0.810 or 1 s for the first patient). Then, the 29 Hz stream started and the duration of the sound rivalry

(stim-part2) was equiprobably chosen between 0.810, 0.905, 1, or 1.095 s (1.095, 1.190, 1.286, or 1.381 s for the first patient) at each trial. All component onsets and offsets were linearly ramped during 10 ms. Because the two streams started at different instants (onset asynchrony), auditory stream segregation was induced and two distinct streams were perceived.

There were three attention conditions in separate blocks. In the first one (control condition), the patients had to detect rare noise bursts (targets) superimposed to the stimuli and, thus, orient their attention away from the stimulus content. They were instructed to answer as soon as they heard a noise burst, by pressing a button. The superimposed target sounds were 150 ms bandpass-filtered noise-bursts (20 semitones wide, starting at 784 Hz with 10 ms rise/fall times). The targets were delivered in 15% of the stimuli and randomly occurred during the stimulus, 0.2, 0.5, 1.2, or 1.5 s before the end of the stimulus. When a target was present in a trial, the next stimulus started between 0.7 and 0.1 s after the patient's response, otherwise the intertrial interval was randomized between 0.9 and 1.4 s.

In the other two conditions, the stimuli included an additional, third part. During this last part, one stream or both were changing in spatial direction. Patients were instructed to attend to a given stream (the 21 or 29 Hz stream) and to indicate its final direction (left or right) with a two-direction joystick. Thus, these tasks corresponded to the attentional selection of one of the two streams (attend to the 21 Hz stream, AS21 condition; attend to the 29 Hz stream, AS29 condition). Interaural intensity differences (IIDs) were used to give a realistic impression of spatially moving streams during the last part of the stimulus. This part lasted 0.4 and 0.7 s for AS21 and AS29 conditions, respectively. Thus, in total, the stimuli were lasting between 1.620 and 1.905 s in the C condition, between 2.020 and 2.305 s in the AS21 condition, and between 2.320 and 2.605 s in the AS29 condition. In these two conditions, in 50% of the trials, only the attended stream was changing in spatial direction (25% to the left and 25% to the right), and in the other 50%, both streams were spatially changing in opposite directions (in 25%, the attended stream changed to the left and the unattended to the right, and in 25% the attended stream changed to the right and the unattended to the left). The four categories of stimuli were randomly presented. The level of difficulty was adjusted in each patient by choosing different values of IIDs generating different ranges of spatial motion. In most of the cases, the easiest level (for which the motion appears to end in one ear only) was chosen to obtain a good rate of correct responses. The next trial started between 1.5 and 1.7 s after the patient's response. These tasks were quite difficult. Although all the patients could perform the AS21 task, only two patients (patients 4 and 10) could correctly perform the AS29 task.

The intensities of all tones were corrected according to their carrier frequency [see Botte et al. (1989), their Fig. 1.2] and then 21 and 29 Hz streams were matched in intensity. Stimuli were delivered at an intensity level judged comfortable by the patient before the beginning of the experiment. Noise bursts were 5 dB above the stimulus intensity level.

Stimuli were presented to patients in two blocks of 80 trials each for the C task and in four blocks of 40 trials for the AS21 and AS29 tasks (resulting in 160 repetitions in each condition). Stimulus duration, carrier frequency, and noise burst occurrence or final spatial direction were randomized to limit habituation and predictability.

**EEG recording and signal analysis.** Intracranial recordings were performed at the Functional Neurology and Epilepsy Department (Lyon Neurological Hospital, Lyon, France). EEG recordings were made from 64 or 128 intracranial electrode contacts referenced to an intracranial contact away from the superior temporal cortex. The ground electrode was at the forehead. Signals were amplified, filtered (0.1–200 Hz bandwidth), and sampled at 1000 Hz (Synamps; Neuroscan Labs, Sterling,

VA) for the first six patients and were amplified, filtered (0.1–200 Hz bandwidth), and sampled at 512 Hz (Brain Quick System Plus; Micromed, Treviso, Italy) for the next six patients.

The analysis was restricted to the electrodes located in the temporal cortex and its immediate vicinity. Raw data were visually inspected and trials showing epileptic spikes were discarded. Because the superior temporal cortex was subsequently found to be the location of their epileptic focus, two patients were excluded from all analysis. The evoked sustained and transient responses from patient 3 were also excluded from analysis because of excessive epileptic spikes, but the data were kept for the SSR analysis because their frequency bands were less contaminated by the spectral content of the epileptic spikes. In the AS29 condition, only the data from two patients (4 and 10) who could perform the task were kept for analysis. In the C condition, trials that included a target occurring before 1.620 s after stimulus onset (~12% of all trials) were not analyzed. In all conditions, trials with a motor response occurring before 1.620 s, with a false alarm, or with an incorrect response were rejected from additional analysis. The mean numbers of correct and nonartifactual trials were 142, 136, and 123 of 160 in the C, AS21, and AS29 conditions, respectively. The EEG of four patients (6, 7, 8, and 9) were notch-filtered at 50 Hz because of excessive power line artifact.

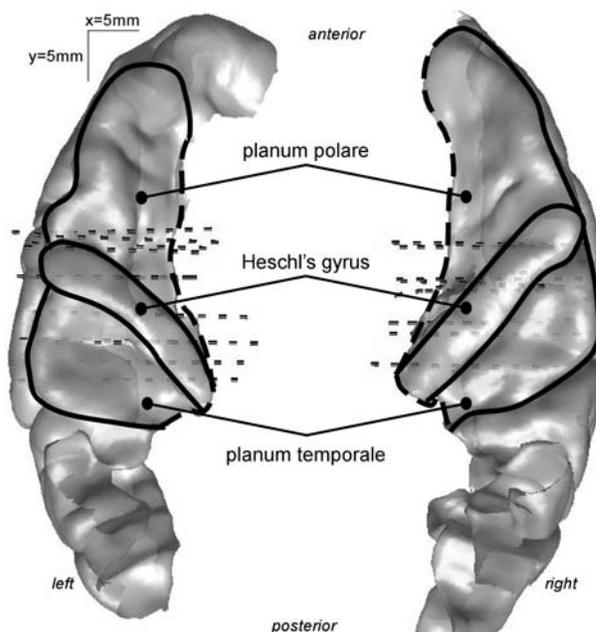
Evoked responses were averaged over a 2 s period and corrected with respect to the same baseline defined between –150 and 0 ms before stim-part1 onset.

The periodic SSR, evoked by the amplitude modulation of the streams at 21 or 29 Hz was analyzed by means of a wavelet decomposition, which provides a good compromise between time and frequency resolutions. Each single-trial signal was transformed in the time-frequency (TF) domain by convolution with complex Gaussian Morlet's wavelets with a ratio  $f/\sigma_f$  of 10, with  $f$  being the central frequency of the wavelet and  $\sigma_f$  its SD (for details, see Tallon-Baudry and Bertrand, 1999). A baseline correction was applied on TF plots by subtracting, in each frequency band, the prestimulus power between –250 and –150 ms before stimulus onset. From this TF analysis, time profiles of the 21 Hz and 29 Hz SSR could be computed and were used for statistical analysis.

**Statistical analysis.** Statistical analysis in the three conditions focused on several electrophysiological components: the transient responses evoked by the onsets of stim-part1 and stim-part2, the sustained responses elicited during stim-part1, and the SSR at 21 and 29 Hz during both parts of the stimulus (restricted to the shortest duration of stim-part1 and stim-part2, i.e., 0.810 s for each part). Because the data were not normally distributed, only nonparametric tests (Wilcoxon or Mann-Whitney) were used.

Statistical analysis of the sustained responses was performed on the 0.2–15 Hz bandpass-filtered EEG to remove the SSR. Because the transient responses to stim-part2 onset could be direct-current shifted by the ongoing sustained response (of stim-part1), statistical analysis of the transient evoked responses was performed on the 2–150 Hz bandpass-filtered EEG. To identify in each patient the electrode contacts where a transient or sustained response was emerging, a time-varying Wilcoxon test was computed from the single trials. It was applied to the mean amplitude of successive 20 ms time windows between 0 and 300 ms (transient responses) and successive 100 ms windows between 300 and 800 ms (sustained responses) after the onset of each stimulus part, compared with a prestimulus baseline (defined between –100 and 0 ms before stim-part1 onset). For contacts that showed a significant emerging response, differences between conditions were estimated by Mann-Whitney or Kruskal-Wallis tests applied to the same windows as described for the response identification test.

The emergence of SSR was assessed by Wilcoxon tests comparing the mean power of each frequency (21 and 29 Hz) over successive 100 ms windows between 0 and 800 ms after the onset of each stimulus part to the prestimulus baseline power (between –250 and –150 ms before stim-part1 onset) of the respective frequency (note that the prestimulus baseline is shifted away from 0 ms because wavelet analysis tends to stretch out the early poststimulus low frequency components). For contacts that showed a significant SSR, differences between conditions were estimated by Mann-Whitney or Kruskal-Wallis tests applied to the same windows as described for the response-identification test.



**Figure 2.** Delineation of the main auditory cortical regions on a top view of the superior temporal plane after 3D rendering of the cortical surface of the MNI standard brain. This schematic representation will be used in Figures 4–8.

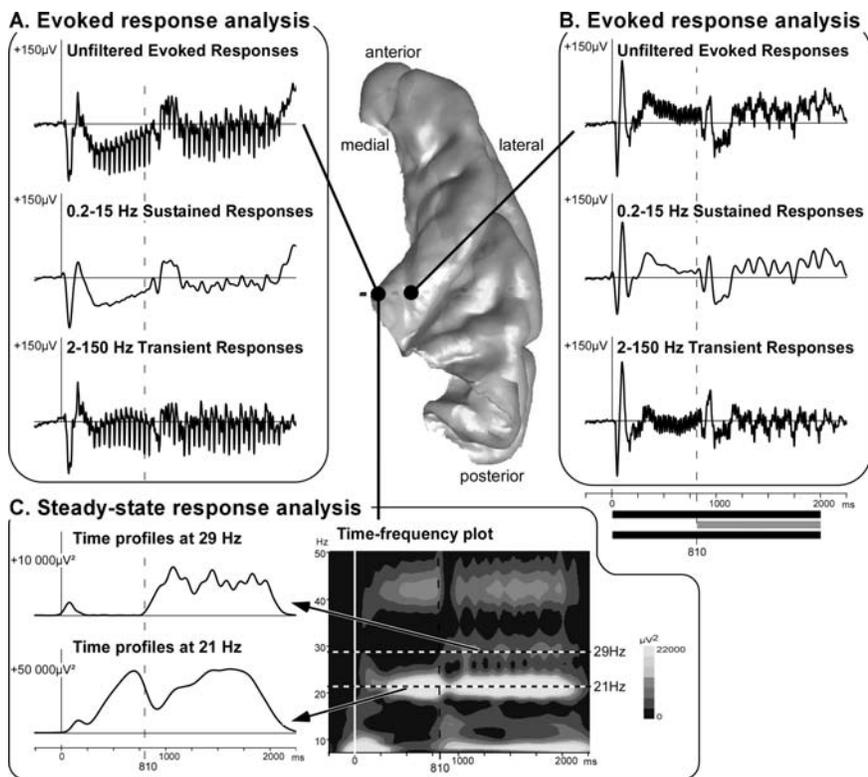
For each EEG component, a first statistical analysis in each of the 10 patients was performed by directly comparing the C and AS21 conditions using Mann-Whitney tests. In patients 4 and 10, we further compared the three conditions using a global Kruskal-Wallis test followed by two-by-two Mann-Whitney *post hoc* tests.

Only those effects are discussed that met Bonferroni-corrected  $p$  value criteria. In each patient, the probability threshold of 0.05 was thus divided by the number of tests performed (i.e., the number of time windows tested over all electrode contacts investigated).

All signal analyses were performed using the ELAN-Pack software developed at Institut National de la Santé et de la Recherche Médicale, Unite 821.

**Electrode implantation, anatomical registration, and normalization.** Electrode contacts were 2 mm long and spaced every 3.5 mm (center to center). Depth probes (diameter, 0.8 mm) with 10 or 15 contacts each were inserted perpendicularly to the sagittal plane using Talairach's stereotactic grid (Talairach and Tournoux, 1988). Numbering of contacts is increasing from medial to lateral along an electrode track. Electrode locations were measured on x-ray images obtained in the stereotactic frame. The depth of penetration of each contact was measured on the frontal x-ray image from the tip of the electrode to the midline, which was visualized angiographically by the sagittal sinus. The coregistration of the lateral x-ray image and a midsagittal magnetic resonance imaging (MRI) scan, both having the same scale of 1, allowed us to measure the electrode coordinates in the individual Talairach's space defined by the median sagittal plane, the anterior commissure–posterior commissure (AC–PC) horizontal plane, and the vertical AC frontal plane, these anatomical landmarks being identified on the three-dimensional (3D) MRI scans. With this procedure, we could superpose each electrode contact onto the patients' structural MRI scans. The accuracy of the registration procedure was 2 mm, as estimated on another patient's MR images obtained just after electrode explantation and in which electrode tracks were still visible.

Four patients were implanted in the right hemisphere only, two in the left only and four in both hemispheres. In all implanted hemispheres, at least one electrode track was located in the superior temporal cortex. Electrodes H and H' (prime denoting the left hemisphere) were positioned posteriorly, passing through Heschl's gyrus (HG), the planum



**Figure 3.** Illustration of the typical electrophysiological responses and their location in the 3D rendering of the temporal cortex of patient 10. *A, B*, The evoked response analysis consists of averaging single trials from EEG filtered with different bandwidth to dissociate transient and sustained responses. Top curves, Unfiltered evoked responses; middle curves, sustained responses obtained from 0.2–15 Hz filtered EEG; bottom curves, transient responses obtained from 2 to 150 Hz filtered EEG. The periodic steady-state activity is visible on the unfiltered and transient responses in *A, C*. The SSR analysis is based on a time-frequency transformation of electrophysiological activities (time-frequency power averaged after a wavelet-based transform of each single trial). Twenty-one, 29, and even 42 Hz steady-state evoked activities are clearly visible on the time-frequency plots. The time profiles of SSR power could then be constructed at 21 and 29 Hz from the time-frequency plots. All of these responses are baseline corrected with respect to a prestimulus period preceding the stimulus onset.

temporale (PT), and the superior temporal gyrus (STG), and electrodes T, T', and W were positioned anteriorly, passing through the HG and the anterior PT or the planum polare (PP). Electrodes A, A', B, B', and C were penetrating through the middle temporal gyrus (MTG). Electrodes N and N' were located just above the superior temporal plane, in the parietal operculum. Although intracranial recordings in epileptic patients provide a sparse spatial sampling of the auditory cortex, we could access not only primary auditory areas (posteromedial part of the HG), but also posterior and anterior secondary auditory regions (PT and PP).

The electrode coordinates of each patient were converted from the individual Talairach's space to the normalized Talairach's space (Talairach and Tournoux, 1988), and then to the Talairach's space of the Montreal Neurological Institute (MNI) standard brain. Eventually, electrode contacts and experimental effects of all patients were plotted on a 3D rendering of the temporal cortices of the MNI standard brain (cortical surface segmentation by FreeSurfer software, <http://surfer.nmr.mgh.harvard.edu>). This procedure facilitated the comparison across patients of the activated sites that could be positioned with respect to the main superior temporal structures that were delineated on the standard brain (Fig. 2).

## Results

### Behavioral data

The control task presented no major difficulty, but was demanding enough to keep the patients alert (mean, 99.3% of correct responses and 0.2% of false alarms). The stream-selection attention tasks (AS21 and AS29) were more difficult. Although all the

patients could perform the AS21 task with at least 85% of correct responses (mean, 97.2%), only two patients could reach the same percentage of correct responses in the AS29 task (patient 4, 85%; patient 10, 88.1% of correct responses).

The difference of performance between the two stream-selection tasks could be attributable to the asymmetric construction of the stimuli. Indeed, the 21 Hz stream could be easier to select because it contained the lowest and highest frequencies of the signal and not the middle one, because it started first, and because it contained two frequencies and not only one.

This difference of performance probably reflects a greater attentional load in the AS29 than in the AS21 condition. This difference is likely to favor the detection of attentional effects on the electrophysiological responses in the AS29 condition.

In the following, for each EEG component, the results of statistical analysis comparing the C and AS21 conditions in 10 (for steady-state responses) or 9 patients (for transient and sustained responses, respectively) will be presented first, followed by the results of a second analysis considering the three conditions in patients 4 and 10.

### Electrophysiological responses

Distinct electrophysiological components were identified in different sites of the auditory cortex. Figure 3 illustrates these components on the 3D rendering of patient 10's right temporal cortex. The evoked responses are shown after single trial averaging. The transient and sustained responses (Fig. 3*A, B*) could be dissociated by digitally filtering the EEG signal using two different bandwidth, 2–150 and 0.2–15 Hz, respectively. The periodic SSRs clearly visible on the (unfiltered or transient) evoked responses were further analyzed using a time-frequency decomposition of the electrophysiological signals (time-frequency power averaged after a wavelet-based decomposition of each single trial). The time profiles of the SSR power could then be constructed at 21 and 29 Hz from the time-frequency plots (Fig. 3*C*).

All of these components were present during both stim-part1 and stim-part2. Effects of attention on these electrophysiological components could thus be investigated during both stimulus parts, because the inputs were acoustically identical and only the focus of attention was changing. These attentional effects will be presented, for the group of patients, on a schematic view of the superior temporal cortex constructed from the MNI standard brain (Fig. 2). For sake of clarity, we only reported, in Figures 4–8, electrodes passing through the superior temporal cortex and the attention effects found at these electrodes. These plots show that the auditory cortex could be covered with a good spatial sampling over the group of patients. To illustrate the time course of the responses, typical waveforms have been plotted from electrode contacts showing attentional effects.

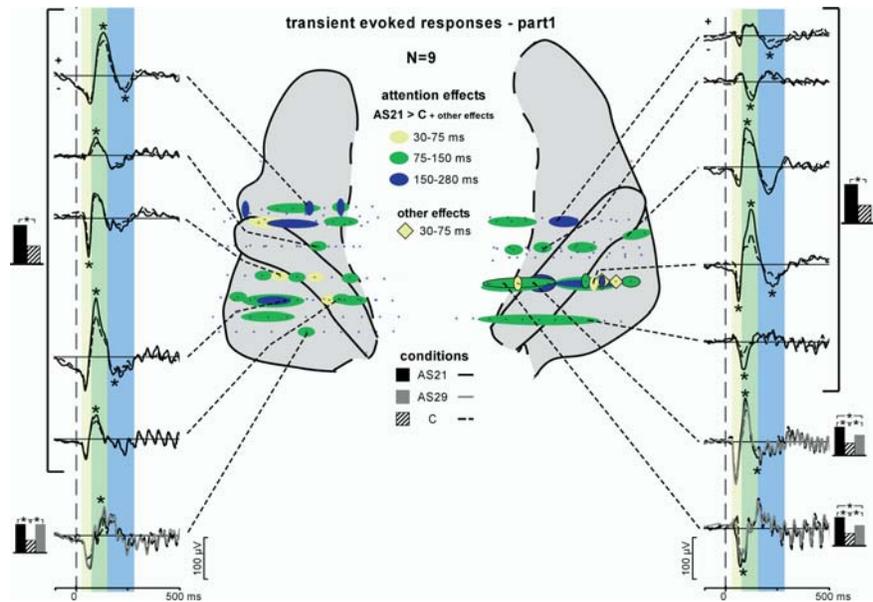
### Transient evoked responses (nine patients)

We found significant transient evoked responses after both stim-part1 and stim-part2 onsets at most contacts of electrodes H, H', T, T', and W (199 contacts of 208 tested contacts). Three main transient waves could be observed: a first one maximal between 30 and 75 ms, a second one  $\sim 100$  ms (between 75 and 150 ms), and a third one starting  $\sim 150$ – $170$  ms. These waves had smaller amplitudes and slightly later latencies after stim-part2 onset compared with stim-part1 onset.

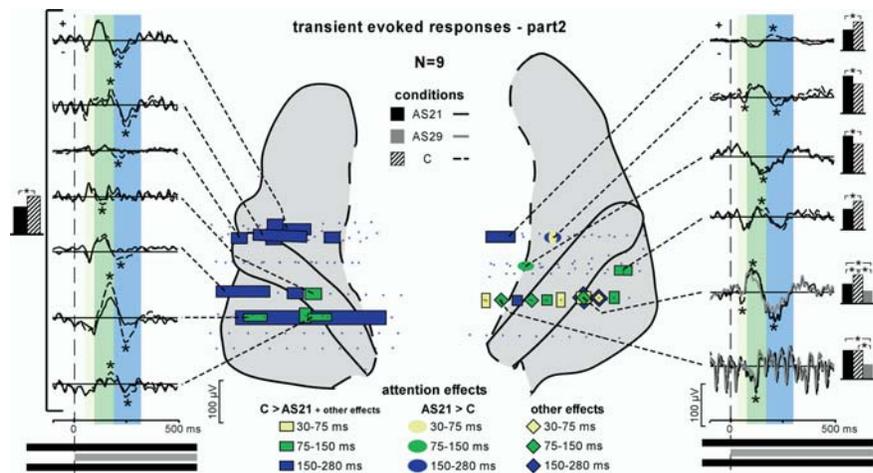
After stim-part1 onset (onset of the 21 Hz stream), transient waves were found modulated by attention at 67 contacts (of 199) across the nine patients kept for this analysis (Fig. 4). These waves had significantly larger amplitudes in the AS21 than in the C condition at all the 67 contacts. The three waves could be affected by attention, but most effects were found on the second wave (between 75 and 150 ms) (Fig. 4, green ovals) in several sites of the auditory cortex (HG, PP, and PT) in both hemispheres. For the two patients who could perform the AS29 task, the transient waves were found modulated by attention at 10 contacts (of 36). The main effects were larger amplitudes in the AS21 than in the C condition at nine contacts, in the AS21 than in the AS29 condition at six contacts, and in the AS29 than in the C condition at eight contacts. In other words, we globally found larger amplitudes in the AS21 than in the AS29, and, in turn, greater than in the C condition (in the rest of the study, this will be formulated as  $AS21 > AS29 > C$ ).

To summarize, the main effects of attention on the transient evoked responses to the onset of the 21 Hz stream ( $AS21 > AS29 > C$ ) strongly suggest the existence of two levels of attentional selection: a first one to select amplitude modulated streams from target sounds ( $AS21 > C$  and  $AS29 > C$ ) and a second to select one of the two streams ( $AS21 > AS29$ ). These effects show that selective attention to auditory streams (compared with the control condition) operates by enhancing the neural representation of the relevant information: the more relevant the sound, the more increased its neural representation.

After stim-part2 onset (onset of the 29 Hz stream), the transient waves were found modulated by attention at 34 contacts (of 199) across eight of the nine patients kept for this analysis (Fig. 5). These waves had significantly smaller amplitudes in the AS21 than in the C condition at 31 of the 34 contacts. The three transient waves could be affected by attention, but most effects were found on the third wave (between 150 and 280 ms) (Fig. 5, blue squares) in several sites of the auditory cortex (HG, PP, and PT),

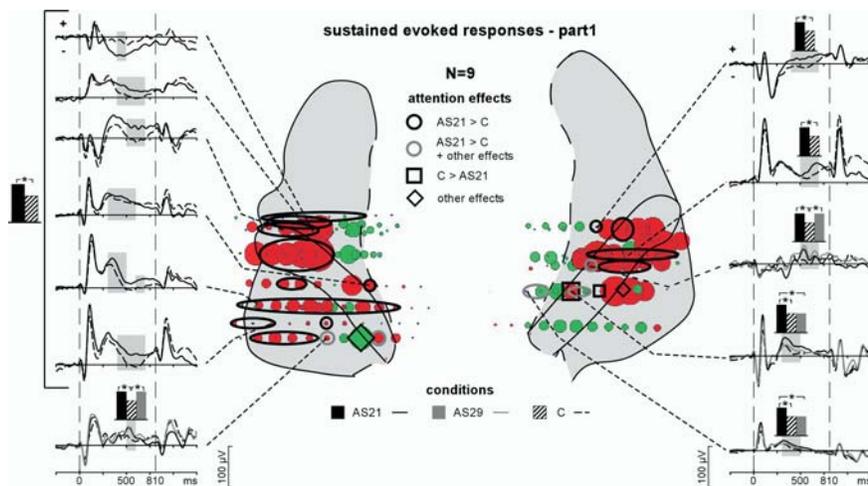


**Figure 4.** Attention effects on the transient evoked responses during stim-part1. Three transient evoked waves were found modulated by attention after stim-part1 onset: a first one between 30 and 75 ms (yellow), a second one between 75 and 150 ms (green) and a third one between 150 and 280 ms (blue). Ovals on the anatomical plots correspond to contacts where at least the  $AS21 > C$  effect was found, whereas diamonds correspond to contacts where any other effect (not the  $AS21 > C$  effect) was found. The time courses of these effects are depicted on the left and right sides of the figure. Evoked potentials waveforms were obtained by averaging the single trials from the 2–150 Hz filtered EEG. Transient evoked responses with significant difference between conditions are indicated by asterisks. The black, gray, and hatched boxes indicate which conditions are compared.

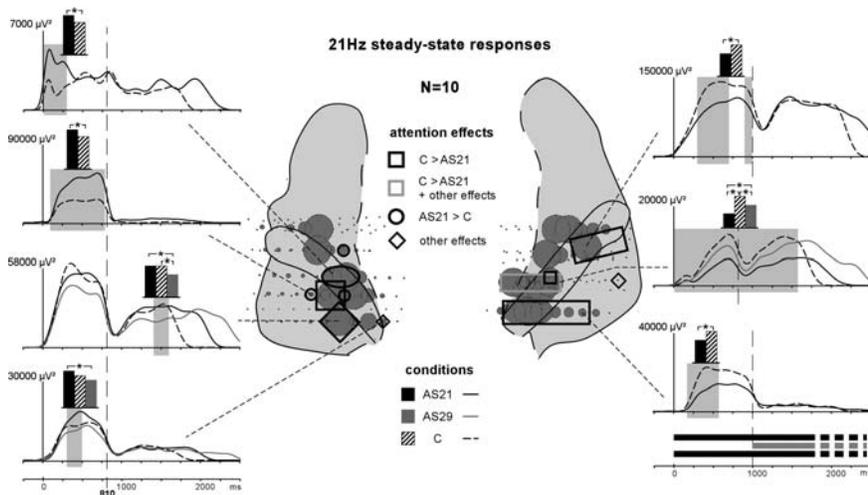


**Figure 5.** Attention effects on the transient evoked responses during stim-part2. Three transient evoked responses were found modulated by attention after stim-part2 onset: a first one between 30 and 75 ms (yellow), a second one between 75 and 150 ms (green), and a third one between 150 and 280 ms (blue). Squares on the anatomical plots correspond to contacts where at least the  $C > AS21$  effect was found. Ovals correspond to contacts where only the  $AS21 > C$  effect was found. Diamonds correspond to contacts where any other effect (not the  $AS21 > C$  or  $C > AS21$  effects) was found. The time courses of these effects are depicted on the left and right sides of the figure. The curves are obtained by averaging single trials from 2 to 150 Hz filtered EEG. Transient evoked responses with significant difference between conditions are indicated by asterisks. The black, gray, and hatched boxes indicate which conditions are compared.

and mainly in the left hemisphere. We found attentional effects in only one of the two patients who could perform the AS29 task, at seven contacts (of 13) in the right hemisphere. For this patient, the main effects were larger amplitudes of the transient waves in the C than in the AS21 condition at four contacts, in the AS21 than in the AS29 condition at three contacts, and in the C than in the AS29 condition at five contacts. These effects could be summarized by  $C > AS21 > AS29$ . The transient evoked responses at



**Figure 6.** Emergence and attention effects of the evoked sustained responses during stim-part1. The distribution of the sustained responses is indicated by disks (red, positive potentials; green, negative potentials) on the anatomical plots. The diameter of these disks correspond to the normalized (across all contacts of electrodes passing through the superior temporal cortex in all patients) mean amplitude of the sustained waves between 450 and 750 ms. Black squares on the schema correspond to contacts where only the  $C > AS21$  effect was found. Black ovals correspond to contacts where only the  $AS21 > C$  effect was found and gray ovals correspond to contacts where at least the  $AS21 > C$  effect was found. Diamonds correspond to contacts where any other effect (not the  $AS21 > C$  or  $C > AS21$  effects) was found. The time courses of these effects are depicted on the left and right sides of the figure (significant differences are indicated by gray shaded areas). The curves are obtained by averaging the single trials from 0.2–15 Hz filtered EEG and are baseline corrected with respect to the  $[-100, 0]$  ms period preceding stim-part1. The black, gray, and hatched boxes indicate which conditions are compared.



**Figure 7.** Emergence and attention effects of the evoked 21 Hz SSR during parts 1 and 2. The distribution of the 21 Hz SSR is indicated by gray disks on the anatomical plots. The diameter of these disks correspond to the normalized (across contacts of each electrode passing through the superior temporal cortex in each patient) mean amplitude of the SSR between 450 and 750 ms (stim-part1). Black squares on the schema correspond to contacts where only the  $C > AS21$  effect was found and gray squares correspond to contacts where at least the  $C > AS21$  effect was found. Black ovals correspond to contacts where only the  $AS21 > C$  effect was found. Diamonds correspond to contacts where any other effect (not the  $AS21 > C$  or  $C > AS21$  effects) was found. The time courses of these effects are depicted on the left and right sides of the figure (significant differences are indicated by gray shaded areas). The curves are obtained by computing the time profile at 21 Hz from the wavelet-based time-frequency decomposition. The black, gray, and hatched boxes indicate which conditions are compared.

the stim-part2 onset most likely correspond to an electrophysiological response to the onset of the 29 Hz stream. The main effect in the left hemisphere,  $AS21 < C$ , indicates that selective attention operates by reducing the neural representation of irrelevant information (the 29 Hz stream in the AS21 condition). This reduction process occurred later in latency (between 150 and 250

ms) than the attentional enhancement observed during stim-part1 (between 75 and 150 ms).

These transient waves were also found at some contacts of electrodes A, A', B, B', and C in the MTG, or N and N' in the parietal operculum. These responses were present at several successive contacts with smaller amplitudes than at electrode contacts in the superior temporal cortex. Thus, the transient waves observed in the MTG and the parietal operculum probably mainly reflect the diffusion by volume conduction of generators located in the superior temporal cortex. The few attention effects found in these regions corresponded closely to the effects found on the nearest electrode in the superior temporal cortex.

### Sustained evoked responses (nine patients)

At most of the electrode contacts presenting transient responses (179 of 199), a sustained response was present during both parts of the stimulus (Fig. 6). If the sustained response during stim-part1 most likely corresponds to the processing of the 21 Hz stream only, it is not possible to dissociate the sustained response corresponding to the processing of the 21 and 29 Hz streams, respectively, during sound rivalry (stim-part2). Therefore, the attentional effects on the sustained responses were investigated during stim-part1 only.

The sustained responses were found modulated by attention at 60 contacts (of 179) across six of the nine patients kept for this analysis (Fig. 6). These responses had significantly larger amplitudes in the AS21 than in the C condition, at 58 of the 60 contacts. These effects were mainly concentrated between 400 and 600 ms, in several areas of the auditory cortex (HG, PP, and PT) in both hemispheres. For the two patients who could perform the AS29 task, the sustained waves were found modulated by attention at 20 contacts (of 33). The main effects were larger amplitudes in the AS21 than in the C condition at 18 contacts, in the AS21 than in the AS29 condition at six contacts, and in the AS29 than in the C condition at three contacts. These effects could be summarized by  $AS21 > AS29 > C$ .

Thus, the attentional modulations observed in the sustained responses evoked by the 21 Hz stream ( $AS21 > AS29 > C$ ) are similar to the effects found on the transient evoked responses after stim-part1 onset: the more relevant the sound, the more increased its neural representation.

As for the transient waves, the sustained responses found at some electrode contacts in the MTG and in the parietal operculum mainly reflected the diffusion by volume conduction of gen-

erators located in the superior temporal cortex. Similarly, the effects of attention found in these regions corresponded to the effects found on the nearest electrode in the superior temporal cortex.

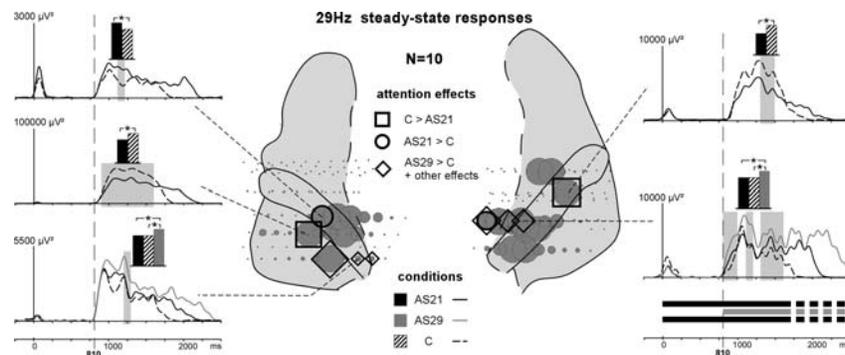
### Steady-state evoked activities (10 patients)

SSRs were emerging at 21 and 29 Hz at several contacts (80 and 39 of 208 contacts, respectively) along the HG in all patients (Figs. 7, 8, disks). They were very focal because they could not be observed either on other electrode contacts in the superior temporal cortex (PT or PP), or in the MTG or in the parietal operculum. The distributions of the 21 Hz SSR were quite similar during stim-part1 and stim-part2. Two bilateral clusters could be observed in the HG: a first one in its posteromedial part and a second one in a more anterior part (Fig. 7). The 21 and 29 Hz SSRs presented similar distributions (Fig. 7, 8), except that the 29 Hz SSR was absent in the anterior HG cluster in the left hemisphere (Fig. 8). In most of the cases, the maximum values of the 21 and 29 Hz SSRs were at different, but adjacent, contacts. These activities lasted during several hundreds of milliseconds during each stimulus part.

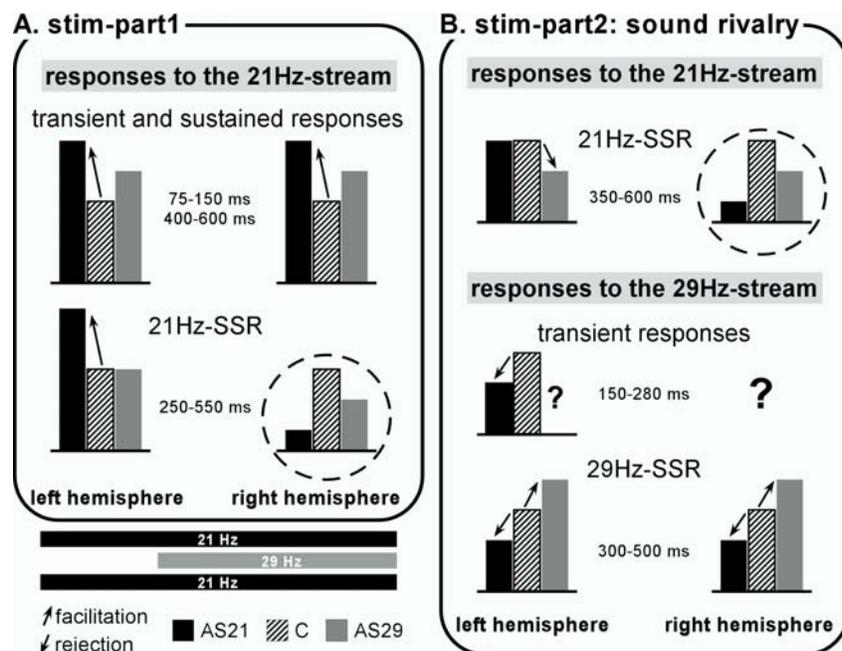
During stim-part1, 21 Hz SSRs were modulated by attention at 20 contacts (of 80) in eight patients (Fig. 7). The power of the SSR was significantly larger in the AS21 than in the C condition at five contacts in the left hemisphere, and significantly more prominent in the C than in the AS21 condition at 15 contacts in the right hemisphere. For the two patients who could perform the AS29 task, the 21 Hz SSRs were found modulated by attention at six contacts (of 14). The main effects were AS21 > AS29 at one contact in the left hemisphere and C > AS29 > AS21 at five contacts in the right hemisphere. In both hemispheres, these effects were mainly concentrated between 250 and 550 ms.

In the left hemisphere, the main effects on the 21 Hz SSRs (AS21 > C and AS21 > AS29) again indicate that selective attention can operate by enhancing the neural representation of relevant information in the auditory cortex. In the right hemisphere, the main effect (C > AS29 > AS21) is opposed to effects observed in the left hemisphere. This rather unexpected result suggests a different specialization of the right and left auditory cortices in attentional processes.

During stim-part2, 21 Hz SSRs were also found modulated by attention at six contacts (of 80) in two patients. The power of the SSR was significantly larger in the C than in the AS21 conditions at one contact in the left hemisphere and at five contacts in the



**Figure 8.** Emergence and attention effects of the evoked 29 Hz SSR during stim-part2. The distribution of the 29 Hz SSR is indicated by gray disks. The diameters of these disks correspond to the normalized (across contacts of each electrode passing through the superior temporal cortex in each patient) mean amplitude of the SSR between 1100 and 1500 ms (stim-part2). Black squares on the schema correspond to contacts where only the C > AS21 effect was found whereas black ovals correspond to contacts where only the AS21 > C effect was found. Diamonds correspond to contacts where at least the AS29 > C effect (but not the AS21 > C or C > AS21 effects) was found. The time courses of these effects are depicted on the left and right sides of the figure (significant differences are indicated by gray shaded areas). The curves are obtained by computing the time profile at 29 Hz from the wavelet-based time-frequency decomposition. The black, gray, and hatched boxes indicate which conditions are compared.



**Figure 9.** Schematic representation of the main attentional effects. For each electrophysiological response, the main effects between conditions and their latencies, are arbitrarily schematized with black, gray, and hatched boxes. The amount of activity is depicted with the same height in the control condition (C), whereas it can be enhanced or reduced in the stream-selection attention conditions (AS21 and AS29). Effects corresponding to an attentional facilitation are indicated by up-pointing arrows (the representation of the relevant sound is increased). Effects corresponding to an attentional reduction are indicated by down-pointing arrows (the representation of the irrelevant sound is reduced). It is important to note that the results indicated for the AS29 condition correspond to two patients only, whereas results in the C and AS29 conditions correspond to 9 or 10 patients. Before the actual sound rivalry, transient and sustained evoked responses in both hemispheres, and 21 Hz SSR in the left hemisphere only, are enhanced by selective attention (compared with the control condition). During the situation of sound rivalry, in the left hemisphere, 21 Hz SSR is reduced when attention was directed to the other stream (AS29 condition). In the left hemisphere, transient responses are reduced when attention was directed to the other stream (AS21 condition). In both hemispheres, the 29 Hz SSR is enhanced (reduced) when the 29 Hz stream is attended (ignored). During both parts, in the right hemisphere, the attentional effects on 21 Hz SSR (hatched circles) are different from all other effects. This rather unexpected result suggests a specialization of the right and left auditory cortices in attentional processes.

right hemisphere. For the two patients who could perform the AS29 task, the main effects were AS21 > AS29 and C > AS29 at one contact in the left hemisphere and C > AS29 > AS21 at five contacts in the right hemisphere. The effects were mainly concen-

trated between 350 and 600 ms in the left hemisphere, and between 50 and 800 ms in the right hemisphere.

Thus, in the left hemisphere, the effects on the 21 Hz SSRs (AS21 > AS29 and C > AS29) show that selective attention can function by reducing the neural representation of the irrelevant information (the 21 Hz stream in the AS29 condition). This reduction process occurred later in latency (~350 ms after stim-part2 onset) than the attentional enhancement observed during stim-part1 (~250 ms after stim-part1 onset). The attentional effect on the 21 Hz SSR in the right hemisphere (C > AS29 > AS21) indicates that the hemispheric specialization noted above would remain during the sound rivalry.

All the effects on 21 Hz SSR were mainly located in the posteromedial cluster of the HG.

During stim-part2, 29 Hz SSRs were found modulated by attention at three contacts (of 39) in two patients (Fig. 8). The power of the SSR was significantly larger in the AS21 than in the C condition at one contact in the left hemisphere, and in the C than in the AS21 condition at one contact in each hemisphere. In the two patients who could perform the AS29 task, the main effects were AS29 > C and AS29 > AS21 at three contacts in each hemisphere (of seven). The effects were mainly concentrated between 300 and 500 ms in both hemispheres.

Thus, the main condition effects, in both hemispheres, on the 29 Hz SSRs (AS29 > C > AS21) would confirm that selective attention can both enhance the neural representation of relevant sounds (the 29 Hz stream in the AS29 condition) and reduce the neural representation of irrelevant information (the 29 Hz stream in the AS21 condition).

## Discussion

The present results provide both a precise time course and a detailed localization of the effects of selective attention on the representation of concurrent sounds in the human auditory cortex. They demonstrate that steady-state responses, generated in the primary auditory cortex, can be modulated by selective attention whereas the transient and sustained evoked responses are rather modulated in anterior and posterior associative auditory areas. They also provide new insights on the neural mechanisms of selective auditory attention.

### Attentional modulation of SSRs

Twenty-one and 29 Hz SSRs were found bilaterally along the HG in two foci: in the posteromedial part of the HG, corresponding to the primary auditory cortex (PAC) (Liegeois-Chauvel et al., 1991; Rivier and Clarke, 1997), and in a more anterior part of the HG, considered an associative auditory area. An origin of the steady-state activities in two foci of the HG is consistent with previous magnetoencephalographic (MEG) (Gutschalk et al., 1999) and intracranial EEG (Liegeois-Chauvel et al., 2004) studies.

Very few studies have investigated the effect of attention on SSR and this issue is still debated. We found that SSR can be altered according to the orientation of attention in both foci of the HG. Our results differ from some previous observations (Linden et al., 1987), but are consistent with others (Ross et al., 2004). This discrepancy may be explained by the different tasks used in these studies. In the present experiment, attention is manipulated during a situation of sound rivalry, which requires strong attentional effort to select the relevant amplitude modulated stream. In the study by Ross et al. (2004), attention was directed on the amplitude modulation of the sounds whereas, in the experiment

by Linden et al. (1987), attention was directed on sound frequency or intensity.

Thus, it seems that attention can affect SSR in specific situations, when the task-relevant feature is the amplitude modulation of the sound (i.e., the very specific acoustic feature responsible for the SSR), or in more complex situations when the attentional selection is difficult.

### Localization of auditory selective-attention effects

In the present study, SSRs generated in the PAC, as well as SSRs and sustained and transient waves generated in anterior or posterior secondary auditory areas (PP and PT, respectively) were modulated by selective attention. Although effects of selective attention in nonprimary auditory areas have been observed in several previous experiments using positron emission tomography (PET) (Alho et al., 1999), functional MRI (Pugh et al., 1996; Jancke et al., 1999), MEG (Woldorff et al., 1993; Ahveninen et al., 2006), or cortical EEG (Neelon et al., 2006), only few neuroimaging studies have reported attention effects in the primary auditory cortex (Fujiwara et al., 1998; Alho et al., 1999; Jancke et al., 1999). The present results confirm that selective auditory attention can alter the sensory responses in both the primary and associative auditory areas. These attentional modulations in sensory areas could be controlled by the frontal cortex. Indeed, prefrontal lesion has been shown to increase early auditory evoked potentials to irrelevant sounds (Knight et al., 1989) and frontal regions would be activated according to the amount of attention required to perform an auditory task (Jancke and Shah, 2002).

### Neural mechanisms of auditory selective attention

The present experiment manipulated two levels of selection: a first level to select targets from amplitude-modulated streams (control condition), and a second level to select one of the two auditory streams (AS21 and AS29 conditions). Therefore, in the control condition, the same amount of attention was devoted to both streams, whereas in the other two attentional conditions, one auditory stream was attended and the other ignored. The main effects of selective attention are summarized in Figure 9 and interpreted below. It can be noticed that effects on the 21 Hz SSRs in the right hemisphere present a particular pattern (hatched circles) that will be discussed in terms of hemispheric specializations.

### Attentional effects on relevant and irrelevant sound representation

Before the period of sound rivalry (Fig. 9A), selective attention seems to operate only by enhancing the neural representation (transient, sustained, and 21 Hz SSR responses) of the relevant sound (21 Hz stream), as early as 75 ms after stimulus onset. This mechanism of attentional facilitation has been observed in previous electrophysiological studies on transient waves (Hillyard et al., 1973; Woldorff and Hillyard, 1991; Alcaïni et al., 1995), sustained responses (Picton et al., 1978), and SSRs (Ross et al., 2004).

During sound rivalry (Fig. 9B), selective attention seems to mainly operate by reducing the neural encoding of the irrelevant sounds (21 Hz SSR in the AS29 condition; and transient responses to 29 Hz stream onset and 29 Hz SSR in the AS21 condition) from 150 ms after stimulus onset. This reduction of irrelevant information processing is consistent with previous electrophysiological (Alho et al., 1987, 1994; Donald, 1987; Michie et al., 1990, 1993; Alain and Woods, 1994), PET (Ghatan et al., 1998; Kawashima et al., 1999) and lesion (Knight et al., 1989) studies on auditory selective attention. As shown previ-

ously (Donald, 1987; Michie et al., 1990, 1993), this reduction occurred later in the sensory processing chain than the attentional enhancement. Thus, attentional facilitation and inhibition are most likely to be distinct processes with different temporal properties. In addition, the inhibition mechanisms seem to preferentially occur in situation of sound rivalry. This agrees with Lavie's (2005) proposition that only high perceptual load can prevent distracter processing.

To summarize, our findings show that in case of difficult attentional selection, mechanisms of active rejection of irrelevant sounds complement those of enhancement of relevant information processing, probably to improve the neural signal-to-noise ratio of the attended input.

### Sensory filtering model of auditory attention

The transient (negative or positive) waves elicited after stream onsets were found to be enhanced or reduced in amplitude, according to the focus of attention. These transient responses recorded from intracranial electrodes correspond to the activity of neural populations in very specific auditory sites, whereas event-related potentials recorded from the scalp surface may be generated in multiple temporal and frontal regions. Thus, our findings strongly suggest that the activity of auditory areas involved in the "obligatory" sensory analysis of acoustic stimuli is modulated by selective attention. This is consistent with the "gain" theory (Hillyard et al., 1973), according to which selective attention acts as a filtering mechanism capable of facilitating attended sound and inhibiting unattended stimuli. However, this does not rule out the involvement of an "attentional trace" in the selection process, as proposed by Näätänen et al. (1978). This trace, expressed in scalp evoked potentials as a long-lasting negative wave, could be generated in other auditory areas or in the frontal cortex.

### Hemispheric specialization

The transient responses at the 29 Hz stream onset were found affected by attention mainly in the left hemisphere. Moreover, in the right hemisphere, unexpected effects ( $C > AS29 > AS21$ ) on the 21 Hz SSR were observed during the whole duration of the stimulus: it thus seems that the more relevant the sound, the more reduced its representation. This suggests a functional specialization of each hemisphere in attentional processes.

The left hemisphere could be mainly involved in attentional selection whereas the activity in the right hemisphere could be inhibited as a function of the attentional load. A stronger attention selectivity of the left hemisphere has been observed in previous studies in the visual (Reuter-Lorenz et al., 1990; Zani and Proverbio, 1995) and auditory (Coch et al., 2005) modalities. In the auditory modality, Alain et al. (1995) have suggested that the left hemisphere could be preferentially involved in voluntary, selective attention whereas the right hemisphere would be more engaged in automatic attentional orientation to unexpected stimuli.

Hemispheric specialization has also been found in local and global processing of visual stimuli. Early visual areas would be more activated by selective attention to local features in the left hemisphere and by attention to global information in the right hemisphere (Fink et al., 1996, 1997; Proverbio et al., 1998; Evans et al., 2000; Han et al., 2002). Although, to our knowledge, there is no data clearly showing the same hemispheric specialization between the auditory cortices, our findings suggest such an asymmetry. Indeed, we can consider that in the stream-selection attention conditions, a local processing of the auditory scene was necessary to select the relevant sound and, thus, enhanced the

neural activity in the left auditory cortex. In the control condition, a more global analysis of the sounds was sufficient to detect superimposed noise bursts and, thus, preferentially enhanced the neural activity in the right auditory cortex.

### Conclusion

The present results demonstrate that selective auditory attention can (1) affect the evoked responses in the primary and associative auditory areas, (2) modulate the steady state responses in a situation of sound rivalry, (3) operate by enhancing the neural representation of relevant sounds, and (4) also function by reducing the neural representation of irrelevant information when sound competition makes the attentional selection difficult. Finally, our data suggest a specialization of the left auditory cortex in the attentional selection of fine-grained acoustic information.

### References

- Ahveninen J, Jaaskelainen IP, Raij T, Bonmassar G, Devore S, Hamalainen M, Levanen S, Lin FH, Sams M, Shinn-Cunningham BG, Witzel T, Belliveau JW (2006) Task-modulated "what" and "where" pathways in human auditory cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:14608–14613.
- Alain C, Woods DL (1994) Signal clustering modulates auditory cortical activity in humans. *Percept Psychophys* 56:501–516.
- Alcaini M, Giard MH, Echallier JF, Pernier J (1995) Selective auditory attention effects in tonotopically organized cortical areas: a topographic ERP study. *Hum Brain Mapp* 2:159–169.
- Alho K, Tottola K, Reinikainen K, Sams M, Näätänen R (1987) Brain mechanism of selective listening reflected by event-related potentials. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 68:458–470.
- Alho K, Woods DL, Algazi A (1994) Processing of auditory stimuli during auditory and visual attention as revealed by event-related potentials. *Psychophysiology* 31:469–479.
- Alho K, Medvedev SV, Pakhomov SV, Roudas MS, Tervaniemi M, Reinikainen K, Zeffiro T, Näätänen R (1999) Selective tuning of the left and right auditory cortices during spatially directed attention. *Brain Res Cogn Brain Res* 7:335–341.
- Botte MC, Canévet G, Demany L, Sorin C (1989) Psychoacoustique et perception auditive. Paris: INSERM/SFA/CNET.
- Bregman A (1990) Auditory scene analysis: the perceptual organization of sound. Cambridge, MA: MIT.
- Coch D, Sanders LD, Neville HJ (2005) An event-related potential study of selective auditory attention in children and adults. *J Cogn Neurosci* 17:605–622.
- Darwin CJ, Hukin RW, al-Khatib BY (1995) Grouping in pitch perception: evidence for sequential constraints. *J Acoust Soc Am* 98:880–885.
- Donald MW (1987) The timing and polarity of different attention-related ERP changes inside and outside of the attentional focus. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol [Suppl]* 40:81–86.
- Evans MA, Shedden JM, Hevenor SJ, Hahn MC (2000) The effect of variability of unattended information on global and local processing: evidence for lateralization at early stages of processing. *Neuropsychologia* 38:225–239.
- Fink GR, Halligan PW, Marshall JC, Frith CD, Frackowiak RS, Dolan RJ (1996) Where in the brain does visual attention select the forest and the trees? *Nature* 382:626–628.
- Fink GR, Halligan PW, Marshall JC, Frith CD, Frackowiak RS, Dolan RJ (1997) Neural mechanisms involved in the processing of global and local aspects of hierarchically organized visual stimuli. *Brain* 120:1779–1791.
- Fujiwara N, Nagamine T, Imai M, Tanaka T, Shibasaki H (1998) Role of the primary auditory cortex in auditory selective attention studied by whole-head neuromagnetometer. *Brain Res Cogn Brain Res* 7:99–109.
- Ghatan PH, Hsieh JC, Petersson KM, Stone-Elander S, Ingvar M (1998) Coexistence of attention-based facilitation and inhibition in the human cortex. *NeuroImage* 7:23–29.
- Giard MH, Collet L, Bouchet P, Pernier J (1994) Auditory selective attention in the human cochlea. *Brain Res* 633:353–356.
- Giard MH, Fort A, Mouchetant-Rostaing Y, Pernier J (2000) Neurophysiological mechanisms of auditory selective attention in humans. *Front Biosci* 5:D84–D94.
- Gutschalk A, Mase R, Roth R, Ille N, Rupp A, Hahnel S, Picton TW, Scherg M

- (1999) Deconvolution of 40 Hz steady-state fields reveals two overlapping source activities of the human auditory cortex. *Clin Neurophysiol* 110:856–868.
- Han S, Weaver JA, Murray SO, Kang X, Yund EW, Woods DL (2002) Hemispheric asymmetry in global/local processing: effects of stimulus position and spatial frequency. *NeuroImage* 17:1290–1299.
- Hillyard SA, Hink RF, Schwent VL, Picton TW (1973) Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science* 182:177–180.
- Jancke L, Shah NJ (2002) Does dichotic listening probe temporal lobe functions? *Neurology* 58:736–743.
- Jancke L, Mirzazade S, Shah NJ (1999) Attention modulates activity in the primary and the secondary auditory cortex: a functional magnetic resonance imaging study in human subjects. *Neurosci Lett* 266:125–128.
- Kawashima R, Imaizumi S, Mori K, Okada K, Goto R, Kiritani S, Ogawa A, Fukuda H (1999) Selective visual and auditory attention toward utterances—a PET study. *NeuroImage* 10:209–215.
- Knight RT, Scabini D, Woods DL (1989) Prefrontal cortex gating of auditory transmission in humans. *Brain Res* 504:338–342.
- Lavie N (2005) Distracted and confused?: selective attention under load. *Trends Cogn Sci* 9:75–82.
- Liegeois-Chauvel C, Musolino A, Chauvel P (1991) Localization of the primary auditory area in man. *Brain* 114:139–151.
- Liegeois-Chauvel C, Lorenzi C, Trebuchon A, Regis J, Chauvel P (2004) Temporal envelope processing in the human left and right auditory cortices. *Cereb Cortex* 14:731–740.
- Linden RD, Picton TW, Hamel G, Campbell KB (1987) Human auditory steady-state evoked potentials during selective attention. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 66:145–159.
- Lukas JH (1980) Human auditory attention: the olivocochlear bundle may function as a peripheral filter. *Psychophysiology* 17:444–452.
- Lukas JH (1981) The role of efferent inhibition in human auditory attention: an examination of the auditory brainstem potentials. *Int J Neurosci* 12:137–145.
- Michie PT, Bearpark HM, Crawford JM, Glue LC (1990) The nature of selective attention effects on auditory event-related potentials. *Biol Psychol* 30:219–250.
- Michie PT, Solowij N, Crawford JM, Glue LC (1993) The effects of between-source discriminability on attended and unattended auditory ERPs. *Psychophysiology* 30:205–220.
- Näätänen R, Gaillard AW, Mantysalo S (1978) Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted. *Acta Psychol (Amst)* 42:313–329.
- Neelon MF, Williams J, Garell PC (2006) The effects of auditory attention measured from human electrocorticograms. *Clin Neurophysiol* 117:504–521.
- Picton TW, Woods DL, Proulx GB (1978) Human auditory sustained potentials. I. The nature of the response. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 45:186–197.
- Proverbio AM, Minniti A, Zani A (1998) Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information. *Brain Res Cogn Brain Res* 6:321–334.
- Pugh KR, Offywitz BA, Shaywitz SE, Fulbright RK, Byrd D, Skudlarski P, Shankweiler DP, Katz L, Constable RT, Fletcher J, Lacadie C, Marchione K, Gore JC (1996) Auditory selective attention: an fMRI investigation. *NeuroImage* 4:159–173.
- Reuter-Lorenz PA, Kinsbourne M, Moscovitch M (1990) Hemispheric control of spatial attention. *Brain Cogn* 12:240–266.
- Rivier F, Clarke S (1997) Cytochrome oxidase, acetylcholinesterase, and NADPH-diaphorase staining in human supratemporal and insular cortex: evidence for multiple auditory areas. *NeuroImage* 6:288–304.
- Ross B, Picton TW, Herdman AT, Pantev C (2004) The effect of attention on the auditory steady-state response. *Neuro Clin Neurophysiol* 2004:22.
- Talairach J, Tournoux P (1988) Co-planar stereotaxic atlas of the human brain. New York: Thieme Medical.
- Tallon-Baudry C, Bertrand O (1999) Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation. *Trends Cogn Sci* 3:151–162.
- Turgeon M, Bregman AS, Ahad PA (2002) Rhythmic masking release: contribution of cues for perceptual organization to the cross-spectral fusion of concurrent narrow-band noises. *J Acoust Soc Am* 111:1819–1831.
- Woldorff MG, Hillyard SA (1991) Modulation of early auditory processing during selective listening to rapidly presented tones. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 79:170–191.
- Woldorff MG, Gallen CC, Hampson SA, Hillyard SA, Pantev C, Sobel D, Bloom FE (1993) Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:8722–8726.
- Zani A, Proverbio AM (1995) ERP signs of early selective attention effects to check size. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 95:277–292.



Troisième partie  
Discussion générale



# Chapitre 8

## Synthèse des résultats obtenus

Les travaux expérimentaux présentés dans les trois chapitres précédents ont tous en commun d'étudier les réponses électrophysiologiques à un flux sonore de longue durée modulé en amplitude. Même si ces flux sonores sont présentés dans des contextes (acoustiques ou attentionnels) différents à travers les expériences, ce sont les mêmes réponses corticales qui sont générées : des réponses évoquées transitoires, soutenue et entretenue et des oscillations gamma induites.

Il est donc intéressant de faire une synthèse des résultats obtenus dans ces travaux pour, d'une part, affiner la topographie corticale (section 8.1 ci-dessous), et d'autre part, préciser les rôles fonctionnels (section 8.2 page 189) des différentes réponses engendrées par un flux sonore. Les effets du contexte attentionnel sur ces réponses seront ensuite récapitulés (section 8.3 page 191). Enfin, les résultats des travaux expérimentaux suggèrent à plusieurs reprises une asymétrie fonctionnelle entre les deux hémisphères qu'il apparaît important de discuter (section 8.4 page 196).

### 8.1 Topographies et origines corticales des réponses auditives générées par un flux sonore

Pour étudier la topographie corticale de chaque réponse auditive, nous avons considéré les patients enregistrés dans les trois expériences intracérébrales présentées dans la partie précédente (page 103). Cela nous a permis de constituer un ensemble de seize patients :

- cinq ont effectué la première expérience sur l'intégration spatiale et spectrale (exp. 1, détaillée dans le chapitre 5 page 103) ;
- un a réalisé la deuxième expérience sur la perception implicite de deux flux sonores simultanés (exp. 2, détaillée dans le chapitre 6 page 129) ;
- six ont accompli la troisième expérience sur l'effet de l'attention dans la perception de deux flux sonores simultanés (exp. 3, détaillée dans le chapitre 7 page 157) ;
- quatre ont effectué les deux expériences avec des flux sonores simultanés (exp. 2 et 3).

Pour chaque patient, la moyenne des réponses a été calculée à travers l'ensemble des conditions réalisées par celui-ci, avec des stimuli acoustiquement identiques.

Les positions des électrodes des seize patients ont été reportées sur un même cerveau (le cerveau humain standard du Montréal Neurological Institute, MNI) après conversion des coordonnées des électrodes de chaque patient dans le système normalisé de Talairach, puis

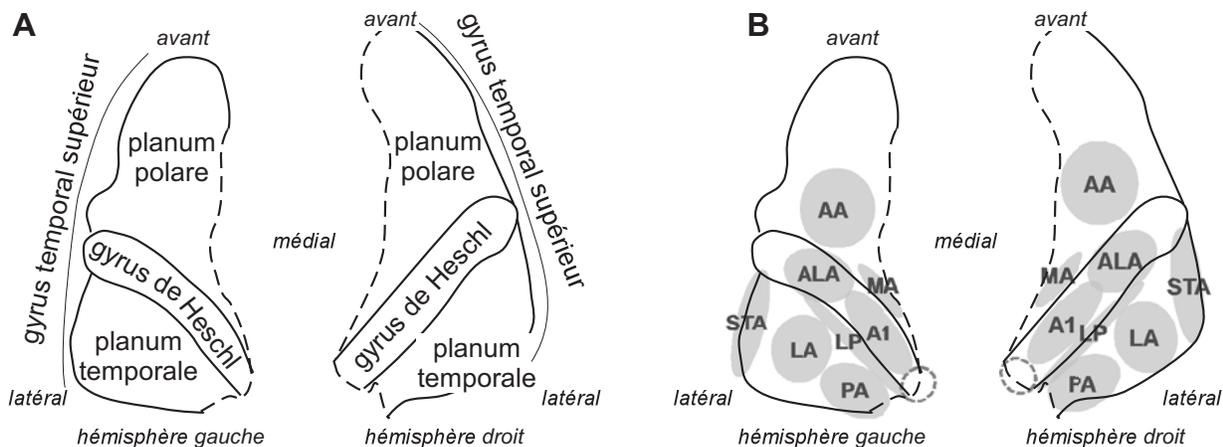


FIG. 8.1 – Représentation schématique des cortex auditifs gauche et droit à partir des vues de dessus des plans temporaux supérieurs du cerveau standard du MNI. **A.** Principales régions auditives. **B.** Aires auditives identifiées à partir de critères cytoarchitectoniques et de colorations différentielles du tissu cérébral (Rivier et Clarke, 1997; Morosan *et al.*, 2001; Wallace *et al.*, 2002). AA = aire antérieure, ALA = aire antéro-latérale, LA = aire latérale, LP = aire latéro-postérieure, MA = aire médiale, PA = aire postérieure, STA = aire temporale supérieure.

dans le système du cerveau standard du MNI (méthode utilisée dans le chapitre 7 page 157 et détaillée page 168). Cette normalisation est loin d'être idéale car elle ne prend pas en compte la variabilité anatomique à travers les individus, notamment la présence d'un ou deux gyrus de Heschl. Cette méthode permet toutefois d'avoir une vision synthétique des résultats et d'en extraire des tendances. Toutes les électrodes traversant le plan temporal supérieur ont été reportées sur la représentation schématique des cortex auditifs gauche et droit du cerveau standard du MNI (figure 8.1 ci-dessus). Les aires auditives identifiées par Rivier et Clarke (1997); Morosan *et al.* (2001); Wallace *et al.* (2002) peuvent être superposées à ces schémas (voir aussi figure 2.1 page 36).

### 8.1.1 Les réponses évoquées transitoires

#### Les réponses évoquées transitoires précoces

*La réponse à 34 ms* La réponse évoquée transitoire la plus précoce que nous ayons pu identifier est à 34 ms. Celle-ci est présente sur un nombre très restreint de contacts d'électrode qui se trouvent dans le premier tiers médian du gyrus de Heschl ou au voisinage très proche de celui-ci (figure 8.2 page ci-contre). Ce résultat suggère que cette réponse précoce vers 30 ms est générée dans le cortex auditif primaire et confirme des résultats précédemment obtenus à partir d'enregistrements intracérébraux (Liégeois-Chauvel *et al.*, 1994; Yvert *et al.*, 2002, 2005). Dans ces études, des réponses plus précoces ont aussi été observées. Le fait que nous n'ayons pas pu identifier de réponses aussi précoces a plusieurs explications. Premièrement, nous n'avions que 300 à 400 répétitions du stimulus à travers l'ensemble des conditions, alors que les trois autres études en comportaient entre 1000 et 2000. Deuxièmement, le temps de montée des flux sonores (17,5 ms dans l'exp. 1 et 24 ms dans les exp. 2 et 3) était bien plus long que celui des sons utilisés dans ces études (0,3 ms

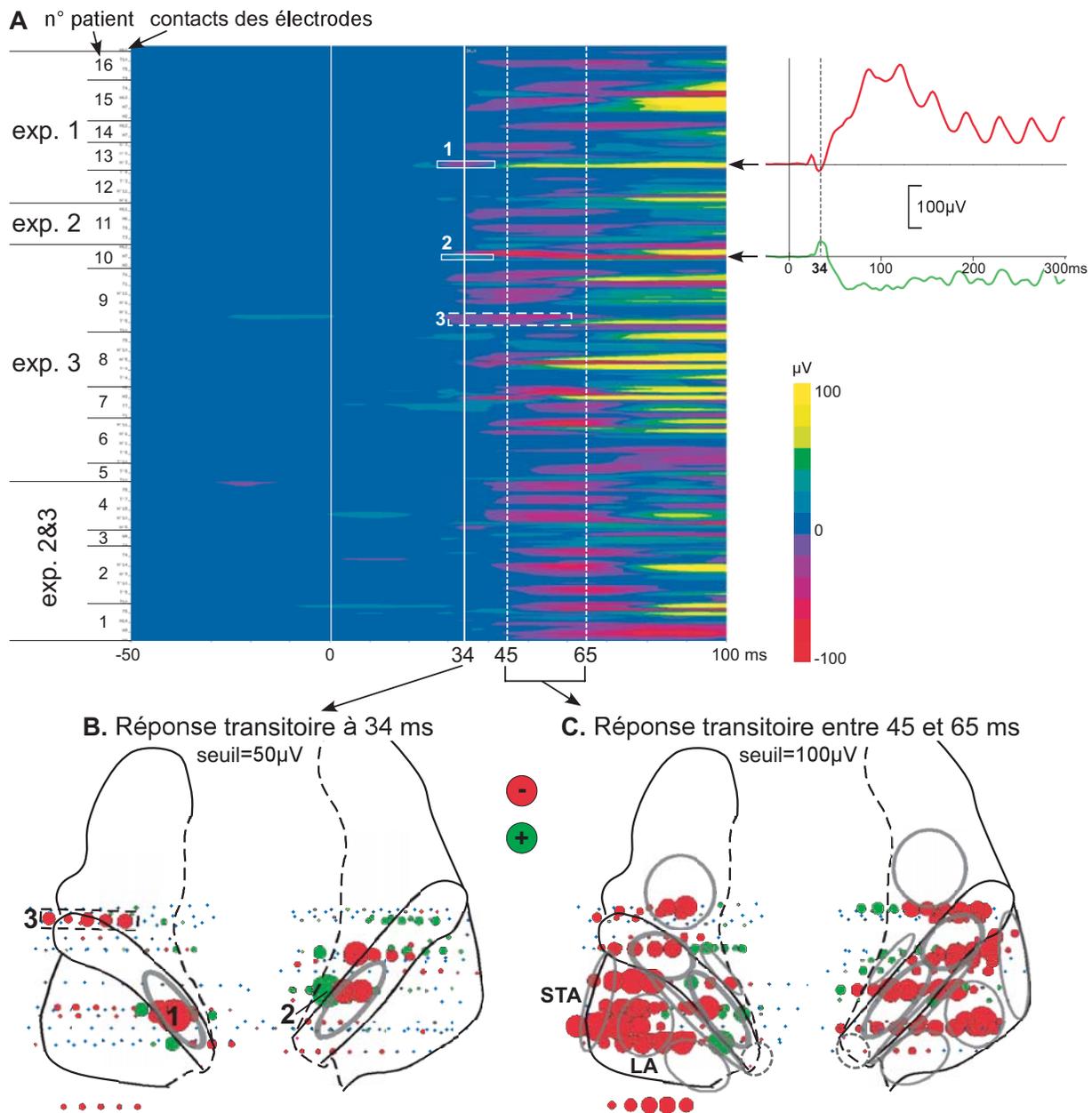


FIG. 8.2 – Les réponses évoquées transitoires précoces. **A.** Représentation spatio-temporelle de la réponse évoquée. En abscisse : le temps. En ordonnée : les contacts d'électrodes successifs pour chaque patient dans chaque expérience. Vers 34 ms quelques contacts (cadres blancs n°2 & 3) présentent une réponse. Entre 45 et 65 ms, plusieurs contacts présentent une réponse négative. Cette réponse peut débuter dès 30 ms (cadre en pointillé, n°3). **B.** Topographie de la réponse à 34 ms. Les numéros correspondent aux cadres du panneau A. Les activations n°3 correspondent en fait au début de la réponse suivante dont le maximum est vers 50 ms. **C.** Topographie de la moyenne de l'activité évoquée entre 45 et 65 ms.

Les électrodes (représentées par des points bleus) présentant la réponse sont couvertes par un disque dont le rayon est proportionnel à l'amplitude de la réponse jusqu'à un certain seuil (au-delà duquel le rayon n'augmente plus). Le disque est vert quand l'activité est positive, et rouge quand elle est négative.

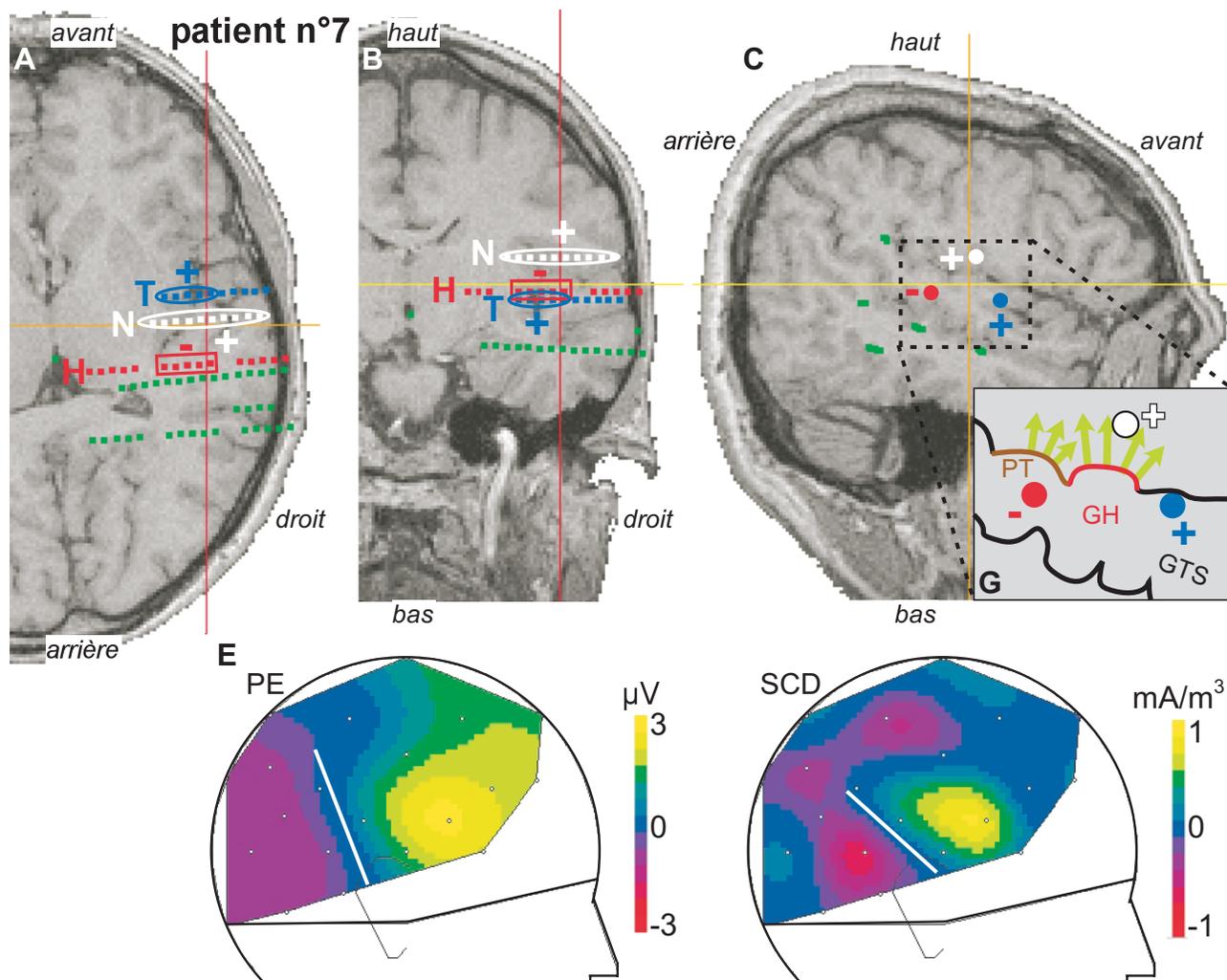


FIG. 8.3 – Origine de la réponse vers 55 ms. Coupes IRM horizontale (A) frontale (B) et sagittale (C) du cerveau du patient n° 15. Les trois courbes passent par le milieu du gyrus de Heschl. La polarité de la réponse à 50 ms est indiquée pour les contacts des électrodes H (rouge), T (bleu) et N (blanc). D. Position hypothétique des générateurs de la réponse vers 50/55 ms en fonction de sa polarité sur les divers contacts. E. Topographie en potentiels (PE) et en densités de champs de courant (SCD) de l'onde P1 en réponse au début d'un flux sonore (obtenue à partir des enregistrements de scalp présentés dans le chapitre 5 page 103). GH = gyrus de Heschl, PT = *planum temporale*, GTS = gyrus temporal supérieur.

ou 3 ms). Enfin, ces trois études présentent principalement les réponses corticales à un son à 1000 Hz alors que les flux de nos travaux varient en hauteur tonale à travers les essais. Cette variabilité acoustique provoque l'activation, à chaque essai, de populations neuronales spatialement distinctes en raison de l'organisation tonotopique du cortex auditif primaire et entraîne probablement un moins bon rapport signal sur bruit pour des réponses très focales.

*La réponse vers 55 ms* La réponse à 34 ms est suivie d'une réponse entre 40 et 75 ms qui est maximale vers 55 ms. Cette réponse est présente sur un grand nombre de contacts (figure 8.2 page 179). Elle est maximale dans le *planum temporale* (aires LA et STA) de l'hémisphère gauche, et le long du gyrus de Heschl (aires A1 et ALA) et dans le *planum temporale* (aires LA) dans l'hémisphère droit. Cette topographie dans l'hémisphère droit est en accord avec la localisation du P50/P1 (Liégeois-Chauvel *et al.*, 1994) et du Pb vers 50 ms (Yvert *et al.*, 2005) dans le gyrus de Heschl à partir d'enregistrements intracérébraux. Par contre, la topographie dans l'hémisphère gauche est plus surprenante car elle suggère que les générateurs de cette réponse vers 55 ms se situeraient plutôt dans des aires auditives associatives. Il est important de noter que les deux études précédentes ont principalement enregistré des patients épileptiques implantés dans l'hémisphère droit (33 sur 40 hémisphères enregistrés sont droits). En MEG, Yvert et collaborateurs (2001) ont trouvé que les sources dipolaires de l'onde Pb1 vers 50 ms se situaient dans le gyrus de Heschl de l'hémisphère droit et dans le *planum temporale* antérieur de l'hémisphère gauche. Il est donc vraisemblable que cette réponse vers 55 ms soit générée dans le *planum temporale* dans l'hémisphère gauche.

Cette réponse vers 55 ms est négative sur la majorité des contacts dans le plan temporal supérieur où elle est présente. Cette réponse est aussi enregistrée par diffusion sur d'autres contacts à proximité du plan temporal supérieur. Sur ces contacts, cette réponse est de plus faible intensité, moins focale et de polarité variable. Nous avons étudié la distribution de la polarité de cette réponse sur les différentes électrodes de chaque patient (un exemple est présenté dans la figure 8.3 page ci-contre). Cette réponse est négative sur les contacts à proximité du gyrus de Heschl et positive sur les contacts en avant et au-dessus du gyrus de Heschl. Cela suggère que les générateurs de cette réponse vers 55 ms se situent dans le plan temporal supérieur, dans, ou à proximité du gyrus de Heschl, avec une orientation dirigée vers le haut et l'avant. La distribution de la polarité de cette réponse vers 55 ms est en correspondance directe avec la topographie de l'onde P1 enregistrée à partir d'électrodes de surface. La topographie corticale de cette réponse transitoire enregistrée à partir d'électrodes intracérébrales pourrait donc correspondre à la localisation approximative des générateurs, au sein du cortex auditif, de l'onde P1 enregistrée en scalp.

### La réponse vers 110 ms

Une réponse transitoire de forte amplitude est générée entre 75 et 150 ms et est maximale vers 110 ms. Cette réponse est présente sur un grand nombre de contacts (figure 8.4 page suivante). La topographie de cette réponse est fortement différente entre les deux hémisphères. Dans l'hémisphère gauche, la réponse vers 110 ms est maximale dans la partie profonde du gyrus de Heschl (aire A1), dans le *planum temporale* (aires LA et STA) et dans le *planum polare* (aire AA). Dans l'hémisphère droit, cette réponse est maximale le

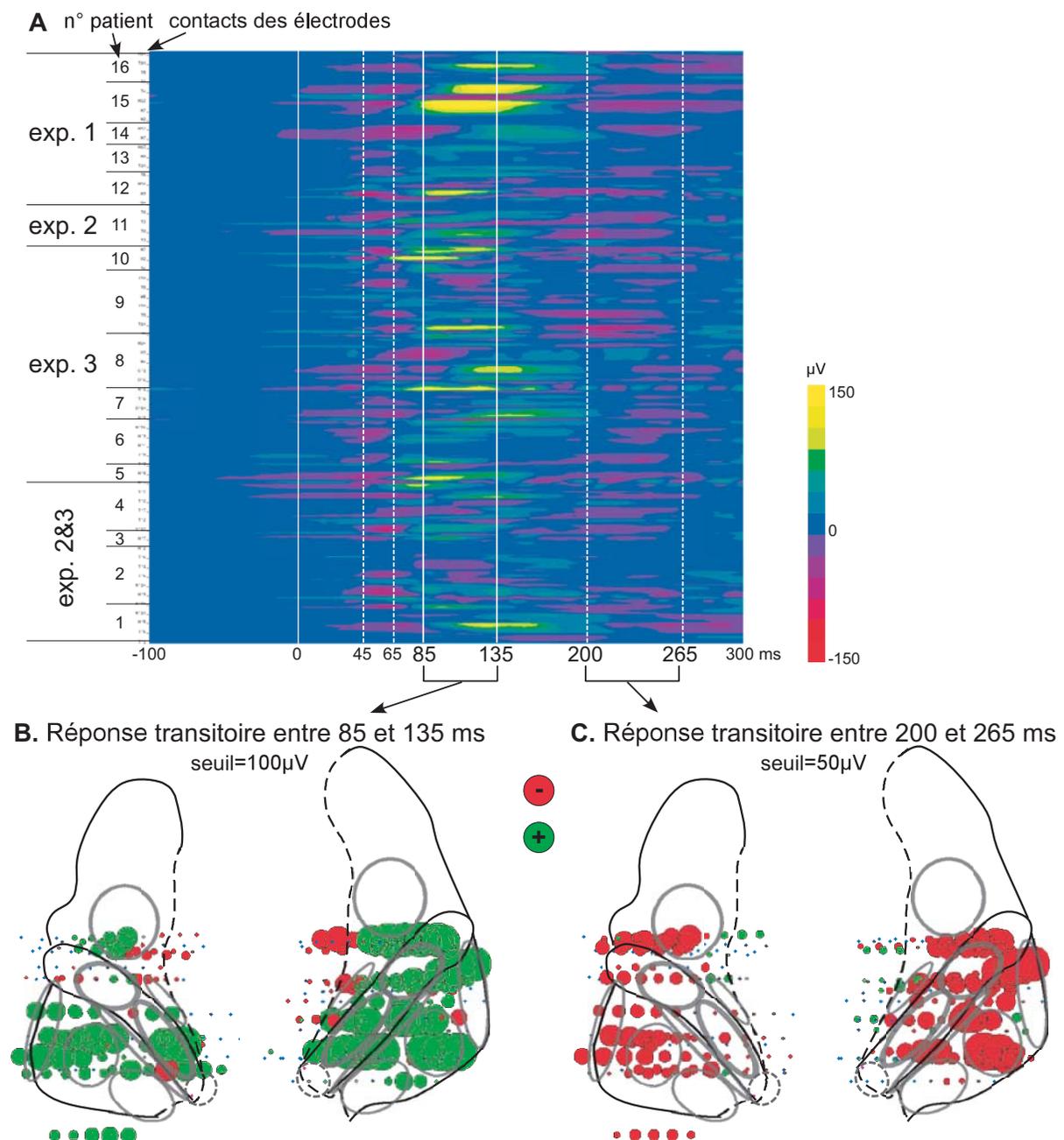


FIG. 8.4 – Les réponses évoquées transitoires tardives. **A.** Représentation spatio-temporelle de la réponse évoquée (après filtrage de l'EEG entre 2 et 150 Hz). En abscisse : le temps. En ordonnée : les contacts d'électrodes successifs pour chaque patient dans chaque expérience. La plupart des contacts présente une réponse négative entre 45 et 65 ms, puis une réponse positive entre 85 et 135 ms et une réponse négative entre 200 et 265 ms. **B.** Topographie de la moyenne de l'activité évoquée entre 85 et 135 ms. **C.** Topographie de la moyenne de l'activité évoquée entre 200 et 265 ms.

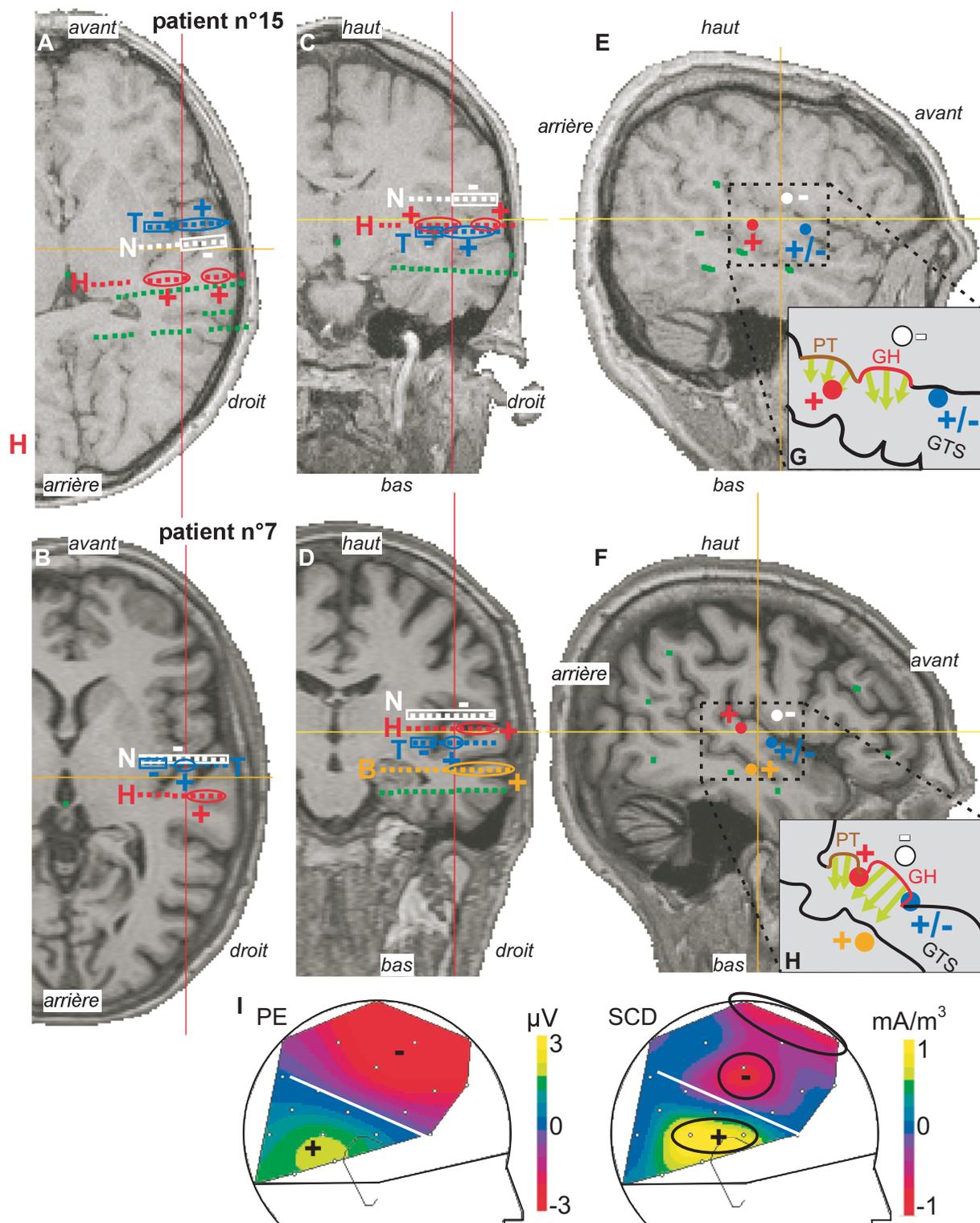


FIG. 8.5 – Origine de la réponse vers 110 ms. Coupes IRM horizontale (A & B) frontale (C & D) et sagittale (E & F) des cerveaux des patients n° 15 et 7. Les trois courbes passent par le milieu du gyrus de Heschl. La polarité de la réponse à 110/120 ms est indiquée pour les contacts des électrodes H (rouge), T (bleu), N (blanc) et B (orange). G & H. Position hypothétique des générateurs de la réponse vers 110/120 ms en fonction de sa polarité sur les divers contacts pour chaque patient. I. Topographie en potentiels (PE) et en densités de champs de courant (SCD) de l'onde N1 en réponse au début d'un flux sonore (obtenue à partir des enregistrements de scalp présentés dans le chapitre 5 page 103). GH = gyrus de Heschl, PT = *planum temporale*, GTS = gyrus temporal supérieur.

long du gyrus de Heschl (aires A1 et ALA) et dans le *planum temporale* (aires LA). Cette réponse semble principalement générée dans le *planum temporale* de chaque hémisphère, ce qui est en accord avec les résultats de Liégeois-Chauvel et collaborateurs (1994). De plus, l'activation de l'aire primaire A1 vers 110 ms est en accord avec les observations d'Yvert et collaborateurs (2005). La topographie de cette réponse transitoire vers 110 ms apparaît donc complexe et asymétrique.

Cette réponse vers 110 ms est positive sur la majorité des contacts du plan temporal supérieur où elle est présente. Cette réponse est aussi enregistrée par diffusion sur d'autres contacts à proximité du plan temporal supérieur, où elle est de polarité variable. Nous avons aussi étudié la distribution de la polarité de cette réponse sur les différentes électrodes de chaque patient (deux exemples sont présentés dans la figure 8.5 page précédente). Cette réponse est positive sur les contacts dans les *planum temporale et polare* et sur les contacts dans le gyrus temporel médian en-dessous du cortex auditif, et négative sur les contacts surplombant le cortex auditif. Cela suggère que les générateurs de cette réponse vers 110 ms se situent plutôt dans la partie latérale (*planum temporale et polare*) du plan temporal supérieur, avec une orientation dirigée vers le bas et l'arrière. La distribution de la polarité de cette réponse vers 110 ms est en correspondance directe avec la topographie de l'onde N1 enregistrée à partir d'électrodes de surface. La topographie corticale de cette réponse transitoire enregistrée à partir d'électrodes intracérébrales pourrait donc correspondre à la localisation approximative des générateurs, au sein du cortex auditif, des composantes temporelles de l'onde N1 enregistrée en scalp. Cela confirme l'existence de plusieurs générateurs de l'onde N1 au sein des cortex auditifs comme cela a été suggéré par la modélisation dipolaire à partir de signaux de surface (par exemple Näätänen et Picton, 1987; Verkindt *et al.*, 1995; Gutschalk *et al.*, 2004).

### La réponse vers 230 ms

Une réponse transitoire moins abrupte est ensuite générée entre 170 et 300 ms avec un maximum vers 230 ms. Cette réponse est présente sur plusieurs contacts dans la partie latérale du cortex auditif, dans les aires LA, STA et AA de l'hémisphère gauche, et dans les aires LA, STA et ALA de l'hémisphère droit (figure 8.4 page 182). L'amplitude de cette réponse semble plus forte dans l'hémisphère droit que dans l'hémisphère gauche. Cette réponse est principalement négative. Ceci, comme pour les réponses à 55 et 100 ms, est en accord avec la topographie de l'onde P2 enregistrée à partir d'électrodes de surface.

#### 8.1.2 La réponse soutenue

La réponse soutenue semble se mettre en place après les réponses transitoires vers 300 ms (il est en fait difficile d'identifier le début de cette réponse, elle pourrait commencer pendant les réponses transitoires) et atteint son maximum vers 350 ms. Elle demeure jusqu'à la fin du flux sonore et diminue au cours du temps comme cela a déjà été observé à partir d'enregistrements EEG de scalp (Picton *et al.*, 1978b). Elle est présente sur un grand nombre de contacts le long du gyrus de Heschl (aires AI et ALA) dans les deux hémisphères et dans le *planum temporale* (aire LA) dans l'hémisphère droit (figure 8.6 page ci-contre).

La topographie corticale de cette réponse soutenue est proche de celle de la réponse transitoire vers 110 ms, ce qui concorde avec la similarité des topographies de scalp de ces

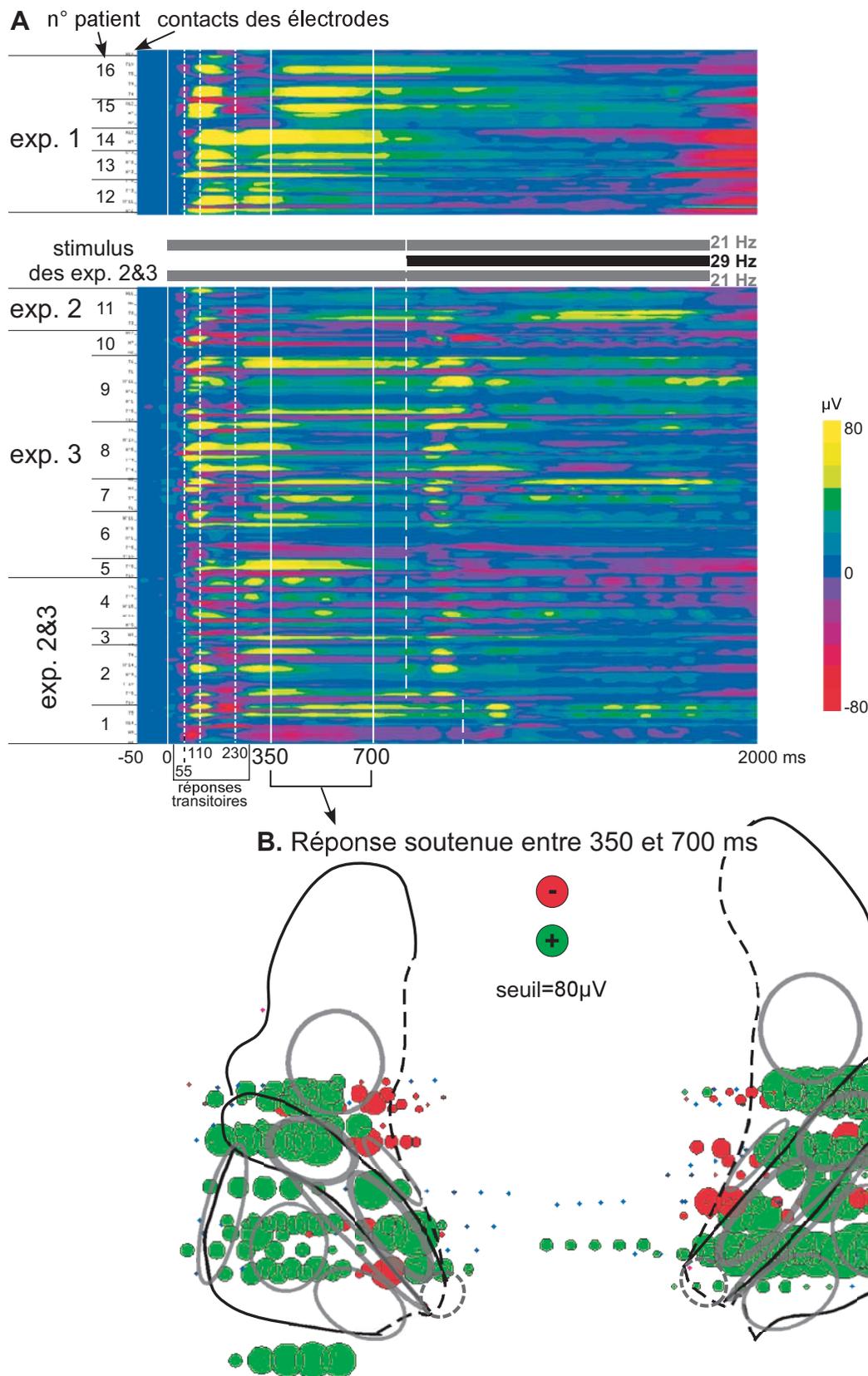


FIG. 8.6 – La réponse évoquée soutenue. **A.** Représentation spatio-temporelle de la réponse évoquée (après filtrage de l'EEG entre 0,2 et 15 Hz). En abscisse : le temps. En ordonnée : les contacts d'électrodes successifs pour chaque patient dans chaque expérience. On observe une réponse soutenue sur de nombreux contacts qui suit les réponses évoquées transitoires vers 55, 110 et 230 ms. **B.** Topographie de la moyenne de l'activité évoquée entre 350 et 700 ms.

deux réponses. Les topographies corticales de ces deux réponses diffèrent légèrement dans l'hémisphère gauche. Dans cet hémisphère, une réponse soutenue d'amplitude importante est générée dans la partie antérieure du cortex auditif (aires ALA et AA) alors que la réponse vers 110 ms y est plutôt faible. Cette observation confirme la position plus antérieure de la ou des deux source(s) dipolaire(s) de la réponse soutenue par rapport aux sources de l'onde N1 obtenue(s) à partir d'enregistrements de surface EEG (Scherg *et al.*, 1989) ou MEG (Pantev *et al.*, 1994; Gutschalk *et al.*, 2004).

Ces résultats montrent que la réponse soutenue peut être enregistrée dans diverses aires auditives et que donc plusieurs générateurs dans le cortex auditif seraient à l'origine de la réponse soutenue enregistrée en scalp. Ce résultat est important pour la modélisation dipolaire des sources de cette réponse. En effet, un seul dipôle dans chaque cortex auditif ne peut pas suffire à localiser le générateur de la réponse soutenue. Gutschalk et collaborateurs (2002; 2004) ont localisé cette activité soutenue à l'aide de deux dipôles, un dans le *planum temporale* latéral et l'autre dans la partie antéro-latérale du gyrus de Heschl. La position de ces dipôles concorde avec nos observations. Cependant, nos résultats suggèrent que la réponse soutenue est également générée dans le cortex auditif primaire.

### 8.1.3 La réponse entretenue

La réponse entretenue ("steady-state") se met en place rapidement et se superpose aux réponses transitoires les plus tardives et à la réponse soutenue. Elle atteint un niveau stationnaire vers 300 ms et demeure jusqu'à la fin du flux sonore. Dans la première expérience, le flux étant modulé à 28,57 Hz, une réponse entretenue vers 29 Hz est observée. Dans les deux autres études, un flux était modulé à 21 Hz et l'autre à 29 Hz, des réponses entretenues à 21 et 29 Hz sont générées. Nous pouvons donc explorer la topographie des réponses entretenues à 21 et 29 Hz.

La réponse entretenue à 21 Hz a été enregistrée chez onze patients. Elle est principalement générée dans les cortex auditifs primaires (aires A1). Elle est aussi présente dans l'aire AA de l'hémisphère gauche et l'aire ALA de l'hémisphère droit (panneau A de la figure 8.7 page suivante).

La réponse entretenue à 29 Hz a été enregistrée chez tous les patients. Elle est principalement générée dans les cortex auditifs primaires (aires A1). Elle est aussi présente dans l'aire ALA de l'hémisphère droit (panneau B de la figure 8.7 page ci-contre).

Les réponses entretenues à 21 et 29 Hz semblent être principalement générées le long du gyrus de Heschl. Ces résultats sont en accord avec la localisation des générateurs de la réponse entretenue à 40 Hz dans le cortex auditif primaire à partir d'enregistrements de surface en MEG (Draganova *et al.*, 2002; Engelien *et al.*, 2000; Gutschalk *et al.*, 1999; Pantev *et al.*, 1996). Ils confirment la localisation d'une seconde source dipolaire dans la partie latérale du gyrus de Heschl (Gutschalk *et al.*, 1999). Ils concordent également avec une étude intracérébrale précédente (Liégeois-Chauvel *et al.*, 2004) qui montre que le gyrus de Heschl peut être activé par des bruits modulés en amplitude à une fréquence allant jusqu'à 32 Hz, alors que les autres régions auditives ne sont activées que pour des fréquences de modulation inférieures à 8 Hz.

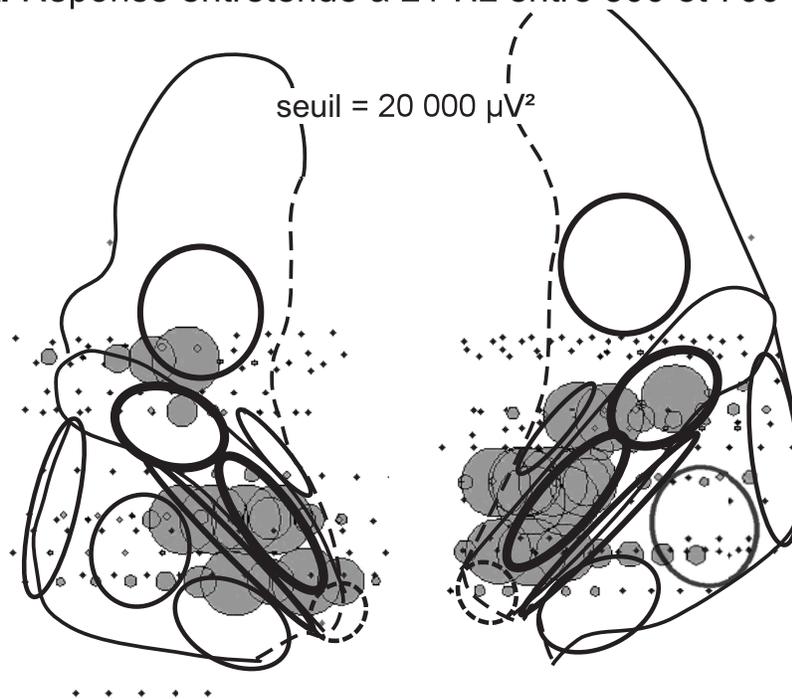
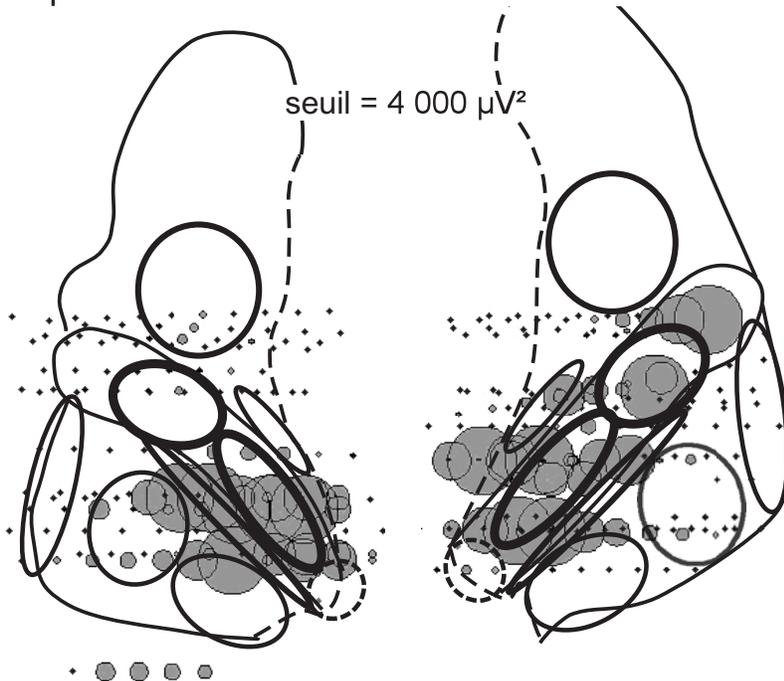
**A. Réponse entretenue à 21 Hz entre 300 et 700 ms****B. Réponse entretenue à 29 Hz entre 1100 et 1500 ms**

FIG. 8.7 – La réponse évoquée entretenue. **A.** Topographie de la puissance moyenne de l'activité entretenue à 21 Hz entre 300 et 700 ms. **B.** Topographie de la puissance moyenne de l'activité entretenue à 29 Hz entre 1100 et 1500 ms.

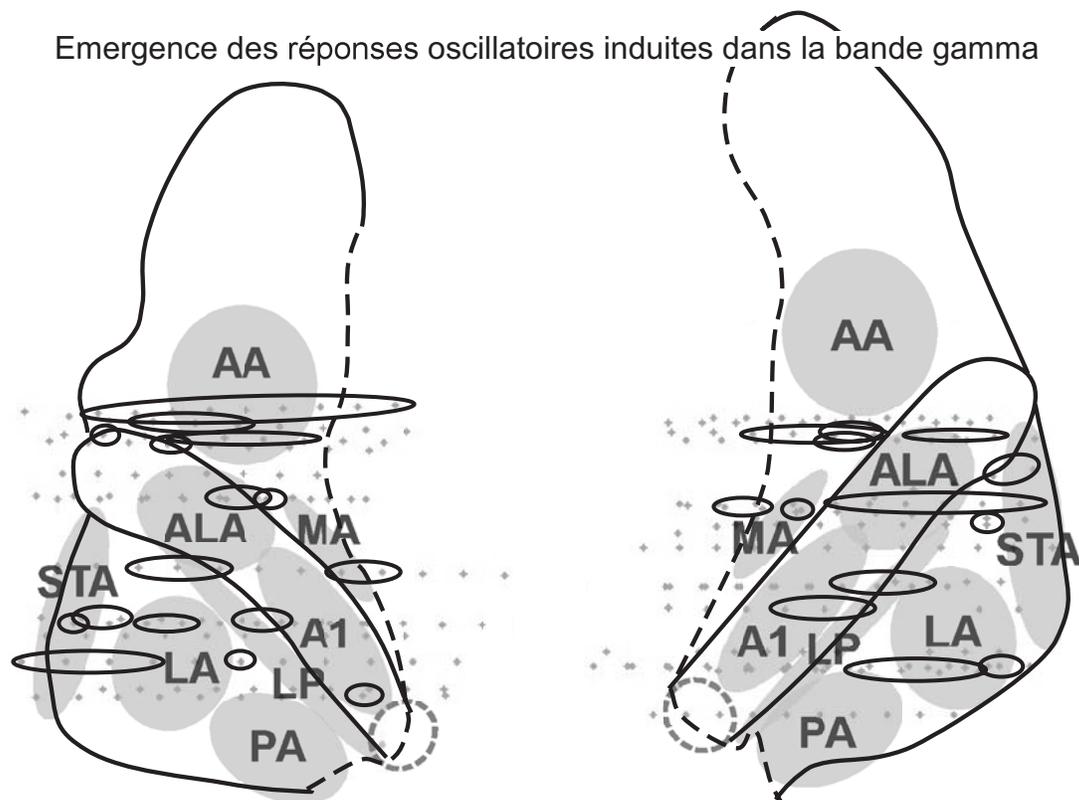


FIG. 8.8 – La réponse oscillatoire induite. L'émergence des oscillations gamma a été détectée dans les exp. 2 et 3 selon les critères définis page 6.2 page 132. Les contacts où une réponse oscillatoire induite au-dessus de 20 Hz émerge significativement sont entourés d'un ovale.

#### 8.1.4 La réponse oscillatoire induite

La deuxième expérience intracérébrale complète des résultats préliminaires présentés dans le premier chapitre page 31 et montre de manière claire que des oscillations gamma induites sont provoquées par une stimulation sonore, au sein du cortex auditif. Ces oscillations semblent être plutôt générées dans les aires auditives associatives, en particulier dans les aires antérieures. Le cortex auditif primaire semble faiblement participer à la génération de ces oscillations. Cependant, il est important de rappeler qu'un de nos critères de détection des oscillations induites est le fait qu'elles ne sont pas calées en phase au stimulus. Or, dans cette expérience, une forte activité évoquée entretenue est générée dans le cortex auditif primaire, créant un fort "stimulus phase-locking factor" à la fréquence de modulation du son, mais aussi pour ses fréquences harmoniques (21, 42, 63, 84 Hz dans notre cas). Ainsi, il est possible que les réponses oscillatoires induites aient été masquées par les harmoniques de la réponse entretenue dans le cortex auditif primaire.

Des études avec différents types de sons (non modulés en amplitude) sont nécessaires pour caractériser plus précisément la topographie corticale des oscillations gamma induites.

## 8.2 Rôles fonctionnels des réponses auditives corticales

### 8.2.1 La réponse évoquée transitoire vers 100 ms

#### L'onde N1 au début de variations acoustiques

Les travaux réalisés en EEG de surface montrent que l'onde N1, systématiquement générée au début d'un son, est aussi provoquée par un changement acoustique au cours d'une stimulation sonore stationnaire. En effet, une onde N1 est visible quand les variations spectrales ou spatiales du flux commencent. Ce résultat confirme le rôle du N1 dans la détection des transitions sonores (Makela *et al.*, 1988; Kaukoranta *et al.*, 1989).

Les topographies de scalp du N1 au début des variations spectrales ou spatiales sont fortement similaires. Par contre, l'amplitude de cette onde est beaucoup plus grande quand les variations sont spectrales plutôt que spatiales. Il est probable que les variations spectrales soient perceptivement plus saillantes que les variations spatiales et provoquent une réponse N1 plus grande. Il est aussi vraisemblable que la réponse N1 soit plus sensible aux propriétés spectrales qu'aux principaux paramètres permettant la localisation des sons (différences d'intensité ou de délai).

La topographie du N1 au début des variations, après une stimulation sonore stationnaire, présente uniquement les composantes temporales et non la composante frontale de l'onde N1 classiquement observée au début d'un son (voir la figure 5.3 page 108). Au début des variations, l'onde N1 est générée alors que des réponses soutenues frontale et temporales sont déjà établies. Il est probable que les composantes temporales de l'onde N1 au début des variations reflètent la détection d'un changement dans les propriétés acoustiques du flux, ce traitement ayant lieu dans le cortex auditif. Par contre, l'attention étant déjà fortement engagée, le cortex frontal réagit peu au début de ces variations.

#### La réponse à 100 ms et la synchronisation des sons

À partir d'enregistrements intracérébraux, nous avons observé une réponse positive vers 100 ms sur un grand nombre de contacts d'électrodes dans le cortex auditif. Cette réponse, certainement à l'origine des composantes temporales de l'onde N1 enregistrée en scalp, est principalement générée dans le *planum temporale* (voir page 184). Nous avons observé que l'amplitude de cette réponse est plus grande quand deux transitions acoustiques (début d'un flux et discontinuité de hauteur dans l'autre flux) se produisent simultanément que lorsqu'une seule transition (début d'un flux superposé à un autre flux) a lieu. À l'échelle macroscopique, les réponses à chacune des transitions s'additionnent. La réponse vers 100 ms pourrait être un indice de la synchronisation des transitions acoustiques dans un mélange sonore.

Il est possible d'imaginer que quand l'amplitude de la réponse vers 100 ms dépasse un certain seuil au sein d'une population de neurones, les événements acoustiques sont groupés. Pour tester cette hypothèse, il serait intéressant de vérifier que l'amplitude de la réponse à 100 ms est corrélée à la probabilité de percevoir un seul objet sonore, en faisant varier les propriétés acoustiques de deux sons synchrones ou le délai entre les débuts des deux sons. En effet, plus des événements acoustiques sont synchrones et partagent des propriétés acoustiques (position, timbre...), plus ils sont susceptibles de provenir d'une même source sonore et sont perçus comme un seul objet sonore. Si ces corrélations s'avéraient,

cela signifierait que la réponse évoquée auditive vers 100 ms joue un rôle crucial dans le groupement et la séparation d'évènements acoustiques simultanés.

### 8.2.2 La réponse évoquée soutenue

Dans tous les travaux présentés dans cette thèse, nous avons observé une réponse soutenue temporelle qui persiste pendant toute la durée du flux sonore. Cela confirme le rôle important de cette réponse dans l'encodage de la présence du son. Elle reflète aussi un codage temporel de la durée du son : plus le son dure, plus cette réponse dure.

Cependant, cette réponse semble être impliquée dans des processus plus complexes de la perception auditive. En effet, nous avons observé une modulation de son amplitude en fonction du type de variations acoustiques d'un flux sonore. De plus, Gutschalk et collaborateurs (2002; 2004) ont montré, par reconstruction de sources dipolaires à partir de données MEG, que la réponse soutenue générée dans le *planum temporale* reflétait l'encodage de l'intensité du son et celle générée dans la partie latérale du gyrus de Heschl participait à l'extraction de la hauteur tonale induite par une régularité temporelle. La réponse soutenue temporelle semble donc refléter un traitement soutenu des propriétés acoustiques d'un flux.

À partir des enregistrements intracérébraux, nous avons montré que cette réponse est générée dans diverses aires auditives. La différence d'amplitude observée en scalp pourrait donc être due à une activation différente de ces aires en fonction du type de variations; certaines seraient plus activées par les variations spectrales et d'autres par les variations spatiales, comme cela a été montré par des travaux en IRMf (Warren et Griffiths, 2003; Hart *et al.*, 2004; Barrett et Hall, 2006). Cependant, l'étude intracérébrale de l'intégration active des variations spatiales et spectrales suggère que cette intégration suit une organisation spatio-temporelle plus complexe.

Pour clarifier le rôle de chaque aire générant la réponse soutenue dans l'intégration auditive spatiale et spectrale, il apparaît nécessaire d'identifier les aires qui sont activées de manière égale par un flux variant, soit spectralement, soit spatialement, et les aires qui sont plus activées par l'un ou l'autre type de variations. Cela permettrait aussi de préciser le rôle de la partie latérale du gyrus de Heschl (aire ALA) dans la perception de la hauteur tonale. En effet, plusieurs études en IRMf (Patterson *et al.*, 2002; Warren *et al.*, 2003; Hall *et al.*, 2005, 2006) et MEG (Gutschalk *et al.*, 2004) ont montré que cette région était sensible à la hauteur tonale induite par une régularité temporelle. Cette région permet-elle uniquement l'extraction de la hauteur tonale induite par une régularité temporelle ou est-elle sensible à d'autres régularités ou variations temporelles ?

### 8.2.3 La réponse évoquée entretenue

Les travaux expérimentaux présentés dans cette thèse n'avaient pas pour objectifs d'éclaircir le rôle fonctionnel de la réponse entretenue, mais utilisaient cette réponse pour accéder à une partie de la représentation corticale, jusqu'à un certain niveau de traitement, de chacun des flux en présence. Cette réponse a particulièrement bien rempli ce rôle :

- d'une part, en mettant en évidence un mécanisme d'habituation qui module l'amplitude de la représentation corticale de chaque flux et pourrait jouer un rôle dans l'organisation perceptive ;

- d'autre part, en montrant que l'attention sélective augmente, simultanément, la représentation corticale d'un son attendu et diminue celle du son non attendu, de manière soutenue.

Cependant, ces observations n'ont aucune raison d'être spécifiques à la réponse entretenue et pourraient également être vraies pour la réponse soutenue s'il était possible de dissocier les réponses soutenues engendrées par chacun des flux. Nous sommes, en effet, capables de séparer des flux sonores simultanés non modulés en amplitude qui génèrent des réponses soutenues, mais pas de réponse entretenue.

La réponse entretenue présente, néanmoins, un avantage non négligeable, celui d'activer de manière focale le cortex auditif primaire et pourrait être un outil fiable pour le localiser.

Enfin, il est fort probable que la réponse entretenue corresponde à l'encodage des variations temporelles régulières d'un son. Les travaux présentés ici montrent que c'est le cortex auditif primaire qui réalise cet encodage pour une résolution temporelle comprise entre 35 et 47 ms.

#### 8.2.4 Les oscillations gamma induites

Dans la deuxième étude intracérébrale, nous avons trouvé que l'amplitude des oscillations gamma induites varie en fonction du contexte acoustique précédent la compétition sonore. Ce résultat est difficile à interpréter car peu d'études ont exploré ces oscillations dans le cortex auditif, notamment avec des flux sonores de longue durée. Nous ne savons pas si elles varient en fonction de la fréquence porteuse d'un son et donc si elles sont sensibles à des changements de fréquence dans un flux sonore.

Les oscillations gamma jouent certainement plusieurs rôles fonctionnels dans la modalité auditive qu'il reste à déterminer. Comme elles sont générées dans plusieurs aires du cortex auditif, il serait particulièrement intéressant d'explorer la contribution éventuelle de ces oscillations à la coopération de ces aires.

### 8.3 Mécanismes neurophysiologiques de l'attention sélective auditive

L'état attentionnel des sujets ou patients est contrôlé dans tous les travaux expérimentaux présentés dans cette thèse et est manipulé dans trois de ces travaux. Le niveau et l'orientation de l'attention peuvent fortement influencer la perception et le fonctionnement cérébral. Comme cela a été développé dans le chapitre 3 page 59, de nombreuses inconnues demeurent sur les mécanismes de l'attention. Nos travaux expérimentaux apportent de nouveaux éléments permettant de les clarifier.

#### 8.3.1 Encodage des informations attendues et non-attendues

Dans la troisième expérience intracérébrale, nous avons exploré l'ensemble des réponses générées, au sein du cortex auditif, par des flux sonores simultanés attendu et non attendu. Nous avons trouvé que l'attention sélective augmente les réponses évoquées transitoires, soutenue et entretenue au flux attendu et diminue les réponses transitoires et entretenue

au flux ignoré (le protocole utilisé ne permettait pas d'isoler la réponse soutenue au flux ignoré).

### Augmentation des réponses sensorielles aux sons attendus

Les effets de l'attention sur le traitement des sons attendus ont fait l'objet de nombreuses études électrophysiologiques de surface dont nous avons confirmé et complété les résultats.

Une augmentation de l'amplitude des réponses évoquées transitoires exogènes au son attendu a été observée à partir d'enregistrement EEG (Hillyard *et al.*, 1973, par exemple) ou MEG (Woldorff et Hillyard, 1991, par exemple) de surface. Nous avons également observé une augmentation de l'amplitude des composantes temporales et frontales de l'onde N1 par l'attention, dans l'étude électrophysiologique de surface, en calculant les densités de champs de courant pour mieux dissocier spatio-temporellement les composantes actives. En accord avec des études en EEG (Woldorff *et al.*, 1987; Woldorff et Hillyard, 1991) et MEG (Woldorff *et al.*, 1993), notre troisième expérience intracérébrale montre que l'attention sélective peut augmenter les réponses transitoires au son attendu dès 50 ms environ dans le cortex auditif.

Picton et collaborateurs (1978a) ont trouvé une augmentation de la réponse soutenue temporelle à un son quand l'attention est focalisée sur celui-ci, à partir d'enregistrements EEG de surface. Avec la même technique, nous avons observé que l'amplitude des composantes temporales de la réponse soutenue est augmentée quand l'attention est focalisée sur un flux plutôt que détournée de celui-ci. Dans la première expérience intracérébrale, nous avons aussi montré que la réponse soutenue générée dans le cortex auditif est modulée en fonction de l'orientation de l'attention vers les variations spectrales ou spatiales du flux sonore. La réponse soutenue générée au sein du cortex auditif par un son peut être affectée par l'attention.

Par contre, l'effet de l'attention sur la réponse entretenue (engendrée par un son modulé en amplitude) a été exploré dans seulement deux études qui ont obtenu des résultats contradictoires. Linden et collaborateurs (1987) n'ont pas observé de modulation de la réponse entretenue quand l'attention des sujets était focalisée sur la fréquence ou l'intensité des sons modulés en amplitude. Ceci est en accord avec notre étude électrophysiologique de surface, puisque nous n'avons pas observé d'augmentation de la réponse entretenue quand l'attention était focalisée sur les variations spectrales ou spatiales du flux sonore. Cependant, Ross et collaborateurs (2004) ont trouvé une augmentation de l'amplitude de la réponse entretenue quand l'attention était dirigée vers la modulation en amplitude des sons (tâche de discrimination de la fréquence de cette modulation). Dans notre dernière étude intracérébrale, nous avons observé une augmentation spécifique de la réponse entretenue correspondant au flux attendu. L'attention semble donc moduler la réponse entretenue dans des situations particulières, quand l'attention est spécifiquement dirigée vers la propriété acoustique responsable de cette réponse (la modulation en amplitude) ou quand la sélection nécessite une forte charge attentionnelle (compétition sonore).

Ces résultats suggèrent fortement que la facilitation attentionnelle se manifeste par une augmentation précoce des réponses sensorielles corticales au son attendu.

### Diminution des réponses sensorielles aux sons non attendus

Les effets de l'attention sur le traitement des sons non attendus ont été explorés dans peu d'études.

Que la condition "neutre" (même charge attentionnelle dirigée vers l'ensemble des sons) soit dans la modalité auditive (Donald, 1987) ou une autre modalité (Alho *et al.*, 1987b, 1994; Michie *et al.*, 1990, 1993), les études en EEG de surface ont montré qu'une onde négative soutenue en réponse aux sons attendus (débutant vers 25 ms) était suivie d'une onde positive soutenue en réponse aux sons ignorés (débutant vers 125 ms). Ce résultat suggère la superposition d'une onde endogène positive aux réponses évoquées auditives. Cependant, la plupart de ces enregistrements a été réalisée à partir d'un petit nombre d'électrodes qui ne permet pas d'obtenir une topographie précise de ces ondes. Des enregistrements EEG à partir de 27 électrodes de scalp (Alho *et al.*, 1994) ont montré que ces ondes positive et négative sont surtout présentes sur les électrodes fronto-centrales et ont tendance à disparaître sur les électrodes temporales. Ces ondes pourraient donc correspondre à une activité dans le cortex frontal plutôt que dans les cortex auditifs, ce qui pourrait expliquer que nous ne les observons pas à partir d'enregistrements au sein du cortex auditif.

Une diminution des réponses évoquées transitoires aux sons ignorés a, néanmoins, été observée par Alain et Woods (1994) au niveau d'électrodes de surface temporales. Dans cette étude plus un son diffère des sons attendus, plus les réponses temporales (entre 100 et 200 ms) à ce son sont de faible amplitude, suggérant une diminution par l'attention des réponses sensorielles générées dans le cortex auditif aux sons non attendus. Dans notre dernière étude intracérébrale, la diminution des réponses transitoires au flux non attendu au sein du cortex auditif est compatible avec ce résultat. Il est important de noter que, dans l'étude de Alain et Woods (1994), les effets décrits dans les autres études EEG citées ci-dessus, sont aussi présents sur les électrodes fronto-centrales.

Ces résultats suggèrent fortement que l'inhibition attentionnelle est assurée par une réduction des réponses sensorielles corticales au son ignoré.

### Topographies des effets de l'attention sélective

Les topographies des principaux effets de l'attention sur les diverses réponses électrophysiologiques aux flux attendu et ignoré, obtenus dans notre dernière étude intracérébrale, sont présentées dans le figure 8.9 page suivante. Ces topographies révèlent que les processus de facilitation et d'inhibition attentionnelles peuvent moduler les réponses sensorielles dans toutes les aires auditive primaire et associatives, préférentiellement dans l'hémisphère gauche.

Une augmentation de l'activité des aires auditives associatives par l'attention sélective auditive a déjà été observée dans plusieurs études en TEP (Alho *et al.*, 1999), IRMf (Pugh *et al.*, 1996; Jancke *et al.*, 1999; Lipschutz *et al.*, 2002; Wu *et al.*, 2007), MEG (Woldorff *et al.*, 1993; Ahveninen *et al.*, 2006), et ECoG (Neelon *et al.*, 2006).

Par contre, peu d'études (Fujiwara *et al.*, 1998; Alho *et al.*, 1999; Jancke *et al.*, 1999) ont montré un effet de facilitation attentionnelle dans le cortex auditif primaire. Nos travaux confirment ce résultat. Ils précisent que cette modulation peut affecter la réponse entretenue, soutenue et les réponses transitoires à différentes latences, générées dans le cortex auditif primaire. Enfin, ils montrent que l'attention peut à la fois réduire les réponses au flux ignoré et augmenter celles au flux attendu dans le cortex auditif primaire.

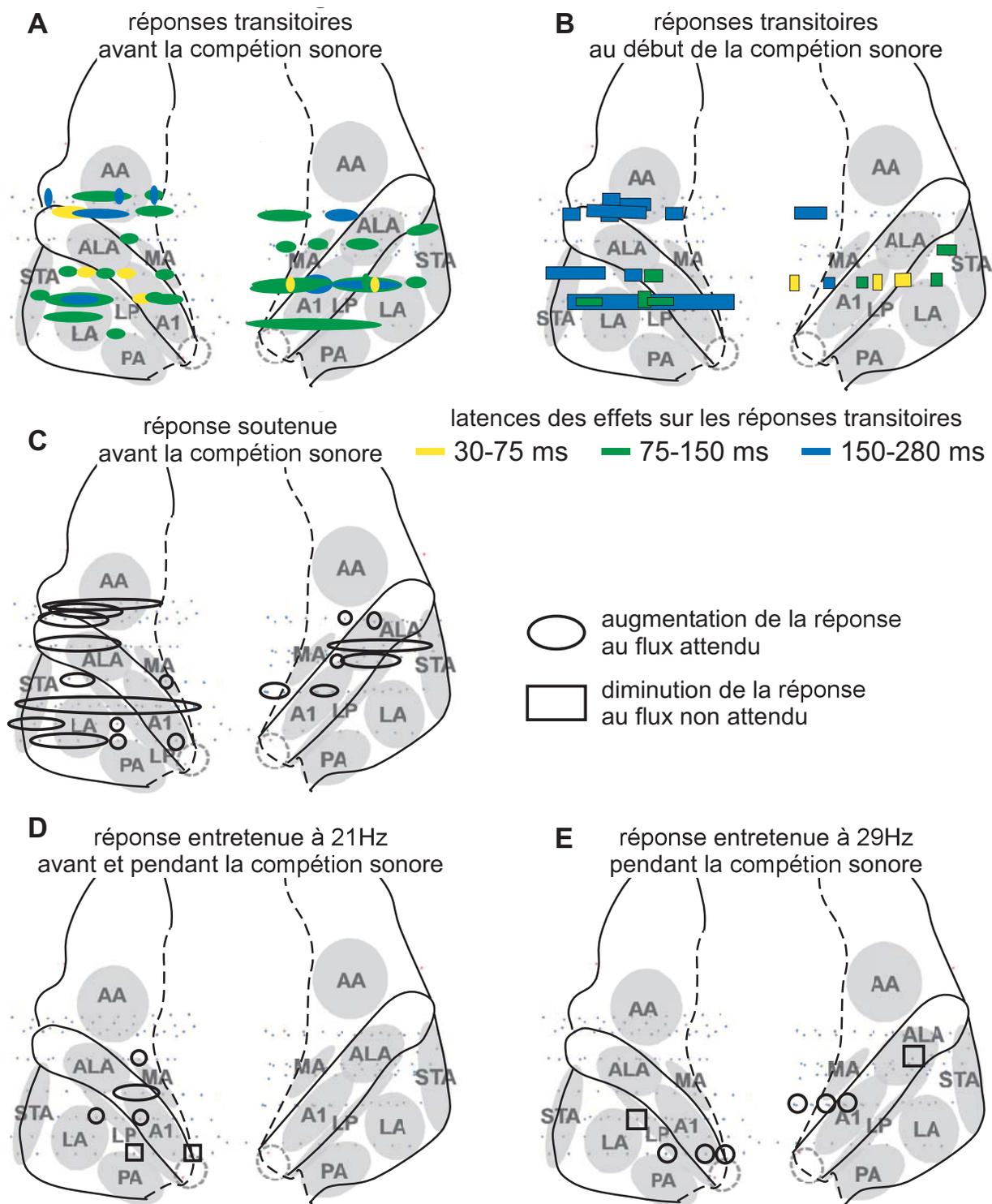


FIG. 8.9 – Topographies corticales de la facilitation (ovales) et de l'inhibition attentionnelles (rectangles) superposées à la topographie des aires auditives. **A.** Topographie des effets de l'attention sur les réponses transitoires avant la compétition sonore. **B.** Topographie des effets de l'attention sur les réponses transitoires au début la compétition sonore. **C.** Topographie des effets de l'attention sur la réponse soutenue avant la compétition sonore. **D.** Topographie des effets de l'attention sur la réponse entretenue à 21 Hz avant et pendant la compétition sonore. **E.** Topographie des effets de l'attention sur la réponse entretenue à 29 Hz pendant la compétition sonore.

Nos résultats sont en accord avec deux études en TEP qui ont observé une diminution de l'activité, en réponse à des sons dont l'attention est détournée, dans les aires auditives associatives du gyrus temporal supérieur (Ghatan *et al.*, 1998) et à proximité du cortex auditif primaire (Kawashima *et al.*, 1999).

En comparant la topographie corticale de chaque réponse évoquée à la topographie des effets de l'attention sur cette même réponse, nous pouvons constater que chaque réponse peut être affectée par l'attention dans chaque région où elle est générée.

L'ensemble de ces résultats montre clairement que l'attention sélective agit en modulant l'amplitude des réponses sensorielles aux informations pertinentes et perturbatrices et conforte l'hypothèse d'un mécanisme de filtrage attentionnel dans différentes aires du cortex auditif. Ce filtre sélectionnerait les informations auditives pertinentes, favoriserait leur traitement et rejetterait les informations perturbatrices en inhibant leur traitement. Dans notre étude où la compétition sonore rend la sélection difficile, le filtre agit de manière précoce dans différentes aires auditives dont le cortex auditif primaire.

### 8.3.2 Le réseau du contrôle de l'attention

Des études de patients cérébro-lésés ont montré que les mécanismes de facilitation et d'inhibition attentionnelles sont fortement perturbés quand le cortex préfrontal est lésé (voir Knight *et al.*, 1999, pour une revue). Ces études suggèrent que le cortex préfrontal joue un rôle important dans le contrôle des mécanismes attentionnels. Cette hypothèse concorde avec une modulation par l'attention d'une onde frontale soutenue observée à partir d'enregistrements EEG et MEG de surface (voir Näätänen, 1990, pour une revue). Nous avons également observé, dans notre étude électrophysiologique de surface, une réponse frontale soutenue plus importante quand l'attention est focalisée sur un flux sonore.

Une activation du cortex frontal quand l'attention est nécessaire à la réalisation d'une tâche auditive a été observée dans plusieurs études en neuroimagerie (par exemple Belin *et al.*, 1998; Zatorre *et al.*, 1999; Lipschutz *et al.*, 2002; Voisin *et al.*, 2006). Cette activité frontale est accompagnée, dans de nombreux cas, d'une activation du cortex pariétal (par exemple Belin *et al.*, 1998; Zatorre *et al.*, 1999; Lipschutz *et al.*, 2002). Nous avons aussi observé dans notre étude électrophysiologique de surface, une activité pariétale soutenue plus importante quand l'attention est focalisée sur les propriétés aussi bien spectrales que spatiales d'un flux sonore.

Ainsi, le réseau fronto-pariétal constitue un système endogène qui pourrait contrôler les modulations de l'activité des cortex sensoriels, notamment auditifs. Les rôles précis de chacune des deux régions de ce réseau sont encore indéterminés. Il serait intéressant d'étudier les interactions entre ces deux régions et de chacune de ces régions avec les cortex auditifs dans divers contextes attentionnels. Les oscillations gamma induites pourraient jouer un rôle important dans cette communication. En effet, de forts couplages oscillatoires temporo-frontal (Kaiser *et al.*, 2003) et pariéto-frontal (Lutzenberger *et al.*, 2002) ont déjà été identifiés dans des tâches de mémorisation.

## 8.4 Différences inter-hémisphériques

Nos résultats montrent de fortes différences entre les deux hémisphères, aussi bien dans la topographie corticale des réponses électrophysiologiques que dans les processus reflétés par ces réponses.

### 8.4.1 Asymétrie des topographies corticales

Les différences inter-hémisphériques des topographies corticales peuvent être dues soit à des différences anatomiques (difficilement visibles sur le cerveau standard du MNI), soit à des différences fonctionnelles.

Plusieurs études ont montré des différences anatomiques entre les deux hémisphères. Le cortex auditif primaire dans l'hémisphère droit serait plus antérieur et latéral (Rademacher *et al.*, 2001) et de plus petite taille (Penhune *et al.*, 1996) que celui de l'hémisphère gauche. Certains travaux (Geschwind et Levitsky, 1968; Steinmetz *et al.*, 1991) ont suggéré que le *planum temporale* serait de plus grande taille dans l'hémisphère gauche, mais ce résultat reste controversé car les limites de cette région sont difficiles à identifier (Westbury *et al.*, 1999).

Quoiqu'il en soit, si ces différences anatomiques s'avéraient vraies, elles auraient probablement une signification fonctionnelle puisque le cerveau de l'espèce humaine s'est développé au cours de l'évolution afin de favoriser l'adaptation de l'espèce à l'environnement dans lequel elle évolue. La signification fonctionnelle des différences inter-hémisphériques est discutée ci-dessous.

### 8.4.2 Spécialisations fonctionnelles de chaque hémisphère ?

Dans la modalité auditive, l'asymétrie la plus connue est la spécialisation du *planum temporale* gauche (comprenant une grande partie de l'aire de Wernike) dans le traitement du langage. En contrepartie, il a été suggéré que l'hémisphère droit soit spécialisé dans le traitement de la musique. Cependant, plusieurs études (voir Zatorre *et al.*, 2002a; Tervaniemi et Hugdahl, 2003, pour des revues) ont montré que cette différence inter-hémisphérique ne dépendait pas du contenu sémantique ou mélodique des sons, mais plutôt des caractéristiques acoustiques des sons. Ainsi, l'hémisphère gauche serait spécialisé dans le traitement précis des variations temporelles acoustiques, nécessaires et suffisantes pour la compréhension des mots, même si le contenu spectral est détérioré (Shannon *et al.*, 1995). L'hémisphère droit serait spécialisé dans le traitement fin du contenu spectral des sons, indispensable à la reconnaissance des instruments et des mélodies (McAdams *et al.*, 1999). Cette différence inter-hémisphérique se situerait dans la partie antéro-latérale du gyrus de Heschl (Zatorre et Belin, 2001; Schonwiesner *et al.*, 2005b,a).

Ces observations sont difficiles à mettre en parallèle avec nos résultats.

Dans nos études, les différences inter-hémisphériques des topographies corticales des diverses réponses auditives pourraient être dues à un traitement temporel des modulations en amplitude des flux sonores. Cependant, nous n'observons pas vraiment une activation plus importante dans le cortex auditif antérieur de l'hémisphère gauche.

Dans notre étude électrophysiologique de surface, nous trouvons un traitement différentiel des variations acoustiques spectrales et spatiales dans l'hémisphère gauche uniquement. Le cortex auditif gauche pourrait être spécialisé dans le traitement des variations temporelles de différentes propriétés acoustiques et permettrait de discriminer les différents types de variations.

Dans la dernière étude intracérébrale, les effets de l'attention sélective sont majoritairement observés dans l'hémisphère gauche. De plus, les effets sur la réponse entretenue à 21 Hz diffèrent fortement entre les deux hémisphères. Dans l'hémisphère gauche, les effets observés sur cette réponse reflètent bien les mécanismes de facilitation et d'inhibition attentionnelles. Par contre, dans l'hémisphère droit, les effets sont inversés : la réponse entretenue à 21 Hz est plus faible lorsque le flux modulé à 21 Hz est attendu qu'en condition contrôle. Ce résultat inattendu peut difficilement être expliqué par une spécialisation de l'hémisphère gauche dans le traitement des variations temporelles et de l'hémisphère droit dans celui de la complexité spectrale. Une autre explication possible peut se faire par analogie avec le système visuel. Dans la modalité visuelle, plusieurs études (Fink *et al.*, 1997, 1996; Proverbio *et al.*, 1998; Evans *et al.*, 2000; Han *et al.*, 2002) ont montré que les aires visuelles de l'hémisphère gauche seraient préférentiellement activées par la sélection attentionnelle de caractéristiques locales de la scène visuelle, alors que celles de l'hémisphère droit seraient plutôt activées lors de la perception globale de la scène visuelle. Nos résultats suggèrent le même type d'asymétrie fonctionnelle. En effet, nous pouvons considérer que, dans la condition contrôle de notre expérience, les patients avaient une perception globale de la scène auditive (composée des deux flux sonores), celle-ci étant suffisante pour réaliser la tâche de détection des bruits superposés aux flux. Par contre, dans les deux conditions de sélection d'un des flux, les patients devaient réaliser un traitement plus fin et local de la scène auditive. Ainsi, dans la condition contrôle, le cortex auditif droit serait plus activé que dans les autres conditions ; alors que dans les deux conditions de sélection attentionnelle, le cortex auditif gauche serait activé en fonction du flux sélectionné pour un traitement plus profondi.

Quelle que soit l'explication de ces différences inter-hémisphériques, il est important de noter qu'il existe une forte variabilité des latéralisations observées à travers les études, probablement due aux stimuli et tâches utilisés. Par exemple, l'attention peut remettre en cause le "right ear advantage", une meilleure capacité à identifier les sons provenant de l'oreille droite, présentés simultanément à d'autres sons dans l'oreille gauche (voir Hugdahl, 2000, pour une revue). De plus, une étude récente a montré que les différences inter-hémisphériques pouvaient dépendre du contexte acoustique dans lequel sont présentés les sons à une échelle temporelle de l'ordre de la dizaine de ms (Schonwiesner *et al.*, 2007).

D'autre part, il est important de prendre en compte la variabilité anatomique entre les hémisphères et à travers les individus. Pour contourner ce problème, il est nécessaire de mettre en place des méthodes de normalisation basée sur l'utilisation de repères anatomiques locaux les plus fiables possibles, comme cela a été utilisé dans certaines études (par exemple Petkov *et al.*, 2004; Kang *et al.*, 2004). Cette normalisation devrait être commune aux études de neuroimagerie fonctionnelle et d'anatomie pour pouvoir faire un lien direct entre ces deux axes d'exploration du cortex auditif.



# Conclusion

Les travaux expérimentaux présentés dans cette thèse montrent que plusieurs réponses électrophysiologiques, aux caractéristiques spatio-temporelles complexes, sont impliquées dans le traitement de flux sonores.

D'une part, ils révèlent que les ondes électrophysiologiques évoquées, classiquement enregistrées à partir d'électrodes de surface, reflètent l'activité, à un instant donné, de plusieurs aires spatialement distribuées au sein du cortex auditif.

D'autre part, ils indiquent que les activations observées en PET ou IRMf pourraient correspondre au lissage temporel de plusieurs réponses corticales successives, dans une même région, reflétant des processus distincts.

Ces travaux mettent donc en évidence la complexité spatio-temporelle du traitement des informations auditives. Ils permettent, néanmoins, de clarifier certaines étapes de ce traitement.

Ils montrent que l'intégration des attributs auditifs est réalisée dans plusieurs aires au sein du cortex auditif et que cette intégration est principalement reflétée par une réponse évoquée soutenue pendant toute la durée du son.

Ils suggèrent que la perception de flux sonores simultanés induite par le contexte acoustique repose sur plusieurs mécanismes cérébraux tels que la sélectivité fréquentielle (reflétée, en particulier, dans la réponse transitoire vers 100 ms) et l'habituation (reflétée dans la réponse entretenue). Le liage perceptif, nécessaire à la construction de flux sonores cohérents, pourrait être réalisé via des réponses oscillatoires induites.

Ces travaux ont également affiné les mécanismes de l'attention sélective auditive. Celle-ci se manifesterait par une augmentation des réponses corticales aux informations pertinentes et une réduction des réponses aux sons distrayeurs. Ainsi, le contexte ou état attentionnel, probablement reflété par l'activation d'un réseau fronto-pariétal, influence fortement le traitement des informations auditives.

La synthèse de ces études apporte également des précisions sur la topographie corticale des différentes réponses électrophysiologiques provoquées par un son et donnent de nouvelles pistes pour interpréter les signaux enregistrés de manière non invasive en EEG ou MEG chez l'Homme.

Enfin, ces travaux révèlent que l'approche électrophysiologique est adaptée à l'exploration des mécanismes cérébraux de la perception de sons complexes temporellement et spectralement. Ils incitent à utiliser des stimuli écologiques, tels que des sons environnementaux, pour préciser ces mécanismes.



# Bibliographie

- Ahveninen, J., Jaaskelainen, I. P., Raij, T., Bonmassar, G., Devore, S., Hamalainen, M., Levanen, S., Lin, F. H., Sams, M., Shinn-Cunningham, B. G., Witzel, T. et Belliveau, J. W. (2006). Task-modulated "what" and "where" pathways in human auditory cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **103** : 14608–13.
- Alain, C. (2007). Breaking the wave : Effects of attention and learning on concurrent sound perception, *Hear Res*.
- Alain, C., Achim, A. et Richer, F. (1993). Perceptual context and the selective attention effect on auditory event-related brain potentials, *Psychophysiology*, **30** : 572–580.
- Alain, C., Arnott, S. R., Hevenor, S., Graham, S. et Grady, C. L. (2001a). "What" and "where" in the human auditory system, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **98** : 12301–6.
- Alain, C., Arnott, S. R. et Picton, T. W. (2001b). Bottom-up and top-down influences on auditory scene analysis : evidence from event-related brain potentials, *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, **27** : 1072–89.
- Alain, C. et Izenberg, A. (2003). Effects of attentional load on auditory scene analysis, *J Cogn Neurosci*, **15** : 1063–73.
- Alain, C., Reinke, K., He, Y., Wang, C. et Lobaugh, N. (2005). Hearing two things at once : neurophysiological indices of speech segregation and identification, *J Cogn Neurosci*, **17** : 811–8.
- Alain, C., Schuler, B. M. et McDonald, K. L. (2002). Neural activity associated with distinguishing concurrent auditory objects, *J Acoust Soc Am*, **111** : 990–5.
- Alain, C., Snyder, J. S., He, Y. et Reinke, K. S. (2007). Changes in auditory cortex parallel rapid perceptual learning, *Cereb Cortex*, **17** : 1074–84.
- Alain, C. et Woods, D.L. (1994). Signal clustering modulates auditory cortical activity in humans, *Percept Psychophys*, **56** : 501–516.
- Alcaini, M., Giard, M.H., Echallier, J.F. et Pernier, J. (1995). Selective auditory attention effects in tonotopically organized cortical areas : a topographic ERP study, *Hum Brain Mapp*, **2** : 159–169.
- Alcaini, M., Giard, M.H., Thevenet, M. et Pernier, J. (1994). Two separate frontal components in the N1 wave of the human auditory evoked response, *Psychophysiology*, **31** : 611–615.

- Alho, K., Donauer, N., Paavilainen, P., Reinikainen, K., Sams, M. et Naatanen, R. (1987a). Stimulus selection during auditory spatial attention as expressed by event-related potentials, *Biol Psychol*, **24** : 153–62.
- Alho, K., Medvedev, S. V., Pakhomov, S. V., Roudas, M. S., Tervaniemi, M., Reinikainen, K., Zeffiro, T. et Naatanen, R. (1999). Selective tuning of the left and right auditory cortices during spatially directed attention, *Brain Res Cogn Brain Res*, **7** : 335–41.
- Alho, K., Tottola, K., Reinikainen, K., Sams, M. et Naatanen, R. (1987b). Brain mechanism of selective listening reflected by event-related potentials, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **68** : 458–70.
- Alho, K., Woods, D. L. et Algazi, A. (1994). Processing of auditory stimuli during auditory and visual attention as revealed by event-related potentials, *Psychophysiology*, **31** : 469–79.
- Andersen, R. A. et Buneo, C. A. (2002). Intentional maps in posterior parietal cortex, *Annu Rev Neurosci*, **25** : 189–220.
- Anourova, I., Nikouline, V. V., Ilmoniemi, R. J., Hotta, J., Aronen, H. J. et Carlson, S. (2001). Evidence for dissociation of spatial and nonspatial auditory information processing, *Neuroimage*, **14** : 1268–77.
- Anurova, I., Artchakov, D., Korvenoja, A., Ilmoniemi, R. J., Aronen, H. J. et Carlson, S. (2003). Differences between auditory evoked responses recorded during spatial and nonspatial working memory tasks, *Neuroimage*, **20** : 1181–92.
- Arnott, S. R., Binns, M. A., Grady, C. L. et Alain, C. (2004). Assessing the auditory dual-pathway model in humans, *Neuroimage*, **22** : 401–8.
- Averbeck, B. B. et Romanski, L. M. (2006). Probabilistic encoding of vocalizations in macaque ventral lateral prefrontal cortex, *J Neurosci*, **26** : 11023–33.
- Barlow, H. B. (1972). Single units and sensation : a neuron doctrine for perceptual psychology ?, *Perception*, **1** : 371–94.
- Barrett, D. J. et Hall, D. A. (2006). Response preferences for "what" and "where" in human non-primary auditory cortex, *Neuroimage*, **32** : 968–77.
- Barth, D. S. et MacDonald, K. D. (1996). Thalamic modulation of high-frequency oscillating potentials in auditory cortex, *Nature*, **383** : 78–81.
- Baumgart, F., Gaschler-Markefski, B., Woldorff, M. G., Heinze, H. J. et Scheich, H. (1999). A movement-sensitive area in auditory cortex, *Nature*, **400** : 724–6.
- Bee, M. A. et Klump, G. M. (2004). Primitive auditory stream segregation : a neurophysiological study in the songbird forebrain, *J Neurophysiol*, **92** : 1088–104.
- Bee, M. A. et Klump, G. M. (2005). Auditory stream segregation in the songbird forebrain : effects of time intervals on responses to interleaved tone sequences, *Brain Behav Evol*, **66** : 197–214.

- Behrmann, M., Geng, J. J. et Shomstein, S. (2004). Parietal cortex and attention, *Curr Opin Neurobiol*, **14** : 212–7.
- Belin, P., McAdams, S., Smith, B., Savel, S., Thivard, L., Samson, S. et Samson, Y. (1998). The functional anatomy of sound intensity discrimination, *J Neurosci*, **18** : 6388–94.
- Belin, P. et Zatorre, R. J. (2000). 'What', 'where' and 'how' in auditory cortex, *Nat Neurosci*, **3** : 965–6.
- Bendor, D. et Wang, X. (2005). The neuronal representation of pitch in primate auditory cortex, *Nature*, **436** : 1161–5.
- Bendor, D. et Wang, X. (2006). Cortical representations of pitch in monkeys and humans, *Curr Opin Neurobiol*, **16** : 391–9.
- Bertrand, O. et Pantev, C. (1994). Stimulus frequency dependence of the transient oscillatory auditory evoked responses (40 Hz) studied by electric and magnetic recordings in human, dans *Oscillatory Event-Related Brain Dynamics* (Edité par C. Pantev, T. Elbert et B. Lutkenhoner), Plenum Press, New York, London, tome 271, p. 231–242.
- Bertrand, O., Perrin, F. et Pernier, J. (1991). Evidence for a tonotopic organization of the auditory cortex observed with auditory evoked potentials, *Acta Otolaryngol Suppl (Stockh)*, **491** : 116–23.
- Bertrand, O. et Tallon-Baudry, C. (2000). Oscillatory gamma activity in humans : a possible role for object representation, *Int J Psychophysiol*, **38** : 211–223.
- Bertrand, O., Tallon-Baudry, C. et Pernier, J. (1999). Time-frequency analysis of oscillatory gamma-band activity : wavelet approach and phase-locking estimation, dans *Biomag 96 : Proceed Tenth Int Conf Biomagn* (Edité par C.J. Aine, Y. Okada, G. Stroink, S.J. Swithey et C.C. Wood), Springer, tome 2, p. 919–922.
- Bey, C. et McAdams, S. (2003). Postrecognition of interleaved melodies as an indirect measure of auditory stream formation, *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, **29** : 267–79.
- Bidet-Caulet, A., Fischer, C., Bauchet, F. et Bertrand, O. (2003). Multiple sources of induced gamma oscillations in the auditory cortex observed from human intracranial EEG, *Neuroimage*, **19** : 1554.
- Bieser, A. et Muller-Preuss, P. (1996). Auditory responsive cortex in the squirrel monkey : neural responses to amplitude-modulated sounds, *Exp Brain Res*, **108** : 273–284.
- Bilecen, D., Seifritz, E., Scheffler, K., Henning, J. et Schulte, A. C. (2002). Amplitude of the human auditory cortex : an fMRI study, *Neuroimage*, **17** : 710–8.
- Binder, J. R., Frost, J. A., Hammeke, T. A., Bellgowan, P. S., Springer, J. A., Kaufman, J. N. et Possing, E. T. (2000). Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds, *Cereb Cortex*, **10** : 512–28.

- Binder, J. R., Liebenthal, E., Possing, E. T., Medler, D. A. et Ward, B. D. (2004). Neural correlates of sensory and decision processes in auditory object identification, *Nat Neurosci*, **7** : 295–301.
- Botte, M.C. (1995). Auditory attentional bandwidth : effect of level and frequency range, *J Acoust Soc Am*, **98** : 2475–2485.
- Brechmann, A., Baumgart, F. et Scheich, H. (2002). Sound-level-dependent representation of frequency modulations in human auditory cortex : a low-noise fMRI study, *J Neurophysiol*, **87** : 423–33.
- Bregman, A. (1990). *Auditory Scene Analysis : The Perceptual Organization of Sound*, MA : MIT, Cambridge.
- Bregman, A. S., Ahad, P. A., Crum, P. A. et O'Reilly, J. (2000). Effects of time intervals and tone durations on auditory stream segregation, *Percept Psychophys*, **62** : 626–36.
- Bregman, A.S. (1993). Auditory scene analysis : hearing in complex environments, dans *Thinking in sound : the cognitive psychology of human audition* (Edité par S. McAdams et E. Bigand), Oxford University Press, Oxford, p. 10–36.
- Broadbent, D.E. (1958). *Perception and communication*, Pergamon, New York.
- Broadbent, D.E. (1970). Stimulus set and response set : Two kinds of selective attention, dans *Attention : Contemporary theory and analysis* (Edité par D.I. Mostofsky), Appleton-Century-Crofts, New York, p. 51–60.
- Brosch, M., Budinger, E. et Scheich, H. (2002). Stimulus-related gamma oscillations in primate auditory cortex, *J Neurophysiol*, **87** : 2715–25.
- Brugge, J. F., Volkov, I. O., Garell, P. C., Reale, R. A. et Howard, 3rd, M. A. (2003). Functional connections between auditory cortex on Heschl's gyrus and on the lateral superior temporal gyrus in humans, *J Neurophysiol*, **90** : 3750–63.
- Bushara, K. O., Weeks, R. A., Ishii, K., Catalan, M. J., Tian, B., Rauschecker, J. P. et Hallett, M. (1999). Modality-specific frontal and parietal areas for auditory and visual spatial localization in humans, *Nat Neurosci*, **2** : 759–66.
- Caclin, A. (2004). *Interactions et indépendances entre dimensions du timbre des sons complexes. Approche psychophysique et électrophysiologique chez l'Humain*, Thèse de doctorat, Université Paris 6.
- Carlyon, R. P., Cusack, R., Foxton, J. M. et Robertson, I. H. (2001). Effects of attention and unilateral neglect on auditory stream segregation, *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, **27** : 115–27.
- Celesia, G.G. (1976). Organization of auditory cortical areas in man, *Brain*, **99** : 403–414.
- Chao, L. L. et Knight, R. T. (1995). Human prefrontal lesions increase distractibility to irrelevant sensory inputs, *Neuroreport*, **6** : 1605–10.

- Chao, L. L. et Knight, R. T. (1998). Contribution of human prefrontal cortex to delay performance, *J Cogn Neurosci*, **10** : 167–77.
- Chawla, D., Buechel, C., Edwards, R., Howseman, A., Josephs, O., Ashburner, J. et Friston, K. J. (1999). Speed-dependent responses in V5 : A replication study, *Neuroimage*, **9** : 508–15.
- Cherry, E.C. (1953). Some experiments on the recognition of speech with one and with two ears, *J Acoust Soc Am*, **25** : 975–9.
- Clarke, S., Bellmann, A., Meuli, R. A., Assal, G. et Steck, A. J. (2000). Auditory agnosia and auditory spatial deficits following left hemispheric lesions : evidence for distinct processing pathways, *Neuropsychologia*, **38** : 797–807.
- Clarke, S., Bellmann Thiran, A., Maeder, P., Adriani, M., Vernet, O., Regli, L., Cuisenaire, O. et Thiran, J. P. (2002). What and Where in human audition : selective deficits following focal hemispheric lesions, *Exp Brain Res*, **147** : 8–15.
- Clarke, S. et Rivier, F. (1998). Compartments within human primary auditory cortex : evidence from cytochrome oxidase and acetylcholinesterase staining, *Eur J Neurosci*, **10** : 741–5.
- Cohen, Y. E. et Wessinger, C. M. (1999). Who goes there ?, *Neuron*, **24** : 769–71.
- Corbetta, M. et Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain, *Nat Rev Neurosci*, **3** : 201–15.
- Cowan, N. (1984). On short and long auditory stores, *Psychol Bull*, **96,2** : 341–370.
- Crone, N. E., Boatman, D., Gordon, B. et Hao, L. (2001). Induced electrocorticographic gamma activity during auditory perception, *Clin Neurophysiol*, **112** : 565–82.
- Crowder, R.G. (1993). Auditory memory, dans *Thinking in sound : the cognitive psychology of human audition* (Edité par S. McAdams et E. Bigand), Oxford University Press, Oxford, p. 113–145.
- Cusack, R., Deeks, J., Aikman, G. et Carlyon, R. P. (2004). Effects of location, frequency region, and time course of selective attention on auditory scene analysis, *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, **30** : 643–56.
- Dallos, P. (1992). The active cochlea, *J Neurosci*, **12** : 4575–4585.
- de la Mothe, L. A., Blumell, S., Kajikawa, Y. et Hackett, T. A. (2006a). Cortical connections of the auditory cortex in marmoset monkeys : core and medial belt regions, *J Comp Neurol*, **496** : 27–71.
- de la Mothe, L. A., Blumell, S., Kajikawa, Y. et Hackett, T. A. (2006b). Thalamic connections of the auditory cortex in marmoset monkeys : core and medial belt regions, *J Comp Neurol*, **496** : 72–96.

- De Santis, L., Clarke, S. et Murray, M. M. (2007). Automatic and intrinsic auditory "what" and "where" processing in humans revealed by electrical neuroimaging, *Cereb Cortex*, **17** : 9–17.
- deCharms, R. C. et Zador, A. (2000). Neural representation and the cortical code, *Annu Rev Neurosci*, **23** : 613–47.
- Degerman, A., Rinne, T., Salmi, J., Salonen, O. et Alho, K. (2006). Selective attention to sound location or pitch studied with fMRI, *Brain Res*, **1077** : 123–34.
- Desmedt, J. et Tomberg, C. (1989). Mapping early somatosensory evoked potentials in selective attention : Critical evaluation of control conditions used for titrating by difference the cognitive P30, P40, P100 and N140, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **74** : 321–346.
- Deutsch, J.A. et Deutsch, D. (1963). Attention : some theoretical considerations, *Psychological rev*, **70** : 80–90.
- Donald, M. W. (1987). The timing and polarity of different attention-related ERP changes inside and outside of the attentional focus, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, **40** : 81–6.
- Dowling, W. J. (1973). Aiming attention in pitch and time in the perception of interleaved melodies, *Cogn Psychology*, **5** : 322–337.
- Dowling, W. J., Lung, K. M. et Herrbold, S. (1987). Aiming attention in pitch and time in the perception of interleaved melodies, *Percept Psychophys*, **41** : 642–56.
- Draganova, R., Ross, B., Borgmann et Pantev, C. (2002). Auditory Cortical Response Patterns to Multiple Rhythms of AM Sound, *Ear Hear*, **23** : 254–65.
- Ducommun, C. Y., Murray, M. M., Thut, G., Bellmann, A., Viaud-Delmon, I., Clarke, S. et Michel, C. M. (2002). Segregated Processing of Auditory Motion and Auditory Location : An ERP Mapping Study, *Neuroimage*, **16** : 76–88.
- Dumoulin, S. O., Bittar, R. G., Kabani, N. J., Baker, Jr., C. L., Le Goualher, G., Bruce Pike, G. et Evans, A. C. (2000). A new anatomical landmark for reliable identification of human area V5/MT : a quantitative analysis of sulcal patterning, *Cereb Cortex*, **10** : 454–63.
- Duvernoy, H.M. (1999). *The human brain. Surface, blood supply, and three-dimensional sectional anatomy*, Springer-Verlag, Wien.
- Dyson, B. J., Alain, C. et He, Y. (2005). Effects of visual attentional load on low-level auditory scene analysis, *Cogn Affect Behav Neurosci*, **5** : 319–38.
- Eckhorn, R., Bauer, R., Jordan, W., Brosch, M., Kruse, W., Munk, M. et Reitboeck, H. J. (1988). Coherent oscillations : a mechanism of feature linking in the visual cortex? Multiple electrode and correlation analyses in the cat, *Biol Cybern*, **60** : 121–30.
- Eckhorn, R., Frien, A., Bauer, R., Woelbern, T. et Kehr, H. (1993). High frequency (60-90 Hz) oscillations in primary visual cortex of awake monkey, *Neuroreport*, **4** : 243–6.

- Edwards, E., Soltani, M., Deouell, L. Y., Berger, M. S. et Knight, R. T. (2005). High gamma activity in response to deviant auditory stimuli recorded directly from human cortex, *J Neurophysiol.*
- Ehret, G. et Romand, R. (1997). *The central auditory system*, Oxford University Press, New York.
- Engel, A. K., Konig, P., Kreiter, A. K., Schillen, T. B. et Singer, W. (1992). Temporal coding in the visual cortex : new vistas on integration in the nervous system, *Trends Neurosci*, **15** : 218–26.
- Engel, A. K., Konig, P., Kreiter, A. K. et Singer, W. (1991a). Interhemispheric synchronization of oscillatory neuronal responses in cat visual cortex, *Science*, **252** : 1177–9.
- Engel, A. K., Kreiter, A. K., Konig, P. et Singer, W. (1991b). Synchronization of oscillatory neuronal responses between striate and extrastriate visual cortical areas of the cat, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **88** : 6048–52.
- Engel, A. K. et Singer, W. (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness, *Trends Cogn Sci*, **5** : 16–25.
- Engel, A.K., Konig, P., Gray, C.M. et Singer, W. (1990). Stimulus-dependent neuronal oscillations in cat visual cortex : inter-columnar interaction as determined by cross-correlation analysis, *Eur J Neurosci*, **2** : 588–606.
- Engelien, A., Schulz, M., Ross, B., Arolt, V. et Pantev, C. (2000). A combined functional in vivo measure for primary and secondary auditory cortices, *Hear Res*, **148** : 153–60.
- Evans, M. A., Shedden, J. M., Hevenor, S. J. et Hahn, M. C. (2000). The effect of variability of unattended information on global and local processing : evidence for lateralization at early stages of processing, *Neuropsychologia*, **38** : 225–39.
- Fink, G. R., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S. et Dolan, R. J. (1996). Where in the brain does visual attention select the forest and the trees?, *Nature*, **382** : 626–8.
- Fink, G. R., Halligan, P. W., Marshall, J. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S. et Dolan, R. J. (1997). Neural mechanisms involved in the processing of global and local aspects of hierarchically organized visual stimuli, *Brain*, **120** : 1779–91.
- Fishman, Y. I., Arezzo, J. C. et Steinschneider, M. (2004). Auditory stream segregation in monkey auditory cortex : effects of frequency separation, presentation rate, and tone duration, *J Acoust Soc Am*, **116** : 1656–70.
- Fishman, Y. I., Reser, D. H., Arezzo, J. C. et Steinschneider, M. (1998). Pitch vs. spectral encoding of harmonic complex tones in primary auditory cortex of the awake monkey, *Brain Res*, **786** : 18–30.
- Fishman, Y. I., Reser, D. H., Arezzo, J. C. et Steinschneider, M. (2001). Neural correlates of auditory stream segregation in primary auditory cortex of the awake monkey, *Hear Res*, **151** : 167–187.

- Formisano, E., Kim, D. S., Di Salle, F., van de Moortele, P. F., Ugurbil, K. et Goebel, R. (2003). Mirror-symmetric tonotopic maps in human primary auditory cortex, *Neuron*, **40** : 859–69.
- Franowicz, M. N. et Barth, D. S. (1995). Comparison of evoked potentials and high-frequency (gamma-band) oscillating potentials in rat auditory cortex, *J Neurophysiol*, **74** : 96–112.
- Fujiki, N., Jousmaki, V. et Hari, R. (2002). Neuromagnetic Responses to Frequency-Tagged Sounds : A New Method to Follow Inputs from Each Ear to the Human Auditory Cortex during Binaural Hearing, *J Neurosci*, **22** : RC205.
- Fujiwara, N., Nagamine, T., Imai, M., Tanaka, T. et Shibasaki, H. (1998). Role of the primary auditory cortex in auditory selective attention studied by whole-head neuromagnetometer, *Brain Res Cogn Brain Res*, **7** : 99–109.
- Galaburda, A. et Sanides, F. (1980). Cytoarchitectonic organization of the human auditory cortex, *J Comp Neurol*, **190** : 597–610.
- Galambos, R., Makeig, S. et Talmachoff, P. J. (1981). A 40-Hz auditory potential recorded from the human scalp, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **78** : 2643–7.
- Galbraith, G.C. et Arroyo, C. (1993). Selective attention and brainstem frequency-following responses, *Biol Psychol*, **37** : 3–22.
- Galbraith, G.C. et Doan, B.Q. (1995). Brainstem frequency-following and behavioral responses during selective attention to pure tone and missing fundamental stimuli, *Int J Psychophysiol*, **19** : 203–214.
- Geschwind, N. et Levitsky, W. (1968). Human brain : left-right asymmetries in temporal speech region, *Science*, **161** : 186–187.
- Ghatan, P. H., Hsieh, J. C., Petersson, K. M., Stone-Elander, S. et Ingvar, M. (1998). Co-existence of attention-based facilitation and inhibition in the human cortex, *Neuroimage*, **7** : 23–9.
- Giard, M. H., Fort, A., Mouchetant-Rostaing, Y. et Pernier, J. (2000). Neurophysiological mechanisms of auditory selective attention in humans, *Front Biosci*, **5** : 84–94.
- Giard, M.H. (1990). More in the early selection process than the attentional-trace mechanism?, *Behav brain sci*, **13** : 240.
- Giard, M.H., Collet, L., Bouchet, P. et Pernier, J. (1994a). Auditory selective attention in the human cochlea., *Brain Res*, **633** : 353–356.
- Giard, M.H., Perrin, F., Echallier, J.F., Thevenet, M., Froment, J.C. et Pernier, J. (1994b). Dissociation of temporal and frontal components in the human auditory N1 wave : a scalp current density and dipole model analysis, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **92** : 238–252.
- Gifford, 3rd, G. W. et Cohen, Y. E. (2005). Spatial and non-spatial auditory processing in the lateral intraparietal area, *Exp Brain Res*, **162** : 509–12.

- Giraud, A. L., Lorenzi, C., Ashburner, J., Wable, J., Johnsrude, I., Frackowiak, R. et Kleinschmidt, A. (2000). Representation of the temporal envelope of sounds in the human brain, *J Neurophysiol*, **84** : 1588–98.
- Goebel, R., Khorram-Sefat, D., Muckli, L., Hacker, H. et Singer, W. (1998). The constructive nature of vision : direct evidence from functional magnetic resonance imaging studies of apparent motion and motion imagery, *Eur J Neurosci*, **10** : 1563–73.
- Gray, C. M., Engel, A. K., Konig, P. et Singer, W. (1992). Synchronization of oscillatory neuronal responses in cat striate cortex : temporal properties, *Vis Neurosci*, **8** : 337–47.
- Gray, C. M., Konig, P., Engel, A. K. et Singer, W. (1989). Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties, *Nature*, **338** : 334–7.
- Gray, C. M. et Singer, W. (1989). Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **86** : 1698–702.
- Griffiths, T. D. et Green, G. G. (1999). Cortical activation during perception of a rotating wide-field acoustic stimulus, *Neuroimage*, **10** : 84–90.
- Griffiths, T. D., Green, G. G., Rees, A. et Rees, G. (2000). Human brain areas involved in the analysis of auditory movement, *Hum Brain Mapp*, **9** : 72–80.
- Griffiths, T. D., Johnsrude, I., Dean, J. L. et Green, G. G. (1999). A common neural substrate for the analysis of pitch and duration pattern in segmented sound?, *Neuroreport*, **10** : 3825–30.
- Griffiths, T. D., Rees, A., Witton, C., Shakir, R. A., Henning, G. B. et Green, G. G. (1996). Evidence for a sound movement area in the human cerebral cortex, *Nature*, **383** : 425–7.
- Griffiths, T. D., Rees, G., Rees, A., Green, G. G., Witton, C., Rowe, D., Buchel, C., Turner, R. et Frackowiak, R. S. (1998). Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans, *Nat Neurosci*, **1** : 74–9.
- Griffiths, T. D. et Warren, J. D. (2002). The planum temporale as a computational hub, *Trends Neurosci*, **25** : 348–53.
- Gruber, T., Keil, A. et Muller, M. M. (2001). Modulation of induced gamma band responses and phase synchrony in a paired associate learning task in the human EEG, *Neurosci Lett*, **316** : 29–32.
- Gruber, T., Muller, M. M. et Keil, A. (2002). Modulation of induced gamma band responses in a perceptual learning task in the human EEG, *J Cogn Neurosci*, **14** : 732–44.
- Gruber, T., Muller, M. M., Keil, A. et Elbert, T. (1999). Selective visual-spatial attention alters induced gamma band responses in the human EEG, *Clin Neurophysiol*, **110** : 2074–85.
- Gruber, T., Tsivilis, D., Montaldi, D. et Muller, M. M. (2004). Induced gamma band responses : an early marker of memory encoding and retrieval, *Neuroreport*, **15** : 1837–41.

- Grunewald, A., Linden, J. F. et Andersen, R. A. (1999). Responses to auditory stimuli in macaque lateral intraparietal area. I. Effects of training, *J Neurophysiol*, **82** : 330–42.
- Gueguin, M., Le Bouquin-Jeannes, R., Faucon, G., Chauvel, P. et Liegeois-Chauvel, C. (2007). Evidence of functional connectivity between auditory cortical areas revealed by amplitude modulation sound processing, *Cereb Cortex*, **17** : 304–13.
- Gurtubay, I. G., Alegre, M., Labarga, A., Malanda, A. et Artieda, J. (2004). Gamma band responses to target and non-target auditory stimuli in humans, *Neurosci Lett*, **367** : 6–9.
- Gurtubay, I. G., Alegre, M., Valencia, M. et Artieda, J. (2006). Cortical gamma activity during auditory tone omission provides evidence for the involvement of oscillatory activity in top-down processing, *Exp Brain Res*, **175** : 463–70.
- Gutschalk, A., Mase, R., Roth, R., Ille, N., Rupp, A., Hahnel, S., Picton, T. W. et Scherg, M. (1999). Deconvolution of 40 Hz steady-state fields reveals two overlapping source activities of the human auditory cortex, *Clin Neurophysiol*, **110** : 856–68.
- Gutschalk, A., Micheyl, C., Melcher, J. R., Rupp, A., Scherg, M. et Oxenham, A. J. (2005). Neuromagnetic correlates of streaming in human auditory cortex, *J Neurosci*, **25** : 5382–8.
- Gutschalk, A., Patterson, R. D., Rupp, A., Uppenkamp, S. et Scherg, M. (2002). Sustained magnetic fields reveal separate sites for sound level and temporal regularity in human auditory cortex, *Neuroimage*, **15** : 207–16.
- Gutschalk, A., Patterson, R. D., Scherg, M., Uppenkamp, S. et Rupp, A. (2004). Temporal dynamics of pitch in human auditory cortex, *Neuroimage*, **22** : 755–66.
- Hackett, T. A., Preuss, T. M. et Kaas, J. H. (2001). Architectonic identification of the core region in auditory cortex of macaques, chimpanzees, and humans, *J Comp Neurol*, **441** : 197–222.
- Hackett, T. A., Stepniewska, I. et Kaas, J. H. (1998a). Subdivisions of auditory cortex and ipsilateral cortical connections of the parabelt auditory cortex in macaque monkeys, *J Comp Neurol*, **394** : 475–95.
- Hackett, T. A., Stepniewska, I. et Kaas, J. H. (1998b). Thalamocortical connections of the parabelt auditory cortex in macaque monkeys, *J Comp Neurol*, **400** : 271–86.
- Hackett, T. A., Stepniewska, I. et Kaas, J. H. (1999a). Callosal connections of the parabelt auditory cortex in macaque monkeys, *Eur J Neurosci*, **11** : 856–66.
- Hackett, T. A., Stepniewska, I. et Kaas, J. H. (1999b). Prefrontal connections of the parabelt auditory cortex in macaque monkeys, *Brain Res*, **817** : 45–58.
- Haenschel, C., Baldeweg, T., Croft, R. J., Whittington, M. et Gruzelier, J. (2000). Gamma and beta frequency oscillations in response to novel auditory stimuli : A comparison of human electroencephalogram (EEG) data with in vitro models, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **97** : 7645–50.

- Haig, A. R., Gordon, E., Wright, J. J., Meares, R. A. et Bahramali, H. (2000). Synchronous cortical gamma-band activity in task-relevant cognition, *Neuroreport*, **11** : 669–75.
- Hall, D. A. (2003). Auditory pathways : are 'What' and 'Where' appropriate ?, *Curr Biol*, **13** : R406–8.
- Hall, D. A. (2005). Representations of spectral coding in the human brain, *Int Rev Neurobiol*, **70** : 331–69.
- Hall, D. A., Barrett, D. J., Akeroyd, M. A. et Summerfield, A. Q. (2005). Cortical representations of temporal structure in sound, *J Neurophysiol*, **94** : 3181–91.
- Hall, D. A., Edmondson-Jones, A. M. et Fridriksson, J. (2006). Periodicity and frequency coding in human auditory cortex, *Eur J Neurosci*, **24** : 3601–10.
- Hall, D. A., Haggard, M. P., Akeroyd, M. A., Summerfield, A. Q., Palmer, A. R., Elliott, M. R. et Bowtell, R. W. (2000). Modulation and task effects in auditory processing measured using fMRI, *Hum Brain Mapp*, **10** : 107–19.
- Hall, D. A., Hart, H. C. et Johnsrude, I. S. (2003). Relationships between human auditory cortical structure and function, *Audiol Neurootol*, **8** : 1–18.
- Hall, D. A., Johnsrude, I. S., Haggard, M. P., Palmer, A. R., Akeroyd, M. A. et Summerfield, A. Q. (2002). Spectral and temporal processing in human auditory cortex, *Cereb Cortex*, **12** : 140–9.
- Han, S., Weaver, J. A., Murray, S. O., Kang, X., Yund, E. W. et Woods, D. L. (2002). Hemispheric asymmetry in global/local processing : effects of stimulus position and spatial frequency, *Neuroimage*, **17** : 1290–9.
- Handel, S. (1995). Timbre perception and auditory object identification, dans *Hearing* (Edité par B.C.J. Moore), Academic Press, San Diego, p. 425–461.
- Hansen, J.C. (1990). Processing negativity : comparison process or selective processing ?, *Behav brain sci*, **13** : 242–243.
- Hansen, J.C. et Hillyard, S.A. (1980). Endogenous brain potentials associated with selective auditory attention, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **49** : 277–290.
- Hansen, J.C. et Hillyard, S.A. (1984). Effects of stimulation rate and attribute cuing on event-related potentials during selective auditory attention, *Psychophysiology*, **21** : 394–405.
- Hari, R., Pelizzone, M., Makela, J.P., Hallstrom, J., Leinonen, L. et Lounasmaa, O.V. (1987). Neuromagnetic responses of the human auditory cortex to on- and offsets of noise bursts, *Audiology*, **26** : 31–43.
- Hart, H. C., Hall, D. A. et Palmer, A. R. (2003a). The sound-level-dependent growth in the extent of fMRI activation in Heschl's gyrus is different for low- and high-frequency tones, *Hear Res*, **179** : 104–12.

- Hart, H. C., Palmer, A. R. et Hall, D. A. (2002). Heschl's gyrus is more sensitive to tone level than non-primary auditory cortex, *Hear Res*, **171** : 177–190.
- Hart, H. C., Palmer, A. R. et Hall, D. A. (2003b). Amplitude and frequency-modulated stimuli activate common regions of human auditory cortex, *Cereb Cortex*, **13** : 773–81.
- Hart, H. C., Palmer, A. R. et Hall, D. A. (2004). Different areas of human non-primary auditory cortex are activated by sounds with spatial and nonspatial properties, *Hum Brain Mapp*, **21** : 178–90.
- Hautus, M. J. et Johnson, B. W. (2005). Object-related brain potentials associated with the perceptual segregation of a dichotically embedded pitch, *J Acoust Soc Am*, **117** : 275–80.
- Herdman, A. T., Lins, O., Van Roon, P., Stapells, D. R., Scherg, M. et Picton, T. W. (2002). Intracerebral sources of human auditory steady-state responses, *Brain Topogr*, **15** : 69–86.
- Herrmann, C. S., Senkowski, D., Maess, B. et Friederici, A. D. (2002). Spatial versus object feature processing in human auditory cortex : a magnetoencephalographic study, *Neurosci Lett*, **334** : 37–40.
- Hill, N.I., Bailey, P.J. et Hodgson, P. (1997). A probe-signal study of auditory discrimination of complex tones, *J Acoust Soc Am*, **102** : 2291–2296.
- Hillyard, S. A., Hink, R. F., Schwent, V. L. et Picton, T. W. (1973). Electrical signs of selective attention in the human brain, *Science*, **182** : 177–80.
- Hillyard, S.A. et Mangun, G.R. (1986). The neural basis of visual selective attention : A commentary on Harter and Aine, *Biol Psychol*, **23** : 265–279.
- Hoormann, J., Falkenstein, M. et Hohnsbein, J. (1994). Effect of selective attention on the latency of human frequency- following potentials, *Neuroreport*, **5** : 1609–1612.
- Hopfinger, J. B., Woldorff, M. G., Fletcher, E. M. et Mangun, G. R. (2001). Dissociating top-down attentional control from selective perception and action, *Neuropsychologia*, **39** : 1277–91.
- Howard, M. A., Volkov, I. O., Mirsky, R., Garell, P. C., Noh, M. D., Granner, M., Damasio, H., Steinschneider, M., Reale, R. A., Hind, J. E. et Brugge, J. F. (2000). Auditory cortex on the human posterior superior temporal gyrus, *J Comp Neurol*, **416** : 79–92.
- Howard, M.A., Volkov, I.O., Abbas, P.J., Damasio, H., Ollendieck, M.C. et Granner, M.A. (1996). A chronic microelectrode investigation of the tonotopic organization of human auditory cortex, *Brain Res*, **724** : 260–264.
- Hugdahl, K. (2000). Lateralization of cognitive processes in the brain, *Acta Psychol (Amst)*, **105** : 211–35.
- Jancke, L., Mirzazade, S. et Shah, N. J. (1999). Attention modulates activity in the primary and the secondary auditory cortex : a functional magnetic resonance imaging study in human subjects, *Neurosci Lett*, **266** : 125–8.

- Jancke, L., Shah, N. J., Posse, S., Grosse-Ryuken, M. et Muller-Gartner, H. W. (1998). Intensity coding of auditory stimuli : an fMRI study, *Neuropsychologia*, **36** : 875–83.
- Jervis, B. W., Nichols, M. J., Johnson, T. E., Allen, E. et Hudson, N. R. (1983). A fundamental investigation of the composition of auditory evoked potentials, *IEEE Trans Biomed Eng*, **30** : 43–50.
- Johnson, B. W., Hautus, M. et Clapp, W. C. (2003). Neural activity associated with binaural processes for the perceptual segregation of pitch, *Clin Neurophysiol*, **114** : 2245–50.
- Jokeit, H. et Makeig, S. (1994). Different event-related patterns of gamma-band power in brain waves of fast- and slow-reacting subjects, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **91** : 6339–43.
- Kaas, J. H. et Hackett, T. A. (1999). 'What' and 'where' processing in auditory cortex, *Nat Neurosci*, **2** : 1045–7.
- Kaas, J. H. et Hackett, T. A. (2000). Subdivisions of auditory cortex and processing streams in primates, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **97** : 11793–9.
- Kaas, J. H., Hackett, T. A. et Tramo, M. J. (1999). Auditory processing in primate cerebral cortex, *Curr Opin Neurobiol*, **9** : 164–170.
- Kaiser, J. et Bertrand, O. (2003). Dynamics of working memory for moving sounds : an event-related potential and scalp current density study, *Neuroimage*, **19** : 1427–38.
- Kaiser, J., Birbaumer, N. et Lutzenberger, W. (2002a). Magnetic oscillatory responses to lateralization changes of natural and artificial sounds in humans, *Eur J Neurosci*, **15** : 345–54.
- Kaiser, J., Hertrich, I., Ackermann, H. et Lutzenberger, W. (2006). Gamma-band activity over early sensory areas predicts detection of changes in audiovisual speech stimuli, *Neuroimage*, **30** : 1376–82.
- Kaiser, J. et Lutzenberger, W. (2001). Parietal gamma-band activity during auditory spatial precueing of motor responses, *Neuroreport*, **12** : 3479–82.
- Kaiser, J. et Lutzenberger, W. (2004). Frontal gamma-band activity in magnetoencephalogram during auditory oddball processing, *Neuroreport*, **15** : 2185–8.
- Kaiser, J. et Lutzenberger, W. (2005a). Cortical oscillatory activity and the dynamics of auditory memory processing, *Rev Neurosci*, **16** : 239–54.
- Kaiser, J. et Lutzenberger, W. (2005b). Human gamma-band activity : a window to cognitive processing, *Neuroreport*, **16** : 207–11.
- Kaiser, J., Lutzenberger, W., Ackermann, H. et Birbaumer, N. (2002b). Dynamics of gamma-band activity induced by auditory pattern changes in humans, *Cereb Cortex*, **12** : 212–21.

- Kaiser, J., Ripper, B., Birbaumer, N. et Lutzenberger, W. (2003). Dynamics of gamma-band activity in human magnetoencephalogram during auditory pattern working memory, *Neuroimage*, **20** : 816–27.
- Kajikawa, Y., de La Mothe, L., Blumell, S. et Hackett, T. A. (2005). A comparison of neuron response properties in areas A1 and CM of the marmoset monkey auditory cortex : tones and broadband noise, *J Neurophysiol*, **93** : 22–34.
- Kaneko, K., Fujiki, N. et Hari, R. (2003). Binaural interaction in the human auditory cortex revealed by neuromagnetic frequency tagging : no effect of stimulus intensity, *Hear Res*, **183** : 1–6.
- Kang, X., Bertrand, O., Alho, K., Yund, E. W., Herron, T. J. et Woods, D. L. (2004). Local landmark-based mapping of human auditory cortex, *Neuroimage*, **22** : 1657–70.
- Kanwal, Jagmeet S, Medvedev, Andrei V et Micheyl, Christophe (2003). Neurodynamics for auditory stream segregation : tracking sounds in the mustached bat's natural environment, *Network : Computation in Neural Systems*, **14** : 413.
- Kastner, S., Pinsk, M. A., De Weerd, P., Desimone, R. et Ungerleider, L. G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation, *Neuron*, **22** : 751–61.
- Kastner, S. et Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex, *Annu Rev Neurosci*, **23** : 315–41.
- Kaukoranta, E., Sams, M., Hari, R., Hamalainen, M. et Naatanen, R. (1989). Reactions of human auditory cortex to a change in tone duration, *Hear Res*, **41** : 15–21.
- Kawashima, R., Imaizumi, S., Mori, K., Okada, K., Goto, R., Kiritani, S., Ogawa, A. et Fukuda, H. (1999). Selective visual and auditory attention toward utterances—a PET study, *Neuroimage*, **10** : 209–15.
- Kemp, D.T. (1978). Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system, *J Acoust Soc Am*, **64** : 1386–1391.
- Khalfa, S., Bougeard, R., Morand, N., Veuille, E., Isnard, J., Guenot, M., Ryvlin, P., Fischer, C. et Collet, L. (2001). Evidence of peripheral auditory activity modulation by the auditory cortex in humans, *Neuroscience*, **104** : 347–58.
- Knight, R. T., Hillyard, S. A., Woods, D. L. et Neville, H. J. (1981). The effects of frontal cortex lesions on event-related potentials during auditory selective attention, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **52** : 571–82.
- Knight, R. T., Staines, W. R., Swick, D. et Chao, L. L. (1999). Prefrontal cortex regulates inhibition and excitation in distributed neural networks, *Acta Psychol (Amst)*, **101** : 159–78.
- Knight, R.T., Scabini, D. et Woods, D.L. (1989). Prefrontal cortex gating of auditory transmission in humans, *Brain Res*, **504** : 338–342.

- Kok, A., Ridderinkhof, K. R. et Ullsperger, M. (2006). The control of attention and actions : current research and future developments, *Brain Res*, **1105** : 1–6.
- Kosaki, H., Hashikawa, T., He, J. et Jones, E. G. (1997). Tonotopic organization of auditory cortical fields delineated by parvalbumin immunoreactivity in macaque monkeys, *J Comp Neurol*, **386** : 304–16.
- Kreiter, A. K. et Singer, W. (1996). Stimulus-dependent synchronization of neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey, *J Neurosci*, **16** : 2381–96.
- Kreiter, A.K. et Singer, W. (1992). Oscillatory neuronal responses in the visual cortex of the awake macaque monkey, *Eur J Neurosci*, **4** : 369–375.
- Krumbholz, K., Schonwiesner, M., Rubsamen, R., Zilles, K., Fink, G. R. et von Cramon, D. Y. (2005a). Hierarchical processing of sound location and motion in the human brainstem and planum temporale, *Eur J Neurosci*, **21** : 230–8.
- Krumbholz, K., Schonwiesner, M., von Cramon, D. Y., Rubsamen, R., Shah, N. J., Zilles, K. et Fink, G. R. (2005b). Representation of interaural temporal information from left and right auditory space in the human planum temporale and inferior parietal lobe, *Cereb Cortex*, **15** : 317–24.
- Kruse, W. et Eckhorn, R. (1996). Inhibition of sustained gamma oscillations (35-80 Hz) by fast transient responses in cat visual cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **93** : 6112–7.
- Lachaux, J. P., George, N., Tallon-Baudry, C., Martinerie, J., Hugueville, L., Minotti, L., Kahane, P. et Renault, B. (2005). The many faces of the gamma band response to complex visual stimuli, *Neuroimage*, **25** : 491–501.
- Lakatos, P., Szilagyi, N., Pincze, Z., Rajkai, C., Ulbert, I. et Karmos, G. (2004). Attention and arousal related modulation of spontaneous gamma-activity in the auditory cortex of the cat, *Brain Res Cogn Brain Res*, **19** : 1–9.
- Leiberg, S., Kaiser, J. et Lutzenberger, W. (2006). Gamma-band activity dissociates between matching and nonmatching stimulus pairs in an auditory delayed matching-to-sample task, *Neuroimage*, **30** : 1357–64.
- Lepsien, J. et Nobre, A. C. (2006). Cognitive control of attention in the human brain : insights from orienting attention to mental representations, *Brain Res*, **1105** : 20–31.
- Lewis, J. W., Beauchamp, M. S. et DeYoe, E. A. (2000). A comparison of visual and auditory motion processing in human cerebral cortex, *Cereb Cortex*, **10** : 873–88.
- Lewis, J. W. et Van Essen, D. C. (2000). Corticocortical connections of visual, sensorimotor, and multimodal processing areas in the parietal lobe of the macaque monkey, *J Comp Neurol*, **428** : 112–37.
- Liégeois-Chauvel, C., Lorenzi, C., Trebuchon, A., Regis, J. et Chauvel, P. (2004). Temporal envelope processing in the human left and right auditory cortices, *Cereb Cortex*, **14** : 731–40.

- Liégeois-Chauvel, C., Musolino, A., Badier, J.M., Marquis, P. et Chauvel, P. (1994). Evoked potentials recorded from the auditory cortex in man : evaluation and topography of the middle latency components, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **92** : 204–214.
- Liégeois-Chauvel, C., Musolino, A. et Chauvel, P. (1991). Localization of the primary auditory area in man, *Brain*, **114** : 139–51.
- Linden, J. F., Grunewald, A. et Andersen, R. A. (1999). Responses to auditory stimuli in macaque lateral intraparietal area. II. Behavioral modulation, *J Neurophysiol*, **82** : 343–58.
- Linden, R.D., Picton, T.W., Hamel, G. et Campbell, K.B. (1987). Human auditory steady-state evoked potentials during selective attention, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **66** : 145–159.
- Lins, O. G. et Picton, T. W. (1995). Auditory steady-state responses to multiple simultaneous stimuli, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **96** : 420–32.
- Lipschutz, B., Kolinsky, R., Damhaut, P., Wikler, D. et Goldman, S. (2002). Attention-dependent changes of activation and connectivity in dichotic listening, *Neuroimage*, **17** : 643–56.
- Lockwood, A. H., Salvi, R. J., Coad, M. L., Arnold, S. A., Wack, D. S., Murphy, B. W. et Burkard, R. F. (1999). The functional anatomy of the normal human auditory system : responses to 0.5 and 4.0 kHz tones at varied intensities, *Cereb Cortex*, **9** : 65–76.
- Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T. et Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal, *Nature*, **412** : 150–7.
- Lu, T., Liang, L. et Wang, X. (2001). Temporal and rate representations of time-varying signals in the auditory cortex of awake primates, *Nat Neurosci*, **4** : 1131–8.
- Luck, S. J., Chelazzi, L., Hillyard, S. A. et Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex, *J Neurophysiol*, **77** : 24–42.
- Luck, S.J., Heinze, H.J., Mangun, G.R. et Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. II. Functional dissociation of P1 and N1 components, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **75** : 528–542.
- Lukas, J. H. (1980). Human auditory attention : the olivocochlear bundle may function as a peripheral filter, *Psychophysiology*, **17** : 444–52.
- Lukas, J. H. (1981). The role of efferent inhibition in human auditory attention : an examination of the auditory brainstem potentials, *Int J Neurosci*, **12** : 137–45.
- Lutzenberger, W., Ripper, B., Busse, L., Birbaumer, N. et Kaiser, J. (2002). Dynamics of gamma-band activity during an audiospatial working memory task in humans, *J Neurosci*, **22** : 5630–8.

- Maeder, P. P., Meuli, R. A., Adriani, M., Bellmann, A., Fornari, E., Thiran, J. P., Pittet, A. et Clarke, S. (2001). Distinct Pathways Involved in Sound Recognition and Localization : A Human fMRI Study, *Neuroimage*, **14** : 802–16.
- Mainy, N., Kahane, P., Minotti, L., Hoffmann, D., Bertrand, O. et Lachaux, J. P. (2007). Neural correlates of consolidation in working memory, *Hum Brain Mapp*, **28** : 183–93.
- Maison, S., Micheyl, C. et Collet, L. (2001). Influence of focused auditory attention on cochlear activity in humans, *Psychophysiology*, **38** : 35–40.
- Makela, J. P. et Hari, R. (1987). Evidence for cortical origin of the 40 Hz auditory evoked response in man, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **66** : 539–46.
- Makela, J. P., Hari, R. et Leinonen, L. (1988). Magnetic responses of the human auditory cortex to noise/square wave transitions, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, **69** : 423–30.
- Martinkauppi, S., Rama, P., Aronen, H. J., Korvenoja, A. et Carlson, S. (2000). Working memory of auditory localization, *Cereb Cortex*, **10** : 889–98.
- Mazzoni, P., Bracewell, R.M., Barash, S. et Andersen, R.A. (1996). Spatially tuned auditory responses in area LIP of macaques performing delayed memory saccades to acoustic targets, *J Neurophysiol*, **75** : 1233–1241.
- McAdams, S. (1993). Recognition of sound sources and events, dans *Thinking in sound : the cognitive psychology of human audition* (Edité par S. McAdams et E. Bigand), Oxford University Press, Oxford, p. 146–198.
- McAdams, S. (1994). Audition : physiologie, perception et cognition, dans *Traité de Psychologie Expérimentale* (Edité par M. Richelle, J. Requin et M. Robert), Presses Universitaires de France, Paris, p. 283–344.
- McAdams, S., Beauchamp, J. W. et Meneguzzi, S. (1999). Discrimination of musical instrument sounds resynthesized with simplified spectrotemporal parameters, *J Acoust Soc Am*, **105** : 882–97.
- McAdams, S. et Bigand, E. (1993). *Thinking in sound : the cognitive psychology of human audition*, Oxford University Press, Oxford.
- McDonald, K. L. et Alain, C. (2005). Contribution of harmonicity and location to auditory object formation in free field : evidence from event-related brain potentials, *J Acoust Soc Am*, **118** : 1593–604.
- Meric, C. et Collet, L. (1994). Attention and otoacoustic emissions : a review, *Neurosci Biobehav Rev*, **18** : 215–22.
- Merzenich, M.M. et Brugge, J.F. (1973). Representation of the cochlear partition on the superior temporal plane of the macaque monkey, *Brain Res*, **50** : 275–296.
- Micheyl, C., Carlyon, R. P., Gutschalk, A., Melcher, J. R., Oxenham, A. J., Rauschecker, J. P., Tian, B. et Courtenay Wilson, E. (2007). The role of auditory cortex in the formation of auditory streams, *Hear Res*.

- Micheyl, C., Tian, B., Carlyon, R. P. et Rauschecker, J. P. (2005). Perceptual organization of tone sequences in the auditory cortex of awake macaques, *Neuron*, **48** : 139–48.
- Michie, P. T., Bearpark, H. M., Crawford, J. M. et Glue, L. C. (1990). The nature of selective attention effects on auditory event-related potentials, *Biol Psychol*, **30** : 219–50.
- Michie, P. T., Solowij, N., Crawford, J. M. et Glue, L. C. (1993). The effects of between-source discriminability on attended and unattended auditory ERPs, *Psychophysiology*, **30** : 205–20.
- Middlebrooks, J. C. (2002). Auditory space processing : here, there or everywhere?, *Nat Neurosci*, **5** : 824–6.
- Miltner, W. H., Braun, C., Arnold, M., Witte, H. et Taub, E. (1999). Coherence of gamma-band EEG activity as a basis for associative learning, *Nature*, **397** : 434–6.
- Mondor, T.A. et Bregman, A.S. (1994). Allocating attention to frequency regions, *Percept Psychophys*, **56** : 268–276.
- Moore, B.C.J. (2003). *An introduction to the psychology of hearing, Fifth edition*, Academic Press, San Diego, USA.
- Moray, N. (1959). Attention in dichotic listening : affective cues and the influence of instructions, *Quarterly J Exp Psychology*, **9** : 56–60.
- Morel, A., Garraghty, P.E. et Kaas, J.H. (1993). Tonotopic organization, architectonic fields, and connections of auditory cortex in macaque monkeys, *J Comp Neurol*, **335** : 437–459.
- Morosan, P., Rademacher, J., Schleicher, A., Amunts, K., Schormann, T. et Zilles, K. (2001). Human primary auditory cortex : cytoarchitectonic subdivisions and mapping into a spatial reference system, *Neuroimage*, **13** : 684–701.
- Muller, R. A., Kleinhans, N. et Courchesne, E. (2001). Broca's area and the discrimination of frequency transitions : a functional MRI study, *Brain Lang*, **76** : 70–6.
- Nager, W., Kohlmetz, C., Joppich, G., Mobes, J. et Munte, T. F. (2003). Tracking of multiple sound sources defined by interaural time differences : brain potential evidence in humans, *Neurosci Lett*, **344** : 181–4.
- Nakahara, H., Yamada, S., Mizutani, T. et Murayama, S. (2000). Identification of the primary auditory field in archival human brain tissue via immunocytochemistry of parvalbumin, *Neurosci Lett*, **286** : 29–32.
- Neelon, M. F., Williams, J. et Garell, P. C. (2006). The effects of auditory attention measured from human electrocorticograms, *Clin Neurophysiol*, **117** : 504–21.
- Norman, D.A (1968). Toward a theory of memory and attention, *Psychological rev*, **75** : 522–536.

- Näätänen, R. (1982). Processing negativity : an evoked-potential reflection of selective attention, *Psychol Bull*, **92** : 605–40.
- Näätänen, R. (1990). The role of attention in auditory information processing as revealed by event-related potentials and other brain measures of cognitive function, *Behav Brain Res*, **13** : 201–288.
- Näätänen, R. (1992). *Attention and Brain Function*, Hillsdale, NJ.
- Näätänen, R., Gaillard, A. W. et Mantysalo, S. (1978). Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted, *Acta Psychol (Amst)*, **42** : 313–29.
- Näätänen, R., Gaillard, A.W.K. et Varey, C.A. (1981). Attention effects on auditory EPs as a function of inter-stimulus interval, *Biol Psychol*, **13** : 173–187.
- Näätänen, R. et Picton, T.W. (1987). The N1 wave of the Human electric and magnetic response to sound : a review and an analysis of the component structure, *Psychophysiology*, **24** : 375–425.
- Näätänen, R. et Winkler, I. (1999). The concept of auditory stimulus representation in cognitive neuroscience, *Psychol Bull*, **125** : 826–859.
- O’Leary, D., Andreasen, N. C., Hurtig, R.R., Torres, I.J., Flashman, L.A., Kesler, M.L., Arndt, S.V., Cizadlo, T.J., Ponto, L. L.B., Watkins, G.L. et Hichwa, R. D. (1997). Auditory and visual attention assessed with PET, *Hum Brain Mapp*, **5** : 422–436.
- Palmer, A. R. et Summerfield, A. Q. (2002). Microelectrode and neuroimaging studies of central auditory function, *Br Med Bull*, **63** : 95–105.
- Pandya, D. N. (1995). Anatomy of the auditory cortex, *Rev Neurol (Paris)*, **151** : 486–94.
- Pantev, C., Bertrand, O., Eulitz, C., Verkindt, C., Hampson, S., Schuierer, G. et Elbert, T. (1995). Specific tonotopic organizations of different areas of the human auditory cortex revealed by simultaneous magnetic and electric recordings, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **94** : 26–40.
- Pantev, C., Eulitz, C., Elbert, T. et Hoke, M. (1994). The auditory evoked sustained field : origin and frequency dependence, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **90** : 82–90.
- Pantev, C., Hoke, M., Lehnertz, K. et Lutkenhoner, B. (1989). Neuromagnetic evidence of an amplipopic organization of the human auditory cortex, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **72** : 225–31.
- Pantev, C., Hoke, M., Lehnertz, K., Lutkenhoner, B., Anogianakis, G. et Wittkowski, W. (1988). Tonotopic organization of the human auditory cortex revealed by transient auditory evoked magnetic fields, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **69** : 160–70.
- Pantev, C., Makeig, S., Hoke, M., Galambos, R., Hampson, S. et Gallen, C. (1991). Human auditory evoked gamma-band magnetic fields, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **88** : 8996–9000.

- Pantev, C., Roberts, L. E., Elbert, T., Ross, B. et Wienbruch, C. (1996). Tonotopic organization of the sources of human auditory steady-state responses, *Hear Res*, **101** : 62–74.
- Parasuraman, R., Richer, F. et Beatty, J. (1982). Detection and recognition : Concurrent processes in perception, *Percept Psychophys*, **31** : 1–12.
- Patterson, R. D., Uppenkamp, S., Johnsrude, I. S. et Griffiths, T. D. (2002). The processing of temporal pitch and melody information in auditory cortex, *Neuron*, **36** : 767–76.
- Pavani, F., Macaluso, E., Warren, J., Driver, J. et Griffiths, T. (2002). A common cortical substrate activated by horizontal and vertical sound movement in the human brain, *Curr Biol*, **12** : 1584.
- Penagos, H., Melcher, J. R. et Oxenham, A. J. (2004). A neural representation of pitch salience in nonprimary human auditory cortex revealed with functional magnetic resonance imaging, *J Neurosci*, **24** : 6810–5.
- Penhune, V.B., Zatorre, R.J., MacDonald, J.D. et Evans, A.C. (1996). Interhemispheric anatomical differences in human primary auditory cortex : probabilistic mapping and volume measurement from magnetic resonance scans, *Cerebral Cortex*, **6** : 661–672.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O., Giard, M. H. et Echallier, J. F. (1987). Mapping of scalp potentials by surface spline interpolation, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **66** : 75–81.
- Perrot, X., Ryvlin, P., Isnard, J., Guenot, M., Catenoix, H., Fischer, C., Mauguiere, F. et Collet, L. (2006). Evidence for corticofugal modulation of peripheral auditory activity in humans, *Cereb Cortex*, **16** : 941–8.
- Petkov, C. I., Kang, X., Alho, K., Bertrand, O., Yund, E. W. et Woods, D. L. (2004). Attentional modulation of human auditory cortex, *Nat Neurosci*, **7** : 658–63.
- Petkov, C. I., Kayser, C., Augath, M. et Logothetis, N. K. (2006). Functional imaging reveals numerous fields in the monkey auditory cortex, *PLoS Biol*, **4** : e215.
- Phan, M. L. et Recanzone, G. H. (2007). Single-neuron responses to rapidly presented temporal sequences in the primary auditory cortex of the awake macaque monkey, *J Neurophysiol*, **97** : 1726–37.
- Pickles, J.O. (1988). *An introduction to the physiology of hearing*, Academic Press, London.
- Picton, T. W., Woods, D. L. et Proulx, G. B. (1978a). Human auditory sustained potentials. I. The nature of the response, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **45** : 186–97.
- Picton, T. W., Woods, D. L. et Proulx, G. B. (1978b). Human auditory sustained potentials. II. Stimulus relationships, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **45** : 198–210.
- Picton, T.W. (1980). The use of human event-related potentials in psychology, dans *Techniques in Psychophysiology* (Edité par I. Martin et P.H. Venables), Wiley, New York, USA, p. 357–395.

- Picton, T.W. et Hillyard, S.A. (1974). Human auditory evoked potentials. II. Effects of attention, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **36** : 191–199.
- Platel, H., Price, C., Baron, J. C., Wise, R., Lambert, J., Frackowiak, R. S., Lechevalier, B. et Eustache, F. (1997). The structural components of music perception. A functional anatomical study, *Brain*, **120** : 229–43.
- Poremba, A., Saunders, R. C., Crane, A. M., Cook, M., Sokoloff, L. et Mishkin, M. (2003). Functional mapping of the primate auditory system, *Science*, **299** : 568–72.
- Posner, M.I. (1978). *Chronometric explorations of mind*, Lawrence Erlbaum, Hillsdale, N.J.
- Proverbio, A. M., Minniti, A. et Zani, A. (1998). Electrophysiological evidence of a perceptual precedence of global vs. local visual information, *Brain Res Cogn Brain Res*, **6** : 321–34.
- Pugh, K. R., Offowitz, B. A., Shaywitz, S. E., Fulbright, R. K., Byrd, D., Skudlarski, P., Shankweiler, D. P., Katz, L., Constable, R. T., Fletcher, J., Lacadie, C., Marchione, K. et Gore, J. C. (1996). Auditory selective attention : an fMRI investigation, *Neuroimage*, **4** : 159–73.
- Purcell, D. W., John, S. M., Schneider, B. A. et Picton, T. W. (2004). Human temporal auditory acuity as assessed by envelope following responses, *J Acoust Soc Am*, **116** : 3581–93.
- Rademacher, J., Caviness, Jr., V. S., Steinmetz, H. et Galaburda, A. M. (1993). Topographical variation of the human primary cortices : implications for neuroimaging, brain mapping, and neurobiology, *Cereb Cortex*, **3** : 313–29.
- Rademacher, J., Morosan, P., Schormann, T., Schleicher, A., Werner, C., Freund, H. J. et Zilles, K. (2001). Probabilistic mapping and volume measurement of human primary auditory cortex, *Neuroimage*, **13** : 669–83.
- Rama, P., Paavilainen, L., Anourova, I., Alho, K., Reinikainen, K., Sipila, S. et Carlson, S. (2000). Modulation of slow brain potentials by working memory load in spatial and nonspatial auditory tasks, *Neuropsychologia*, **38** : 913–922.
- Rama, P., Poremba, A., Sala, J. B., Yee, L., Malloy, M., Mishkin, M. et Courtney, S. M. (2004). Dissociable functional cortical topographies for working memory maintenance of voice identity and location, *Cereb Cortex*, **14** : 768–80.
- Rauschecker, J. P. (1998a). Cortical processing of complex sounds, *Curr Opin Neurobiol*, **8** : 516–21.
- Rauschecker, J. P. et Tian, B. (2000). Mechanisms and streams for processing of "what" and "where" in auditory cortex, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **97** : 11800–6.
- Rauschecker, J. P. et Tian, B. (2004). Processing of band-passed noise in the lateral auditory belt cortex of the rhesus monkey, *J Neurophysiol*, **91** : 2578–89.
- Rauschecker, J.P. (1998b). Parallel processing in the auditory cortex of primates, *Audiol Neurootol*, **3** : 86–103.

- Rauschecker, J.P., Tian, B. et Hauser, M. (1995). Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex, *Science*, **268** : 111–114.
- Rauschecker, J.P., Tian, B., Pons, T. et Mishkin, M. (1997). Serial and parallel processing in rhesus monkey auditory cortex, *J Comp Neurol*, **382** : 89–103.
- Recanzone, G. H. (2000). Spatial processing in the auditory cortex of the macaque monkey, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **97** : 11829–35.
- Recanzone, G. H. (2001). Spatial processing in the primate auditory cortex, *Audiol Neurotol*, **6** : 178–81.
- Recanzone, G. H., Guard, D. C. et Phan, M. L. (2000a). Frequency and intensity response properties of single neurons in the auditory cortex of the behaving macaque monkey, *J Neurophysiol*, **83** : 2315–31.
- Recanzone, G. H., Guard, D. C., Phan, M. L. et Su, T. K. (2000b). Correlation between the activity of single auditory cortical neurons and sound-localization behavior in the macaque monkey, *J Neurophysiol*, **83** : 2723–39.
- Reinke, K. S., He, Y., Wang, C. et Alain, C. (2003). Perceptual learning modulates sensory evoked response during vowel segregation, *Brain Res Cogn Brain Res*, **17** : 781–91.
- Ribary, U., Ioannides, A. A., Singh, K. D., Hasson, R., Bolton, J. P., Lado, F., Mogilner, A. et Llinas, R. (1991). Magnetic field tomography of coherent thalamocortical 40-Hz oscillations in humans, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **88** : 11037–41.
- Ritter, W., Sussman, E. et Molholm, S. (2000). Evidence that the mismatch negativity system works on the basis of objects, *Neuroreport*, **11** : 61–3.
- Rivier, F. et Clarke, S. (1997). Cytochrome oxidase, acetylcholinesterase, and NADPH-diaphorase staining in human supratemporal and insular cortex : evidence for multiple auditory areas, *Neuroimage*, **6** : 288–304.
- Romani, G. L. (1986). Tonotopic organization of the human auditory cortex revealed by steady state neuromagnetic measurements, *Acta Otolaryngol Suppl*, **432** : 33–4.
- Romani, G. L., Williamson, S. J. et Kaufman, L. (1982). Tonotopic organization of the human auditory cortex, *Science*, **216** : 1339–40.
- Romanski, L. M., Averbek, B. B. et Diltz, M. (2004). Neural representation of vocalizations in the primate ventrolateral prefrontal cortex, *J Neurophysiol*, **93** : 734–47.
- Romanski, L. M., Bates, J. F. et Goldman-Rakic, P. S. (1999a). Auditory belt and parabelt projections to the prefrontal cortex in the rhesus monkey, *J Comp Neurol*, **403** : 141–57.
- Romanski, L. M., Tian, B., Fritz, J., Mishkin, M., Goldman-Rakic, P. S. et Rauschecker, J. P. (1999b). Dual streams of auditory afferents target multiple domains in the primate prefrontal cortex, *Nat Neurosci*, **2** : 1131–6.

- Ross, B., Borgmann, C., Draganova, R., Roberts, L. E. et Pantev, C. (2000). A high-precision magnetoencephalographic study of human auditory steady-state responses to amplitude-modulated tones, *J Acoust Soc Am*, **108** : 679–91.
- Ross, B., Picton, T. W., Herdman, A. T. et Pantev, C. (2004). The effect of attention on the auditory steady-state response, *Neurol Clin Neurophysiol*, **2004** : 22.
- Ruusuvirta, T. et Huotilainen, M. (2005). The fast detection of rare auditory feature conjunctions in the human brain as revealed by cortical gamma-band electroencephalogram, *Neuroscience*, **130** : 91–4.
- Salenius, S., Salmelin, R., Neuper, C., Pfurtscheller, G. et Hari, R. (1996). Human cortical 40 Hz rhythm is closely related to EMG rhythmicity, *Neurosci Lett*, **213** : 75–8.
- Scharf, B., Quigley, S., Aoki, C., Peachey, N. et Reeves, H. (1987). Focused auditory attention and frequency selectivity, *Percept Psychophys*, **42** : 215–223.
- Scherg, M., Vajsar, J. et Picton, T.W. (1989). A source analysis of the late human auditory evoked potentials, *Journal of Cognitive Neuroscience*, **1** : 336–355.
- Schonwiesner, M., Krumbholz, K., Rubsamen, R., Fink, G. R. et von Cramon, D. Y. (2007). Hemispheric asymmetry for auditory processing in the human auditory brain stem, thalamus, and cortex, *Cereb Cortex*, **17** : 492–9.
- Schonwiesner, M., Rubsamen, R. et von Cramon, D. Y. (2005a). Hemispheric asymmetry for spectral and temporal processing in the human antero-lateral auditory belt cortex, *Eur J Neurosci*, **22** : 1521–8.
- Schonwiesner, M., Rubsamen, R. et von Cramon, D. Y. (2005b). Spectral and temporal processing in the human auditory cortex—revisited, *Ann N Y Acad Sci*, **1060** : 89–92.
- Sederberg, P. B., Kahana, M. J., Howard, M. W., Donner, E. J. et Madsen, J. R. (2003). Theta and gamma oscillations during encoding predict subsequent recall, *J Neurosci*, **23** : 10809–14.
- Shannon, R. V., Zeng, F. G., Kamath, V., Wygonski, J. et Ekelid, M. (1995). Speech recognition with primarily temporal cues, *Science*, **270** : 303–4.
- Shomstein, S. et Yantis, S. (2004). Control of attention shifts between vision and audition in human cortex, *J Neurosci*, **24** : 10702–6.
- Shomstein, S. et Yantis, S. (2006). Parietal cortex mediates voluntary control of spatial and nonspatial auditory attention, *J Neurosci*, **26** : 435–9.
- Singer, W. (1994). Coherence as an organizing principle of cortical functions, *Int Rev Neurobiol*, **37** : 153–83 ; discussion 203–7.
- Singer, W., Engel, A.K., Kreiter, A.K., Munk, M.H.J., Neuenschwander, S. et Roelfsema, P.R. (1997). Neuronal assemblies : necessity, signature and detectability, *Trends Cogn Sci*, **1** : 252–261.

- Snyder, J. S., Alain, C. et Picton, T. W. (2006). Effects of attention on neuroelectric correlates of auditory stream segregation, *J Cogn Neurosci*, **18** : 1–13.
- Steinmetz, H., Volkman, J., Jancke, L. et Freund, H. J. (1991). Anatomical left-right asymmetry of language-related temporal cortex is different in left- and right-handers, *Ann Neurol*, **29** : 315–9.
- Stricanne, B., Andersen, R. A. et Mazzoni, P. (1996). Eye-centered, head-centered, and intermediate coding of remembered sound locations in area LIP, *J Neurophysiol*, **76** : 2071–6.
- Summerfield, C. et Mangels, J. A. (2005). Functional coupling between frontal and parietal lobes during recognition memory, *Neuroreport*, **16** : 117–22.
- Sunaert, S., Van Hecke, P., Marchal, G. et Orban, G. A. (1999). Motion-responsive regions of the human brain, *Exp Brain Res*, **127** : 355–70.
- Sunaert, S., Van Hecke, P., Marchal, G. et Orban, G. A. (2000). Attention to speed of motion, speed discrimination, and task difficulty : an fMRI study, *Neuroimage*, **11** : 612–23.
- Sussman, E., Ritter, W. et Vaughan, Jr., H. G. (1998). Attention affects the organization of auditory input associated with the mismatch negativity system, *Brain Res*, **789** : 130–8.
- Sussman, E., Ritter, W. et Vaughan, Jr., H. G. (1999). An investigation of the auditory streaming effect using event-related brain potentials, *Psychophysiology*, **36** : 22–34.
- Sussman, E. S., Bregman, A. S., Wang, W. J. et Khan, F. J. (2005). Attentional modulation of electrophysiological activity in auditory cortex for unattended sounds within multistream auditory environments, *Cogn Affect Behav Neurosci*, **5** : 93–110.
- Talavage, T. M., Sereno, M. I., Melcher, J. R., Ledden, P. J., Rosen, B. R. et Dale, A. M. (2004). Tonotopic organization in human auditory cortex revealed by progressions of frequency sensitivity, *J Neurophysiol*, **91** : 1282–96.
- Tallon-Baudry, C. et Bertrand, O. (1999). Oscillatory gamma activity in humans and its role in object representation, *Trends Cogn Sci*, **3** : 151–162.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C. et Pernier, J. (1996). Stimulus specificity of phase-locked and non-phase-locked 40 Hz visual responses in human, *J Neurosci*, **16** : 4240–9.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Delpuech, C. et Pernier, J. (1997). Oscillatory gamma-band (30-70 Hz) activity induced by a visual search task in humans, *J Neurosci*, **17** : 722–34.
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Henaff, M. A., Isnard, J. et Fischer, C. (2005). Attention Modulates Gamma-band Oscillations Differently in the Human Lateral Occipital Cortex and Fusiform Gyrus, *Cereb Cortex*, **15** : 654–662.

- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F. et Pernier, J. (1998). Induced gamma-band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans, *J Neurosci*, **18** : 4244–54.
- Tardif, E. et Clarke, S. (2001). Intrinsic connectivity of human auditory areas : a tracing study with DiI, *Eur J Neurosci*, **13** : 1045–50.
- Tata, M. S. et Ward, L. M. (2005). Spatial attention modulates activity in a posterior "where" auditory pathway, *Neuropsychologia*, **43** : 509–16.
- Tervaniemi, M. et Hugdahl, K. (2003). Lateralization of auditory-cortex functions, *Brain Res Brain Res Rev*, **43** : 231–46.
- Thivard, L., Belin, P., Zilbovicius, M., Poline, J. B. et Samson, Y. (2000). A cortical region sensitive to auditory spectral motion, *Neuroreport*, **11** : 2969–72.
- Tian, B. et Rauschecker, J. P. (2004). Processing of frequency-modulated sounds in the lateral auditory belt cortex of the rhesus monkey, *J Neurophysiol*, **92** : 2993–3013.
- Tian, B., Reser, D., Durham, A., Kustov, A. et Rauschecker, J. P. (2001). Functional specialization in rhesus monkey auditory cortex, *Science*, **292** : 290–3.
- Tiitinen, H., Salminen, N. H., Palomaki, K. J., Mäkinen, V. T., Alku, P. et May, P. J. (2006). Neuromagnetic recordings reveal the temporal dynamics of auditory spatial processing in the human cortex, *Neurosci Lett*, **396** : 17–22.
- Trautner, P., Rosburg, T., Dietl, T., Fell, J., Korzyukov, O. A., Kurthen, M., Schaller, C., Elger, C. E. et Boutros, N. N. (2006). Sensory gating of auditory evoked and induced gamma band activity in intracranial recordings, *Neuroimage*, **32** : 790–8.
- Treisman, A.M. (1960). Contextual cues in selective listening, *Quarterly J Exp Psychology : Human percept perf*, **12** : 242–248.
- Upadhyay, J., Ducros, M., Knaus, T. A., Lindgren, K. A., Silver, A., Tager-Flusberg, H. et Kim, D. S. (2006). Function and Connectivity in Human Primary Auditory Cortex : A Combined fMRI and DTI Study at 3 Tesla, *Cereb Cortex*.
- van Norden, L.P.A.S. (1975). *Temporal coherence in the perception of tone sequences.*, Thèse de doctorat, Eindhoven University of Technology.
- Verkindt, C., Bertrand, O., Perrin, F., Echallier, J.F. et Pernier, J. (1995). Tonotopic organization of the human auditory cortex : N100 topography and multiple dipole analysis, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **96** : 143–156.
- Vidal, J. R., Chaumon, M., O'Regan, J. K. et Tallon-Baudry, C. (2006). Visual grouping and the focusing of attention induce gamma-band oscillations at different frequencies in human magnetoencephalogram signals, *J Cogn Neurosci*, **18** : 1850–62.
- Voisin, J., Bidet-Caulet, A., Bertrand, O. et Fonlupt, P. (2006). Listening in silence activates auditory areas : a functional magnetic resonance imaging study, *J Neurosci*, **26** : 273–8.

- von der Malsburg, C. (1995). Binding in models of perception and brain function, *Curr Opin Neurobiol*, **5** : 520–6.
- von der Malsburg, C. et Schneider, W. (1986). A neural cocktail-party processor, *Biol Cybern*, **54** : 29–40.
- Wallace, M. N., Johnston, P. W. et Palmer, A. R. (2002). Histochemical identification of cortical areas in the auditory region of the human brain, *Exp Brain Res*, **143** : 499–508.
- Wang, X. (2007). Neural coding strategies in auditory cortex, *Hear Res*.
- Warren, J. D. et Griffiths, T. D. (2003). Distinct mechanisms for processing spatial sequences and pitch sequences in the human auditory brain, *J Neurosci*, **23** : 5799–804.
- Warren, J. D., Uppenkamp, S., Patterson, R. D. et Griffiths, T. D. (2003). Separating pitch chroma and pitch height in the human brain, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **100** : 10038–42.
- Warren, J. D., Zielinski, B. A., Green, G. G., Rauschecker, J. P. et Griffiths, T. D. (2002). Perception of sound-source motion by the human brain, *Neuron*, **34** : 139–48.
- Warren, J. E., Wise, R. J. et Warren, J. D. (2005). Sounds do-able : auditory-motor transformations and the posterior temporal plane, *Trends Neurosci*, **28** : 636–43.
- Weeks, R. A., Aziz-Sultan, A., Bushara, K. O., Tian, B., Wessinger, C. M., Dang, N., Rauschecker, J. P. et Hallett, M. (1999). A PET study of human auditory spatial processing, *Neurosci Lett*, **262** : 155–8.
- Wessinger, C. M., VanMeter, J., Tian, B., Van Lare, J., Pekar, J. et Rauschecker, J. P. (2001). Hierarchical Organization of the Human Auditory Cortex Revealed by Functional Magnetic Resonance Imaging, *J Cogn Neurosci*, **13** : 1–7.
- Westbury, C. F., Zatorre, R. J. et Evans, A. C. (1999). Quantifying variability in the planum temporale : a probability map, *Cereb Cortex*, **9** : 392–405.
- Widmann, A., Gruber, T., Kujala, T., Tervaniemi, M. et Schroger, E. (2007). Binding Symbols and Sounds : Evidence from Event-Related Oscillatory Gamma-Band Activity, *Cereb Cortex*.
- Winkler, I., Sussman, E., Tervaniemi, M., Horvath, J., Ritter, W. et Naatanen, R. (2003a). Preattentive auditory context effects, *Cogn Affect Behav Neurosci*, **3** : 57–77.
- Winkler, I., Teder-Salejarvi, W. A., Horvath, J., Naatanen, R. et Sussman, E. (2003b). Human auditory cortex tracks task-irrelevant sound sources, *Neuroreport*, **14** : 2053–6.
- Woldorff, M., Hansen, J.C. et Hillyard, S.A. (1987). Evidence for effects of selective attention in the Mid-Latency range of the human auditory event-related potential, *Curr trends event-related potentials research (EEG suppl. 40)*, p. 146–154.
- Woldorff, M. G., Gallen, C. C., Hampson, S. A., Hillyard, S. A., Pantev, C., Sobel, D. et Bloom, F. E. (1993). Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention, *Proc Natl Acad Sci U S A*, **90** : 8722–6.

- Woldorff, M. G., Hazlett, C. J., Fichtenholtz, H. M., Weissman, D. H., Dale, A. M. et Song, A. W. (2004). Functional parcellation of attentional control regions of the brain, *J Cogn Neurosci*, **16** : 149–65.
- Woldorff, M.G. et Hillyard, S.A. (1991). Modulation of early auditory processing during selective listening to rapidly presented tones, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, **79** : 170–191.
- Woodruff, P. W., Benson, R. R., Bandettini, P. A., Kwong, K. K., Howard, R. J., Talavage, T., Belliveau, J. et Rosen, B. R. (1996). Modulation of auditory and visual cortex by selective attention is modality-dependent, *Neuroreport*, **7** : 1909–13.
- Woods, D. L. (1995). The component structure of the N1 wave of the human auditory evoked potential, *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl*, **44** : 102–9.
- Woods, D. L., Alho, K. et Algazi, A. (1993). Intermodal selective attention : evidence for processing in tonotopic auditory fields, *Psychophysiology*, **30** : 287–95.
- Woods, D. L. et Knight, R. T. (1986). Electrophysiologic evidence of increased distractibility after dorsolateral prefrontal lesions, *Neurology*, **36** : 212–6.
- Woods, D.L., Alho, K. et Algazi, A. (1991). Brain potential signs of feature processing during auditory selective attention, *Neuroreport*, **2** : 189–192.
- Woods, T. M., Lopez, S. E., Long, J. H., Rahman, J. E. et Recanzone, G. H. (2006). Effects of stimulus azimuth and intensity on the single-neuron activity in the auditory cortex of the alert macaque monkey, *J Neurophysiol*, **96** : 3323–37.
- Wu, C. T., Weissman, D. H., Roberts, K. C. et Woldorff, M. G. (2007). The neural circuitry underlying the executive control of auditory spatial attention, *Brain Res*, **1134** : 187–98.
- Xiang, J., Chuang, S., Wilson, D., Otsubo, H., Pang, E., Holowka, S., Sharma, R., Ochi, A. et Chitoku, S. (2002). Sound motion evoked magnetic fields, *Clin Neurophysiol*, **113** : 1–9.
- Yang, Y., Engelen, A., Engelen, W., Xu, S., Stern, E. et Silbersweig, D. A. (2000). A silent event-related functional MRI technique for brain activation studies without interference of scanner acoustic noise, *Magn Reson Med*, **43** : 185–90.
- Yuval-Greenberg, S. et Deouell, L. Y. (2007). What you see is not (always) what you hear : induced gamma band responses reflect cross-modal interactions in familiar object recognition, *J Neurosci*, **27** : 1090–6.
- Yvert, B., Crouzeix, A., Bertrand, O., Seither-Preisler, A. et Pantev, C. (2001). Multiple supratemporal sources of magnetic and electric auditory evoked middle latency components in humans, *Cereb Cortex*, **11** : 411–23.
- Yvert, B., Fischer, C., Bertrand, O. et Pernier, J. (2005). Localization of human supratemporal auditory areas from intracerebral auditory evoked potentials using distributed source models, *Neuroimage*, **28** : 140–53.

- Yvert, B., Fischer, C., Guenot, M., Krolak-Salmon, P., Isnard, J. et Pernier, J. (2002). Simultaneous intracerebral EEG recordings of early auditory thalamic and cortical activity in human, *Eur J Neurosci*, **16** : 1146–50.
- Zatorre, R. J. et Belin, P. (2001). Spectral and temporal processing in human auditory cortex, *Cereb Cortex*, **11** : 946–53.
- Zatorre, R. J., Belin, P. et Penhune, V. B. (2002a). Structure and function of auditory cortex : music and speech, *Trends Cogn Sci*, **6** : 37–46.
- Zatorre, R. J., Bouffard, M., Ahad, P. et Belin, P. (2002b). Where is 'where' in the human auditory cortex ?, *Nat Neurosci*, **5** : 905–9.
- Zatorre, R. J., Evans, A. C. et Meyer, E. (1994). Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch, *J Neurosci*, **14** : 1908–19.
- Zatorre, R. J., Mondor, T. A. et Evans, A. C. (1999). Auditory Attention to Space and Frequency Activates Similar Cerebral Systems, *Neuroimage*, **10** : 544–554.
- Zatorre, R. J. et Penhune, V. B. (2001). Spatial localization after excision of human auditory cortex, *J Neurosci*, **21** : 6321–8.

*Résumé* La perception auditive repose notamment sur la séparation des sources sonores simultanément actives (l'analyse de la scène auditive) et l'extraction d'attributs fréquentiels et spatiaux.

Nous avons précisé les mécanismes neurophysiologiques impliqués dans ces processus en explorant les réponses électrophysiologiques corticales à des flux sonores de longue durée, dans différents contextes acoustiques et attentionnels, à partir d'enregistrements EEG de surface ou intracérébraux chez l'Homme.

Les résultats suggèrent un encodage différentiel des attributs fréquentiels et spatiaux dans le cortex auditif. La perception de deux flux sonores simultanés reposerait en partie sur des mécanismes de sélectivité fréquentielle et d'habituation. L'attention auditive faciliterait la sélection d'un son dans un mélange acoustique en augmentant les réponses corticales aux informations pertinentes et en diminuant celles aux sons distrayeurs ; ces mécanismes étant contrôlés par un réseau fronto-pariétal.

### **Neurophysiological mechanisms of auditory stream perception : effects of acoustical context and attention**

*Abstract* Auditory perception is especially based on the separation of simultaneously active sound sources (auditory scene analysis) and the encoding of spatial and spectral attributes.

We have characterized the neurophysiological mechanisms underlying these processes by investigating the cortical electrophysiological responses to long-lasting auditory streams, in various acoustical and attentional contexts.

The results suggest a differential encoding of spatial and spectral features in the auditory cortex. The perception of two concurrent auditory streams would depend on frequency selectivity and habituation mechanisms. Auditory attention could facilitate sound selection in an acoustic mixture by enhancing cortical responses to relevant information and reducing responses to distracting sounds. A fronto-parietal network could be involved in the control of these mechanisms.

*Discipline* : Neuroscience

*Mots clés* : audition, attention, analyse de la scène auditive, cortex auditif, électrophysiologie, EEG, potentiels évoqués, oscillations gamma, réponse entretenue, Homme

*Keywords* : audition, attention, auditory scene analysis, auditory cortex, electrophysiology, EEG, evoked potentials, gamma oscillations, steady-state, Human

*Laboratoire* : INSERM - Unité 821, Dynamique Cérébrale et Cognition  
Centre Hospitalier Le Vinatier, Bâtiment 452  
95, boulevard Pinel  
69500 BRON