

Influence de la surdité neurosensorielle sur la perception de la hauteur tonale

David Colin

▶ To cite this version:

David Colin. Influence de la surdité neurosensorielle sur la perception de la hauteur tonale. Neurosciences. Université de Lyon, 2016. Français. NNT: 2016LYSE1340. tel-01493670

HAL Id: tel-01493670 https://theses.hal.science/tel-01493670

Submitted on 21 Mar 2017

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.



N°d'ordre NNT: 2016LYSE1340

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON

opérée au sein de l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° 476 - NSCO **Ecole Doctorale de Neurosciences et Cognition**

Spécialité de doctorat : Neurosciences

Soutenue publiquement le 12/12/2016, par : **David COLIN**

Influence de la surdité neurosensorielle sur la perception de la hauteur tonale

Devant le jury composé de :

Eric TRUY Professeur Directeur de thèse

Stéphane GALLEGO Professeur associé Directeur de thèse

Olivier DEGUINE Professeur Rapporteur

Arnaud NORENA Directeur de recherche Rapporteur

Cécile PARIETTI-WINCKLER Professeur Examinatrice

Natacha TEISSIER Professeur Examinatrice

Geneviève LINA-GRANADE Docteur Examinatrice

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université

Président du Conseil Académique

Vice-président du Conseil d'Administration

Vice-président du Conseil Formation et Vie Universitaire

Vice-président de la Commission Recherche

Directrice Générale des Services

M. le Professeur Frédéric FLEURY

M. le Professeur Hamda BEN HADID

M. le Professeur Didier REVEL

M. le Professeur Philippe CHEVALIER

M. Fabrice VALLÉE

Mme Dominique MARCHAND

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard

Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux

Faculté d'Odontologie

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation

Département de formation et Centre de Recherche en Biologie

Humaine

Directeur : M. le Professeur G.RODE

Directeur : Mme la Professeure C. BURILLON

Directeur: M. le Professeur D. BOURGEOIS

Directeur : Mme la Professeure C.

VINCIGUERRA

Directeur: M. X. PERROT

Directeur: Mme la Professeure A-M. SCHOTT

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies

Département Biologie

Département Chimie Biochimie

Département GEP

Département Informatique
Département Mathématiques
Département Mécanique

Département Physique

UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives

Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon

Polytech Lyon

Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique

Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1

Ecole Supérieure du Professorat et de l'Education

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur: M. F. DE MARCHI

Directeur: M. le Professeur F. THEVENARD

Directeur: Mme C. FELIX

Directeur: M. Hassan HAMMOURI

Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE
Directeur : M. le Professeur G. TOMANOV
Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Directeur : M. le Professeur J-C PLENET

Directeur: M. Y.VANPOULLE

Directeur : M. B. GUIDERDONI

Directeur: M. le Professeur E.PERRIN

Directeur : M. G. PIGNAULT

Directeur: M. le Professeur C. VITON

Directeur : M. le Professeur A. MOUGNIOTTE

Directeur : M. N. LEBOISNE

Résumé

Dans le cas de perte auditive neurosensorielle, la biomécanique cochléaire se trouve modifiée et les phénomènes actifs liés aux cellules ciliées sont altérés. Si les conséquences sur la baisse de sensibilité, les capacités de sélectivité fréquentielle ou la compréhension de la parole dans le bruit sont bien connus, la perception de la hauteur tonale peut également être modifiée suite à une perte neurosensorielle. Cette thèse se propose d'étudier la perception de la hauteur à travers quatre approches chez des sujets présentant une surdité neurosensorielle. La première étude s'intéresse à la diplacousie et a montré que ce phénomène était bien plus fréquent que ce que l'on pouvait imaginer. Les résultats ont montré que la perception était en règle générale plus aiguë sur l'oreille la plus lésée. La seconde étude propose une mesure catégorielle de la tonie. Les résultats ont montré que pour une même fréquence, les malentendants percevaient un son comme plus aigu que les normo-entendants. La troisième étude traite de la correspondance d'octave et de l'écoute de la musique. Les résultats montrent que la perte auditive est corrélée avec la perception de l'octave. La quatrième étude s'intéresse à la perception catégorielle des fricatives non-voisées. Les résultats montrent que la frontière catégorielle est décalée vers les fréquences graves ce qui semble être le reflet d'une perception plus aigue de ces phonèmes. Ces résultats d'expériences de psychoacoustique vont dans le sens des études menées sur des animaux montrant une modification de la carte tonotopique cochléaire et des fréquences caractéristiques des neurones lors d'une atteinte neurosensorielle. Ces observations pourraient conduire à une meilleure prise en charge des malentendants et à l'élaboration de nouveaux algorithmes sur les futures aides auditives.

Mots clés : surdité neurosensorielle, tonie, diplacousie, perception catégorielle

Abstract

In the case of sensorineural hearing loss, the cochlear mechanism is modified and the active phenomena linked to the hair cells are altered. If the effects on decreased sensitivity, frequency selectivity, or speech in noise intelligibility are well known, the perception of pitch can also be altered following a neurosensory hearing loss. This thesis proposes to study the perception of pitch with four approaches in subjects with neurosensory hearing loss. The first study focuses on diplacusis and has shown that this phenomenon is much more frequent than one could imagine. The results showed that perception was generally higher on the worse ear. The second study proposes a categorical measure of pitch. The results showed that for the same frequency, the hearing-impaired perceived a sound higher than the normal hearing listeners. The third study is about octave matching and listening to music. The results show that hearing loss correlates with the octave matching frequency. The fourth study focuses on the categorical perception of voiceless fricatives. The results show that the categorical boundary is shifted towards the low frequencies, which seems to reflect a higher perception of these phonemes. These results of psychoacoustic experiments are consistent with the studies carried out on animals showing a modification of the cochlear tonotopic map and the characteristic frequencies of the neurons in case of a neurosensory hearing loss. These observations could lead to better care for the hearing impaired and to the development of new algorithms on future hearing aids.

Keywords: sensorineural hearing loss, pitch perception, diplacusis, categorical perception

Table des matières

1.	Introduction	2
2.		
	2.1 Classification des différents types de presbyacousie	8
	2.2 Effets d'une pathologie auditive périphérique sur la perception	9
	2.3 Effets perceptuels des pathologies auditives centrales	10
	2.4 Altération du système efférent	10
	2.5 Vieillissement et latéralisation du système auditif	11
3.	Latéralisation du système auditif	13
	3.1 Ecoute dichotique et latéralisation du système auditif	13
	3.2 Exploration fonctionnelle et spécificités des deux hémisphères	16
4.	Plasticité du système auditif	21
	4.1 Plasticité développementale	
	4.2 La plasticité auditive induite ou environnementale	
	4.3 Plasticité auditive chez l'adulte	
5	Phonétique et audition	
	5.1 Eléments de phonétique	
	5.2 Perception phonétique catégorielle	
	5.3 Différents modèles de perception catégorielle	
	5.4 Cas particulier des fricatives non voisées	
6	Codage et perception de la hauteur tonale	45
	6.1 Fonctionnement du codage tonotopique	46
	6.2 Vulnérabilité des cellules ciliées externes	
	6.3 Codage temporel de l'information fréquentielle	
	6.4 Codage mixte de la hauteur	
	6.5 Codage de la hauteur tonale en périphérie	
	6.6 Codage et traitement de la hauteur dans le tronc cérébral	
	6.8 Perception d'une fréquence et de son octave	
	6.9 Echelle de perception de la fréquence	
	6.10 Altération de la perception de la hauteur tonale ······	. 75
7	Partie expérimentale	· 84
,	7.1 Etude n°1 : Diplacousie Binaurale et seuils auditifs asymétriques	85
	7.2 Etude n°2 : Fonction de tonie	
	7.3 Etude n°3 : Comparaison d'octave et perception de la musique chez le	
	malentendant appareillé	116
	7.4 Etude n°4 : Perception catégorielle des fricatives non voisées	
8	Discussion générale	
8 9	Conclusion Conclusion	
ว 10	Références bibliographiques	
10	renerences miningi apinques	1 / C

Introduction

La surdité neurosensorielle est le type de surdité le plus fréquent. Le symptôme le plus visible correspond à une diminution de la sensibilité se traduisant par une élévation des seuils auditifs. Cependant cette baisse d'audition s'accompagne d'une grande variété d'altérations de la perception auditive. Les malentendants présentent souvent des difficultés de compréhension dans la vie de tous les jours et ceci malgré l'amplification et les traitements de signaux réalisés par des appareils auditifs de plus en plus performants. Même si les aides auditives amplifient les sons et les rendent audibles, leur perception peut parfois sembler distordue ou manquer de clarté pour certains malentendants. De nombreuses études se sont intéressées aux anomalies de perception liées à une perte auditive neurosensorielle. Elles ont permis de mettre en évidence un nombre important d'altérations comme par exemple, la diminution de la sélectivité fréquentielle, des difficultés de démasquage temporel (Danaher et al., 1978), une diminution de la discrimination fréquentielle (Zurek et Formby, 1981), une baisse de l'intégration temporelle (Irwin et al., 1981).

Si les difficultés de compréhension en présence de bruits masquants sont souvent évoquées par les malentendants, la pratique de tests d'intelligibilité avec des logatomes montre souvent l'existence de distorsions de perception entrainant d'importantes confusions phonétiques. Ces confusions sont particulièrement fréquentes lorsque la perte sur les fréquences aiguës devient relativement importante. Il est fréquent qu'un /p/ soit confondu avec un /t/ ou qu'un /ʃ/ soit pris pour un /s/, ce qui reflète une mauvaise identification de la hauteur des barres d'occlusion ou des bruits de friction. De plus lors d'une réhabilitation avec des aides auditives, il n'est pas rare que ces confusions persistent et que les malentendants se

plaignent de sons trop aigus ou d'une mauvaise perception de la musique. Ces différentes remarques laissent à penser que la surdité s'accompagne chez ces patients de distorsions de la perception des fréquences.

Les expériences menées chez l'animal montrent qu'en cas d'atteinte cochléaire, les courbes d'accord des neurones sont moins fines et voient leurs fréquences caractéristiques modifiées (Müller et al. 2010 ; Henrys et al., 2016). Il est possible que chez l'homme, les lésions cochléaires entrainent des modifications de la perception des fréquences et que ces modifications aient un retentissement sur la compréhension de la parole, l'écoute de la musique ou la perception de l'environnement.

Le sujet de cette thèse a été d'étudier les anomalies de perception de l'information fréquentielle chez des sujets présentant une surdité endocochléaire de type presbyacousie. Les travaux que nous avons réalisés ont pour objectif de mesurer ces anomalies de perception de la hauteur tonale sous différents angles.

Notre première étude s'interesse à la mesure de la diplacousie chez des sujets malentendants. Cette mesure est rarement effectuée en pratique clinique et pourtant, la mesure de l'importance du décalage de perception de hauteur entre les deux oreilles pourrait aider à mieux comprendre les origines des difficultés de compréhension de la parole et les difficultés d'appréciation de l'espace sonore 3D rencontrées par les malentendants. La mesure du décalage de perception de la hauteur entre les deux oreilles constitue également un moyen d'étudier les distorsions de perception de hauteur qui peuvent passer inaperçues lorsque les atteintes sont symétriques.

La seconde étude porte sur la perception de la hauteur tonale par une mesure catégorielle de la tonie chez les malentendants. Lorsqu'un malentendant porte pour la première fois des appareils auditifs, il est bien souvent gêné par les sons aigus, en particulier pour les surdités de type presbyacousie. De part sa perte auditive, ses repères fréquentiels sont modifiés par rapport à la normale. La mesure catégorielle de tonie que nous avons effectuée dans cette seconde étude, nous apporte un

éclairage sur les différences qui peuvent exister entre normo-entendants et malentendants. La fonction de tonie des malentendants apparaît décalée significativement vers des sensations plus aigues par rapport aux normo-entendants. Ce décalage est fortement relié à la perte auditive à 1500 Hz du patient.

La troisème étude traite des distorsions de perception de la hauteur et de son influence sur la perception de la musique. Nous avons effectué une mesure d'ajustement de la fréquence à l'octave et étudié le confort d'écoute de la musique pour des malentendants appareillés. Nous avons également comparé plusieurs stratégies de réglage des appareils auditifs pour l'écoute de la musique. Les décalages de l'ajustement à l'octave semblent dépendants de l'audiométrie de chaque patient. La méthode de réglage proposée pour limiter la distortion de tonie s'est révélée être plus naturelle pour les patients que celle du fabriquant et que la méthode du ½ gain par ½ octave.

La dernière étude s'interesse aux distorsions de perception de la hauteur pour la compréhension de la parole. Nous avons axé notre travail sur les fricatives non voisées /ʃ/ et /s/ qui constituent les phonèmes les plus aigus de la langue française. En mesurant la perception catégorielle de normo-entendants et de malentendants, nous avons pu observer des différences et trouver des corrélations avec la perte auditive. Le décalage de la frontière perceptive entre les deux phonèmes par rapport aux normo-entendants, est fortement reliée à la perte auditive à 3000 Hz. Cela ne peut pas s'expliquer uniquement par un problème d'audibilité. La distortion de tonie vers une sensation plus aigue semble l'explication la plus plausible.

Dans la première partie de ce manuscrit, nous commencerons par rappeler les connaissances et les résultats d'études liées à la perception de la hauteur tonale, ainsi que les modifications liées à une perte neurosensorielle. Nous décrirons également les résultats de recherches liées à notre étude et permettant de mieux appréhender les résultats que nous avons observés.

Nous présenterons ensuite les quatre études que nous avons réalisées sur la diplacousie, la fonction de tonie, la perception de la musique, et la perception catégorielle des fricatives.

Enfin dans une discussion générale, nous proposerons des explications possibles des résultats que nous avons mesurés.

2

La presbyacousie

L'ensemble des travaux réalisés dans le cadre de cette thèse ont été effectués chez des sujets malentendants présentant une surdité neurosensorielle de type presbyacousie.

La presbyacousie est classiquement définie comme la perte auditive due au vieillissement naturel de l'oreille, par opposition à une surdité induite par une pathologie ou un traumatisme. Elle touche en majorité des personnes de plus de 65 ans et représente une des maladies neurodégénératives les plus fréquentes liées à l'âge.

Parmi les modalités sensorielles, l'audition est celle qui vieillit le moins bien. La presbyacousie est une pathologie complexe qui est le reflet d'atteintes périphériques et centrales du système auditif. Au niveau périphérique, les atteintes sont dégénératives et touchent les cellules ciliées, l'organe de Corti, le ganglion spiral et la strie vasculaire. Les conséquences sur l'audition impliquent une baisse de la sensibilité, une élévation des seuils auditifs, une sélectivité fréquentielle réduite, un phénomène de recrutement en intensité et une mauvaise compréhension dans le bruit. Les pathologies du système auditif central liées à l'âge apparaissent généralement secondairement aux déficits périphériques. Les effets centraux physiologiques entrainent une fidélité du codage temporel réduite et un affaiblissement du message efférent par le complexe olivo-cochléaire sur la mécanique cochléaire. Ceci aboutit à une perception du message sonore avec un rapport signal sur bruit réduit et des difficultés de compréhension en milieu bruyant.

La figure 2.1 décrit l'évolution moyenne de la perte auditive pour différentes tranches d'âges. Sur cette figure la perte moyenne est accentuée par la grande variabilité interindividuelle, cette moyenne ne donne pas le reflet d'une audition normale pour un âge donné mais la moyenne pour une tranche d'âge (malentendants inclus). La baisse d'audition liée à l'âge a une évolution différente d'une personne à l'autre et des sujets de 60 ans peuvent parfois présenter des seuils auditifs proches de la normale.

L'évolution typique de la presbyacousie correspond à une baisse des seuils auditifs sur les fréquences aiguës avec peu de changement en dessous de 2kHz jusqu'à l'âge de 40 ans. De 40 à 60 ans, cette baisse s'accentue et s'accompagne d'un abaissement des fréquences graves. Après l'âge de 60 ans, toutes les fréquences peuvent être touchées et la baisse d'audition est significative pour 40% des personnes (seuils auditifs supérieurs à 25 dB_{HL}). Entre 70 et 80 ans, la prévalence de la presbyacousie dépasse les 50%.

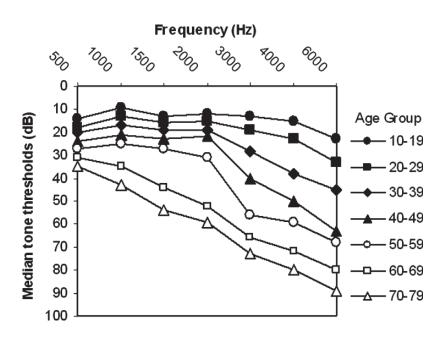


Figure 2.1. Seuils auditifs à différentes tranches d'âge (d'après Glorig et al. 1957)

2.1 Classification des différents types de presbyacousie

En se basant sur des os temporaux humains, Schuknecht (1953, 1964, 1993) établit une classification des différents types de presbyacousie qu'il classe en 6 catégories. Le premier type se caractérise par une dégénérescence de l'organe de Corti (presbyacousie sensorielle). Le second type est dû à une dégénérescence du ganglion spiral et une perte de neurones malgré la présence de cellules ciliées internes (presbyacousie neurale). La troisième forme connue sous le nom de presbyacousie métabolique ou striale, est la conséquence d'une dégénérescence de la strie vasculaire. La quatrième forme est une presbyacousie mixte avec plusieurs origines. La cinquième forme est une presbyacousie de conduction cochléaire avec de possibles changements non dégénératifs des mécanismes passifs. La sixième forme regroupe les formes indéterminées. Les apparitions isolées de pathologie délimitée de l'organe de Corti, des neurones afférents et de strie vasculaire montrent les possibilités de dégénérescences indépendantes de chaque structure. Les formes isolées de pathologies sont des exceptions dues à des facteurs environnementaux ou génétiques. Dans la majorité des cas, la perte auditive liée à l'âge est la conséquence d'une dégénérescence de plusieurs types de cellules : cellules ciliées internes et externes, neurones, fibrocytes. Les cellules ciliées externes sont en général plus fragiles que les cellules ciliées internes (Liberman et Doods, 1984). Les zones de l'apex de la cochlée sont en général moins touchées que les cellules de la partie basale de la cochlée (Bredberg, 1968) (figure 2.2 et 2.3).

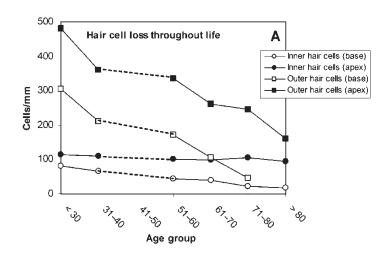


Figure 2.2. Densité des cellules ciliées internes et externes à la base et à l'apex de la cochlée en fonction de l'âge. (Bredberg 1968.)

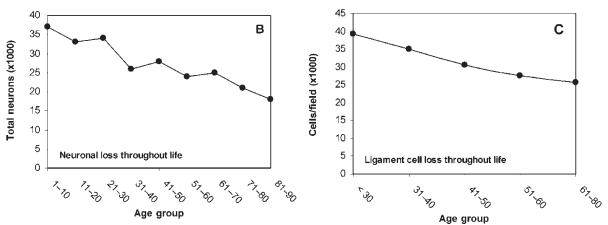


Figure 2.3 (B) Nombre de neurones en fonction de l'âge (Otte et al. 1978.) (C) Densité des fibrocytes dans le ligament spiral cochléaire en fonction de l'âge (Wright 1972.)

2.2 Effets d'une pathologie auditive périphérique sur la perception

Les modifications liées à l'âge du système auditif périphérique et central prennent différentes formes et expriment différents effets sur la perception auditive. Les effets les plus importants d'une modification périphérique sont une élévation des seuils auditifs, une réduction de la dynamique auditive et une résolution fréquentielle réduite. Ces effets sont principalement dus à une détérioration des cellules ciliées externes et à leur rôle dans les processus actifs. Ces altérations se

retrouvent dans les presbyacousies sensorielles et striales. La localisation spatiale peut également être affectée (McFadden ans Willot 1994).

La presbyacousie neurale a des effets différents puisque l'organe de Corti n'est pas touché. Les seuils auditifs, la dynamique et la résolution fréquentielle peuvent être normaux. En revanche, cette dégénérescence du ganglion spiral peut impacter les traitements plus centraux. Du fait du nombre de neurones réduits cela peut impacter la représentation du spectre et la détection de signaux ou de parole dans le bruit.

2.3 Effets perceptuels des pathologies auditives centrales

Gordon-Salant et Fitzgibbons (1993) ou encore Schneider et al. (1994) trouvèrent que les sujets âgés avec des seuils auditifs relativement bons, pouvaient présenter des problèmes de traitement temporel mis en évidence par des tests de détection d'intervalles temporels (détection de silence ou « gap detection »). Ces décalages entre sujets âgés et jeunes s'accentuaient lorsque les taches se complexifiaient.

Plusieurs études ont montré que les sujets âgés avec des seuils auditifs relativement bons avaient également des difficultés de compréhension dans le bruit (Frisina et Frisina 1997; Snell et al. 2002). Un rapport signal sur bruit supérieur était nécessaire pour atteindre la même intelligibilité pour des sujets plus jeunes. De plus, lorsque les seuils auditifs étaient abaissés, la perte périphérique s'ajoutait au déficit de processus temporel.

2.4 Altération du système efférent.

En mesurant les produits de distorsion des oto-émissions acoustiques, Frisina et al. ont pu montrer que les messages efférents déclinaient avec l'âge (Kim et al. 2002). Ils ont mesuré les oto-émissions en stimulant l'oreille controlatérale afin de mesurer la force des informations relayées par le complexe olivo-cochléaire médian.

Comme, les oto-émissions reflètent l'activité mécanique des cellules ciliées externes, la sensibilité auditive des normo-entendants dépend de l'amplification mécanique non-linéaires des cellules ciliées externes. En envoyant un stimulus composé des fréquences f_1 et f_2 (avec $f_2 > f_1$) sur une oreille normale, cela génère un son complexe enregistrable. En général, on enregistre $2f_1$ - f_2 . Fristina et al. ont mesuré les oto-émissions acoustiques dans le silence et avec un bruit large bande d'intensité modérée sur l'oreille controlatérale. Sur des cochlées en bonne santé, un tel stimulus atténue le niveau d'amplitude des oto-émissions par un processus impliquant le complexe olivo-cochléaire médian. La comparaison des oto-émissions dans le silence et en présence du bruit a permis de mettre en évidence la force de la réponse provenant du complexe olivo-cochléaire médian. Une différence significative de cet effet a été mesurée entre jeunes adultes, adultes d'âges moyen et personnes plus âgées.

Frisina et al., ont également mesuré ce phénomène sur des souris génétiquement modifiées (Jacobson et al, 2003). Ils ont mesuré des détériorations similaires liées à l'âge chez la souris et chez l'humain. Les adultes d'âge moyen ont montré une diminution de l'effet par rapport aux jeunes adultes et de tels déficits étaient évidents chez les souris âgées. Comme montré par Varghese et al. 2005, un bruit large bande est plus efficace pour supprimer les réponses des CCE controlatérales qu'un signal narrow-band ou que des sons purs.

2.5 Vieillissement et latéralisation du système auditif

L'équipe de Frisina a également examiné les effets de l'âge sur l'avantage périphérique de l'oreille droite (Tadros et al. 2005). Chez la majorité des jeunes adultes, l'oreille droite montre des seuils audiométriques plus bas et une plus grande amplitude des oto-émissions acoustiques. Tadros et al. ont comparé ces mesures chez des sujets âgés ayant un audiogramme « normal » avec ceux ayant des seuils audiométriques qui chutent sur les fréquences aiguës typiques d'une presbyacousie. Les sujets âgés ayant des seuils normaux tendaient à avoir de meilleurs seuils sur l'oreille droite et une plus grande amplitude des oto-émissions acoustiques sur cette

oreille alors que cette différence était inversée chez les sujets ayant une presbyacousie (figure 2.4). Ces résultats semblent laisser penser que cet avantage périphérique de l'oreille droite ne se perd pas avec l'âge mais fait partie des déficits liés à la presbyacousie.

Jegger et Martin (2004) ont conduit une série d'expérimentations d'écoute dichotique pour essayer d'apporter un éclairage sur les modifications hémisphériques liées à l'âge. Ils ont observé que les jeunes adultes percevaient avec plus de précision l'information qui est reçue par l'oreille droite. L'opposé semble vrai pour tout ce qui n'est pas lié à la reconnaissance de la parole. Jerger et Jordan (1992) et Jerger et al. (1994) ont apporté des preuves convaincantes que les processus asymétriques du traitement de la parole augmentaient avec l'âge. Ainsi, il y a une augmentation de l'avantage de l'oreille droite chez les sujets présentant une presbyacousie. Ces résultats étaient particulièrement significatifs sur le nombre de réponses correctes aux tests d'intelligibilité ainsi que sur le temps de réaction pour donner une réponse (Jerger et et al. 1995).

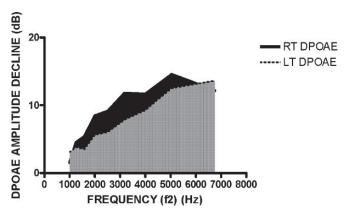


Figure 2.4 Les oto-émissions de l'oreille droite (RT DPOAE) diminuent davantage que sur l'oreille gauche (LT DPOAE) en particulier pour $f_2 = 2-5$ kHz. (Tadros et al., 2005)

3

Latéralisation du système auditif

Lors de nos études sur la perception de la hauteur, nous avons observé des différences entre l'oreille droite et l'oreille gauche qui étaient difficilement explicables par un biais sur la procédure utilisée. En effet, les deux oreilles étaient testées en même temps et les sons étaient joués automatiquement de façon aléatoire sur l'une ou l'autre des deux oreilles. C'est pourquoi nous allons présenter dans cette partie, les résultats d'études liées à la latéralisation du système auditif.

3.1 Ecoute dichotique et latéralisation du système auditif

La localisation des aires corticales pour la perception et la production de la parole furent les premières aires de spécialisation cognitive découvertes dans le cerveau humain : Broca identifia le rôle du tiers postérieur du gyrus frontal inférieur pour la production de la parole et Wernicke délimita le rôle du gyrus temporal supérieur gauche pour la perception de la parole (Broca, 1861 ; Wernicke, 1874).

Les études d'écoute dichotique demandent aux sujets testés de répondre à deux

signaux différents présentés en même temps, l'un présenté sur l'oreille droite et l'autre présenté sur l'oreille gauche. Cette approche a été introduite par des études sur la compréhension de la parole par Broadbent (1954, 1956) comme un outil pour étudier la mémoire. Son utilisation fut ensuite étendue aux études portant sur la latéralisation hémisphérique pour la compréhension de la parole par Kimura (1961,1967). Kimura demandait aux sujets de répéter des chiffres différents présentés simultanément sur chacune des deux oreilles. Les résultats montrèrent un léger avantage, mais tout de même significatif, de la perception des nombres sur l'oreille droite. Ce phénomène est connu sous le terme de « Right Ear Advantage » (REA). D'autre part, ils montrèrent un avantage de l'oreille gauche lorsque des taches musicales étaient présentées dichotiquement (Kimura, 1964).

En l'absence, de techniques d'imagerie fonctionnelle ou anatomique, les premières recherches concernant la latéralisation du système auditif se basèrent sur des résultats de tests d'écoute dichotique.

Au niveau périphérique, les axones des noyaux cochléaires se projettent en majorité sur le complexe olivaire supérieur controlatéral. Les voies afférentes restent majoritairement controlatérales avec cependant des décussations et des projections ipsilatérales. Un avantage de l'oreille droite pour l'écoute dichotique est probablement lié à un meilleur traitement de l'information par l'hémisphère gauche.

Des études d'écoute dichotique furent ensuite menées sur la perception de syllabes consonne-voyelle (CV) par Shankweiler et Studdert-Kenedy (1967) et beaucoup d'autres (Studdert-Kennedy and Shankweiler, 1970; Studdert-Kennedy et al., 1970; Berlin et al., 1973; Cullen et al., 1974). Les bases de l'expérience sont semblables à celles de Kimura mais les chiffres sont remplacés par des syllabes différentes présentées sur chacune des oreilles. Le plus souvent, il s'agit des syllabes /pa, ka, ta, ba, da, ga/. Les études sur les syllabes confirment les résultats trouvés avec l'utilisation des nombres. Par exemple Studdert-Kennedy and Shankweiler (1970) montrent un avantage significatif de l'oreille droite pour la compréhension des syllabes mais pas pour les voyelles. Ils montrent également que cet avantage s'accroit lorsque les consonnes diffèrent à la fois par leur lieu d'articulation et la

présence ou non de voisement. Par exemple, la différence est plus importante lorsque les syllabes /pa/ et /ga/ sont présentées simultanément plutôt que lorsque les syllabes diffèrent simplement par leur lieu d'articulation (exemple /pa/ et /ta/) ou par la présence ou l'absence de voisement (/ta/ et /da/).

La robustesse de l'avantage de l'oreille droite fut étudiée par Cullent et al. (1974) qui montrèrent que cet avantage persistait lorsque le signal envoyé à l'oreille droite était dégradé par rapport à celui de l'oreille gauche. L'avantage de l'oreille droite était présent jusqu'à ce que les stimuli de l'oreille droite soient 20 dB plus faible que ceux de l'oreille gauche, jusqu'à ce que le rapport signal sur bruit sur l'oreille droite soit plus faible de 12 dB que celui de l'oreille gauche et jusqu'à ce que les syllabes envoyées sur l'oreille droite soient filtrées pour les fréquences au-dessus de 3000 Hz alors qu'elles ne l'étaient pas sur l'oreille gauche.

Cullent et al. démontrèrent également que lorsque le score de l'oreille droite se dégradait, celui de l'oreille gauche progressait de telle sorte que la somme des scores de l'oreille droite et de l'oreille gauche restait relativement constante. Ils suggérèrent qu'une quantité limitée d'information pouvait être traitée simultanément par les mécanismes de compréhension de la parole de l'hémisphère gauche.

Lorsque les syllabes arrivant à chacune des deux oreilles sont décalées dans le temps, il y a un avantage de compréhension sur l'oreille recevant le stimulus en deuxième, en particulier pour des temps de décalage de 30 à 60 ms (Studdert-Kennedy et al., 1970; Berlin et al., 1973). Ce phénomène est connu sous le nom d'effet dichotique de retard.

En 1980, Schwartz et Tallal rapportent également dans une étude d'écoute dichotique qu'un avantage de l'oreille droite pourrait être montré pour l'identification de syllabes consonne-voyelle, en particulier pour les consonnes plosives. Ils interprétèrent ces résultats comme une meilleure capacité de l'hémisphère gauche à analyser les transitions rapides.

Comme les voies auditives principales vont de l'oreille droite à l'hémisphère gauche et de l'oreille gauche à l'hémisphère droit, ces résultats ont été interprétés comme un avantage de l'oreille droite et de l'hémisphère gauche pour la compréhension de la parole. De même, on observe un avantage de l'oreille gauche et de l'hémisphère droit pour toutes les tâches d'analyse mélodique.

L'idée que l'hémisphère gauche soit principalement responsable du traitement de la parole est également renforcé par des résultats d'électro-physiologie utilisant différentes méthodes (Wood et al., 1971; Wood, 1975; Mäkelä et al., 2003, 2005; Josse et al., 2003; Tervaniemi and Hugdahl, 2003; Price et al., 2005; Shtyrov et al., 2005).

3.2 Exploration fonctionnelle et spécificités des deux hémisphères

Afin de mesurer les spécialisations des deux hémisphères, de nombreuses études plus récentes ont utilisé des techniques d'imagerie cérébrale hémodynamique, telles que la tomographie à émission de positrons (TEP) et l'imagerie à résonnance magnétique fonctionnelle (IRMf).

En 1998, Belin et al. mesurent les asymétries de l'activité cérébrale par TEP lorsque les sujets écoutent des stimulations non verbales contenant des fluctuations rapides (40 ms) ou plus lentes (200 ms). Pour les transitions lentes, l'activation semble bilatérale alors que pour les changements rapides, le cortex auditif gauche semble s'activer davantage.

En 2002, Jancke et al. mesurent l'activité cérébrale avec une IRMf et utilise des syllabes (consonne-voyelle), des sons purs, des bruits blancs et des voyelles comme stimuli acoustiques. Ils obtiennent une activation plus importante du planum temporale gauche avec des syllabes qu'avec du bruit, des sons ou des voyelles.

16

En 2004, Zaehle et al. utilisent l'IRMf pour examiner le traitement de l'information verbale et non verbale. Ils effectuent un test de détection de gap et un test de discrimination de syllabes (consonne-voyelle) et montre une activation plus importante de l'hémisphère gauche pour les tâches rapides qu'elles soient verbales ou non verbales.

Pour Scott et McGettigan (2013), ce n'est pas le lobe temporal gauche qui a une plus grande sensibilité aux propriétés acoustiques de la parole, mais plutôt le lobe temporal droit qui est plus sensible aux variations de hauteurs tonales et aux durées longues.

Plusieurs études ont montré que l'analyse de la hauteur tonale s'effectuait préférentiellement dans les structures de l'hémisphère droit. Les premières études se sont intéressées aux sujets présentant des lésions cérébrales. Les sujets présentant des lésions du cortex auditif droit ont ainsi montré des difficultés pour des taches de discrimination de mélodies (Milner 1962).

En 1988, Zatorre effectue des tests de fondamentale manquante sur 64 patients ayant eu une excision unilatérale du lobe temporal. Seuls les sujets présentant une lobectomie du lobe temporal droit, dans lequel se situe le gyrus de Heschl, présentaient significativement plus d'erreurs que le groupe contrôle, indiquant le rôle crucial de l'hémisphère droit dans la détermination de la hauteur d'un son complexe.

En 1990, Peretz étudie la perception du contour (savoir déterminer si une suite de notes est ascendante ou descendante) chez 20 patients présentant une lésion cérébrale unilatérale. Seuls les sujets présentant une lésion à droite semblent avoir des difficultés pour l'analyse du contour des mélodies.

De même, Johnsrude et al.(2000), effectuent des tests de discrimination fréquentielle sur des sujets présentant une résection cérébrale, une fois encore, ils trouvent que les sujets présentant une résection du gyrus de Heschl de l'hémisphère droit, présentent des seuils significativement plus élevées pour la discrimination du sens de variation de la hauteur tonale (savoir déterminer si le deuxième son est plus grave ou plus aigu).

Plusieurs études ont utilisé l'imagerie fonctionnelle et ont montré que les régions auditives secondaires droites jouaient un rôle central dans les processus liés à la hauteur tonale telle que l'analyse de mélodies.

Par exemple, Zatorre et al. (1994) ont montré une activation plus importante du cortex temporal supérieur droit lors de plusieurs tâches liées à l'analyse de mélodies; en particulier, lors de l'écoute de mélodies en comparaison à des séquences de bruits ou lors du jugement de hauteur des deux premières notes. Ils en conclurent que des systèmes neuronaux spécialisés du cortex temporal supérieur droit participaient à l'analyse des mélodies. La comparaison de hauteur tonale était effectuée par un réseau de neurones qui incluait le cortex pré-frontal droit mais la mémorisation active des mélodies impliquait une interaction des cortex temporal et frontal droits.

En 1999, Perry et al. ont mesuré le débit sanguin cérébral couplé avec un PET-scan et ont trouvé une augmentation du débit dans le gyrus de Heschl droit lorsque les sujets chantaient en comparaison du débit sanguin lorsqu'ils parlaient. Ils interprétèrent ces résultats comme le reflet d'une analyse de la fréquence fondamentale de sa propre voix par le sujet lorsqu'il chante afin d'effectuer des modulations justes.

En 2008, Hyde et al. réalisent une expérimentation sur 10 sujets droitiers (figure 3.1). Les sujets écoutent passivement des séries de 5 sons purs identiques, dans la moitié des cas, le 4ème son de la série varie de quelques cents (100 cents correspondent à un demi-ton). Les variations du 4ème son de la série vont de 6,25 à 200 cents. Les sujets doivent indiquer s'il y a des variations dans la série ou non. Ils utilisent l'IRMf et observent que l'activation d'une région du cortex auditif droit correspondant au planum temporale répondait de façon linéaire avec l'augmentation de la variation de hauteur tonale et cela même pour les variations très fines. Au contraire, la réponse de l'hémisphère gauche était relativement constante et ils n'ont observé des modifications du signal BOLD que pour des variations importantes de la hauteur tonale. Ces résultats confortent les modèles de

spécialisation des hémisphères et indiquent que le cortex auditif secondaire droit possède une résolution plus fine que l'hémisphère gauche pour le traitement de variations de mélodies.

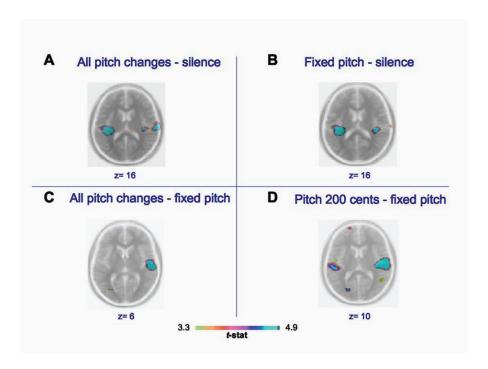


Figure 3.1. Résultats de l'IRMf : analyses de soustraction sur 10 sujets (Hyde et al., 2008).

Si les résultats de ces études sont communément admis, leur interprétation est beaucoup plus discutée. Comme ces expériences étant peu « écologiques », elles ne peuvent représenter que partiellement le traitement des informations sonores dans un environnement naturel. De plus, les interprétations de ces asymétries sont parfois surestimées.

Zatorre, Belin, and Penhune (2002) ont proposé que le système auditif avait développé deux systèmes parallèles et complémentaires, dans chaque hémisphère, spécialisés dans les domaines spectraux et temporel comme un besoin d'optimiser le traitement simultané.



Plasticité du système auditif

La perception de la hauteur par des malentendants présentant une surdité neurosensorielle peut être altérée. Les causes de ces altérations de la perception des fréquences peuvent être d'origine cochléaire mais il est possible que des phénomènes de plasticité auditive jouent un rôle dans les résultats que nous avons observés. C'est pourquoi nous allons décrire dans cette partie les différents types de plasticité auditive.

La plasticité neuronale ou plasticité cérébrale décrit la capacité du système nerveux central à modifier ses propriétés anatomiques, morphologiques et fonctionnelles de manière spontanée ou en réponse à des stimuli (Kral et Tillein, 2006). La plasticité neuronale est responsable de la diversité de l'organisation fine du cerveau parmi les individus. Les phénomènes de plasticité les plus importants sont observés durant l'embryogénèse et les premières années de vie, cependant des phénomènes ont également été observés à l'âge adulte suite à des lésions corticales, à des modifications de l'environnement ou à des taches d'apprentissage. La plasticité neuronale a été démontrée dans le cas d'amputations : des zones du cortex sensoriel primaire codant pour des parties désafférentées du corps répondaient ensuite à des informations de parties adjacentes (Kelahan et al., 1981 ; Merzenich et al., 1983).

Les résultats d'études en IRMf, par exemple, montrent une grande hétérogénéité

des cartes tonotopiques corticales. Différentes pathologies (lésions ou maladies) peuvent également entraîner des modifications neuronales. D'autre part, la réversibilité de cette réorganisation corticale a été démontrée entre autres chez un humain qui a reçu une greffe des deux mains (Giraux et al., 2001).

La plasticité neuronale est donc avec la neurogenèse adulte, une des découvertes récentes les plus importantes en neurosciences et montre que le cerveau est un système dynamique, en perpétuelle reconfiguration en fonctions de l'évolution des entrées sensorielles. De nombreuses observations de neuro-plasticité ont été rapportées et notamment pour les systèmes sensoriels (Bischoff, 2007; Dutia 2010; Fedurco, 2012). La capacité du système auditif à modifier ses propriétés anatomiques et fonctionnelles est décrite sous le nom de plasticité auditive (pour une revue : Kappel 2011).

4.1 Plasticité développementale, aspects spontanés et induits

Le cortex commence à se former vers l'âge de 6 semaines (post-fécondation). L'essentiel de la neurogenèse s'effectue durant les vingt premières semaines. Il existe deux types de plasticité développementale. D'une part, la plasticité développementale spontanée qui est conduite par un schéma génétique et qui assure la mise en place des différents relais du système auditif dès le stade embryonnaire jusqu'à la maturation post-natale. D'autre part la plasticité développementale induite par les stimulations sensorielles.

Ces mécanismes de plasticité développementale permettent la mise en place des différents relais du système auditif dès le stade embryonnaire (Moore JK et al, 2007), puis la maturation des voies auditives durant les premières années de vie. Plusieurs études animales ont montré que les courbes d'accord des neurones sont beaucoup plus larges et donc moins précises à l'apparition de l'audition qu'à l'âge adulte (Dolan et al, 1985 ; Echteler et al, 1989 ; Emadi et Richter 2004, Overstreet et Rugero, 2002 ; Romand, 1983).

22

La plasticité développementale auditive spontanée

La plasticité développementale spontanée correspond à la mise en place des structures de base du système auditif selon un schéma génétique. Comme son nom l'indique, ce développement s'effectue sans stimulation ni apport de l'environnement. Cependant, l'expression de certains gènes peut être modifiée par une exposition à des produits chimiques ou toxiques, des déficiences nutritives ou des stimulations sensorielles intenses.

La mise en place de la tonotopie au niveau du ganglion spiral est un exemple intéressant de plasticité auditive spontanée. En 2010, Tritsch et al. ont mesuré une activité spontanée dite en « mini rafale » avant l'apparition de l'audition chez le rat. Cette activité spontanée favoriserait l'affinement de la tonotopie du ganglion spiral. En 2013, Johnson et al. montrent que la maturation des cellules ciliées internes, avant que le système auditif ne soit fonctionnel, est dépendante de l'activité électrique spontanée. En effet, en modifiant la durée et la fréquence des potentiels d'actions spontanés, ils ont observé que des modifications subtiles des patterns de ces potentiels d'actions entrainent des changements importants du développement présynaptique des cellules ciliées internes. L'influence des modifications de l'activité spontanée semble limitée à une période critique qui ne dépasse pas la seconde semaine de développement post-natale, c'est-à-dire juste avant la mise en place de l'audition chez la souris.

A travers ces quelques exemples, on envisage l'existence d'une plasticité spontanée dirigée par des facteurs génétiques. Mais il existe également, comme nous allons le voir par la suite, une plasticité engendrée par les stimulations sensorielles dite plasticité induite ou environnementale.

4.2 La plasticité auditive induite ou environnementale

23	

Chez l'homme et chez de nombreuses autres espèces, le système auditif à la naissance est immature. Les caractéristiques psycho-acoustiques et électrophysiologiques du nourrisson vont évoluer au fur et à mesure que celui-ci grandit, jusqu'à atteindre les caractéristiques adultes. Cette maturation du système auditif met en jeu la plasticité auditive.

La plasticité auditive est particulièrement sensible aux stimulations sonores principalement durant les premières années de vie. Durant cette période, les changements de l'environnement sonore ont une grande influence sur le développement de l'organisation et du fonctionnement cortical mais également durant toute la vie dans une moindre mesure (Dahmen et al, 2007).

En 2001, Zhang et al. réalisent des enregistrements électro-physiologiques chez le rat et montrent que les réponses corticales deux semaines après la naissance sont plus grossières que chez le sujet adulte. La maturation post-natale du cortex auditif est fortement modelée par l'environnement sonore du sujet, la tonotopie que l'on retrouve chez l'adulte au niveau du cortex auditif primaire n'est présente qu'à la quatrième semaine post-natale. De plus, ils constatent que des jeunes rats exposés à un son d'une fréquence donnée présentent une surreprésentation corticale de cette fréquence aux dépends des fréquences voisines.

Une autre étude de Zhang et al (2002) a permis de montrer que l'exposition de jeunes rats à un bruit blanc maintient leur réponse corticale à un stade immature. Cependant en les exposant par la suite à un environnement sonore normal ou à des sons purs pulsés, une réorganisation du cortex auditif primaire se met en place, se traduisant par une meilleure sélectivité fréquentielle. La capacité de maturation est donc toujours présente.

Plasticité développementale et période critique

Le développement du cerveau comprend des périodes durant lesquelles il est plus susceptible d'être altéré par les expériences sensorielles (Kennard, 1938). Une absence d'expérience entraîne un retard qui ne pourra être compensé plus tard dans

le développement, on parle alors de période critique. Les exemples les plus connus ont été observés durant le développement du système visuel (Cynader and Chernenko, 1976; Cynader and Mitchell, 1977; Daw et al. 1992) ou du système vestibulaire (Eugène et al 2009).

En 2011, Barkat et al. établissent l'existence d'une période critique. Pour cette expérience, ils exposent des souriceaux à un stimulus récurrent de 7 kHz sur une période s'étendant de la 8ème à la 20ème journée après la naissance. Ils constatent qu'une exposition aux stimuli sur une durée s'étendant de 11ème à la 15ème semaine est suffisante pour entrainer une surreprésentation corticale de la fréquence du stimulus chez les souriceaux. Alors qu'une exposition plus précoce entre la 8ème et 11ème semaine, ou plus tardive entre la 16ème et la 20ème semaine, n'entraine pas de modification corticale. Ils en déduisent la présence d'une période critique chez la souris entre la 11ème et la 15ème semaine après la naissance.

Chez l'homme, Ponton et al. (1996) comparent la maturation des réponses corticales en mesurant les latences du complexe P1/ N1/ P2, chez des enfants normo-entendants et chez des enfants implantés cochléaires. Le taux de maturation semble être identique pour les deux groupes. Cependant, les enfants implantés atteignent un niveau de maturation identique en moyenne 5 ans après les enfants normo-entendants, par le fait qu'ils présentent une latence initiale de l'onde P1 plus importante.

En 2002, Sharma et al. ont évalué les résultats électro-physiologiques de 104 enfants implantés cochléaires. Ils constatent que les enfants implantés avant l'âge de 3 ans et demi présentent 6 mois après la mise en route de la stimulation prothétique une latence de l'onde P1 similaire à celle d'enfants normo-entendants du même âge. A contrario, les enfants implantés après l'âge de 7 ans présentent des latences de l'onde P1 plus longues que celle des enfants normo-entendants, et cela même après plusieurs années d'utilisation de leur implant. Les enfants implantés entre 3 ans et demi et 7 ans montrent quant à eux des résultats intermédiaires. L'équipe en déduit la présence d'une période de plasticité du système auditif chez l'homme, entre la naissance et 3 ans et demi.

En 2012, May-Mederake a réalisé une étude sur 28 enfants implantés cochléaires avant l'âge de deux ans. Les scores de compréhension et de développement du langage des enfants implantés et des enfants normo-entendants sont aussi bons voire meilleurs pour les enfants implantés que pour les normo-entendants du même âge. De tels résultats mettent en évidence l'importance de cette période critique (avant 2 ans) pour le développement du langage.

4.3 Plasticité auditive chez le sujet adulte

Si la plasticité cérébrale au cours du développement chez l'animal est bien connue, c'est seulement depuis les années 1960 que la plasticité cérébrale chez l'adulte a été confirmée. En 1969, Goeffrey Raisman émet et confirme l'hypothèse de son existence en observant des modifications des connections synaptiques chez le rat adulte. Au niveau auditif, Rees et al. (1985) observent des modifications de la structure du noyau cochléaire ventral chez le rat adulte après une stimulation sonore de 24h.

La plasticité fonctionnelle suite à une lésion ou une perte auditive

Plusieurs études ont montré une réorganisation corticale après une privation auditive chez différents mammifères (Robertson et Irvine en 1989 sur des cochons d'Inde; Rajan et al. en 1993, sur les chats; Schwaber et al. en 1993 sur les macaques). D'autre part, des enregistrements électro-physiologiques ont montré une réorganisation du cortex auditif primaire. Les zones codant pour des fréquences aiguës désafférentées, codent ensuite pour des fréquences plus graves en particulier autour de la fréquence de coupure. Des résultats similaires ont été observés suite à une perte progressive et naturelle sur les hautes fréquences, en particulier sur des souris (Williott et al. 1993).

Plusieurs équipes ont donc étudié la plasticité corticale chez l'homme, en particulier dans le cas d'atteintes unilatérales. Chez des sujets ayant une cophose unilatérale,

elles ont pu observer, grâce aux techniques d'imagerie, l'activation similaire des deux cortex, alors que chez les sujets normaux-entendants, la partie controlatérale à l'oreille de présentation des stimuli s'activait davantage (Bilecen et al. 2000 ; Fujiki et al. 1998, Ponton et al. 2001 ; Schefler et al. 1998).

Pour Kral et Tillein (2006), lorsqu'une partie de la cochlée est lésée, les régions corticales s'activant initialement pour ces fréquences, répondent désormais aux fréquences situées aux frontières de cette lésion (Figure 4.1).

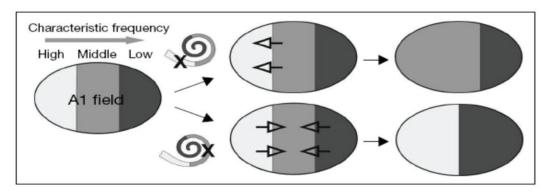


Figure 4.1 Une lésion cochléaire à la base de la cochlée (région codant pour les hautes fréquences) conduit à une représentation étendue des fréquences médium. Une lésion dans une région codant pour les fréquences médium conduit à une expansion des régions corticales représentant les hautes et les basses fréquences (Kral et Tillein, 2006).

D'autres études ont cherché à retrouver l'expression de ce phénomène de surreprésentation de la fréquence de coupure (Fc) qui avait été observée chez les animaux. L'étude de Dietrich et al. en 2001, grâce à la magnétoencéphalographie, a montré une augmentation chez l'homme de l'onde N1m autour de la fréquence de coupure de la perte auditive.

Pour étudier la réorganisation des cartes tonotopiques, les auteurs se sont demandés quels en étaient ses principaux corrélats. Si les dommages cochléaires sont associés à une représentation neuronale hypertrophiée de Fc dans le système auditif central, des différences dans les performances psychophysiques (telles que le timbre, le ton, ou la perception de l'intensité) devraient pouvoir être observées autour de Fc.

Une étude portant sur des sujets déficients auditifs l'a mis en évidence en observant une amélioration de la discrimination des fréquences autour de la fréquence de coupure (Mc Dermott et al. 1998). Ces résultats ont ensuite été confirmés par d'autres études (Thai-Van et al. 2002,2003) dans lesquelles l'importance de la pente de la perte auditive a été mise en évidence.

Bien que ces résultats ne soient pas des preuves directes d'une réorganisation corticale, aucun phénomène périphérique n'est en mesure de les expliquer : ni la présence d'otoémissions acoustiques spontanées, ni l'utilisation d'indices de sonie dans la réalisation des tâches de discrimination des fréquences (Thaï-Van et al. 2003).

Effets de la privation auditive

Le phénomène de privation auditive résulte d'une diminution des performances auditives au cours du temps, liée à la réduction de la disponibilité de l'information acoustique (Arlinger et al, 1996). En 1994, Silman et al. réalisent une étude sur deux groupes de sujets : certains sont appareillés de manière monaurale, les autres de manière binaurale. Ils présentent tous une perte auditive bilatérale symétrique. Ils réalisent des tests d'audiométrie tonale et d'audiométrie vocale en début d'appareillage puis après 4 à 5 ans. Il en résulte que sur 44 patients appareillés monauralement, une dégradation significative de la compréhension de la parole a été observée sur 17 oreilles non appareillées et sur 2 oreilles appareillées. Le seuil tonal a été mesuré et celui-ci ne montre pas de différence entre les deux groupes. Dans cet article de 1987, Gelfand et al. réalisent des tests sur 19 sujets appareillés de manière bilatérale, 48 sujets appareillés de manière monaurale et 19 qui ne sont pas appareillés. La période de privation auditive est évaluée de 4 à 17 ans. Ils observent alors une diminution des scores de l'oreille non appareillée par rapport à l'oreille appareillée. Ces résultats sont en faveur de l'hypothèse d'un isolement acoustique de l'oreille non appareillée et par conséquent d'un effet de privation auditive de cette oreille par rapport à une oreille appareillée. En 1989, Gatehouse réalise une étude sur 24 sujets appareillés de manière unilatérale ayant une période de privation auditive en moyenne de 4,8 ans. Il a montré une meilleure intelligibilité dans le bruit du côté appareillé lorsque celle-ci est stimulée à forte intensité (75dB SPL). Le résultat se retrouve inversé lorsque le niveau d'intensité de présentation est plus faible (<75dB SPL).

La durée de l'amplification monaurale, l'importance de la perte auditive ou encore l'âge de la perte auditive sont des facteurs qui peuvent influencer l'effet de privation auditive. Hurley (1999) constate que plus la perte auditive est importante, plus la dégradation des performances est susceptible d'apparaître rapidement.

Plasticité liée à un stimulus auditif chez l'adulte

On pourrait distinguer deux types de plasticité induite par un stimulus sonore : une plasticité passive engendrée par un stimulus qui ne demande pas de réaction comportementale de la part du sujet et une plasticité active engendrée par un stimulus qui met en jeu l'apprentissage et implique une réaction comportementale du sujet.

Chez le sujet adulte, la plasticité passive devient faible, alors que la plasticité active reste encore relativement importante comme nous allons le voir dans les travaux suivants.

Recanzone et al. (1993) rapportent que l'entrainement à un exercice de discrimination fréquentielle aboutit, chez le primate adulte, à une surreprésentation dans l'aire auditive primaire des fréquences entraînées. L'élargissement de la représentation corticale des fréquences entraînées est corrélé avec l'amélioration des performances à l'exercice de discrimination fréquentielle.

Chez le rat, Rutkowski et al (2005) et Polley et al (2006) observent un phénomène similaire, à savoir la surreprésentation corticale de la fréquence du stimulus conditionnant. De la même façon, il existe un élargissement des aires corticales en association avec l'intensité du stimulus conditionnant.

En 2012, Zheng expose des rats adultes à un bruit ambiant permanent pendant 30

jours, et teste leurs réponses électro-physiologiques (neurones du cortex auditif primaire) en milieu calme puis en milieu bruyant, et compare ces résultats avec des rats ayant vécu dans un environnement sonore classique. Les rats exposés au bruit présentent les mêmes résultats en milieu calme et en milieu bruyant alors que les rats non-exposés ont des réponses plus faibles en milieu bruyant qu'en milieu calme. Zheng en déduit qu'il y a eu une réorganisation tonotopique au niveau du cortex auditif primaire et que les rats exposés se sont adaptés au bruit.

Dans une étude similaire, Kamal et al. (2013) exposent des jeunes rats adultes à un bruit masquant permanent, inhibant ainsi tout stimulus auditif extérieur. Les réorganisations tonotopiques observées au niveau du cortex auditif primaire sont similaires à celles observées chez les rats plus âgés qui présentent une perte auditive liée à l'âge. Il en va de même pour les effets de perte de sélectivité fréquentielle et de discrimination temporelle. Les auteurs en déduisent que les modifications des connexions au niveau du cortex auditif primaire avec l'âge sont dépendantes de la présence ou de l'absence de stimuli auditifs.

Enfin chez l'homme, les travaux de Kraus et al. (2008, 2009) sur la négativité de discordance mettent en évidence une corrélation entre l'amélioration des performances à des taches de discrimination, et l'importance de l'onde de négativité de discordance.

Plasticité liée à la réhabilitation et effet d'acclimatation aux aides auditives

La réversibilité de la privation auditive, suite au port d'un appareillage auditif binaural stéréophonique, révèle des résultats variables selon la littérature : elle peut être totale, partielle ou encore absente. Ce phénomène pourrait se mettre en place entre 3 mois (Gatehouse, 1992) et 11,5 ans (Silverman, 1989). Le port régulier et à long terme d'un appareillage auditif pourrait permettre la réversibilité de la privation auditive (Willott 1996).

30

L'acclimatation auditive, est décrite par Arlinger et al (1996) comme un changement des performances auditives au cours du temps lié à un changement de l'information acoustique disponible pour le sujet. Elle implique une augmentation des performances auditives, comme une amélioration de la compréhension qui n'est pas attribuée pleinement à la tâche, aux effets de l'apprentissage procédural ou à l'entraînement. A l'inverse ne pas appareiller une oreille présentant une surdité entrainerait un phénomène de privation auditive se manifestant par une diminution des performances auditives au cours du temps liée à la réduction de la disponibilité de l'information acoustique (Arlinger et al, 1996).

Certains travaux constatent en effet une amélioration des performances d'intelligibilité de la parole (Gatehouse 1992, Cox et Alexander 1992, Gatehouse 1993, Arkis et Burkey 1994, Horwitz 1997, Cox et al 1996). Cette acclimatation est parfois observée uniquement en présence de bruit (Cox et Alexander 1992) alors que d'autres travaux n'observent aucune amélioration des performances auditives dans le temps (Malinoff et Weinstein 1989, Mulrow et al 1992, Taylor 1993, Bentler et al 1993a, Humes et al 2002). On remarque cependant qu'aucune publication ne fait état d'une dégradation des performances de compréhension. L'importance de l'acclimatation auditive diffère ainsi d'une étude à l'autre, et s'étend d'un minimum de 0% à un maximum de 10%.

En 2006, Gabriel et al, réalisent des tests sur la discrimination en fréquence. Ils ont testé des sujets présentant une perte auditive abrupte sur les hautes fréquences et qui sont candidats à un appareillage. Ces patients ont été suivis durant toute leur réhabilitation afin de voir si une amélioration locale, des aptitudes à discriminer les fréquences, observée à la fréquence de coupure de la perte avant appareillage se dégradait ou non. Tous ont été testés avant leur réhabilitation auditive, puis à 1 mois, 3 mois et 6 mois. Les auteurs constatent une disparition de l'effet fréquence de coupure dès le premier mois d'appareillage. Cette modification des performances de discrimination fréquentielle correspond pour les auteurs à une réorganisation du cortex auditif.

Une étude récente de Dawes et al. éditée en 2014 compare différents groupes de sujets appareillés. Le premier groupe est composé de 16 sujets nouvellement appareillés bénéficiant d'un appareillage monaural. Le second groupe est constitué de 16 sujets nouvellement appareillés binauralement et le dernier groupe est composé de 17 patients déjà appareillés qui composent le groupe de contrôle. Les auteurs souhaitaient ainsi déterminer un effet d'acclimatation avec les prothèses auditives actuelles et savoir s'il existait une différence, dans les résultats, entre l'appareillage monaural et binaural. Ils effectuent le test SPAC avec un choix à 4 items, testé sur une échelle de temps similaire pour chaque groupe. Ils notent des tendances à l'amélioration des scores de reconnaissance de la parole sans et avec aides auditives. Pour les patients appareillés monauralement, une légère augmentation a été notée pour l'oreille appareillée tandis que, de légères améliorations ont été notées pour les deux oreilles, bénéficiant d'un appareillage binaural stéréophonique. Soit une amélioration moyenne et globale de reconnaissance de la parole jusqu'à 4% visible pour tous les groupes testés. Pour les auteurs, cela est dû à un effet d'entrainement et peut difficilement être considéré comme une preuve d'acclimatation auditive.

5

Phonétique et Audition

Afin d'observer l'influence d'éventuelles distorsions de perception de la hauteur sur la compréhension de la parole, la quatrième étude de cette thèse s'intéresse à la perception catégorielle des fricatives non voisées. Ces phonèmes étant les plus aigus de la langue française, il nous a paru intéressant de mesurer le niveau de hauteur du bruit de friction permettant de passer de la perception d'un /ʃ/ à celle d'un /s/. Nous allons présenter dans la partie suivante des éléments de phonétique permettant de mieux appréhender la problématique.

La perception de la hauteur d'un son joue un rôle important pour la compréhension de la parole. Dans la plupart des langues, la prosodie permet d'accentuer les mots importants et donne des informations sur le sens de la phrase. La perception de la hauteur apporte également des informations sur le genre, l'âge ou l'emotion de la personne qui parle. La perception du fondamental laryngé f_0 apporte des informations importantes et complémentaires à la lecture labiale. Plusieurs études sur la lecture labiale ont montré que si l'on ajoutait simplement f_0 , l'intelligibilité s'améliorait grandement (Risberg, 1974; Rosen, Fourcin and Moore, 1981; Grant et al., 1985). De plus, l'utilisation d'un signal qui apporte la présence ou non du voisement donne moins d'information que lorsque la hauteur est rééllement ajoutée (Rosen, Fourcin and Moore, 1981). D'après les auteurs, il semblerait qu'une capacité réduite à discriminer les changements de hauteur, du fait d'une perte

auditive, réduise la capacité des malentendants à utiliser ces informations pour compléter la lecture labiale.

Les sons complexes sont en général plus altérés par la perte auditive que la perception des sons purs. Lorsqu'une personne est placée relativement proche de son interlocuteur et que la pièce n'est pas réverbérante, les sons de paroles arrivant à l'oreille présentent un pic de résonnance principal. Lorsque le malentendant s'éloigne de son interlocuteur ou que la pièce est réverbérante les phases des composantes de la parole deviennent plus aléatoire (Plomp et Steeneken, 1980), et les formes d'ondes présentent des pics moins accentués. La capacité des malentendants à extraire ces informations de pics de résonnances est donc souvent surestimée par les tests auditifs réalisés avec des casques ou dans des pièces avec des murs absorbant les ondes acoustiques.

Pour les sujets normo-entendants, plusieurs études ont montré que lorsque deux personnes parlaient en même temps, il était plus facile de suivre la conversation de l'un lorsque les deux personnes avaient des fréquences fondamentales laryngées différentes (Brokx et Nooteboom, 1982). Cet effet se produit probablement de deux façons. Tout d'abord, lorsque les fréquences fondamentales des deux voix sont différentes, les premières harmoniques résolues de ces deux voix ont des fréquences différentes et excitent des zones différentes de la membrane basilaire. Ceci permet au cerveau de séparer les harmoniques des deux voix et d'attribuer à chaque interlocuteur seulement les composantes dont les fréquences formes une série d'harmoniques. Ce mécanisme serait grandement affecté par une perte auditive et la baisse de la sélectivité fréquentielle qui conduit à une mauvaise résolution des harmoniques. Deuxièmement, les harmoniques les plus hautes conduisent à des patterns d'excitation de la membrane basilaire et ces formes d'ondes diffèrent de par leur vitesse de répétition pour deux interlocuteurs ayant des fréquences fondamentales laryngées différentes. Le cerveaux peut être capable de détecter les différences de vitesse de répétition pour améliorer la séparation des deux voix. Ces deux mécanismes dépendent du fait que les deux voix ont des spectres différents sur de courtes périodes de temps. A un instant donné, les pics de résonnance du spectre d'une voix arrivent à des fréquences différentes de la seconde voix. Ainsi,

une voix va dominer le pattern de vibration de la membrane basilaire alors que la seconde voix dominera une autre zone de la membrane basilaire.

5.1 Eléments de phonétique

Les Phonèmes

Le phonème constitue l'unité de base de la phonétique. La substitution d'un phonème par un autre dans un mot suffit à changer ce mot, soit vers une forme qui n'appartient pas au lexique soit vers un autre mot. Le phonème est une unité distinctive avant d'être une unité pourvue d'une matérialité acoustique. La nature d'un phonème est déterminée par un ensemble de traits distinctifs. Le français compte 36 phonèmes : 16 voyelles + 3 semi-consonnes/voyelles + 17 consonnes.

Les Traits phonétiques

Chaque phonème peut être décrit par un faisceau de traits distinctifs binaires, pouvant prendre une valeur positive ou négative. Il existe deux grandes catégories de traits phonétiques : les traits articulatoires basés sur la production des phonèmes, et les traits acoustiques basés sur les propriétés acoustiques des phonèmes. Du point de vue perceptif, la description en traits acoustiques est plus légitime mais en pratique et dans la plupart des communications internationales, les phonèmes sont souvent décrits par leurs traits articulatoires.

Les indices acoustiques

Les indices acoustiques sont des éléments du signal acoustique qui jouent un rôle dans le processus de reconnaissance de la parole. On peut visualiser ces indices sur un sonagramme ou un oscillogramme. On s'aperçoit que le nombre d'indices acoustiques est largement redondant, ce qui explique que le signal de parole reste intelligible alors que certains indices sont masqués par du bruit. Ainsi, le trait distinctif du voisement n'est pas uniquement déterminé par la détection du fondamental laryngé, mais par un faisceau d'indices. On peut concevoir, en théorie, que la perception d'un seul de ces indices suffise à la caractérisation « voisé/non voisé » (Virole - Psychologie de la surdité). La liste des indices acoustiques a été établie par Delattre (1958).

Transitions formantiques

Les transitions formantiques sont des éléments essentiels de la reconnaissance phonétique. Des travaux sur la synthèse de la parole ont montré que les transitions à elles seules suffisaient à obtenir une intelligibilité globale satisfaisante (Liénard, 1972). Par contre, la transmission des bruits et des parties stables des voyelles ne permet pas l'intelligibilité. Une partie de la reconnaissance des consonnes est liée aux transitions formantiques qui dépendent de l'entourage vocalique.

Turbulences et pôles de bruit.

Les consonnes sont caractérisées par la présence de bruit ou de turbulences. Ces turbulences se caractérisent par une plage fréquentielle de résonance maximale, une intensité et une durée. Les fricatives sont caractérisées par des turbulences longues. Certains auteurs pensent que la limite inférieure du bruit de friction constitue l'indice discriminatif (ce qui expliquerait la reconnaissance du /s/ au téléphone qui coupe à 3500Hz). Mais d'autres études mettent en avant que ce serait plutôt le

noyau de densité énergétique maximale (zone de résonance maximale) qui constituerait le vecteur discriminatif (Hedrick, 1997).

5.2 Perception phonétique catégorielle

L'identification de la parole nécessite la sélection inconsciente d'unités discrètes. Il s'agit donc d'effectuer un processus de caractérisation assimilable à une procédure de décision. La perception catégorielle élimine la variabilité acoustique non pertinente. Il existe dans un continuum une zone frontière dont le franchissement fait basculer l'identification d'un phonème vers un autre. Deux stimuli distincts peuvent ne pas être discriminés s'ils sont du même côté de la barrière ou au contraire discriminés s'ils sont de part et d'autre de celle-ci.

Ce phénomène « d'effet de frontière phonétique » a été mis en évidence pour les voyelles en faisant varier les formants ainsi que pour les consonnes même si les processus en jeu ne sont pas identiques. Il n'y a pas de correspondance simple entre le réel physique observable sur un sonagramme ou un spectrogramme et l'extraction des éléments distinctifs nécessaires à l'intelligibilité. Le spectre varie de façon continue alors que l'intelligibilité phonétique nécessite une discrétisation et un regroupement en classes de ces indices acoustiques.

« Comment un flux acoustique de nature physique et décrit par des formalismes de type analyse spectrale peut-il devenir perceptuellement le support d'un code phonologique de nature linguistique et décrit par des formalismes de type algèbre discrète de traits distinctifs binaires ? » (Petito, 1984)

Par exemple, si l'on abaisse de façon continue le deuxième formant du /i/. A partir d'un certain niveau, qui diffère suivant les sujets, ce /i/ est perçu comme un /y/. Pour les consonnes, on remarque qu'en faisant varier la pente de la transition formantique du deuxième formant d'une voyelle de synthèse, on passe brusquement d'un /b/ à un /d/.

37

De même, Lisker et Abramson en 1970 montrent que pour un continuum de VOT (voice onset time) allant de /ba/ vers /pa/, le seuil différentiel est de 30 ms et correspond à la frontière d'identification.

Il existe dans un continuum acoustique une frontière de perception dont le franchissement fait basculer l'identification d'un phonème vers un autre. Il est intéressant de noter que la modification « continue » de plusieurs dimensions du signal physique n'a pas de conséquences sur l'identification du phonème jusqu'à une certaine valeur critique à partir de laquelle l'identification bascule vers la reconnaissance d'un autre phonème.

5.3 Différents modèles de perception catégorielle

Les théories motrices de perception catégorielle

Pour les théories motrices de la perception de la parole (Joos 1948 ; Liberman, 1967), les seuils critiques de l'identification phonétique sont la trace phonétique des positions articulatoires sur la perception. Mais Lane (1965) et Eimas (1980) remettent en question ces théories en montrant que de jeunes enfants sont capables de discriminer des phonèmes sans être capable de les articuler.

Les théories sensorielles de perception catégorielle

Les limites des théories motrices ont amené à construire des modèles « sensoriels » sans référence à l'articulation. Pour ces théories, la perception catégorielle est liée aux principes psychophysiques généraux. Ainsi, pour J.D. Miller (1976), le

38

processus de catégorisation phonétique est issu des effets de seuils différentiels masqués. En dessous de ces seuils, les variations des paramètres du signal n'ont aucun effet jusqu'au dépassement de ce seuil. La catégorisation ne se ferait qu'à partir du moment où les variations acoustiques dépasseraient les seuils de discrimination : dF/F, dI/I, dT/T.

Théorie des détecteurs de traits

L'hypothèse des détecteurs de traits est née de la nécessité de concilier la distinction des langues et l'unicité de perception de la parole. Dans « Psychologie de la surdité », Benoit Virole décrit le modèle proposé par Massaro-Oden, en 1978.

- 1. Les traits acoustiques sont détectés et perçus indépendamment les uns des autres
- 2. Chaque trait est évalué par une mesure de présence dans le signal.
- 3. Chaque phonème est défini par un prototype stocké dans la mémoire à long terme.
- 4. Chaque son est identifié sur la base de l'évaluation de ces traits par comparaison avec les prototypes en compétition.
- 5. Cette comparaison s'apparente à un processus computationnel, les prototypes phonétiques étant assimilés à des propositions logiques.
- 6. Il faut donc postuler l'existence d'un système capable d'effectuer des opérations symboliques de type inférences logiques : s'il existe le trait A plus le trait B...alors il s'agit du phonème X.

Les principaux arguments expérimentaux sont issus des travaux de Eimas (1974) attestant de l'existence de discrimination catégorielle, de catégorisation et d'invariance perceptuelle chez les enfants préverbaux.

Les résultats des expériences d'écoute dichotique attestent également de l'existence d'une recombinaison au niveau central des traits extraits indépendamment les uns des autres au niveau périphérique. (Miller J.L, 1975)

20

Les modèles connexionnistes

Plus récemment, les théories basées sur des modèles connexionnistes issus de l'Intelligence Artificielle (IA) ont pris le pas sur les modèles de détecteurs de traits afin de se détacher de l'existence d'une carte cognitive réalisant d'hypothétiques processus logiques. La figure 5.1 représente la structure d'un neurone formel d'après Amit (1989). Les Ji représentent les efficacités synaptiques arrivant au neurone i. Hi est le potenitiel post-synaptique et SHI, la somme des Hi, est la fonction de décision du neurone. Si la SHi dépasse le seuil T alors le neurone décharge et Ki=1.

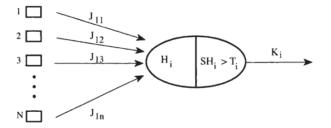


Figure 5.1 : Structure d'un neurone formel d'après Amit (1989). (source : Psychologie de la surdité Benoit Virole)

Perception catégorielle

La perception catégorielle a été explorée dans plusieurs études utilisant des stimuli de la parole ou non. (Fry et al., 1962; Lisker and Abramson, 1989; Liberman et al., 1967; Abramson and Lisker, 1970; Miller et al., 1976; Pisoni, 1977; Cutting and Rosner, 1974; Stevens and Klatt, 1974; Repp, 1984; Schouten and vanHessen, 1992; Repp, 1984; Diehl, Lotto, and Holt, 2004).

La perception catégorielle a été observée à l'origine pour des sons de la parole (en particulier pour des consonnes). La perception catégorielle a aussi été montrée chez des nourrissons (Eimas et al., 1971; Eimas, 1974; Bertoncini et al., 1988).

Liberman et al. (1961) ont élaboré des syllabes synthétiques de type consonne-

voyelle composée de deux formants chacune. Ils demandèrent aux sujets de faire la différence entre deux syllabes synthétiques lorsqu'il faisait varier la transition du second formant. Les résultats obtenus eurent une influence importante sur les études de perception de la parole.

La capacité des sujets à discriminer les deux syllabes était excellente lorsque les consonnes étaient identifiables comme différents phonèmes. Alors que cette discrimination était faible lorsque les consonnes appartenaient à la même catégorie phonétique. Ce phénomène de perception catégorielle est illustré à la figure 5.2 qui montre des résultats idéalisés d'une étude sur l'influence du délaide voisement : « Voice Onset Time » (VOT). Le VOT correspond à l'intervalle séparant le début de l'explosion liée à la consonne, du début de la vibration des cordes vocales. S'il est négatif ou nul, le voisement de l'occlusive sera perçu, sinon la consonne sera identifiée comme non voisée. C'est ce qui permet par exemple de faire la différence entre un /d/ et un /t/. Les stimuli sont des syllabes qui diffèrent par leur VOT.

Deux types de taches de perception sont conduits. Pour le premier test, le VOT varie sur 10 intervalles du plus court au plus long. Et le sujet doit identifier la syllabe comme un /ta/ ou un /da/. La figure 5.2 montre que pour les VOT les plus court le sujet perçoit un /d/ et pour les VOT plus long, le sujet perçoit un /t/. En d'autres termes, il y a un changement brutal de catégorisation du stimulus et de sa perception entre les intervalles E et F sur la figure 5.2. Cet intervalle constitue la frontière catégorielle.

La seconde tâche est une tache de discrimination entre deux paires de stimuli successives, par exemple A-B, B-C, C-D, etc. A chaque fois l'intervalle de temps (en ms) qui différencie deux stimuli successifs à la même durée. Le sujet doit dire si les deux stimuli sont identiques ou différents. Ainsi les syllabes appartenant à la même catégorie (/da/ ou /ta/) sont difficiles à discriminer alors que ceux appartenant à deux catégories différentes sont plus faciles à discriminer.

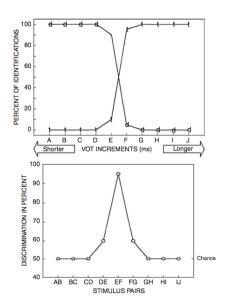


Figure 5.2. Résultats idéalisés d'un test de perception catégorielle du voisement. (source : Psychologie de la surdité Benoit Virole)

La perception catégorielle est sujette à une adaptation sélective, vue comme des changements de frontière entre les catégories (voisées-non voisées ou différents lieux d'articulation) après avoir écouté beaucoup de présentations d'un des deux stimuli (Eimas et Corbit, 1973; Blumstein et Cooper, 1974). Par exemple, après avoir écouté beaucoup de répétition d'un /ba/, la frontière catégorielle du /pa/ au /ba/ du sujet va se décaler vers le /ba/, favorisant ainsi la perception du /pa/.

Les résultats semblables à celui décrit ci-dessus furent d'abord interprétés comme si la perception catégorielle était le reflet d'un discours inné ou d'un module phonétique plutôt que le reflet de mécanismes auditifs plus généraux (Liberman et al, 1967). Cependant, les preuves accumulées ont montré que la perception catégorielle impliquait des mécanismes auditifs plus généraux. En particulier, la perception catégorielle et l'adaptation sélective ont été montrées avec des stimuli non-verbaux. Des phénomènes psychoacoustiques tels que l'ordre d'apparition et la détection d'écart temporel, « gap detection» ont été reliés à la perception catégorielle (Miller et al., 1976; Pisoni, 1977; Cutting et Rosner, 1974; Tartter et Eimas, 1975; Sawusch et Jusczyk, 1981; Formby et al., 1993; Nelson et al., 1995; Phillips et al., 1997; Phillips, 1999; Elangovan et Stuart, 2008). Des expériences

révélant la perception catégorielle chez une variété d'animaux fournissent des preuves encore plus impressionnantes pour l'existence de mécanismes auditifs plutôt que des mécanismes phonétiques (Kuhl et Miller, 1975, 1978 ; Kuhl et Padden, 1982, 1983 ; Nelson et Marler, 1989; Dooling et al, 1995).

5.4 Cas particuliers des fricatives non voisées /s/ et /ʃ/

Les phonèmes /ʃ/ et /s/ sont deux consonnes constrictives non voisées. La constrictive palatale prédorsale /ʃ/ est aussi appelée « chuintante » et la constrictive prédorsale alvéolaire /s/ est parfois appelée « sifflante ».

Pour le /s/ comme pour le /ʃ/ le niveau de pression acoustique croit doucement mais régulièrement pendant toute la production. La différence essentielle entre ces deux consonnes se situe dans leur plage fréquentielle respective. Le bruit de friction du /ʃ/ est compact et s'étend de 1500 à 7000 Hz. Le bruit de friction du /s/ est très compact et s'étend de 3000 à 11 000 Hz, avec la partie centrale de cette zone qui est plus énergique. Pour le /ʃ/ le bruit de friction s'étend principalement de 1500 à 7000Hz, alors que pour le /s/, il s'étend de 5000 à 11 000 Hz

Pour les fricatives non voisées telles que /s/ et / \int /, on dénombre quatre types d'indices acoustiques :

- La durée du bruit de friction (Hughes et Halle, 1956 ; Jongman, 1989)
- La fréquence du pic spectral du bruit de friction (Heinz et Stevens, 1961)
- Les transitions formantiques (Harris, 1958; LaRiviere et al. 1975; Nittrouer et al. 1987)
- Les proéminences spectrales, parfois appelées « amplitudes relatives » (Hedrick et Ohde, 1993 ; Stevens, 1985)

Pour la perception catégorielle des fricatives /s/ et /ʃ/, le spectre du bruit de friction joue un rôle primordial (Heinz et Stevens, 1961; Hughes et Halle, 1956, Pittman et Stelmachowicz, 2000). C'est l'indice acoustique qui a le poids le plus important

pour la perception catégorielle. Les transitions formantiques, quant à elles, renforcent la perception catégorielle ou représentent un indice acoustique alternatif (Heinz et Stevens, 1961; Nittrouer, 1992). Quelques études se sont intéressées à la façon dont les personnes malentendantes utilisaient les indices acoustiques pour identifier les fricatives. Parmi celles-ci, Zeng et Turner (1990) et Hedrick (1997) ont montré que les malentendants avaient plus de difficultés à utiliser les transitions formantiques que les normo-entendants.

Les patients atteints de pertes auditives neurosensorielles ont souvent des difficultés à percevoir les consonnes en particulier pour les consonnes ayant des indices acoustiques dans les hautes fréquences (Boothroyd, 1984; Dubno et al. 1982). Typiquement, ces difficultés de perception ont été mises en relation avec la détérioration de la sélectivité fréquentielle (Moore 1998; Rosen et Fourcin 1986). Plusieurs études ont montré que les patients ayant des pertes sévères n'étaient pas capables d'utiliser les informations hautes fréquences qui leur étaient rendues audibles (Ching et al. 1998, Hogan et Turner, 1998). Les aides auditives ayant une bande passante limitée (entre 3kHz et 6kHz), il est donc fort probable que les malentendants appareillés n'utilisent pas les mêmes indices acoustiques pour discriminer les consonnes que les normo-entendants ou que les malentendants non appareillés.

Codage et perception de la hauteur

La hauteur tonale peut être définie comme la capacité du système auditif à ordonner les sons de grave à aigu (ANSI 1994b). Les variations de cette hauteur créent une sensation de mélodie.

Pour expliquer la perception de la fréquence d'un son, deux théories sont communément admises : la tonotopie (ou théorie de la place) et le codage temporel de l'information.

La tonotopie se base sur l'idée que la membrane basilaire entre en résonnance sur une zone spécifique pour chaque fréquence, stimulant ainsi des neurones répondant préférentiellement à cette fréquence appelée fréquence caractéristique. Cette organisation spatiale de l'information se retrouve sous différentes formes tout au long des différents relais des voies auditives jusqu'au cortex auditif.

L'autre théorie est celle du codage temporel de l'information. Elle est basée sur l'hypothèse que la hauteur tonale d'un stimulus est liée au pattern temporel des décharges des neurones excités par le stimulus. Les potentiels d'actions sont émis en phase ou plutôt avec une « phase fixe » avec la fréquence du stimulus sonore.

Ce phénomène est également décrit sous le nom de « phase-locking ». Ce train régulier de potentiels d'actions permettrait de déterminer la hauteur du son perçu.

6.1 Fonctionnement du codage tonotopique

Modèle passif : les origines du modèle tonotopique

A la fin du 19ème siècle, Hermann Ludwig Ferdinand von Helmholtz propose une théorie de la perception de la hauteur basée sur un phénomène de résonance de la cochlée selon la fréquence, à la manière des cordes d'une harpe. En 1961, Georg von Békésy reçoit le prix Nobel pour sa théorie de l'onde propagée (figure 6.2). Au cours d'expériences menées sur les cochlées d'un éléphant prélevées post-mortem ainsi que sur des animaux plus petits comme la souris, von Békésy montre que le mouvement vibratoire est transmis comme une onde qui se déplace de la base à l'apex de la membrane basilaire. Selon la fréquence du stimulus, cette onde produit une amplitude maximale en un point donné de la membrane basilaire comme cela est représenté sur la figure 6.1.

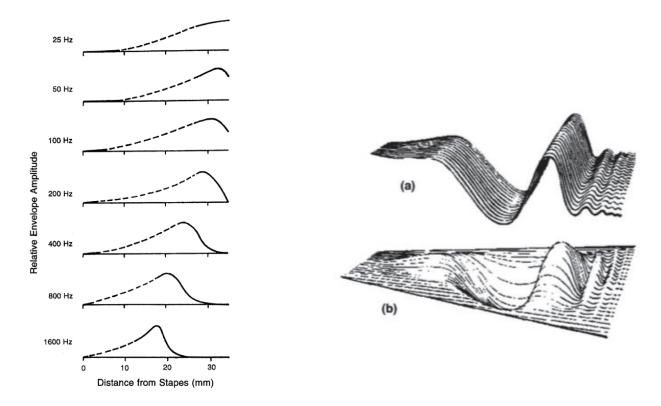


Figure 6.1 (Fig. gauche) Enveloppe de vibration de la membrane basilaire pour différents sons purs. Redessiné à partir des expériences de von Békésy 1960. (McGraw-Hill). Figure de droite : Vibrations de la membrane basilaire (Tonndorf; 1960)

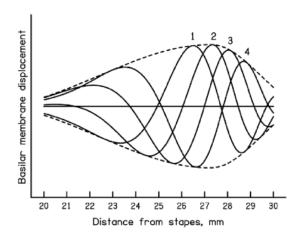


Figure 6.2 Représentation schématique de l'enveloppe des ondes propagées selon le modèle de von Békésy (d'après Gelfand 2009).

En 1947, Georg von Békésy utilisait un microscope à lampe et un éclairage stroboscopique pour mesurer l'amplitude de la vibration en plusieurs points de la membrane basilaire sur des oreilles de cadavres humains. Pour des raisons pratiques, ses mesures se limitèrent à la partie basale de la cochlée. Les courbes d'accord mesurées par von Békésy étaient plutôt larges. Cependant, la méthode utilisée par von Békésy comportait plusieurs difficultés. Premièrement, les amplitudes de vibration devaient être suffisamment importantes pour être visibles, ce qui impliquait l'utilisation de sons de très forte intensité, soit environ 140 dB_{SPL}. Nous savons maintenant que l'amplitude des vibrations de la membrane basilaire n'est pas linéaire. Il n'est donc pas possible d'extrapoler les résultats de Békésy pour des intensités plus faibles. Deuxièmement, nous savons désormais que les mécanismes d'analyse fréquentielle dépendent de l'état physiologique du sujet. Or, les mouvements de la membrane basilaire d'oreilles de cadavres sont très différents de ceux de personnes conscientes.

Les études récentes sur les mouvements de la membrane basilaire utilisent des techniques différentes et montrent que les courbes d'accord sont bien plus fines que celles découvertes par von Békésy. Une des techniques récentes consiste à placer des microbilles de verre sur la membrane basilaire et à mesurer le décalage du Doppler d'un laser reflété par ces billes. Cette technique est appelée « Doppler-shift laser velocimetry ». Certaines mesures ont même été possibles sans l'utilisation de ces microbilles (Cooper, 1999 ; Jacob et al., 2009).

Les résultats de ces mesures ont montré que la réponse de la finesse des courbes d'accord dépend énormément des conditions physiologiques de l'animal. Plus l'animal est conscient plus l'accord de la déformation de la membrane basilaire est fine (Khanna and Leonard, 1982 ; Sellick et al., 1982 ; Leonard and Khanna, 1984 ; Robles et al., 1986 ; Ruggero , 1992) (cf figure 6.3).

Le pic de déformation maximal de la membrane basilaire dépend de la fréquence du son émis. La structure de la membrane basilaire n'est pas identique à la base et à l'apex de la cochlée. A la base, la membrane est moins large mais également plus rigide. Les sons les plus aigus produisent un déplacement maximal de la membrane basilaire près de la base de la cochlée et peu de mouvement sur le reste de la membrane. Les basses fréquences produisent un pattern de vibration qui s'étend sur tout le long de la membrane basilaire, mais qui atteint un maximum près de l'apex. La fréquence qui donne une réponse maximale en un point particulier de la membrane basilaire est appelé fréquence caractéristique de cette région de la membrane basilaire.

Lorsqu'un son pur est émis, chaque point de la membrane basilaire vibre en phase avec le stimulus. Par exemple, pour un son pur de 1kHz, chaque point de la membrane basilaire pour lequel un mouvement est détecté vibre à cette fréquence. Certains points de la membrane basilaire vibrent avec une plus grande amplitude que d'autres, mais la fréquence de vibration est la même. Ceci est valable quelle que soit la fréquence du stimulus dans la plage des fréquences audibles.

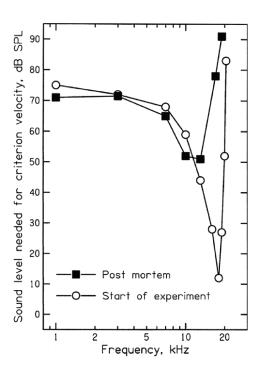


Figure 6.3 Courbes d'accord mesurées en un point de la membrane basilaire. Chaque courbe montre l'intensité nécessaire pour produire un mouvement équivalent de la membrane basilaire. La courbe marquée avec des cercles représente les résultats obtenus lorsque le cochon d'Inde était en bonnes conditions

physique. La courbe avec des carrés représente les résultats post-mortem. D'après Sellick et al. (1982).

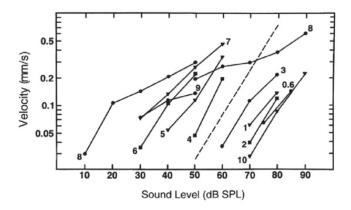


Figure 6.4 Fonction de transfert pour une zone de la membrane basilaire ayant pour fréquence caractéristique 8kHz chez le Chinchilla. La fréquence du stimulus est notée en kHz près des courbes. La ligne en pointillés indique la pente qui serait obtenue si la réponse était linéaire. D'après Robles et al. (1986).

Les déplacements de la membrane basilaire ne sont pas linéaires. En 1986, Robles et al. mesurent la vitesse de vibration de la membrane basilaire pour une région de fréquence caractéristique 8kHz. La figure 6.4 montre que pour des fréquences éloignées de la fréquence caractéristique, les vibrations évoluent de façon linéaire avec l'augmentation de l'intensité. En revanche, pour les fréquences autour de la fréquence caractéristique (8kHz), les pentes des courbes reliant la vitesse de vibration et l'intensité sont beaucoup plus faibles. Cette forme de compression se produit autour de la fréquence caractéristique. La forme de ces courbes peut se résumer de la façon suivante. Pour des intensités faibles et moyennes les mécanismes actifs amplifient la réponse de membrane basilaire. L'amplification des mécanismes actifs peut être de 50 dB ou plus. Lorsque l'intensité augmente, le gain réduit progressivement, ce qui fait que la réponse augmente moins rapidement que si cela était linéaire. Puis lorsque l'intensité devient forte au-delà de 90 dB_{SPL}, les mécanismes actifs ne fournissent plus d'amplification et la réponse redevient linéaire. Cette non-linéarité semble être à peu près la même pour toutes les fréquences caractéristiques le long de la membrane basilaire même s'il est difficile d'explorer la partie apicale de la membrane basilaire. Les différentes études

montrent que cette non-linéarité décroit lorsque les conditions physiologiques de la cochlée se dégradent.

Ces résultats amenèrent les scientifiques à rechercher les origines des mécanismes actifs liés à la finesse de déformation de la membrane basilaire en accord avec la fréquence caractéristique. Cette finesse ne peut pas s'expliquer uniquement par les propriétés mécaniques de la membrane basilaire.

Tonotopie active et cellules ciliées externes.

Le rôle principal des cellules ciliées externes (CCE) est d'influencer activement la mécanique cochléaire, afin d'augmenter la sensibilité et la finesse de l'accord avec la fréquence caractéristique. Les cellules ciliées externes ont une fonction motrice. Le faisceau de cils à la pointe et le corps du cil bougent en réponse à la stimulation électrique (Brownell, 1983; Ashmore, 1987; Benser et al., 1996; Hudspeth, 1997; Eguiluz et al., 2000).

La motilité des cellules ciliées externes est affectée par les médicaments ou autres agents et font diminuer la sensibilité et la finesse du pic de déformation de la membrane basilaire (Ruggero and Rich, 1991). De plus l'action de ces cellules ciliées externes semble dépendre de relais auditifs plus centraux. On dénombre environ 1800 fibres nerveuses efférentes qui portent l'information des centres auditifs à la cochlée, la majorité provenant du complexe olivaire supérieur. Un grand nombre de fibres efférentes sont en contact avec les cellules ciliées externes et contrôle l'activité de celles-ci (Liberman and Guinan, 1998; Kujawa and Liberman, 2001).

L'action des CCE est probablement commandée par le système nerveux central et

51

enrichit le système passif mis en évidence par Békésy. On peut noter que lorsque les CCE sont détruites ou désactivées par voie médicamenteuse, on retrouve les caractéristiques vibratoires de la membrane basilaire de l'étude de von Békésy. La figure 6.5 illustre l'action des CCE en représentant la réponse de la membrane basilaire à un son pur et en la comparant à la réponse observée par von Békésy. Le mécanisme actif amplifie d'environ 50 dB la vibration de la membrane basilaire et surtout il accorde cette vibration sur une portion beaucoup plus fine de l'organe de Corti, permettant ainsi une remarquable sélectivité fréquentielle.

Le mouvement des CCE est déclenché de manière électrique, on parle alors d'électromotilité. L'environnement liquidien fortement polarisé électriquement joue un rôle très important pour ce mécanisme.

Cette théorie présentant un « amplificateur cochléaire » est la théorie qui fait le plus l'unanimité dans la communauté scientifique, ce n'est cependant pas la seule.

Cet accord en fréquences dépend étroitement de l'intégrité des CCE et se retrouve à l'identique au niveau des fibres du nerf auditif auxquelles il est fidèlement transmis par les CCI. La tonotopie passive décrite plus haut est alors remplacée par une tonotopie dite active aux valeurs légèrement décalées vers l'apex. Ce mécanisme actif opère pour des niveaux d'intensités sonores faibles à modérés. En effet, à partir de 90dB_{SPL} environ, on retrouve le fonctionnement passif décrit par Békésy.

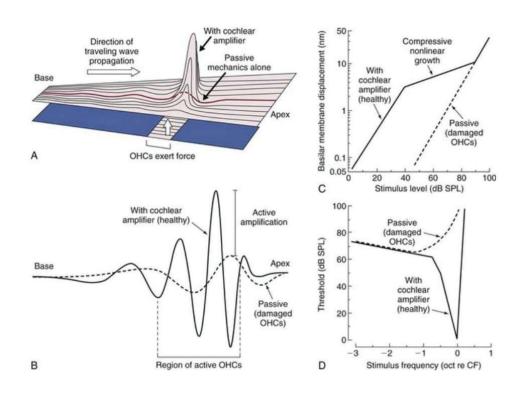


Figure.6.5: A.et B Représentations schématiques de la forme d'onde le long de la membrane basilaire avec et sans mécanisme actif. C. Représentation des déplacements de la membrane basilaire en fonction de l'intensité. D. Courbe d'accord d'un neurone avec et sans mécanisme actif (Ashmore, Kolston, 1994; Gummer et Preyer, 1997)

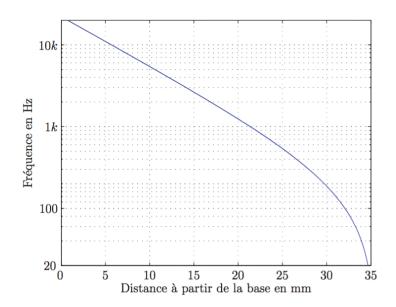


Figure 6.6 Correspondance tonotopique entre la position sur la cochlée et la fréquence caractéristique (d'après T. Fillon, 2004).

Ces mécanismes actifs sont importants pour l'audition notamment en ce qui concerne : l'excellente sensibilité de l'oreille aux sons faibles, la finesse de la sélectivité fréquentielle et la non-linéarité de la réponse de la membrane basilaire à l'intensité sonore.

Les deux premiers points sont observables sur la figure 6.5. On note particulièrement la *spécificité fréquentielle* en chaque point de la cochlée. La figure 6.6 indique la relation entre la position d'un point de la membrane basilaire et la fréquence qui lui est associée dans ce mécanisme. On parle alors de Fréquence Caractéristique (FC) de la membrane basilaire en ce point.

Il y a donc un *codage* fréquence/position inhérent à l'anatomie de la cochlée. Cependant, le codage de l'information fréquentielle par la cochlée n'est pas que tonotopique, le phénomène du *verrouillage de phase* (par synchronisation) que nous décrirons plus loin semble aussi entrer en jeu.

6.2 Vulnérabilité des cellules ciliées externes

Chez l'homme, on dénombre environ 12 500 cellules ciliées externes pour 3 500 cellules ciliées internes. Les cellules ciliées externes sont plus fragiles et leur détérioration semble jouer un rôle crucial dans le cas de surdités neurosensorielles.

Les premières preuves sur la vulnérabilité des mécanismes actifs sont venues d'études portant sur les réponses d'un seul neurone du nerf auditif. Robertson et Manley (1974) ont montré que l'accord fin (pointu) vu sur les neurones auditifs pouvait être altéré par la réduction de l'alimentation en oxygène chez l'animal. Les courbes d'accord devenaient moins fines et dans un même temps la sensibilité autour de la pointe baissait. Ces changements étaient similaires à ceux observés par la suite sur la membrane basilaire (Sellick, Patuzzi et Johnstone (1982))

Les changements d'accord et de sensibilité de la membrane basilaire trouvés par Robertson et Manley semblent irréversibles. Des effets similaires ont été reportés par Evans et Wilson (1975) qui ont également observé qu'une dégradation irréversible de l'accord en fréquence pouvait être produite par des agents ototoxiques. Evans et Harrison (1976) avaient utilisé de la kanamycine pour produire des dommages sélectifs sur les cellules ciliées externes. Ils ont trouvé que les seuils auditifs et les propriétés d'accords des fibres nerveuses du nerf auditif étaient principalement dépendantes de l'intégrité des cellules ciliées externes.

Liberman et al. en 1984 ont utilisé l'exposition au bruit et les médicaments ototoxiques, séparément ou en combinaison pour produire une variété de dommages sur les cellules ciliées. Ils ont alors mesuré les réponses de neurones et les ont comparées avec les changements structurels observés sur la cochlée (Liberman et Dodds, 1984). Après avoir étudié les propriétés d'un seul neurone, ils l'ont marqué avec une injection de peroxydase du raifort. Cela a permis de marquer le neurone et de le tracer jusqu'aux cellules ciliées internes avec lesquelles il était en synapse au niveau de l'organe de Corti. De cette façon, les propriétés de la réponse neurale ont pu être directement comparées avec les changements de structure des cellules ciliées et de l'organe de Corti.

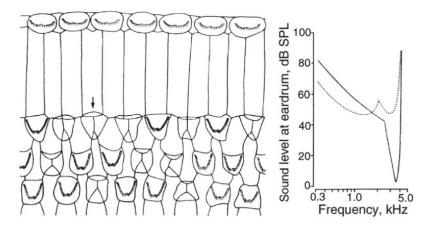


Figure 6.7 Courbe d'accord d'un neurone lorsque les CCI sont intactes et les CCE sont endommagées d'après Liberman et al. (1986).

La figure 6.7 montre le cas d'une destruction partielle des cellules ciliées externes avec des cellules ciliées internes intactes. Ce pattern de dommages est typiquement

associé avec des doses modérées de médicaments ototoxiques, mais est moins représentatif d'une exposition au bruit. La partie gauche de la figure montre de façon schématique le pattern de dommage structurel. Chaque stéréocil apparaît comme un petit point. Les trois trais représentent les cellules ciliées externes en bas. Sur la figure, quelques cellules ciliées externes ou stéréocils manquent (voir la flèche, fig. 6.7).

La partie droite de la figure 6.7, montre une courbe d'accord normale (trait plein) et une courbe d'accord associée avec ce type de dommage (courbe en pointillés). La courbe d'accord normale montre une pointe finement accordée et une base (queue) plus large. La courbe anormale montre aussi deux sections, mais la flèche est élevée et la base est hypersensible (i.e. les seuils de la région de la base sont plus bas que la normale). La flèche élevée pourrait refléter l'opération des mécanismes actifs ayant une efficacité réduite. Le pattern de résultats suggère que le mécanisme actif est accordé à une fréquence légèrement au-dessus de la fréquence de résonnance des mécanismes passifs à cet endroit. Ceci est cohérent avec l'observation que sur une oreille normale et à de hautes fréquences, le pic de réponse sur la membrane basilaire se déplace vers la base de la cochlée avec l'augmentation de l'intensité.

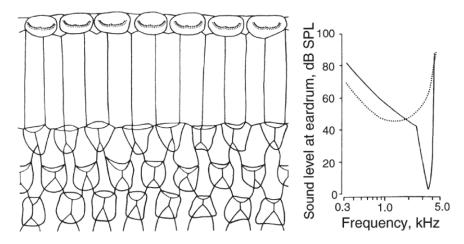


Figure 6.8 Cas d'une perte totale des CCE avec des CCI intactes, d'après Liberman et al. (1986).

La figure 6.8 montre le cas d'une perte totale des cellules ciliées externes et des cellules ciliées internes intactes. Ce pattern de dommage est plus facilement produit avec une dose importante de médicaments ototoxiques. La forme arrondie des

courbes d'accord sans pointe montre que les mécanismes actifs sont complétement détruits. La courbe d'accord dépend probablement, dans ce cas, uniquement des mécanismes cochléaires passifs.

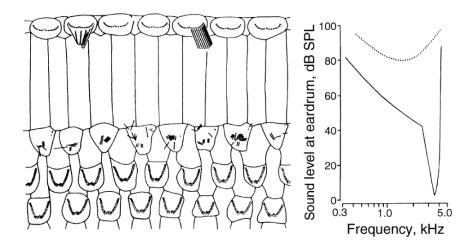


Figure 6.9 Cas de dommages sévères des cellules ciliées externes et internes (Liberman et Dodds, 1986).

La Figure 6.9 montre la situation lorsqu'il y a des dommages sévères des stéréocils des cellules ciliées internes et le stéréocil de la première ligne des cellules ciliées externes (la ligne la plus proche des cellules ciliées internes). Les dommages des cellules ciliées externes sont suffisants pour éliminer complétement la fine pointe des courbes d'accord. Ceci suggère que les mécanismes actifs sont particulièrement dépendants de la première ligne de cellules ciliées externes. De plus, la courbe entière est décalée vers le haut et sa sensibilité est plus basse que la normale. Cette perte de sensibilité générale peut probablement être attribuée aux dommages sur les CCI. D'après Liberman et al. (1984), un dommage significatif des stéréocils est toujours associé avec une sensibilité réduite sur la base des courbes d'accord.

Liberman et al. n'ont pas trouvé de cas de dommages uniquement sur les CCI sans dommages des CCE. Il apparaît que les CCE sont généralement plus vulnérables que les CCI. Ainsi des dommages des CCI sont pratiquement toujours associés avec des dommages de CCE.

Cependant des cas de dommages sur les CCI avec très peu de dommages sur les CCE ont pu être observés. La figure 6.10 montre un exemple de neurone connecté

à une CCI à laquelle il manque la ligne entière de stéréocils (voir flèche) dans une région avec peu de dommage sur le stéréocil de la CCE. La courbe d'accord montre une pointe qui a presque une forme normale mais la pointe et la base sont décalées de plus de 40 dB. Il apparaît que les mécanismes actifs sont fonctionnels mais que la sensibilité de la traduction est considérablement réduite.

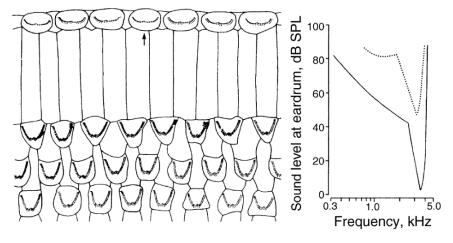


Figure 6.10 Cas rare avec des CCE intactes et des CCI endommagées d'après Liberman et al. (1986)).

Ces résultats peuvent être résumés comme suit. Les CCE sont responsables de la pointe fine des courbes d'accord. Lorsque les CCE sont abimées, la pointe s'évase et peut disparaître complétement. Cela peut entraîner une élévation des seuils autour de la pointe de 40-50 dB. Les dommages des CCI entraînent une perte globale de la sensibilité. Des dommages exclusivement sur les CCI laissent inchangés la base de la courbe d'accord ou peuvent entraîner une hypersensibilité (seuils plus bas sur la base). Lorsque les CCE et CCI sont endommagées, les seuils sont habituellement très élevés (80 dB ou plus) et la courbe d'accord est large sans aucune pointe.

Liberman et al. ont observé qu'ils pouvaient prédire la plupart des seuils des neurones en évaluant la présence des CCE et CCI et l'état des stéréocils. De plus, les seuils auditifs après exposition au bruit, sont corrélés avec les patterns de dommages des stéréocils des cellules ciliées (Slepecky et al. 1982). Il semble que pour beaucoup de types de pertes auditives acquises, la première cause soit une perte de la fonction des CCE et/ou des CCI. Pour les pertes modérées, où les seuils sont moins élevés que 50dB_{HL}, cela correspond souvent à une perte des CCE seules avec une détérioration des mécanismes actifs. Pour les pertes plus sévères, les CCE

et les CCI sont vraisemblablement abimées. Lorsque les CCI sont endommagées, une plus ample réponse de la membrane basilaire est nécessaire pour produire un seuil d'activité neurale. Dans les cas extrêmes, les CCI peuvent être complétement non fonctionnelles sur une certaine région sans réponse des neurones innervant cette zone. Ce qui correspond à une zone inerte cochléaire (également appelée zone morte).

En 2010, Müller et al., étudient les déformations de la membrane basilaire chez le chinchilla. Afin de cartographier la position sur la cochlée des fréquences caractéristiques, ils marquent les neurones avec une injection de peroxydase du raifort. Ils déterminent la fréquence caractéristique du neurone dans le noyau cochléaire et retrouvent sa position sur l'organe de corti. En comparant les résultats du chinchilla avec une audition normale et ceux avec une atteinte cochléaire induite par une exposition aux bruits, ils remarquent que la fréquence caractéristique du neurone s'effectue avec une fréquence plus basse lorsqu'il y a des dommages cochléaires. La relation entre la distance à la base de la cochlée et la fréquence est décrite par la formule « Δ (en %) =61,2 - 42,2 x log(f) ». La pente de la fonction est de 2,55mm/octave. Par rapport à la carte anatomique sans dommage cochléaire, la "carte physiologique" a été décalée d'environ 0,3 octave vers les fréquences aigües. Ces résultats confirment que les cartes reliant la position sur la cochlée et les fréquences dépendent de l'état de l'oreille interne. Selon les auteurs, des dommages cochléaires chez les mammifères peuvent correspondre à une modification de la fréquence caractéristique allant jusqu'à une demi-octave.

En résumé, le fonctionnement de la cochlée est fortement dépendant d'un mécanisme actif qui est physiologiquement vulnérable. Ce mécanisme dépend de l'intégrité des CCE et particulièrement des stéréocils. Les mécanismes actifs sont responsables de la forte sensibilité de la membrane basilaire. Ils sont également responsables d'une variété d'effets non linéaires de la cochlée qui peuvent être observés sur les réponses de la membrane basilaire et sur les réponses des neurones. Ces effets incluent une fonction de transfert non linéaire induite par les mouvements de la membrane basilaire, la réduction de la sélectivité à forte intensité, la génération de combinaisons de sons avec les otoémissions acoustiques.

Les mécanismes actifs influencent fortement les réponses de la membrane basilaire à faible et moyenne intensité mais ces contributions se réduisent lorsque l'intensité augmente.

Les cellules ciliées externes sont facilement endommagées par l'exposition au bruit, les médicaments ototoxiques, les infections et les perturbations métaboliques. Lorsqu'elles sont endommagées, les mécanismes actifs ont une efficacité réduite. Il est possible que ces modifications périphériques au niveau des cellules ciliées et des mouvements de la membrane basilaire aient une influence sur la perception de la hauteur tonale des sons.

6.3 Codage temporel de l'information fréquentielle

Même au repos (sans vibration de la membrane basilaire), les cellules ciliées internes ont une activité spontanée. Elles génèrent en moyenne 18 potentiels d'action par seconde et déchargent parfois même jusqu'à 100 fois par seconde. En présence d'une stimulation acoustique, la membrane basilaire vibre et les stéréocils des cellules ciliées internes se penchent en avant et en arrière. Cela fait varier la quantité de neurotransmetteurs libérés de manière à ce que les potentiels d'action aient de plus grandes chances d'être générés pour une phase du stimulus plutôt que pour une autre.

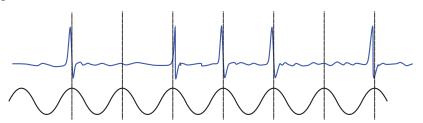


Figure 6.11 La courbe bleue représente les potentiels d'action émis sur un fibre afférente du nerf auditif en phase avec le stimulus (noir) (d'après Fillon, 2004).

Le principe du verrouillage de phase est qu'une fibre nerveuse va émettre un potentiel d'action en phase avec le stimulus (figure 6.11). Une fibre ne décharge pas forcément à chaque cycle du stimulus, mais lorsqu'il y a une décharge, elle se

produit à chaque fois au même moment de la phase, de telle sorte que les intervalles entre chaque potentiel d'action sont des multiples de la période du stimulus. Par exemple, un son pur de 500Hz a une période de 2ms, ainsi les intervalles entre deux potentiels d'actions seront proche de 2, 4, 6, ou 8 ms.

En 1971, Rose et al., ont mesuré les intervalles entre les potentiels d'action émis par un seul neurone chez le Saïmiri (petit singe écureuil). La synchronisation de phase a été mesurée à différentes fréquences sur un neurone ayant pour fréquence caractéristique 1,6 kHz. Ainsi, sur un neurone répondant préférentiellement à la fréquence 1,6 kHz, on retrouve ce verrouillage de phase pour des fréquences allant de 0,4 à 2,3 kHz. Pour les fréquences élevées, un neurone ne peut décharger en phase avec chaque période. Il existe une période réfractaire absolue d'une durée 0,5 à 0,75 ms durant laquelle un autre potentiel d'action ne peut être généré. Il existe ensuite une seconde période de 2 à 3 ms durant laquelle un potentiel d'action peut être émis mais avec une probabilité réduite. Au niveau, d'un seul neurone le codage temporel devient très vite limité lorsque les fréquences des stimuli sonores augmentent. Il faut ainsi regrouper les informations apportées par chaque neurone afin de reconstituer la fréquence du stimulus sonore. Ce principe est décrit sous le nom de principe de la volée (figure 6.12 ; Wever, 1949).

Le codage temporel de la fréquence par verrouillage de phase est ainsi limité pour les fréquences les plus élevées. La limite supérieure se situe autour de 4-5 kHz mais elle varie suivant les espèces étudiées (Rose et al., 1967 ; Palmer et Russel, 1986). Le problème n'est pas tant la vitesse de décharge maximale du neurone mais la précision du verrouillage de phase. Au-delà de 4-5 kHz, la précision du verrouillage de phase se rapproche de la période du stimulus.

Il existe encore d'importantes discussions sur la manière dont les informations temporelles sont utilisées par le système auditif. S'il est admis que la localisation des sons dépend en partie des informations temporelles fournies par les deux oreilles, l'utilisation des informations temporelles pour le démasquage et la perception de la hauteur tonale sont encore peu claires.



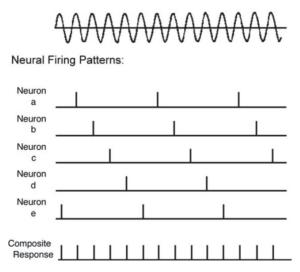


Figure 6.12 Principe de la volée. La résultante des potentiels d'action émis par chaque neurone permet de reconstituer le codage de la fréquence (Wever et al. 1949)

6.4 Un codage mixte de l'information fréquentielle

Il est communément admis que les théories temporelles (verrouillage de phase) et spatiales (tonotopie) sont complémentaires et que le codage des sons au niveau de la cochlée bénéficie de ces deux transductions (Licklider, 1954). Le codage temporel apparait particulièrement important pour le traitement des basses fréquences, alors que le codage selon la place est prédominant pour l'analyse des hautes fréquences (Wever, 1949).

Il est généralement reconnu que le codage selon la place est inadapté pour les fréquences en dessous de 300-400 Hz. Les performances de discrimination fréquentielles ne peuvent s'expliquer par un codage purement tonotopique. Les déformations de la membrane basilaire et la distance entre deux cellules ciliées ne peuvent permettre un codage de la fréquence si précis. Par exemple le seuil de discrimination de fréquence est d'environ 0.3 % (à 1000 Hz, d'après Sek et Moore, 1995), alors que cette différence de fréquence correspondrait sur la cochlée à la

distance entre deux cellules ciliées internes voisines. Le codage tonotopique, selon lequel une fréquence active préférentiellement certaines cellules mais également les cellules voisines de manière moins spécifique, ne peut par conséquent expliquer à lui seul le codage des fréquences graves. D'un autre côté, le codage des fréquences supérieures à 4000-5000 Hz ne peut s'expliquer uniquement par un codage temporel, car la précision du verrouillage de phase des décharges des neurones est insuffisante.

Loeb et al. (1983) ont proposé un modèle impliquant trois types de mécanismes pour la perception de la fréquence. Le premier mécanisme utilise le codage spatial pour les fréquences allant de 5000 à 20 000 Hz, le deuxième utilise la théorie de la volée pour les fréquences entre 500 et 5000 Hz (Kiang, 1965), et le troisième le codage temporel pour les fréquences allant de 20 à 500 Hz où les neurones sont capables de décharger à chaque cycle (Rose et al., 1967).

Une théorie, basée sur la latence de l'activité cochléaire et sur son expansion au niveau du cortex auditif, a été développée par Greenberg et al. (1998). Elle intégrerait la notion de délai fréquence-dépendant lié au passage de l'onde acoustique dans la cochlée. Les sons graves stimuleraient ainsi le tronc cérébral (Greenberg, 1980) et le cortex auditif (Woods et al., 1993) plus tardivement que les sons aigus qui transitent très rapidement par la cochlée. Ce délai semble être de l'ordre de la dizaine ou de la centaine de microsecondes pour des fréquences supérieures à 4 kHz. Le temps total pour aller de la base à l'apex serait de 10 microsecondes chez l'animal (Goldstein et al., 1971; Ruggero & Rich, 1987). Il peut être estimé par la latence de l'activité du nerf auditif.

6.5 Codage de la hauteur tonale en périphérie

La membrane basilaire se comporte comme un banc de filtres passe-bandes et sépare les harmoniques basses d'un son complexe. Chaque harmonique produit un pattern d'excitation distinct sur la membrane basilaire. Ces harmoniques sont dites « résolues ». La largeur de bande de chaque filtre est d'environ 10 à 15% de la fréquence centrale du filtre.

Ceci implique qu'au-delà de la $10^{\rm ème}$ harmonique, les harmoniques voisines ne peuvent être séparées et interagissent pour produire une forme d'onde qui à la période f_0 . Ces harmoniques sont dites « non résolues ». Les fréquences des harmoniques résolues sont codées de deux façons dans le nerf auditif : en termes de lieu de décharge maximale (organisation tonotopique) et de pattern d'excitation des fibres nerveuses qui tendent à synchroniser leurs décharges avec les fréquences de vibration de la membrane basilaire. Cependant, on pense que la hauteur tonale des harmoniques non résolues peut seulement être codée temporellement, soit par verrouillage de phase de l'enveloppe temporelle produite par l'interaction des harmoniques non résolues, soit par verrouillage de phase de la structure fine de cette forme d'onde pour les harmoniques au-delà de la $13^{\rm ème}$ harmonique (Moore and Moore, 2003).

Du fait de l'exceptionnelle acuité sur les taches de discrimination de f₀ (0,2% pour un son complexe avec un faible nombre d'harmoniques), ce qui est bien plus petit que la largeur des filtres auditifs, le codage tonotopique seul ne peut rendre compte de notre perception des harmoniques (Moore et al., 1984). De plus, l'abondance d'information temporelle de hauteur dans le nerf auditif (Cariani and Delgutte, 1996 a et b) et le succès des modèles temporels de perception de la hauteur (Meddis and Hewitt, 1991 ; Meddis and O'Mard, 1997) ont fait que le codage temporel est admis comme responsable de notre sensation de hauteur à la fois pour les harmoniques résolues et non résolues. Cependant, des résultats récents démontrent une perception de la hauteur tonale pour un groupe d'harmoniques au-delà de la limite communément admise de 5kHz suggérant que le codage tonotopique peut également jouer un rôle (Oxenham et al., 2011). Il est également possible que les informations temporelles et tonotopiques se combinent pour former un code spatiotemporel pour la perception de la hauteur tonale (Bernstein and Oxenham, 2005 ; Loeb et al., 1983 ; Oxenham, 2004).

6.6 Codage et traitement de la hauteur tonale dans le tronc cérébral

L'information du nerf auditif est traitée par les noyaux du tronc cérébral : le noyau cochléaire, le complexe olivaire supérieur, le noyau du lemnisque latéral et le colliculus inférieur. S'il est admis que le codage temporel est utilisé pour la perception de la hauteur tonale, alors il est probable que cette information soit extraite dans cette partie des voies auditives. Comme la limite en fréquence du verrouillage de phase diminue progressivement aux différents étages des voies auditives, dans le corps genouillé médian du chat, la limite supérieure se situe à environ 800 Hz (Rouiller et al., 1989), alors que cette limite se situe aux environs de 5kHz au niveau du nerf auditif chez la même espèce (Attneave et Olson, 1971). Cependant, des sons purs avec des fréquences au-delà de 4 kHz peuvent être utilisés pour produire des mélodies reconnaissables (Attneave and Olson, 1971).

6.7 Variations de la perception de la hauteur en fonction de l'intensité

Dans l'une de ses nombreuses études, Stevens (1935) cherche à évaluer la perception de la hauteur tonale en fonction des modifications de l'intensité. Pour cette expérience, on demande au sujet d'ajuster l'intensité d'un ton jusqu'à ce qu'il ait la même hauteur qu'un autre ton de fréquence légèrement différente. Les résultats pour un sujet qui était décrit comme un «bon répondeur» ont montré que l'augmentation de l'intensité a augmenté sa perception de la hauteur pour les fréquences au-delà de 3000 Hz et a abaissé la hauteur perçue pour les fréquences inférieures à 1000 Hz. La hauteur perçue est restée pratiquement constante pour les sons entre 1000 et 3000 Hz malgré les variations d'intensité.

Bien que l'étude de Stevens soit souvent citée pour illustrer la façon dont l'intensité affecte la hauteur, des études ultérieures n'ont pas trouvé de grandes variations de hauteur associées à une augmentation de l'intensité (Morgan et al, 1951; Ward, 1953; Cohen, 1961; Verschuure and van Meeteren, 1975; Terhardt, 1979; Zwicker et Fastl, 1999). La figure 6.13 montre comment la hauteur des sons purs

65

change avec l'augmentation de l'intensité ; le niveau de référence est de 40 dB_{SPL} (Terhardt 1979 ; Zwicker et Fastl, 1999). L'augmentation de l'intensité accentue la hauteur tonale perçue pour les sons aigus et la baisse pour les sons graves. Cependant, ces décalages de hauteur sont assez faibles et représentent moins de 5% de variation de la fréquence, lorsque l'intensité passe de 40 à 80 dB SPL.

En moyenne, pour les sons entre 1 et 2kHz, les changements d'intensité sont équivalents à un changement de 1% à 2% de la fréquence. Pour les fréquences en dessous et au-dessus, ces changements peuvent aller jusqu'à 5% chez certains sujets. Il y a également des différences très importantes d'un sujet à l'autre à la fois sur l'importance du décalage avec l'intensité ainsi que pour la direction du décalage.

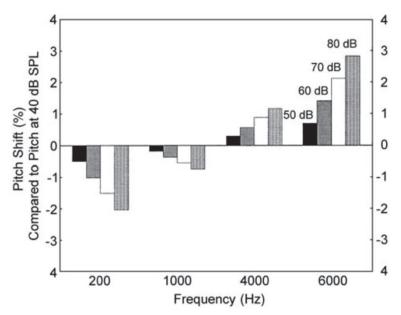


Figure. 6.13 Variation de la hauteur perçue en fonction de l'intensité en comparaison avec un son de référence d'intensité $40 \, dB_{SPL}$. Le décalage de hauteur perçue augmente pour les hautes fréquences et diminue pour les basses fréquences d'environ 2% à 3% (Zwicker and Fastl, 1999).

Il a souvent été avancé que le décalage de hauteur perçue en fonction de l'intensité était en contradiction avec la théorie du codage temporel. Les trains de potentiel d'actions sont en effet robustes et peu sensibles aux changements d'intensité, même lorsque ces changements sont très importants.

En revanche, les changements de perception de hauteur avec l'intensité peuvent s'expliquer par la théorie de la tonotopie : les décalages de hauteur perçue s'expliquant par un décalage du pic de résonnance de la membrane basilaire.

Ces considérations peuvent être discutées, car s'il est admis que le codage temporel se base sur le pattern de décharges des neurones, il est également admis que l'analyse du codage temporel se fait à un niveau plus élevé du système auditif. En d'autres termes, l'intervalle entre les potentiels d'action est transformé en une autre représentation. Il est donc probable que cette analyse plus centrale dépende des neurones activés et du taux de décharge de ces neurones, ceux-ci étant dépendant de l'intensité (Moore, 2012).

L'argument en faveur de la tonotopie peut également être discuté. Les résultats des études sur les animaux ou avec un masquage pro-actif chez les humains suggèrent que le pic de déformation de la membrane basilaire pour les sons mediums et aigus se décale vers la base de la cochlée lorsque l'intensité du son augmente (Moore 2002). Ainsi, ce décalage vers la base devrait se traduire par un décalage vers les fréquences aigües de la tonie. A une intensité élevée ce décalage du pic de la membrane basilaire peut attendre ½ octave ou plus. Ainsi, le modèle tonotopique prédit un décalage de plus d'une demie octave pour les sons mediums et aigus lorsque l'intensité augmente fortement. Or dans la réalité ce décalage est bien moins important qu'une demi-octave. Un autre problème concernant les explications provenant de la théorie de la place vient des observations de Thurlow en 1943, qui montraient que la hauteur perçue sur une oreille pouvait être modifiée par un son présenté sur l'autre oreille avec la même fréquence à condition que les deux sons soient à des intensités élevées. Le changement de hauteur allait dans la même direction que lorsqu'on augmente l'intensité. Ainsi, pour des fréquences aigües le son est perçu comme plus aigu lorsqu'il est présenté de façon binaurale à forte intensité plutôt qu'à forte intensité sur une seule oreille. Ainsi ce décalage de hauteur serait davantage lié à l'intensité qui dépend des informations des deux oreilles plutôt qu'avec l'intensité dans une seule oreille qui détermine la position du pic de déformation de la membrane basilaire.

En 1982, Burns établit des fonctions reliant l'intensité et la tonie sur les deux oreilles ensemble pour 5 sujets. En augmentant l'intensité sur l'une des deux

oreilles, il crée une différence de perception de la hauteur entre les deux oreilles. Les résultats montrent que pour une même personne, les fonctions reliant l'intensité et la hauteur sont souvent différentes suivant l'oreille qui est prise comme référence. De plus, pour chaque sujet et chaque fréquence, il existe une intensité pour laquelle il n'y a pas de diplacousie.

En 1986, Burns et Turner reproduisent leur étude visant à déterminer la relation liant l'intensité et la variation de la perception de la hauteur sur 10 malentendants présentant une surdité neurosensorielle. Ils complètent cette étude par la réalisation de courbes d'accord psychophysiques. Les résultats montrent une plus grande influence de l'intensité sur la perception de la hauteur tonale lorsque la résolution fréquentielle est mauvaise. Cependant, les effets de l'intensité apparaissent également dans des cas où les seuils auditifs semblent normaux. Les résultats vont dans le sens d'un décalage de perception vers les fréquences aigües sur la mauvaise oreille et se rapproche de la normale à forte intensité. Ces décalages de perception sont en moyenne deux fois plus importants que les décalages observés chez les normo-entendants (Burns et Turner, 1982). Ces décalages sont en général compris entre 5% et 10%. Ils sont surtout observés sur les basses fréquences avec un maximum de 14% à 250 Hz pour un sujet.

6.8 Perception d'une fréquence et de son octave

L'octave est l'intervalle le plus communément reconnu dans le monde (Dowling and Harwood, 1986). L'octave est définie comme le doublement de la fréquence d'un son, il existe donc un rapport de 2:1 entre les deux fréquences. Plusieurs études ont montré que la relation entre les deux fréquences étaient souvent légèrement plus importantes que 2:1 (Ward, 1954; Walliser, 1969; Terhardt, 1971; Sundberg and Lindqvist, 1973). Dans ce type d'expérience, les sujets écoutent une fréquence grave et doivent ajuster la fréquence supérieure afin qu'elle corresponde à l'octave supérieure. Les résultats de ces trois études montrent que la taille de l'octave subjective établie par les sujets est proche de 2:1 pour les basses fréquences mais augmente et dépasse d'environ 3% l'octave physique à 2kHz. De plus, il est très

difficile pour les sujets de faire une correspondance d'octave pour les fréquences supérieures à 2kHz. Ceci correspond à la limite de la hauteur tonale musicale aux environs de 4-5 kHz (Ward, 1954; Attneave and Olson, 1971). Il existe une forte variabilité interindividuelle de cet élargissement de l'octave subjectif mais cet effet reste significatif dans les différentes études.

Cet effet est observé avec différents stimuli pour des sujets musiciens et non musiciens. Cet effet est également observé lorsque les sons sont envoyés simultanément (Ward, 1954; Demany and Semal, 1990; Dobbins and Cuddy, 1982).

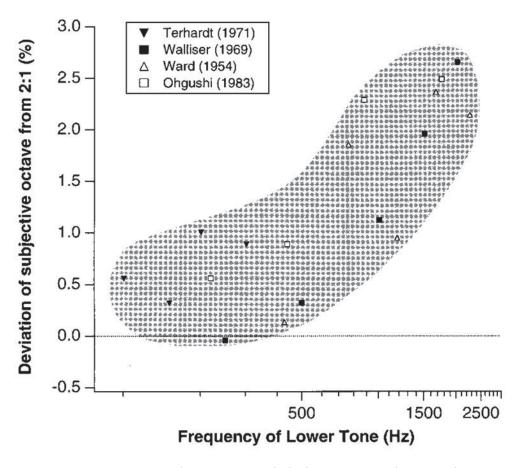


Figure 6.14 Mesures psychoacoustique de l'élargissement d'octave d'après Mc Kinney et Delgutte (1999).

Les études de la figure 6.14 ont toutes utilisé des sons purs mais Sundberg et Lindqvist ont également retrouvé cet effet avec des sons complexes. Ward (1954)

rapporte cet effet avec des sujets sans entrainement musical ainsi qu'avec des sujets ayant l'oreille absolue. Dowling et Harwood (1986) a rapporté cet effet pour des sujets ayant des cultures musicales différentes.

La présence de cet effet d'élargissement de l'octave pour une large variété de stimuli et sur de nombreux sujets, laisse à penser que cet effet a une origine physiologique. Ohgushi (1983) propose un modèle temporel de la perception de la hauteur tonale qui prédit un élargissement de la perception de l'octave. Dans une de ses études, il avait noté que les intervalles entre les potentiels d'action étaient plus écartés que des multiples d'entiers de la période de la fréquence du stimulus (Ohgushi, 1978). Il a montré en 1983 que ces déviations étaient cohérentes avec l'effet d'élargissement de la correspondance d'octave.

McKinney et Delgutte (1999) ont mesuré les potentiels d'action chez des chats anesthésiés et bien que la distribution des intervalles entre potentiels d'action suivait la période du stimulus, les décharges déviaient systématiquement des multiples entiers de la période. A cause de la période réfractaire du neurone, les intervalles plus petits que 5 ms (c'est à dire pour des fréquences inférieures à 200 Hz) sont légèrement plus larges que la période du stimulus et deviennent pour la plupart de petits intervalles. D'un autre côté, les intervalles de premier ordre sont plus petits que la période du stimulus pour les fréquences inférieures à 500Hz. Ils ont montré que cette déviation est un effet combiné du phase-locking et des décharges multiples durant une période. Ils ont élaboré un modèle permettant d'estimer la correspondance d'octave à partir des distributions des décharges des potentiels d'action. Ce modèle prédit l'élargissement de la correspondance d'octave. Ces résultats confortent l'idée que la hauteur musicale se base en partie sur un codage temporel.

6.9 Echelles de perception de la fréquence

La seconde étude de cette thèse porte sur la fonction de tonie mesurée à l'aide d'une échelle catégorielle. Le sujet doit classer les sons de fréquences différentes dans des catégories allant de très grave à très aigu. La mesure de la tonie a fait l'objet de différentes échelles que nous allons décrire dans cette partie.

En 1937, Stanley Smith Stevens, John Volkman et Edwin Newman, réalisent une étude cherchant à mettre en relation la perception de la hauteur d'un son et sa fréquence en hertz. Ils utilisent une méthode qui consiste à demander au sujet d'ajuster une fréquence afin qu'elle corresponde de manière subjective à la moitié d'une fréquence de référence. Cette expérience est réalisée sur 5 sujets pour 10 fréquences différentes à une intensité de 60 dB_{SPL}. L'échelle ainsi obtenue est appelée «échelle des mels» pour « melody ». L'échelle a été conçue en fixant la perception d'un son pur de 1000 Hz à 1000 mels. Ainsi, un son qui est perçu comme deux fois moins aigu que 1000 Hz aura pour valeur 500 mels.

En 1940, Stevens et Volkmann réutilisent cette méthode de fractionnement de la hauteur perçue, ainsi qu'une méthode de jugement basée sur l'équidistance entre les sons. Il est demandé au sujet de « placer » trois fréquences différentes afin d'obtenir 4 intervalles équidistants entre les deux fréquences bornant l'intervalle de fréquence. En combinant ces deux méthodes, Stevens et Volkmann (1940) réajustent l'échelle des mels. Cette échelle révisée est représentée par la courbe pleine sur la figure 6.15. Sur ce graphique, la fréquence en hertz est représentée en abscisse et la hauteur en mels est représentée en ordonnée. Le point de référence correspond à 1000 mels. Il correspond à la tonalité évoquée par un son pur de 1000 Hz présenté à 40 phones. Lorsque le son est perçu comme deux fois moins aigu, sa valeur en mels correspond à la moitié du son de référence. Ainsi, un son qui sonne deux fois plus élevé que le son de référence 1000 mels correspondrait à une hauteur de 2000 mels, tandis qu'un son correspondant à la moitié aurait pour valeur 500 mels. La courbe en pointillés indique ce que serait la relation si la fréquence et la hauteur étaient liées de façon linéaire (si mels = hertz). Il est important de noter que la fréquence et la hauteur correspondent uniquement pour les basses fréquences. Cependant, l'échelle des mels s'écarte pour les fréquences aigües. Cela révèle que la hauteur perçue augmente plus lentement que la fréquence. Les fréquences vont jusqu'à 16.000 Hz, ce qui correspond à 3300 mels. On peut noter par exemple que le triple de la fréquence 1000 Hz, c'est à dire 3000 Hz équivaut à doubler la hauteur perçue puisque 3000 Hz correspond à 2000 mels. On parle d'élargissement des octaves lorsque la fréquence augmente.

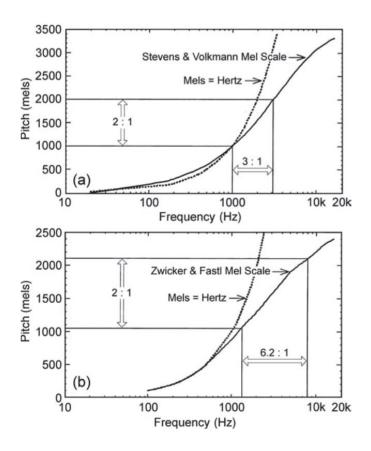


Figure 6.15 La relation entre les fréquences en Hertz et la hauteur en mels est basés sur les travaux de (a) Stevens and Volkmann (1940) et (b) Zwicker and Fastl (1999). La courbe en pointillés illustre ce que donnerait l'échelle des mels si on avait 1 mel = 1 Hertz.

D'autres échelles de hauteur ont également été développées (Beck et Shaw, 1962, 1963; Zwicker et Fastl, 1999). Les différentes échelles sont quelque peu différentes les unes des autres en raison des méthodes utilisées et des variations interindividuelles. Par exemple, la courbe en trait plein sur la figure 6.15b montre l'échelle des mels formulée par Zwicker et Fastl (1999). Le point de référence sur l'échelle Zwicker et Fastl est de 125 mels, ce qui correspond à une fréquence de 125 Hz. Comme dans la figure 6.15a, la courbe en pointillés montre ce à quoi ressemblerait la courbe si l'échelle en mels correspondait à la fréquence exprimée

en Hz. Ici aussi, nous voyons que la hauteur perçue augmente plus lentement que la fréquence. La plage de fréquences qui s'étend jusqu'à 16.000 Hz est comprimée dans une plage de hauteur de seulement 2400 mels. Par exemple, un rapport de 2:1 de changement de hauteur de 1050 à 2100 mels correpond à une augmentation de la fréquence d'un facteur 6, passant de1300 à 8000 Hz.

L'échelle ainsi obtenue, montre que la perception de la hauteur n'est pas liée de façon linéaire ou logarithmique à la fréquence du son pur. La hauteur perçue en mels semble liée à l'échelle des bandes critiques de Bark où 1 Bark correspond à 100 mels (Zwicker et Feldtkeller, 1967).

Il existe une assez bonne correspondance entre la hauteur perçue en mels et les bandes critiques exprimées en barks. Cette correspondance avec l'échelle des mels correspond assez bien également avec la distance le long de la membrane basilaire (Stevens et Volkmann, 1940 ; Scharf, 1970 ; Zwicker et Fastl, 1999 ; Goldstein, 2000). Zwicker et Fastl (1999) ont suggéré que 100 mels correspondent à un bark et à une distance d'environ 1,3 mm le long de la membrane basilaire. Ces relations sont illustrées sur la figure 6.16.

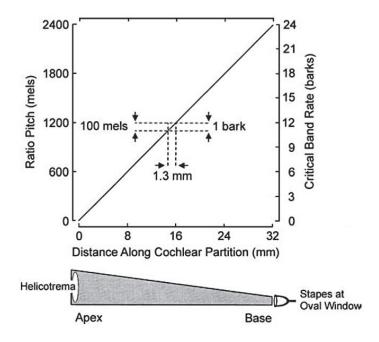


Figure 6.16 Illustration de la distance le long de la membrane basilaire avec la hauteur en mels et les bandes critiques en barks d'après Zwicker and Fastl (1999).

Si l'échelle des mels est encore relativement utilisée par les ingénieurs et les chercheurs en acoustique, la validité de cette échelle peut être discutée car les patterns diffèrent suivant la méthode exacte utilisée dans les études (Beck et Shaw, 1961; Siegel, 1965).

En 1961, Beck et Shaw utilisent une méthode différente de celle de Stevens. Ils demandent à deux groupes de 25 sujets de donner une estimation de la hauteur tonale d'un son à partir d'un son de référence qui constitue une base de départ ayant pour valeur 100. Suivant le choix du son de référence, ils trouvent des résultats différents. Lorsque le son de référence est plus grave que les fréquences à comparer, leurs résultats sont cohérents avec l'échelle des mels révisée (figure 6.17a). Et lorsque le son de référence a une fréquence centrale par rapport aux sons à comparer, les résultats sont proches de l'échelle des mels originale (figure 6.17b).

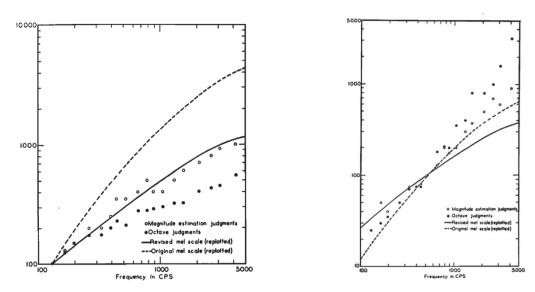


Figure 6.17 A gauche, échelle des mels avec un son de référence grave et à droite avec un son de référence placé au centre des autres fréquences.

Beck et al (1962) reproduisent le même type d'expérience avec des sons de piano afin de voir si le jugement de hauteur est influencé par les relations musicales entre les notes. Ils trouvent des résultats proches lorsqu'ils utilisent des sons purs ou des sons de piano. Le fait que les sons de piano n'accentuent pas les biais possibles, du fait de l'utilisation des relations musicales entre les sons, les amène à penser que

les relations entre les notes ne jouent pas un rôle fondamental dans le jugement de hauteur tonale. De plus, les résultats des sujets musiciens et non-musiciens sont sensiblement identiques.

En 1997, Greenwood relève le fait que lors des travaux conduits par Stevens en 1956, les résultats diffèrent suivant que la méthode d'équi-section soit ascendante ou descendante. D'autre part, il est reproché que les sujets familiers avec la musique puissent utiliser la notion d'octave ou d'intervalle mélodique afin d'établir leur jugement.

En 1997, Rakowski établit une échelle de la hauteur tonale par 1/3 d'octave de 63 à 12000 Hz avec des sons narrow-band et trouve que la pente sur une échelle loglog était plus raide pour les fréquences inférieures à 250 Hz et plus douce pour les fréquences supérieures à 250 Hz.

En 2012, Miskiewicz et Rakowski reprennent cette procédure sur 30 sujets normoentendants et 30 sujets ayant l'oreille absolue. Ils confirment que la pente de l'échelle absolue est plus forte en dessous de 200 Hz qu'au-dessus. Ils constatent que les fonctions de tonie ont la même allure pour les sujets ayant l'oreille absolue et ceux ayant un jugement relatif.

6.10 Altération de la perception de hauteur tonale

L'étude de la diplacousie constitue le premier axe de recherche que nous avons choisi dans cette thèse afin de mesurer les modifications de perception de la hauteur tonale liées à une surdité neurosensorielle. En effet, en mesurant l'équilibre de perception de hauteur d'une oreille par rapport à l'autre, il est possible que nous observions des cas de diplacousie chez les malentendants.

La diplacousie est un trouble auditif caractérisé par une perception différente de la hauteur tonale sur les deux oreilles pour un même stimulus. Les premiers cas furent rapportés par Shambaugh Sr en 1907. En 1940, son fils, Shambaugh Jr réalise une importante étude sur 45 sujets présentant une diplacousie. La méthode est encore rudimentaire mais le nombre de cas étudiés permet de définir certaines notions de

base de la diplacousie. Pour effectuer son diagnostic, il utilise une série de diapasons allant de 64 à 2048 Hz par pas d'une octave. Il fait sonner un diapason à proximité de chacune des deux oreilles. Le sujet doit alors indiquer s'il entend la même hauteur tonale sur les deux oreilles ou non. Ces observations lui laissent à penser que la diplacousie ne peut être causée que par une lésion de l'organe de Corti. Il distingue ainsi trois sortes de diplacousie. Le premier type qui est le plus fréquent est la **diplacousie binaurale dysharmonique** pour laquelle un même son est perçu à deux hauteurs différentes sur chacune des deux oreilles. Le second type (beaucoup plus rare) est la diplacousie binaurale avec écho (diplacusis binauralis echotica). Pour ce type de pathologie, le son est perçu une fraction de seconde plus tard sur l'une des deux oreilles. Le troisième type qui est également très rare, est la diplacousie dysharmonique monaurale. Dans ce cas, un son pur est perçu comme un son composé de plusieurs fréquences.

Les premières études sur la diplacousie se basaient sur la comparaison d'un même diapason sur chacune des oreilles. Cette méthode ne permettait donc pas de mesurer l'importance du décalage de perception entre les deux oreilles. De plus, la comparaison de hauteur pouvait être rendue difficile chez les sujets présentant des pertes auditives car les sons des diapasons pouvaient être perçus à des intensités différentes. Shambaugh Jr, en 1940, souligne d'ailleurs l'influence de l'intensité sur la perception de la hauteur.

Les études suivantes se basèrent sur une méthode de comparaison utilisant des oscillateurs. Pour ce type de méthode, les stimuli sont présentés de façon alternée sur chacune des deux oreilles, de telle sorte qu'à un instant donné le sujet n'est exposé qu'à un seul son. Le sujet ajuste les fréquences des deux sons de telle sorte que leurs hauteurs correspondent.

Diplacousie chez le normo-entendant

Un son pur de fréquence et d'intensité fixes n'est généralement pas perçu avec la même hauteur tonale sur l'oreille gauche et sur l'oreille droite.

Ce phénomène de diplacousie binaurale existe à un certain degré chez tous les individus. On constate habituellement peu de décalage de perception de la hauteur tonale chez les normo-entendants. Le décalage maximal se situe souvent entre 1 et 3% de la fréquence testée.

Il existe une variabilité de ce décalage de perception d'un sujet à l'autre et suivant la fréquence testée ou encore suivant l'intensité de référence choisie pour la comparaison. Cependant les mesures semblent constantes et reproductibles (Stevens, S.S., Egan, J.P., 1941; Jeffress, 1944; van den Brink, G. 1970; van den Brink, 1975; Albers et Wilson, 1968).

Ces études précisent que cet écart entre les deux oreilles peut varier avec la fatigue et l'exposition au bruit. Par exemple, Ward (1963) montre un décalage de perception de hauteur important pour 6 sujets normo-entendants après qu'ils aient été exposés à des impulsions de fortes intensités produisant ainsi une fatigue auditive marquée à partir de 1000 Hz. Ce décalage a également été mesuré pour des fréquences inférieures à 1000Hz. La fréquence du son émis dans l'oreille fatiguée était en moyenne de 6,5 % à 500 Hz, de 4,5% à 200 Hz, de 2,5% à 150 Hz et 0% à 100 Hz.

Un décalage de perception moins important qu'un demi-ton ne semble pas dérangeant dans la vie courante lorsque les deux oreilles sont stimulées simultanément et avec des intensités proches. Dans ce cas, les sons sur chaque oreille fusionnent, et la hauteur semble correspondre à la moyenne des deux perceptions monaurales (Lieberman et Revesz, 1914).

Diplacousie et perte auditive

Si les décalages de perception restent encore relativement faibles chez les normoentendants, plusieurs études montrent que ce décalage peut devenir beaucoup plus important en cas de perte auditive, en particulier dans le cas de perte auditive sur les fréquences aiguës. Ce décalage peut aller jusqu'à ½ octave. La sévérité de la diplacousie semble être plus importante chez les sujets présentant une perte unilatérale (Robinson et Gaeth, 1975; Gaeth et Norris, 1965; Burns et Turner, 1986). En 1965, Gaeth et Norris mesurent la diplacousie chez 5 sujets avec une perte unilatérale sur les hautes fréquences et sur 5 sujets normo-entendants. Ils effectuent des mesures de perception fréquentielle à 4kHz dans 7 conditions différentes : deux ajustements de fréquences sur la même oreille, un ajustement en binaural, deux ajustements en comparaison interaurale à 40 dB_{SPL} et deux à 80 dB_{SPL}. Ils observent une moins bonne discrimination fréquentielle sur la mauvaise oreille, des confusions sur l'ordre de passation plus importantes sur l'oreille avec la perte auditive. Ils trouvent de la diplacousie pour un sujet normo-entendant et pour les 5 sujets malentendants. Dans chaque cas, la mauvaise oreille perçoit le son de façon plus aigüe que la mauvaise.

En 1975, Robinson et Gaeth mesurent la diplacousie chez 7 sujets avec des pertes auditives bilatérales sur les fréquences aigües et 7 sujets normo-entendants. Ils recherchent la diplacousie à 4kHz. Ils observent une moins bonne discrimination fréquentielle chez les malentendants. Ils trouvent une diplacousie chez quelques malentendants et un normo-entendant. Ils concluent qu'une perte bilatérale symétrique peut entrainer des difficultés de jugement de hauteur tonale et entrainer des aberrations de perception de la hauteur.

Une perte auditive endocochléaire sur les hautes ou les basses fréquences peut parfois conduire à un changement de la hauteur tonale perçue et cela même lorsqu'il n'y a pas de zone inerte cochléaire. En particulier pour les personnes avec une perte unilatérale ou asymétrique, le même son présenté de façon alternée dans les deux oreilles peut être perçu comme ayant une hauteur différente dans chaque oreille.

Selon la théorie de la place (tonotopie), des dommages cochléaires pourraient entrainer une modification de la hauteur perçue pour deux raisons. La première a lieu lorsque la perte auditive varie avec les fréquences et particulièrement lorsque le nombre de cellules ciliées internes atteintes varie en fonction de la fréquence. Lorsque les cellules ciliées internes sont abimées, l'efficacité de la transduction est réduite et ainsi une quantité de vibration de la membrane basilaire conduit à moins d'activité neurale que lorsque les cellules ciliées internes sont intactes. Lorsque les

dommages de cellules ciliées varient avec la fréquence, le pic du pattern d'excitation neurale va s'éloigner de la zone avec un important déficit de cellules ciliées internes. Ainsi la hauteur perçue va s'éloigner de cette région. Les résultats de plusieurs études montraient que lorsqu'un son était présenté dans une zone avec une perte auditive, le décalage allait vers une zone avec moins de perte auditive. Par exemple, pour une personne avec une perte auditive sur les hautes fréquences, le codage de la fréquence serait reporté plus bas. Cependant, il existe un certain nombre de cas qui ne sont pas conformes aux résultats prévus.

Une autre explication possible pourrait venir du déplacement du pic d'excitation maximale de la membrane basilaire. De tels décalages de perception de la hauteur entre les deux oreilles peuvent arriver même dans le cas de perte avec un audiogramme plat. Le maximum d'excitation à une place donnée est produit par une fréquence plus basse que la normale. Ainsi pour une fréquence, le pic de réponse de la membrane basilaire sur une cochlée altérée devrait se décaler vers la base, ce qui correspond à une zone codant pour les fréquences plus hautes. Cela conduit à la prédiction que le son perçu devrait être plus aigu. Plusieurs études ont trouvé que c'était souvent le cas. Par exemple, Gaeth and Norris (1965) ou Schoeny et Carhart (1971) ont reporté que le décalage de perception allait souvent vers les aigus et cela peu importe la configuration de perte auditive. Cependant il est clair qu'il existe de grandes différences inter-individuelles et que deux sujets avec la même perte auditive peuvent avoir des résultats différents.

En 1986, Burns et Turner effectuent les mesures des courbes d'accord, de la discrimination fréquentielle et de la perception de la hauteur tonale sur 10 sujets malentendants, ne présentant pas de diplacousie particulière. Ils recherchent l'effet d'une augmentation de l'intensité sur la perception de la hauteur. Ils observent une tendance pour une diminution de la discrimination fréquentielle et une augmentation du décalage de perception de la hauteur dans les régions où les courbes d'accord étaient plus larges que la normale. Cependant, l'effet exagéré de l'intensité sur la perception de la hauteur tonale se produisaient à la fois lorsque les courbes d'accord étaient plus larges que la normale et à la fois lorsque les courbes d'accord et les seuils auditifs étaient normaux.

Les résultats de la mesure de la diplacousie et de la correspondance d'octave indiquaient que l'effet de l'intensité sur la perception de la hauteur était principalement une conséquence de la grande augmentation de la hauteur perçue à basse intensité. Le décalage de perception de la hauteur retournait à la normale pour de plus fortes intensités. Ils notent également que les décalages et les fonctions reliant l'intensité et la perception de la hauteur sont différentes même pour des sujets ayant des pertes auditives identiques.

Les résultats sont difficilement explicables avec la théorie du codage temporel. Il n'y a pas de raison de constater de tels décalages en fonction de la perte cochléaire. Cependant, d'après certains auteurs, il est possible que des mécanismes centraux impliqués dans l'analyse du codage temporel utilisent le temps de propagation de l'onde à travers la membrane basilaire (Loeb, White and Merzenich, 1983, Shamma, 1985). Ce temps peut être affecté par des dommages cochléaires et peut perturber le processus d'analyse des informations temporelles par les mécanismes centraux.

Ces observations chez les malentendants et chez les normo-entendants, semblent montrer qu'il existe une relation entre le décalage de perception de la hauteur et la structure locale de l'oreille interne. Van den Brink (1970) a montré que le pattern de la fonction de différence de hauteur perçue pour un individu est stable sur plusieurs années. Il a également observé une corrélation avec l'audiogramme des deux oreilles. Cette idée de lien avec la structure de l'oreille interne est également renforcée par les études reliant le décalage de perception de la hauteur et les otoémissions acoustiques spontanées (Schloth, 1983; Zwicker, 1990; Zweig et Shera, 1995). Ceci semblerait montrer que le décalage dépend en partie des irrégularités de la cochlée.

La corrélation avec la perte auditive ne survient pas uniquement pour des pertes permanentes mais également pour des pertes temporaires (Terhardt 1969; Burns et Turner 1986).

80

La conclusion qui peut être faite à partir de ces études, est que la hauteur tonale est créée par chaque oreille individuellement. Plus précisément, dans les cas de surdités permanentes, la différence de hauteur est stable. Cela montre qu'il n'y a pas ou peu d'adaptation interaurale de la hauteur tonale. La conversion de la hauteur tonale dans une oreille semble indépendante de l'autre oreille.

La méthode employée dans la majorité des recherches est une méthode d'ajustement pour laquelle on demande au patient d'ajuster les fréquences des sons entendus sur l'oreille droite et sur l'oreille gauche afin que leurs tonalités correspondent (Albers et Wilson, 1968; Gaeth et Norris, 1965). Bien que cette méthode soit aisée à mettre en place, il est parfois difficile pour les sujets d'ajuster avec précision les deux tonalités. De plus pour les sujets malentendants, ce type de test perd en précision du fait de l'élargissement des filtres auditifs et d'une mauvaise discrimination en fréquence (Markides, 1981; Nelson et Freyman, 1986).

En 2003, Ogura et al., mesurent la diplacousie avec une méthode adaptative. Ils testent 8 sujets présentant une surdité unilatérale et 8 sujets normo-entendants. Ils trouvent une déviation maximale chez les normo-entendants de 4% et 4 cas de diplacousie sur les 8 sujets malentendants. Le décalage observé correspond à une perception plus aiguë sur la mauvaise oreille en particulier sur les fréquences aiguës. Le décalage maximal observé est de 38% de la fréquence à 4kHz.

Auteurs	Nombre de sujets	Méthode	Résultats
Shambaugh Jr.	45 sujets	Comparaison de	Description de
(1940)		diapasons	différents types
			de diplacousie
Gaeth et Norris	5 normo-	Ajustement en	1 cas de
(1965)	entendants	fréquence	diplacousie sur 5
	5 malentendants		normo-
	Perte unilatérale		entendants
			5 cas sur 5 sur les
			pertes
7.11	_		unilatérales
Robinson et	7 normo-	Ajustement en	5 cas de
Gaeth (1975)	entendants	fréquence	diplacousie sur 7
	7 surdités		sujets
D (1000)	symétriques	A	T C C 11
Burns (1982)	5 normo-	Ajustement en	Influence faible
	entendants	fréquence	de l'intensité sur l'équilibre de
			tonie
Burns et Turner	10 malentendants	Ajustement en	Influence de
(1986)	10 maiemendants	fréquence et	l'intensité sur
(1700)		mesure des	l'équilibre de
		courbes d'accord	tonie plus
		courses a accord	important que sur
			le groupe de
			normo-entendant
			(1982)
Ogura et al.	8 normo-	Méthode	4 cas de
(2003)	entendants	adaptative de	diplacousie sur 8
	8 pertes	comparaison de	sujets ayant une
	unilatérales	hauteur	perte unilatérale

Tableau 6.1. Principales études sur la diplacousie. Il existe quelques autres études qui sont des études de cas présentant souvent un cas de diplacousie monaurale avec acouphènes.

Diplacousie monaurale dysharmonique

Des études rapportent le cas de sujets présentant à la fois une déviation de la hauteur tonale sur les sons musicaux ainsi qu'une séparation des sons (« pitch splittin » ou diplacousie monaurale dysharmonique). Dans ce type de cas, un son pur est perçu par une oreille comme deux sons de fréquences différentes. En 1955, Ward décrit

82

deux cas similaires de diplacousie monaurale dysharmonique. Lorsque des sons de basse intensité sont présentés, les sujets entendent d'autres sons en plus du stimulus sonore. Les effets se produisent autour de 3610 Hz pour un sujet et 3155 Hz pour le second. En 1975, Schelleng rapporte le cas d'un violoniste présentant une perte auditive et dont la perception des fréquences aigües dévie de la normale d'un important intervalle musical. Sur l'oreille gauche à partir de 1.4 kHz, un second son est perçu ½ octave plus haut en plus du son de référence. A partir de 1,8 kHz, un troisième son est perçu en plus de la fondamentale et du second son.

Encore une fois, ces observations confortent l'idée que la perception de la hauteur résulte principalement d'un mécanisme périphérique monaural. Ainsi, il semblerait que les irrégularités structurelles de la cochlée puissent être à l'origine des phénomènes de diplacousie. Ces observations semblent en contradiction avec un codage purement temporel et confortent la théorie de la place ou tonotopie.

7

Partie expérimentale

L'objectif de cette thèse est d'étudier l'influence d'une surdité neurosensorielle sur la perception de la hauteur tonale et d'évaluer son impact sur la perception de la musique et de la parole. Afin de mesurer d'éventuelles modifications de cette perception de hauteur, nous avons effectué quatre études suivant des axes différents. Tout d'abord, nous avons débuté nos travaux par une recherche de la diplacousie chez des sujets malentendants. Nous avons ainsi pu mesurer les différences de perception en fonction de l'asymétrie de la perte auditive. Cependant, dans cette étude, nous comparions la mauvaise oreille avec la meilleure oreille qui pouvait également présenter une perte auditive. Afin de pouvoir comparer les modifications de perception de fréquences entre normo-entendants et malentendants, nous avons effectué une mesure de la perception catégorielle des fréquences selon des catégories allant de « très grave » à « très aigu ». Dans une troisième étude, nous avons mesuré la perception de l'octave et la qualité d'écoute de la musique à travers des aides auditives. Enfin dans un quatrième temps, nous avons mesuré la perception catégorielle des malentendants sur des fricatives non voisées afin de mesurer si des différences de perception de hauteur pouvaient avoir une influence sur la compréhension de la parole.

Etude n°1: Diplacousie binaurale dysharmonique chez le malentendant.

La diplacousie binaurale dysharmonique correspond à une perception décalée de la fréquence entre l'oreille droite et l'oreille gauche. Ainsi un même son est perçu avec une tonalité différente sur chaque oreille. D'après les études menées sur la diplacousie, le phénomène semble plus important chez les sujets présentant une surdité asymétrique, cependant les quelques études sur le sujet comportent au maximum 10 sujets. Dans cette étude, nous avons mesuré l'importance du décalage de perception entre les deux oreilles pour 12 normo-entendants et 43 malentendants. Nous avons établi la fréquence d'équilibre de perception entre les deux oreilles par une méthode à pas fixe de 1/8 d'octave entre chaque fréquence, ce qui nous a permis de tracer les courbes psychophysiques et de déterminer le point d'équilibre de perception de hauteur entre les deux oreilles.

Nous avons parfois observé un léger décalage de perception chez les sujets normoentendants, toutefois cet effet restait plutôt faible (inférieur à 7% de la fréquence de référence).

Sur l'ensemble des malentendants plus de la moitié des participants présentait un décalage de perception significatif supérieur à 7% de la fréquence entre les deux oreilles. Pour certains sujets, cette différence pouvait aller au-delà du ¼ d'octave.

Dans la très grande majorité des cas, ce décalage correspond à une perception plus aigüe sur la mauvaise oreille.

Cet article a fait l'objet d'une publication dans PLOSone.

85





Binaural Diplacusis and Its Relationship with Hearing-Threshold Asymmetry

David Colin^{1,2,5}*, Christophe Micheyl³, Anneline Girod², Eric Truy^{1,4,5}, Stéphane Gallégo^{2,5}

1 Lyon Neuroscience Research Center, IMPACT Team, CRNL, INSERM U1028, CNRS UMR5292, Lyon, France, 2 Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation, Lyon, France, 3 Starkey France, Créteil, France, 4 Departement ORL, Höpital Edouard Herriot, Centre Hospitalier et Universitaire, Lyon, France, 5 University Lyon 1, Lyon, France

* david.colin@univ-lyon1.fr



G OPEN ACCESS

Citation: Colin D, Micheyl C, Girod A, Truy E, Gallégo S (2016) Binaural Diplacusis and Its Relationship with Hearing-Threshold Asymmetry. PLoS ONE 11(8): e0159975. doi:10.1371/journal. pone.0159975

Editor: Mounya Elhilali, Johns Hopkins University,

Received: May 13, 2016 Accepted: July 11, 2016

Published: August 18, 2016

Copyright: © 2016 Colin et al. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: Data can be found in the Supporting Information.

Funding: This study was funded by Audition Conseil, Starkey France, Hospices Civils de Lyon. The funders provided support in the form of salaries for authors DC (Audition Conseil), GM (Glarkey France), and ET (Hospices Civils de Lyon), but did not have any additional role in the study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. The specific roles of these authors are articulated in the 'author contributions' section.

Abstract

Binaural pitch diplacusis refers to a perceptual anomaly whereby the same sound is perceived as having a different pitch depending on whether it is presented in the left or the right ear. Results in the literature suggest that this phenomenon is more prevalent, and larger, in individuals with asymmetric hearing loss than in individuals with symmetric hearing. However, because studies devoted to this effect have thus far involved small samples, the prevalence of the effect, and its relationship with interaural asymmetries in hearing thresholds, remain unclear. In this study, psychometric functions for interaural pitch comparisons were measured in 55 subjects, including 12 normal-hearing and 43 hearing-impaired participants. Statistically significant pitch differences between the left and right ears were observed in normal-hearing participants, but the effect was usually small (less than 1.5/16 octave, or about 7%). For the hearing-impaired participants, statistically significant interaural pitch differences were found in about three-quarters of the cases. Moreover, for about half of these participants, the difference exceeded 1.5/16 octaves and, in some participants, was as large as or larger than 1/4 octave. This was the case even for the lowest frequency tested, 500 Hz. The pitch differences were weakly, but significantly, correlated with the difference in hearing thresholds between the two ears, such that larger threshold asymmetries were statistically associated with larger pitch differences. For the vast majority of the hearingimpaired participants, the direction of the pitch differences was such that pitch was perceived as higher on the side with the higher (i.e., 'worse') hearing thresholds than on the opposite side. These findings are difficult to reconcile with purely temporal models of pitch perception, but may be accounted for by place-based or spectrotemporal models.

Introduction

Binaural pitch diplacusis—also referred to as 'binaural harmonic diplacusis' or, in short, 'binaural diplacusis'-refers to a perceptual anomaly, whereby the same tone is perceived as having a different pitch depending on whether it is presented in the left ear or the right ear of the same listener [1-11]. Results in the literature suggest that binaural diplacusis is more prevalent, and



Competing Interests: Authors DC and SG are employees of Audition Conseil and of Institut des Sciences et Techniques de la Réadaplation. Author CM is an employee of Starkey France. Author ET is an employee of Hospices Civils de Lyon. This odes not aller the authors' adherence to PLOS ONE policies on sharing data and materials. more pronounced, in hearing-impaired individuals, especially, individuals with asymmetric hearing loss, than in normal-hearing individuals [1-11]. This effect is of particular interest in the context of the long-standing debate in hearing science, between 'place' and 'temporal' theories of pitch, a fundamental perceptual attribute of sound [12]. According to place theories, pitch is encoded in the spatial (or 'tonotopic') pattern of excitation produced by sounds in the auditory system [13-15]. According to temporal theories, pitch is encoded in the temporal pattern of sound-evoked responses, specifically, in inter-spike intervals [15-17]. In the current state of knowledge, binaural diplacusis is, arguably, more readily explained based on a pure place code or a spectrotemporal code than based on a purely temporal code. In particular, neurophysiological studies have demonstrated shifts in the frequency corresponding to the peak of basilar-membrane displacement, or to the peak firing rate of auditory-nerve fibers, as a result of cochlear damage [18], which could be the origin of pitch shifts and binaural diplacusis in hearing-impaired individuals. By contrast, studies examining the impact of cochlear damage on inter-spike intervals at the level of single auditory-nerve fibers have, for the most part, found no effect [19-24], thus questioning a purely temporal explanation for binaural diplacusis.

In addition to being of theoretical interest, the existence of pitch discrepancies between the two ears may be relevant for understanding the perceptual difficulties experienced by hearing-impaired listeners. Such discrepancies may be indicative of a mismatch between the information received by the left and right ears, which may impact the combination of information across the two ears. In this context, it would be useful to know how prevalent this effect is in hearing-impaired individuals, and how its magnitude can be predicted based on audiometric measures such as hearing thresholds. Although, as mentioned above, binaural diplacusis appears to be more prevalent, and more pronounced, in individuals with unilateral or asymmetric hearing loss than in individuals with normal hearing [1-11], all previous studies of binaural diplacusis involved relatively small sample sizes (ten or fewer participants); because of this, estimates of its prevalence in hearing-impaired individuals, and of its statistical relationship with left/right asymmetries in hearing thresholds, remain largely uncertain. In particular, an open question is whether the sign and magnitude of the pitch discrepancy between the left and right ears can be predicted using the sign and magnitude of the difference in hearing thresholds between the left and right ears.

In this study, binaural diplacusis was assessed in 55 participants, including 43 individuals with high-frequency hearing-loss of presumed cochlear origin, and 12 individuals with normal hearing thresholds. In the hearing-impaired (HI) participants, binaural diplacusis was assessed at two frequencies, 500 Hz and a higher frequency close to the audiogram 'cutoff'-defined as the point where the slope of the audiogram became steeper. Based on previous findings, the following predictions were made. Firstly, binaural diplacusis (defined as a statistically significant difference in pitch for a tone of the same frequency across the left and right ears) should be more prevalent, and the size of the pitch difference between the left and right ears should be larger, in individuals with hearing loss than in individuals with normal hearing. Secondly, the magnitude of the pitch difference between the left and right ears should tend to increase with the magnitude of the asymmetry in hearing thresholds. Thirdly, in individuals with asymmetric hearing thresholds, for a given stimulus frequency, the pitch should be higher in the ear with the larger (i.e., 'worse') hearing thresholds. Fourthly, all other things being equal, binaural diplacusis should be less prevalent, and less marked, at 500 Hz than at higher frequencies. The aim of this study was to test these predictions. Results were consistent with the first three predictions, but not with the latter.



Methods

Subjects

Twelve (6 female; 6 male) normal-hearing (NH) and 43 (18 female; 25 male) HI individuals were tested. The NH participants were aged between 21 and 52 years (mean = 32.1 years; SD = 12.5 years). The HI participants were aged between 42 and 79 years (mean = 65.4 years; SD = 8.34 years). All HI participants had hearing loss sloping toward high frequencies. For about half (20) of these participants, the hearing loss was asymmetric across the two ears, with an interaural difference in absolute thresholds of at least 15 dB at the audiogram 'cutoff frequency' (Fc) in the participant's 'better' ear, i.e., the ear with lower average absolute thresholds, where the average was computed across the following audiometric frequencies: 500, 1000, 2000, and 4000 Hz. The audiometric frequencies tested were: 250, 500, 1000, 1500, 2000, 3000, 4000, 6000, and 8000 Hz. To determine Fc, we computed the audiogram slope per octave. For most patients, Fc was determined as the lowest of the two consecutive audiometric test frequencies for which the slope of the audiogram (absolute thresholds as a function of frequency) was higher than 10 dB. For 8 patients who had an almost flat audiogram, and in whom the audiogram slope was never higher than 10 dB, Fc was set to 2000 Hz, the mode of the statistical distribution of Fc across HI participants for whom Fc could be determined using the audiogram slope-difference criterion.

Fig 1 shows the mean hearing loss a function of frequency across all HI participants for the 'better' ear and the contralateral ('worse') ear. The average hearing loss across 500, 1000, 2000, and 4000 Hz was 40 dB HL \pm 15.8 dB (standard deviation, SD) for the better ear, and 53 dB HL \pm 15.5 dB (SD) for the contralateral ear.

Frequency (Hz) 250 500 750 1000 1500 2000 3000 4000 6000 8000 10 20 30 40 40 40 80 90 100 110 Reference ear Contralateral ear

Fig 1. Mean hearing loss as a function of frequency for the HI participants. Green: mean hearing loss for the 'better' ear; purple: mean pure-tone thresholds for the contralateral ear. Error bars show +/- 1 standard deviation (SD).

doi:10.1371/journal.pone.0159975.g001



The study was approved by the institutional review board of the Institut de Sciences et Techniques de Readaptation, Université Lyon I, and was performed in accord with the Declaration of Helsinki. All participants provided written informed consent.

Procedure

Each participant was tested individually as follows. Firstly, pure-tone hearing thresholds were measured using the procedure described in [25]. Hearing thresholds were measured at 250, 500, 1000, 1500, 2000, 3000, 4000, 6000, and 8000 Hz. Secondly, maximum comfort levels (MCL) were measured using the following procedure. The participant was informed that this test sought to measure the maximum sound level that he/she could tolerate, and that he/she should indicate when the sound presented was becoming uncomfortably loud. Initially, a 1000-Hz pure-tone was presented with a level equal to the higher of 60 dB HL, or the hearing threshold plus 5 dB. If the participant indicated that the loudness was acceptable, the level was increased by 5 dB. This was repeated until the participant indicated that sound was becoming uncomfortably loud, at which point the next frequency was tested. Besides 1000 Hz, the following frequencies were tested in random order: 250, 500, 1000, 2000, 3000, and 4000 Hz. The hearing thresholds and MCLs were measured separately in the left and right ears. The hearingthreshold and MCL measurements were followed by a series of two-alternative forced-choice (2AFC) interaural-comparison tests. The main test was an interaural pitch-comparison test. This test was preceded by an interaural loudness-comparison test. The goal of the preliminary loudness-comparison test was to collect data that would be used to individually adjust the stimulus level in the left and right ears so as to reduce loudness differences between the two ears; this was done to limit any influence of interaural loudness differences on pitch comparisons across the two ears. In both tests, the participant heard two consecutive pure-tones (each 500-ms in duration including 50-ms on and off linear ramps, separated by a 200-ms silent gap) on each trial. One tone was presented to the right ear, the other tone was presented in the left

For the loudness-comparison test, the two tones had the same frequency (f), and the participant was instructed to indicate which of the two tones presented on a trial (one in the right ear, one in the left ear) was louder than the other. Participants' responses were recorded by the experimenter on a computer using a screen interface with two response buttons labeled '1' and '2'. The level of the tone in one ear (hereafter referred to as the 'reference' ear) was fixed at 70% of the dynamic range (defined as the difference between the hearing threshold and the MCL) for the current test frequency (f). The level of the tone in the contralateral ear (the 'comparison' ear) was adjusted using an adaptive one-down, one-up procedure. The procedure stopped after two reversals in the direction of the change in level. The adaptive procedure was run twice, first, with the tone in the comparison ear starting at a higher level than the tone in the reference ear, and a second time, with the converse situation. The mean level at the reversal points across these two runs of the procedure was used to determine the level of the comparison tone needed for this tone to have approximately the same loudness as the reference tone. This loudnesscomparison test was performed at three frequencies: f_{ref} , f_{ref} -1/4 octave, and f_{ref} +1/4 octave, where f_{ref} denotes the 'reference' frequency. The reason for testing- 1/4 octave and +1/4 octave around f_{ref} is that these span the frequency range around f_{ref} tested in the subsequent pitchcomparison test; this made it possible to determine the level needed for the comparison tone to have approximately the same loudness as the reference tone, for all comparison-tone frequencies tested in the pitch-comparison test.

Once this loudness-comparison test was completed, the participant performed an interaural pitch-comparison test. For this test, the participant was instructed to indicate which of the two



tones presented on a trial (one in the left ear, one in the right ear) had a higher pitch than the other. Participants' responses were entered by the experimenter on a computer using a visual interface with two buttons labeled '1' and '2'. The level of the reference tone was fixed at 70% of the dynamic range (as in the preceding loudness-comparison test), while the level of the comparison tone was adjusted based on the results of the preceding loudness-comparison test so that, on average, the loudness of the comparison tone was approximately equal to the loudness of the reference tone. In order to further limit any systematic influence of loudness differences on the participant's responses in the pitch-comparison test, the level of the comparison tone varied randomly across trials over a 10-dB range centered on the nominal level. The frequency of the reference tone was fixed. The frequency of the comparison tone was varied across trials over a half-octave range (+/- 1/4 octave) in 1/16-octave steps. Each combination of reference and comparison frequency was presented 10 times to each participant, in random order.

The above-described combination of loudness- and pitch-comparison tests was performed at different reference frequencies, f_{ref} 's. For the NH participants, f_{ref} 's of 500, 1000, 2000, and 4000 were tested. For HI participants, two f_{re} 's were tested: 500 Hz, and either 3000 Hz (for participants who had an approximately flat audiogram, with no well-defined edge frequency), or Fc (for participants who had high-frequency hearing loss with a well-defined edge frequency). Fc was equal to 750 Hz for two HI participants, to 1000 Hz for 6 HI participants, to 1500 Hz for 10 HI participants, to 2000 Hz for 19 HI participants, to 3000 Hz for 5 HI participants, and to 4000 Hz for one HI participant. The 500-Hz f_{ref} was included because, for such a low frequency, there is psychoacoustic evidence that human listeners can make use of temporal fine-structure information for perceptual discrimination [26]. According to pure temporal models wherein pitch perception depends on the fine timing of spikes [15], there should be no binaural diplacusis at such a low frequency. The rationale for testing binaural diplacusis at Fc in HI participants was that this was the highest frequency for which thresholds in the 'better' ear had not yet decreased sharply. For HI participants, the reference sound was always presented in the 'better' ear (as defined above). For NH participants, the left ear and the right ear were each used as the reference ear, in different blocks of trials.

Data analysis

For each combination of reference and comparison sound frequency, the number of trials for which the participant indicated perceiving the comparison sound as having a higher pitch than the reference sound was computed. These count data were fitted using a logistic regression model with a binomial error distribution. Fig 2 shows an example of psychometric function fitted to data obtained in an NH participant tested using an f_{ref} of 1000 Hz. These fits were used to extract the point of subjective equality (PSE), defined as the frequency for which the psychometric function reaches 50%, which corresponds to the frequency for which the comparison tone should be perceived as having the same pitch as the reference sound. These PSEs were used, in turn, to compute PSE shifts, defined as the difference between the PSE and f_{ref} . The PSE shifts reported below are expressed in units of 1/16 octave, the stepsize used in the pitch-comparison test.

To assess whether the PSE shifts differed significantly from zero (no shift), we computed 95% credible intervals (aka as Bayesian confidence intervals) for each PSE shift. This was done using Markov-Chain Monte Carlo algorithms implemented in the OpenBUGS software [27].

Material

All tests were performed with the participants in an audiometric testing cabin. Hearing thresholds were measured using either an Aurical (Gn Otometrics) or an Affinity (Interacoustics)



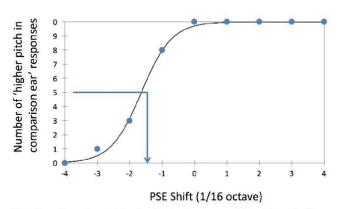


Fig 2. Example psychometric function fitted to data from one NH participant. For this example, the PSE shift was approximately equal to -1.7/16 octave (approximately 7.64%).

system with Sennheiser HD 202 headphones. For the pitch-perception tests, stimuli were generated and presented using Matlab. They were converted to analog signals (24 bits; 44.1 kHz sampling frequency) using a SoundBlaster X-FI HD SB1240 CREATIVE sound card, and delivered to the participants' ears through Sennheiser HD 202 headphones.

Results

NH participants

Fig 3 shows PSE-shift distributions for the NH participants. The four panels correspond to the four base frequencies, and within each panel, the left- and right-ear data are shown separately (using different colors). For this group, a PSE shift larger than 1.5/16 octave (about 7%) was observed for only one listener, in one test condition (2-kHz f_{ref} left ear). Therefore, when analyzing the data of the HI listeners, pitch shifts smaller than 1.5/16 octave (about 7%) may be regarded as 'normal'.

When looking at these individual data, an important question, is whether any of these pitch shifts is statistically significant, or whether all of these shifts can be confidently imputed to measurement error. To address this question, we examined 95% Bayesian confidence intervals for the individual pitch shifts. These intervals were computed with the assumption that the count data that were used to fit psychometric functions followed a binomial distribution. Whenever the 95% confidence intervals computed in this way did not include zero, we concluded that the pitch shift measured in the considered participant and test condition could not be imputed to limited precision of the psychometric procedure used. Using this approach, we found that 23 out of the 96 pitch shifts (or about 24%) measured in these NH participants could not be imputed simply to measurement error.

In order to determine whether PSE shifts varied significantly as a function of the test frequency, or to differ between the left and right ears, we computed mean PSE shifts and their associated 95% Bayesian confidence intervals. The results are shown in Fig 4. The whiskers show 95% Bayesian confidence intervals around the mean. All of these intervals span zero, indicating that none of the mean pitch shifts departed significantly from zero. Given this outcome, further exploring differences across frequency or between the two ears was moot.



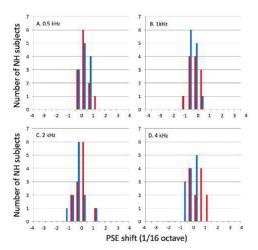


Fig 3. Distribution of PSE shifts for NH participants. The different panels (A-D) show data for different reference frequencies. Red bars: right ear; blue bars: left ear. These distributions were computed using bins of 1/32 octave.

HI participants

Fig 5 shows the distributions of PSE shifts measured at 500 Hz and at Fc in the HI participants. Looking at the 95% Bayesian confidence intervals for individual PSE shifts, we found that 24 and 28 (out of 43) HI participants had significant PSE shifts at 500 Hz and Fc, respectively. Of these, 19 participants had significant PSE shifts at both frequencies. For 29 of the HI participants, the statistical outcome was consistent across the two test frequencies, showing either no PSE shift at both frequencies or a shift at both frequencies.

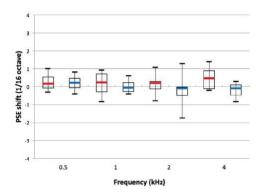


Fig 4. Mean PSE shifts for the NH group. Red: right ear; blue: left ear. Test frequencies are listed on the abscissa

doi:10.1371/journal.pone.0159975.g004



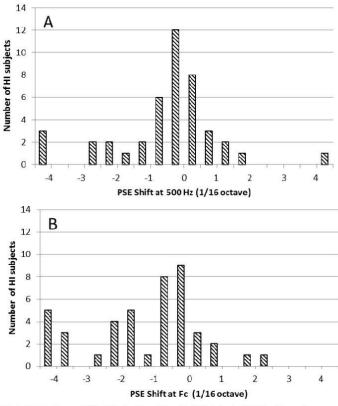


Fig 5. Distributions of PSE shifts for HI participants. A: Data for the 500-Hz reference frequency. B: Data for the reference frequency = Fc.

Using 1.5/16 octave (or 7%) as a normative boundary, we found that 10 out of 43 HI participants had abnormally large pitch shifts at 500 Hz, while 20 out of 43 had abnormally large shifts at Fc. For a vast majority of these subjects (8 out of 10, and 18 out of 20, respectively), the direction of the shift was consistent with pitch being perceived as higher on the side with larger (i.e., 'worse') hearing thresholds than on the opposite side.

Note that, although the range used to measure psychometric functions in the interaural pitch-comparison test was limited to +/-1/4 octave, pitch shifts larger than 1/4 octave could be, and sometimes were, obtained using logistic-regression analysis. These large pitch shifts must be interpreted cautiously, since they are based on extrapolation beyond the actual range of the data.

To determine whether the pitch shifts that were not statistically significant could be accounted for by shallow psychometric-function slopes, indicating poor or highly variable



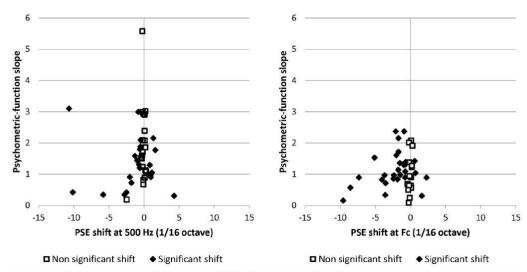
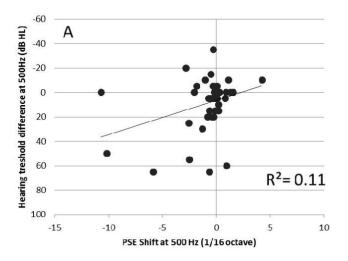


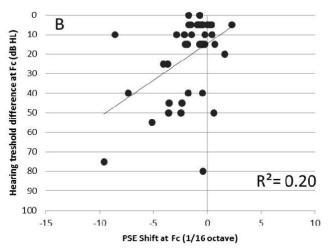
Fig 6. PSE shift versus the psychometric-function slope in HI participants. A: Data for the 500-Hz reference frequency. B: Data for the reference frequency = Fc.

interaural pitch-matching abilities, we examined the relationship between the psychometric-function slope and the pitch shifts. Fig 6 shows a scatterplot of the pitch-shifts versus the psychometric-function slope for the two test frequencies (500 Hz and Fc) in the HI participants. Inspection of this figure reveals that small and non-significant pitch shifts were not systematically associated with shallow psychometric-function slopes. Therefore, the absence of significant binaural diplacusis in some HI participants cannot be imputed solely to poor or highly variable pitch-matching abilities in these participants. In fact, the psychometric-function slopes of the HI participants were not statistically different from those of the NH participants (two-sample t-test on the log-transformed slopes, t = 1.27, df = 53, p = 0.21). The geometric-mean slope was equal to 1.28 (95% confidence interval = [0.31;5.23]) for the HI participants, and to 1.70 (95% confidence interval = [0.62; 4.62]) for the NH participants.

Fig 7 shows a scatter plot of the pitch shifts at 500 Hz and Fc versus the left-right difference in hearing thresholds at 500 Hz and Fc, respectively. For both frequencies, a significant negative correlation was found, such that the larger the asymmetry in hearing thresholds, the more negative the pitch shift; negative pitch shifts correspond to a higher perceived pitch on the side with the higher (i.e., 'worse') hearing thresholds. For 500 Hz, the Pearson correlation coefficient was -0.33 (p=0.03); for Fc, the Pearson correlation coefficient was -0.45 (p=0.003). A significant correlation was also found between the pitch shifts at 500 Hz and the pitch shifts at Fc (r=0.50, p=0.001). However, it might be argued that the correlation at Fc is driven to a large extent by one data point, from the participant who had a large negative estimated pitch shift (about 3/4 octave). When this data point was removed, the correlation became subsantially lower, and was no longer statistically significant (r=-0.30, p=0.05).







 $\textbf{Fig 7. PSE shift versus hearing-threshold asymmetry in HI participants.} \ Each \ data \ point \ corresponds \ to one individual.$

Discussion

Distribution of binaural diplacusis in NH and HI individuals

Results of previous studies suggest that binaural diplacusis can be observed in individuals with NH, although the effect usually remains small [20-30]. The results of the present study are generally consistent with this. Here, using an individual statistical criterion for



measurement error (95% Bayesian confidence intervals computed using a logistic regression model with binomially distributed errors), statistically significant pitch shifts between the left and right ears were found for about one fourth of the pitch-comparison tests performed in NH participants. However, with one exception, the pitch shifts measured in NH participants were quite small: less than 1.5/16 octave (about 7%). Therefore, it appears that binaural diplacusis effects less than 7% (approximately, 1 semitone on the musical scale) can be considered as 'normal'.

Also consistent with earlier findings, the results of the present study indicate that binaural diplacusis is more prevalent, and the magnitude of the effect is often larger, in HI participants than in NH participants. For the test condition in which the reference frequency corresponded to the cutoff frequency (Fc) of the audiogram, approximately two thirds of the HI participants showed statistically significant interaural pitch shifts, and for about half of the HI participants, the pitch shifts were abnomally large, i.e., larger than 1.5/16 octave (about 7%). These proportions were somewhat lower for the 500 Hz test frequency; however, even for this low frequency, about one fourth of the HI participants displayed abnormally large interaural pitch shifts.

The lack of statistically significant binaural diplacusis in some of the HI participants might be due to these individuals having poor or highly variable interaural pitch-matching abilities, which should be reflected in shallower psychometric-function slopes in the interaural pitch-comparison task for these participants than for other participants. In particular, based on data from previous studies showing poorer or more variable performance in monaural or interaural pitch-comparison tasks for HI listeners than for NH listeners [5], poorer-than-normal interaural pitch-matching abilities could be expected a priori for the HI participants. However, we found no statistically significant difference in the slopes of the psychometric functions for the interaural pitch-comparison task between the HI and the NH participants. Moreover, the small and statistically non-significant pitch shifts in the HI participants were not systematically associated with shallow psychometric-function slopes. Thus, we may conclude that, at least for some HI participants, the absence of significant binaural diplacusis is not due merely to a poor or highly variable interaural pitch-matching ability.

Based on the findings of earlier studies, we expected the magnitude of binaural diplacusis to increase with the interaural asymmetry in hearing thresholds. The results are partly consistent with this expectation, in that significant correlations were found between the interaural difference in hearing thresholds and the left-right pitch shifts for both test frequencies (500 Hz and Fc). However, these correlations were relatively low, with the interaural asymmetry in hearing thresholds accounting for only 22% of the variance in the interaural pitch shifts, at most. Moreover, the correlations were not very robust; for the condition in which the reference frequency was equal to Fc, the correlation vanished after one participant, who was possibly an outlier, was removed. These results suggest that binaural diplacusis depends on other factors, besides factors related to the interaural asymmetry in hearing thresholds. At present, these other factors remain poorly understood. They could stem from peripheral and/or central modifications in auditory function, which accompany hearing loss, but which do not manifest as shifts in absolute thresholds (see next section).

Interesting, for the vast majority of the HI participants, the direction of the pitch shifts was consistent with pitch being perceived as higher on the side on which hearing thresholds were higher ('worse'), compared to the contralateral side ('better' ear). This finding provides some constraints on the nature of the underlying biological mechanisms of binaural diplacusis, as discussed in the following section.



Possible biological mechanisms and implications for pitch theories

An effect, which could have contributed to the results of this study, relates to shifts in pitch with sound intensity. Specifically, previous studies have found that, as stimulus intensity increases, the pitch of pure tones tends to shift toward higher frequencies above 1 kHz, and toward lower frequencies below 1 kHz [31–32]–although, with substantial interindividual variability and, in some cases, nonmonotonic pitch-intensity functions [33]. However, such intensity-dependent pitch shifts are unlikely to entirely explain the results of this study because, firstly, they are usually quite small, with a maximal pitch shift of about 4% for an 80-dB change in sound level [32]. Secondly, as indicated above, the direction of pitch shifts related to stimulus intensity has been found to switch below 1 kHz, whereas in the present study, the direction of pitch shifts was usually the same at 500 Hz as at higher frequencies, including frequencies higher than 1 kHz. Thus, while we cannot entirely rule out the possibility that small pitch shifts related to differences in sound intensity across the two ears may have been present in some of the tests performed in the present study, such level-dependent pitch shifts cannot be the main explanation for the findings.

Another effect, which may have contributed to the results of this study, relates to central neural plasticity. Several studies have shown cortical reorganization of tonotopic maps following peripheral damage [34-38]. Specifically, following cochlear lesions, neurons in primary auditory cortex that were formerly excited maximally by tones having frequencies corresponding to the damaged cochlear region, now have their best frequencies shifted toward frequencies outside, or on the border of, the damaged region [34-38]. Such central-reorganization effects could result in upward shifts in pitch following high-frequency cochlear damage: after the damage, neurons that used to code high frequencies (above the audiogram cutoff frequency) start responding to sounds having lower frequencies; as a result, the tonotopic pattern of excitation evoked by stimuli with frequencies near, or below, the audiogram cutoff is shifted toward higher frequencies than before the damage. However, a problem with this explanation is that, in the current study, binaural diplacusis was observed, not only at the audiogram edge frequency, but also at 500 Hz, which for many participants, was one octave or more below the audiogram cutoff frequency. Although the effect was a little less prevalent at 500 Hz than at Fc, the fact that it was observed at 500 Hz as well, is difficult to reconcile with a central-reorganization model in which central reorganization occurs only at, or near, the region in the tonotopic map that corresponds to the audiogram edge.

An alternative explanation for these results is in terms of changes in cochlear mechanics following cochlear damage. Physiological observations indicate that, following cochlear damage, the peak of excitation on the basilar membrane shifts toward a more basal region [39]. A corollary of this effect is a shift in the peak of the neural tuning curves of auditory neurons toward lower frequencies [18]. If the mechanism for decoding pitch implemented in the central auditory system involves a place code, whereby a given place within the central tonotopic map always corresponds to the same pitch, the pitch shifts measured in the present study could be explained as a consequence of basal shifts caused by cochlear damage impacting the outer hair cells. Consistent with this explanation, we found that for a vast majority of the HI participants, the pitch shifts were positive, indicating that pitch was perceived as higher on the side in which hearing thresholds were higher, i.e., 'worse', than on the opposite side. Interestingly, studies comparing the normal 'anatomical' cochlear map with the 'physiological' cochlear map following extensive damage of the cochlear active mechanism estimated the magnitude of the basal shift at 0.3–0.5 octave in mammals [39]. The pitch shifts that were measured in HI participants in the current study usually fall within this range.



One limitation of the damage-induced basal-shift explanation outlined in the previous paragraph stems from the fact that not all of the interaural pitch shifts measured in this study were in the same direction. Specifically, two HI participants showed positive abnormal (>1.5/16 octave, or about 7%) pitch shifts, indicating a higher pitch on the side with the lower (i.e., 'better') hearing thresholds than on the opposite side. For one participant, the positive pitch shift was observed in the condition where f_{ref} was equal to 500 Hz; for the other participant, it occurred in the condition where f_{ref} was equal to Fc. These positive pitch shifts may have been mediated by a different mechanism than the damage-induced basal shift observed in the physiological studies cited above. Some studies have found upward shifts in the best frequency of auditory nerve fibers with increasing stimulus level for frequencies lower than about 1 kHz, contrasting with downward shifts for higher test frequencies [40-41]. It is not clear whether these frequency-and-level-dependent shifts are related to best-frequency shifts induced cochlear damage. Importantly, for the majority of the HI participants in the present study, the interaural pitch shifts were in a direction consistent with a basal shift in functional cochlear maps (relative to the normal cochlear map), and with downward shifts in the best frequency of auditory neurons

An extreme form of peripheral damage corresponds to a 'dead cochlear region,' which is a region of the cochlea with no residual functional hair cells or auditory-nerve fibers. Using pitch matches across the two ears, and monaural octave matches in HI listeners with cochlear dead regions, a previous study found that pure tones with frequencies falling inside a dead region evoked an unclear and/or abnormal [42]. Although we did not assess cochlear dead regions in the present study, previous studies in which dead regions were assessed indicate that these are usually associated with pure-tone hearing thresholds larger than 90 dB HL, or 75–80 dB HL at low frequencies [43]. In the present study, two participants had hearing thresholds larger than 75 dB HL at 500 Hz; both of these participants showed statistically significant binaural diplacusis at this frequency. Four participants had hearing thresholds larger than 75 dB HL at Fc; of these four participants, three had statistically significant binaural diplacusis at Fc. It is possible that, for these listeners, the binaural diplacusis was related to cochlear dead regions. However, considering that the majority of participants in the study showed significant binaural diplacusis even though their hearing threshold were all lower than 75 dB HL, cochlear dead regions do not appear to be a necessary condition for binaural diplacusis.

While the results of the present study are, for the most part, consistent with an injury-induced basal-shift in the cochlear mechanics, they support the view that pitch perception depends on a place code [1-2]. However, based on different datasets, other authors have reached a different conclusion. In particular, in some studies, the interaural pitch shifts were found to be considerably less than expected based on measurements of psychoacoustic tuning curves, which indicated different tonotopic representations of pitch in the left and right ears of these listeners [9-11]. For example, Turner et al. (1982) measured pitch shifts of about 5% at 250 Hz in a listener with low-frequency hearing loss, the psychoacoustic tuning curves data of whom indicated that pure-tones with frequencies lower than 500 Hz were all mapped to the cochlear place corresponding to 500 Hz. The only way to reconcile the findings of the current study with those of previous studies, such as Turner et al.'s, is to consider that interaural pitch shifts can result from different mechanisms, depending on individual factors related to cochlear damage and/or central effects.

Nonetheless, in the current state of knowledge, the results of the present study and those of previous studies of binaural diplacusis are difficult to reconcile with purely temporal theories of pitch coding, according to which pitch is encoded in the fine timing of neural spikes evoked by the stimulus [16;44–46]. With one exception [19], studies that have looked for alterations of temporal response patterns in single auditory-nerve fibers following drug- or noise-induced



cochlear damage have not found any, at least, for sounds presented in quiet [20–24]. Based on these physiological findings, therefore, one would not expect binaural diplacusis if pitch depends on a purely temporal code. However, the results of this study and of previous studies may be explainable in terms of a spectrotemporal model of pitch coding, in which pitch perception depends on a combination temporal and place cues [47–49].

Supporting Information

S1 Table. OpenBUGS code. OpenBUGS code for the Bayesian model used analyze the pitch-comparison data of the normal-hearing and hearing-impaired participants (XLSX)

S2 Table. Data of the normal-hearing and hearing-impaired participants. $(\ensuremath{\mathsf{DOCX}})$

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: DC ET SG.

Performed the experiments: DC AG SG.

Analyzed the data: DC CM SG. Wrote the paper: DC CM ET SG.

References

- de Mare G. Investigations into the functions of the auditory apparatus in perception deafness. Acta Otolaryngol. 1948; 74:107–116.
- Webster JC, Schubert ED. Pitch shifts accompanying certain auditory threshold shifts. J Acoust Soc Am. 1954; 26(5):754–760.
- 3. Albers GD, Wilson WH. Diplacusis I: Historical review. Arch Otolaryngol. 1968; 87(6):600-603.
- Gaeth JH, Norris TW. Diplacusis in unilateral high frequency hearing losses. J Speech Hear Res. 1965; 8:63–65. PMID: 14311806
- Florentine M, Houtsma AJ. Tuning curves and pitch matches in a listener with a unilateral, low-frequency hearing loss. J Acoust Soc Am. 1983; 73(3):961–965. PMID: 6841822
- Brännström KJ, Grenner J. Long-term measurement of binaural intensity and pitch matches. II. Fluctuating low-frequency hearing loss. Int J Audiol. 2008; 47(11):675–687. doi: 10.1080/ 14992020802215870 PMID: 19031226
- Jonas Brannstrom K, Grenner J. Clinical application of long-term intensity and pitch matches in fluctuating low-frequency hearing loss. Int J Audiol. 2008; 47(7):412–419. doi: 10.1080/14992020801991729
 PMID: 18574779
- Brännström KJ, Grenner J. Long-term measurement of binaural intensity matches and pitch matches. I.
 Normal hearing. Int J Audiol. 2008; 47(2):59–66. doi: 10.1080/14992020701643826 PMID: 18236237
- Turner CW, Nelson DA. Frequency discrimination in regions of normal and impaired sensitivity. J Speech Hear Res. 1982; 25(1):34–41. PMID: 7087423
- Burns EM. Pure-tone pitch anomalies: I. Pitch-intensity effects and diplacusis in normal ears. J Acoust Soc Am. 1982; 72(5):1394–1402. PMID: 7175025
- 11. Burns EM, Turner C. Pure-tone pitch anomalies. II. Pitch-intensity effects and diplacusis in impaired ears. J Acoust Soc Am. 1986; 79(5):1530–1540. PMID: 3711452
- 12. Oxenham AJ. Pitch perception. J Neurosci. 2012; 32(39):13335–13338. PMID: 23015422
- Zwicker E. Masking and psychological excitation as consequences of the ear's frequency analysis. In: Frequency analysis and periodicity detection in hearing. Plomp R, Smoorenburg GF. Sijthoff, Leiden;1970;376–394.
- 14. Bekesy G. Experiments in hearing. McGraw Hill, New York; 1960.



- Siebert WM. Frequency discrimination in the auditory system: Place or periodicity mechanisms. Proc IEEE. 1970; 58:723–730.
- 16. Wever EG. Theory of Hearing. Wiley, New York; 1949.
- Cariani PA, Delgutte B. Neural correlates of the pitch of complex tones. II. Pitch shift, pitch ambiguity, phase invariance, pitch circularity, rate pitch, and the dominance region for pitch. J Neurophysiol. 1996; 76(3):1717–1734. PMID: 8890287
- Henry KS, Kale S, Heinz MG. Distorted tonotopic coding of temporal envelope and fine structure with noise-induced hearing loss. J Neurosci. 2016; 36(7):2227–2237. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3944-15. 2016 PMID: 26888932
- Woolf NK, Ryan AF, Bone RC. Neural phase-locking properties in the absence of cochlear outer hair cells. Hear Res. 1981; 4(3–4):335–346. PMID: 7263519
- Harrison RV, Evans EF. Some aspects of temporal coding by single cochlear fibres from regions of cochlear hair cell degeneration in the guinea pig. Arch Otorhinolaryngol. 1979; 224(1–2):71–78. PMID: 485651
- Miller RL, Schilling JR, Franck KR, Young ED. Effects of acoustic trauma on the representation of the vowel "eh" in cat auditory nerve fibers. J Acoust Soc Am. 1997; 101(6):3602–3616. PMID: 9193048
- Kale S, Heinz MG. Envelope coding in auditory nerve fibers following noise-induced hearing loss. J Assoc Res Otolaryngol. 2010; 11(4):657–673. doi: 10.1007/s10162-010-0223-6 PMID: 20556628
- Henry KS, Kale S, Heinz MG. Noise-induced hearing loss increases the temporal precision of complex envelope coding by auditory-nerve fibers. Front Syst Neurosci. 2014 Feb 17; 8–20. doi: 10.3389/fnsys. 2014.00020 PMID: 24596545
- Henry KS, Heinz MG. Effects of sensorineural hearing loss on temporal coding of narrowband and broadband signals in the auditory periphery. Hear Res. 2013; 303:39–47. doi: 10.1016/j.heares.2013. 01.014 PMID: 23376018
- Carhart R, Jerger J. Preferred Method for Clinical Determination of Pure-Tone Thresholds. J Speech Hear Res. 1959; 24(4):330–345.
- Zwislocki JJ, Feldman RS. Just noticeable differences in dichotic phase. J Acoust Soc Am. 1956; 28:860–864.
- 27. Thomas A, O'Hara B, Ligges U, Sturtz S. Making BUGS Open. R News. 2006; 6(1):12-17.
- 28. Stevens SS, Ecan JP. Diplacusis in normal ears. Psychol Bull. 1941; 38:548.
- Robinson DO, Gaeth John H. Diplacusis associated with bilateral high frequency hearing loss. J Speech Hear Res. 1975; 18(1):5–16. PMID: 1127909
- Ogura M, Kawase T, Kohayashi T, Suzuki Y. Modified binaural pitch-matching test for the assessment of diplacusis. Int J Audiol. 2003; 42(6):297–302. PMID: 14570236
- 31. Stevens SS. The relation of pitch to intensity. J Acoust Soc Am. 1935; 6:150–154.
- 32. Verschuure J, van Meeteren AA. The effect of intensity on pitch. Acustica. 1975; 32(1):34–44.
- Zurmuhl G. Abhangigkeit der tonhohenempfindung von der lautstarke und ihre beziehungen zur Helmholtschen resonanztheorie des horens. Z Sinnesphysio. 1930; 61(1):40–86.
- Robertson D, Irvine DR. Plasticity of frequency organization in auditory cortex of guinea pigs with partial unilateral deafness. J Comp Neurol. 1989; 282(3):456–471. PMID: 2715393
- Rajan R, Irvine DR, Wise LZ, Heil P. Effect of unilateral partial cochlear lesions in adult cats on the representation of lesioned and unlesioned cochleas in primary auditory cortex. J Comp Neurol. 1993; 338(1):17–49. PMID: 8300898
- Schwaber MK, Garraghty PE, Kaas JH. Neuroplasticity of the adult primate auditory cortex following cochlear hearing loss. Am J Otol. 1993; 14(3):252–258. PMID: 8372922
- Willott JF, Aitkin LM, McFadden SL. Plasticity of auditory cortex associated with sensorineural hearing loss in adult C57BL/6J mice. J Comp Neurol. 1993; 329(3):402–411. PMID: 8459051
- Kral A, Tillein J. Brain plasticity under cochlear implant stimulation. Adv Otorhinolaryngol. 2006; 64:89– 108. PMID: 16891838
- Müller M, Hoidis S, Smolders JW. A physiological frequency-position map of the chinchilla cochlea. Hear Res. 2010; 268(1–2):184–193. doi: 10.1016/j.heares.2010.05.021 PMID: 20685384
- Rose Hind, Anderson Brugge. Somme effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey. J Neurophysiol. 1971; 34(4):685–699. PMID: 5000366
- Geisler CD, Rhode WS, Kennedy DT. Responses to tonal stimuli of single auditory nerve fibers and their relationship to basilar membrane motion in the squirrel monkey. J Neurophysiol. 1974; 37 (6):1156–1172. PMID: 4215872



- Huss M, Moore BC. Dead regions and pitch perception. J Acoust Soc Am. 2005; 117(6):3841–3852.
 PMID: 16018486
- Moore BC. Dead regions in the cochlea: diagnosis, perceptual consequences, and implications for the fitting of hearing AIDS. Trends Amplif. 2001; 5(1):1–34. doi: 10.1177/108471380100500102 PMID: 25425895
- 44. Schouten JF. The residue and the mechanism of hearing. Proc K Ned Akad Wet. 1940; 43:991–999.
- Goldstein JL, Gerson A, Srulovicz P, Furst M. Verification of the optimal probabilistic basis of aural processing in pitch of complex tones. J Acoust Soc Am. 1978; 63(2):486–97. PMID: 670546
- Cariani PA, Delgutte B. Neural correlates of the pitch of complex tones. I. Pitch and pitch salience. J Neurophysiol. 1996; 76(3):1698–1716. PMID: 8890286
- 47. Loeb GE, White MW, Merzenich MM. Spatial cross-correlation. Biol Cybern. 1983; 47(3):149–163. PMID: 6615914
- Shamma SA. Speech processing in the auditory system. II: Lateral inhibition and the central processing of speech evoked activity in the auditory nerve. J Acoust Soc Am. 1985; 78(5):1622–1632. PMID: 3840813
- Cedolin L, Delgutte B. Spatiotemporal representation of the pitch of harmonic complex tones in the auditory nerve. J Neurosci. 2010; 30(38):12712–12724. doi: 10.1523/JNEUROSCI.6365-09.2010 PMID: 20861376

Etude n°2: Fonction de tonie

Des études physiologiques chez l'animal ont montré un décalage vers la base des mouvements de la membrane basilaire après dommages cochléaires. Se fondant sur ces constatations physiologiques, il peut être possible que les personnes ayant une surdité d'origine cochléaire perçoivent les sons de façon plus aiguë que la population normo-entendante. La présente étude a cherché à vérifier cette hypothèse. 20 normo-entendants et 35 personnes ayant une déficience auditive de type presbyacousie ont participé à cette étude. La mesure catégorielle de la fonction de tonie sur 7 niveaux (de « très grave » à « très aigu ») a été réalisée en envoyant de façon aléatoire des sons de fréquences comprises entre 250 Hz et 8000 Hz. Les deux oreilles ont été testées durant la même phase de test de façon aléatoire. Les stimuli ont une sonie fixe (équivalente à 30 dB SL chez le normo-entendant et 30% de la dynamique chez le malentendant).

Les résultats ont montré une différence de la fonction de tonie entre l'oreille gauche et l'oreille droite sur la population normo-entendante ; cela n'a pas été le cas pour le groupe de malentendants. D'autre part, nous avons observé, qu'en moyenne, les malentendants tendent à évaluer la hauteur des sons comme étant plus aigus que les auditeurs normo-entendants. Ce décalage est corrélé avec la perte auditive à 1500 Hz du patient. Cette fréquence peut être considérée comme une fréquence « centrale » de l'intervalle 250-8000 Hz des fréquences testées.

Cet article est actuellement en cours de soumission.

102

Categorical rating of pitch in hearing-impaired and

normal-hearing individuals

David COLIN^{1,2*}, Eric TRUY^{1,3}, Stéphane GALLEGO^{1,2}

¹ Centre de Recherches en Neurosciences de Lyon, Lyon, France

² Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation, Lyon, France

⁴ Hospices Civils de Lyon, Hôpital Edouard Herriot, Lyon, France

Corresponding author:

E-mail: david.colin@univ-lyon1.fr

ABSTRACT

Physiological studies in non-human mammals show basalward shifts in cochlear frequency-to-

place maps following cochlear damage. Based on these physiological findings, it can be

hypothesized that individuals with hearing loss of cochlear origin perceive a tone as having a

higher pitch, compared to normal-hearing (NH) individuals. The present study sought to test

this hypothesis. 20 NH and 35 individuals with high-frequency hearing loss rated the pitch of

moderate-loudness pure-tones ranging from 250 to 8000 Hz in frequency, on a seven-category

response scale, from 'very low pitch' to 'very high pitch'. The results indicate that, on average

HI individuals tended to rate the pitch of pure tones higher than NH listeners. These results are

discussed in the context of previous studies indicating upward shifts in pitch in hearing-

103

impaired ears; in this context, the findings are consistent with the hypothesis that shifts in cochlear frequency-to-place maps following cochlear damage can result in noticeable pitch shifts.

INTRODUCTION

Psychoacoustic studies have found differences in pitch perception between normalhearing (NH) and hearing-impaired (HI) individuals. In particular, larger-thannormal frequency or F0 difference limens (FDLs or F0DLs) – a measure of pitch discrimination [1] – have been measured in HI individuals, e.g., [2]–[4], indicating that these individuals have a poorer-than-normal frequency-discrimination ability. Although the origin of this effect is still not entirely clear, there is some evidence that it is related to a reduced ability to process temporal fine structure (TFS) information [5], [6]. In addition to elevated FDLs, individuals with asymmetric or symmetric hearing loss often need larger-than-normal differences in frequency between tones across the left and right ears to perceive these tones as having the same pitch – an effect referred to as 'binaural pitch diplacusis', e.g., [7], [8]. A possible explanation for this effect relates to discrepancies in cochlear or central frequency-to-place maps across the two ears resulting from different peripheral damage, and/or different damage-induced neural plasticity of tonotopic maps, across the left and right ears. Consistent with the former possibility, neurophysiological studies in non-human mammals have demonstrated shifts in the best frequencies of auditory nerve fibers (ANFs) following cochlear damage, e.g., [9]; moreover, basal shifts in cochlear frequency-place maps (by up to about 1/3 of an octave) have been found between healthy and dead cochleas [10].

An expected perceptual consequence of basalward shifts in frequency-to-place maps following cochlear damage is that individuals with hearing loss of cochlear origin should perceive pure tones as having a higher pitch, compared to NH individuals. The present study sought to test this hypothesis.

METHODS

Subjects

Data from 20 (9 male and 11 female aged 23-58, mean = 31.5 years) NH and 35 (18 male and 17 female aged 31-89, mean = 75.5 years) HI individuals were analyzed. These figures do not include data from one NH and three HI subjects, which were excluded because they were too variable and could not be well fitted by the ordinal regression model. Figure 1 shows the mean pure-tone audiograms (absolute detection thresholds for pure tones as a function of frequency, in dB HL) for the left and right ears of the HI subjects. By definition, NH subjects had pure-tone thresholds of 20 dB HL or less at octave frequencies over the test range (250-8000 Hz).

Frequency (Hz)

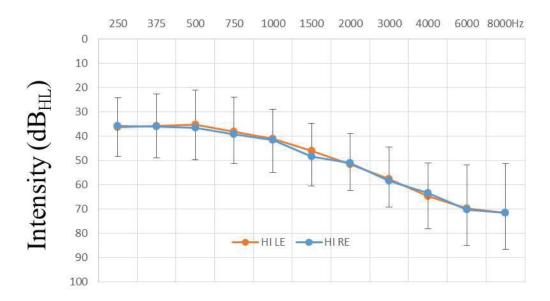


Figure 1. Mean left- and right-ear audiograms for the HI group.

Categorical pitch rating

Participants rated the pitch of tones at 22 different frequencies equidistant on a logarithmic scale between 250 and 8000 Hz. For each subject, both ears were tested. The different combinations of test ears and test frequencies were presented four times each, in randomized order. This resulted in 168 presented stimuli per subject.

The levels of the test tone were adjusted individually in such a way that the loudness of these tones was approximately constant across frequency, for each subject. This was achieved by, firstly, estimating the 30% point of the audiometric dynamic range for each test frequency based on the absolute thresholds and maximum comfort levels measured at octave test frequencies in the subject. Secondly, a loudness

balancing procedure was used to readjust the levels of tones across different frequencies; for this test, half-octave test frequencies were used.

Apparatus

All psychophysical measures (including absolute thresholds, maximum comfort levels, loudness balancing, and pitch scaling) were performed using the same equipment. Stimuli were digitally generated on a personal computer using a 44.1 kHz sampling frequency, and were converted to analog waveforms using a SoundBlaster X-Fi HD 24-bit soundcard. They were delivered to the subjects' ears using Sennheiser HD202 headphones.

RESULTS

Figure 2 illustrates an example of pitch-rating data from one right ear of representative NH subject. These data, and those of the other subjects, were fitted with an ordinal-regression model. Estimated model parameters were: the slope of the underlying pitch-rating function and the (six) cutoff frequencies, defined as the frequencies corresponding to boundaries between adjacent response categories. The cutoff frequency for the first response category boundary (1-2) could not always be computed, because some subjects never used the first response category; to avoid a missing-data problem in subsequent analyses, only cutoff frequencies corresponding to the second and higher category boundaries were included.

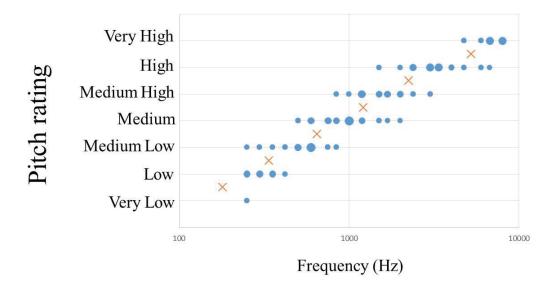


Figure 2. Example pitch-rating data from one ear of one NH subject. Each dot represents the number of responses corresponding to a given pitch rating category (from 1: very low, to 7: very high) given by the subject when presented with a pure-tone having the frequency indicated on the abscissa; the size of the dot is proportional to the number of responses. The crosses indicate the locations of estimated category boundaries; the abscissas of the crosses, therefore, indicate frequencies corresponding to boundaries between two adjacent response categories.

Figure 3 shows the mean cutoff frequencies for the NH group, for the left and right ears. These data were analyzed using an ANOVA, with the cutoff frequencies for the different category boundaries as dependent variables, and the ear and category boundary as repeated measures. Results showed a significant effect of the category boundary [F(4, 194) = 1215.90, p < 10E-4], and a significant effect of ear [F(1, 194) = 8.85, p = 3E-3].

108

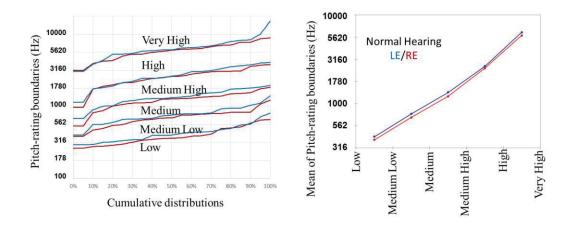


Figure 3. Mean cutoff frequencies corresponding to boundaries between adjacent response categories for the NH group. 20: right-ear; 20: left-ear.

Figure 4 shows the mean cutoff frequencies for the HI group, for the left and right ears. These data were analyzed using an ANCOVA, with the cutoff frequencies for the different category boundaries as dependent variables, and the ear and category boundary as repeated measures, and the absolute threshold at 1500 Hz (estimated using linear interpolation of the pure-tone thresholds) as a covariate. Results showed a significant effect of the category boundary [F(4, 343) = 1157.66, p < 10E-4], and no significant effect of ear [F(1, 343) = 0.15, p = 0.701]. The pure-tone threshold at 1500 Hz also had a significant influence [F(1,343) = 10.786, p = 10E-3].

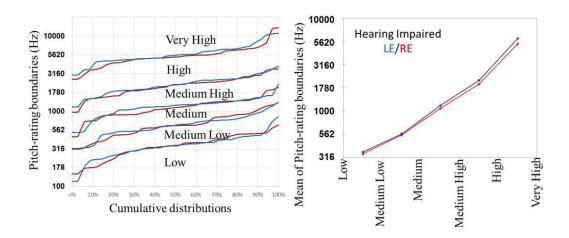


Figure 4. Mean cutoff frequencies corresponding to boundaries between adjacent response categories for the HI group. 35: right-ear; 35: left-ear.

To assess whether significant differences existed between the two groups, an ANOVA was performed on the data of the NH and HI subjects together. As in the previous analyses, the category boundary and ear (left/right) were entered as repeated-measure factors. The group was used as a third, non-repeated, factor. Results showed a significant effect of group [F(1, 543) = 4.607, p = 0.032], category boundary [F(4, 543) = 2167.22, p < 10E-4], and ear [F(1, 543) = 5.4, p = 0.021]. Figure 5 illustrates an example of pitch-rating data from one right ear of representative NH subject and HI subjects.

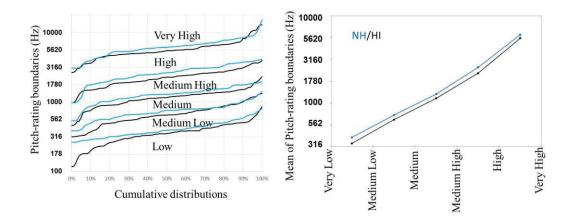


Figure 5. Mean cutoff frequencies corresponding to boundaries between adjacent response categories for the HI group (n=35) and NE group (n=20).

DISCUSSION

The results of this study, showing that, as a group, individuals with hearing loss of presumed cochlear origin tend to judge pure tones as having a higher pitch compared to NH listeners, are consistent with the hypothesis that basalward shifts in frequency-to-place maps following cochlear damage [10] result in upward pitch shifts.

One limitation of the psychophysical categorical-rating method used in this study is that it conflates sensory (pitch sensation) and decisional (criterion) effects. Thus, an alternative explanation for the results might be that, on average, the HI listeners were more inclined to use labels on the 'high pitch' end of the rating scale than NH listeners. The origin of such a response-criterion difference between NH and HI individuals is not obvious. In fact, a priori, one could have expected HI listeners to be more conservative in their use of the 'high pitch' label, given that in daily life,

individuals with high-frequency hearing loss generally hear fewer loud high-frequency sounds than NH individuals – who, by definition, do not have reduced audibility at high frequencies. Nonetheless, one cannot entirely rule out the possibility that the results obtained in this study reflect a response-criterion difference, rather than a true difference in the pitch sensations, between the two groups.

While the present results do not rule out an interpretation in terms of response-criterion, the results of earlier studies involving interaural pitch matches, which are consistent with the present results in showing upward pitch shifts in HI listeners cannot be explained in terms of response-criterion differences. In particular, a recent study found that, on average, differences in interaural pitch matches between NH and HI listeners were consistent with the latter perceiving the same pure tone as having a higher pitch than the former, on average [8]. Because of the psychophysical method used (interaural pitch comparisons), this outcome could not be explained simply in terms of a response-criterion difference between the two groups. Thus, when the results of the current study are considered in a broader context, an explanation in terms of response-criterion differences seems unlikely.

If the differences between the NH and HI groups found in this study reflect a basalward shift due to cochlear damage, it is perhaps surprising that the pitch shifts were not limited to, or larger for, test frequencies where absolute thresholds were more elevated, i.e., in the high frequencies. A possible explanation for this outcome is that the psychophysical method used was too coarse to reveal differences in the magnitude of pitch shifts across the frequency range. Another possible explanation is that basalward shifts, or their perceptual consequences, are not limited to high

frequencies. Such shifts may occur wherever absolute thresholds are elevated above 0 dB HL. In fact, since basalward shifts are thought to occur as a result of damage to the OHCs, and the latter are thought to be responsible for the first 50-dB of cochlear amplification, it is not unreasonable to expect that pitch shifts start to manifest as soon as absolute thresholds increase above normal, and that they saturate when the hearing loss exceeds 50 dB or so. Accordingly, pitch shifts should not be larger in frequency regions where absolute thresholds are elevated by more than 50 dB than in regions where absolute thresholds are elevated by less than 50 dB. Interestingly, in previous studies, abnormally elevated FDLs in HI individuals were found even at frequencies, where absolute thresholds were within the normal range [11], suggesting that perceptual consequences of cochlear damage may manifest even in regions where hearing sensitivity — as reflected in absolute thresholds — is 'normal'.

An unexpected finding of this study relates to the statistically significant difference between the left and right ears for NH listeners. We are not aware of results in the literature, to suggest that pitch should be different between the two ears in NH listeners. In fact, the results of several previous studies using interaural pitch matches indicate no difference in pitch between the left and right ears for most NH individuals, e.g., [8]. We do not have an explanation for this finding. We suggest that this aspect of the results be further explored in future studies.

REFERENCES

- [1] C. Micheyl, C. M. Ryan, and A. J. Oxenham, "Further evidence that fundamental-frequency difference limens measure pitch discrimination," *J. Acoust. Soc. Am.*, vol. 131, no. 5, pp. 3989–4001, May 2012.
- [2] B. C. Moore and R. W. Peters, "Pitch discrimination and phase sensitivity in young and elderly subjects and its relationship to frequency selectivity," *J. Acoust. Soc. Am.*, vol. 91, no. 5, pp. 2881–2893, May 1992.
- [3] M. Huss and B. C. J. Moore, "Dead regions and pitch perception," *J. Acoust. Soc. Am.*, vol. 117, no. 6, p. 3841, 2005.
- [4] K. Kluk and B. C. J. Moore, "Dead regions in the cochlea and enhancement of frequency discrimination: Effects of audiogram slope, unilateral versus bilateral loss, and hearing-aid use," *Hear. Res.*, vol. 222, no. 1–2, pp. 1–15, Dec. 2006.
- [5] K. Hopkins and B. C. J. Moore, "The effects of age and cochlear hearing loss on temporal fine structure sensitivity, frequency selectivity, and speech reception in noise," *J. Acoust. Soc. Am.*, vol. 130, no. 1, pp. 334–349, Jul. 2011.
- [6] K. Hopkins and B. C. J. Moore, "Moderate cochlear hearing loss leads to a reduced ability to use temporal fine structure information," *J. Acoust. Soc. Am.*, vol. 122, no. 2, pp. 1055–1068, Aug. 2007.
- [7] E. M. Burns and C. Turner, "Pure-tone pitch anomalies. II. Pitch-intensity effects and diplacusis in impaired ears," *J. Acoust. Soc. Am.*, vol. 79, no. 5, pp. 1530–1540, May 1986.
- [8] D. Colin, C. Micheyl, A. Girod, E. Truy, and S. Gallégo, "Binaural Diplacusis and Its Relationship with Hearing-Threshold Asymmetry," *PloS One*, vol. 11, no. 8, p. e0159975, 2016.
- [9] K. S. Henry, S. Kale, and M. G. Heinz, "Distorted Tonotopic Coding of Temporal Envelope and Fine Structure with Noise-Induced Hearing Loss," *J. Neurosci.*, vol. 36, no. 7, pp. 2227–2237, Feb. 2016.

114

- [10] M. Müller, S. Hoidis, and J. W. T. Smolders, "A physiological frequency-position map of the chinchilla cochlea," *Hear. Res.*, vol. 268, no. 1–2, pp. 184–193, Sep. 2010.
- [11] C. W. Turner and D. A. Nelson, "Frequency discrimination in regions of normal and impaired sensitivity," *J. Speech Hear. Res.*, vol. 25, no. 1, pp. 34–41, Mar. 1982.

Etude n° 3 : Comparaison d'octave et perception de la musique chez le malentendant appareillé.

L'étude n°1 sur la diplacousie portait sur l'équilibre de perception des fréquences entre les deux oreilles. Cependant des distorsions de tonie peuvent exister de façon symétrique et la mesure de l'équilibre de tonie pour la diplacousie ne peut rendre compte de telles distorsions. Par la suite, nous nous sommes donc demandé comment mesurer les distorsions de perception de la hauteur tonale sur une seule oreille. Nous avons donc cherché à mesurer la correspondance d'octave perçue. Pour cette étude, le sujet doit comparer un son de 500 Hz avec une fréquence autour de 1000 Hz et indiquer si la fréquence autour de 1000 Hz est plus aiguë ou plus grave que l'octave du 1^{er} son à 500 Hz.

Cet article est en préparation et compte pour l'instant 23 sujets. Nous avons effectué ces mesures sur 14 sujets normo-entendants afin de s'assurer de la réalisation de la tâche et d'établir des valeurs normatives. Nous avons également testé 9 sujets malentendants appareillés. Ce type de mesures étant lié à la perception de la musique, nous les avons couplées avec des tests subjectifs d'écoute d'œuvres musicales avec différents réglages des appareils auditifs. En effet, il est fréquent que les malentendants nous rapportent que l'écoute de la musique avec des appareils auditifs peut leur paraître dysharmonieuse.

Comparaison d'octave et perception de la musique

chez le malentendant appareillé

David Colin^{1,2,5*}, Marie Pasko², Eric Truy^{1,4,5}, Stéphane Gallégo^{2,5}

¹ Lyon Neuroscience Research Center, IMPACT Team, CRNL, INSERM U1028,

CNRS UMR5292, Lyon, France

² Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation, Lyon, France

³ Departement ORL. Hôpital Edouard Herriot. Centre Hospitalier et Universitaire.

Lyon. France

⁴ University Lyon 1, Lyon, France

*Corresponding author:

E-mail: david.colin@univ-lyon1.fr

Résumé:

L'écoute de la musique est souvent une source de frustration pour les

malentendants. Avec ou sans appareil auditif, nombreux sont les malentendants

décrivant une perception de la musique disharmonieuse. Dans cette étude, nous

avons mesuré la perception de l'octave d'un son pur de fréquence 500 Hz afin

d'évaluer les discordances de perception de fréquences. Nous avons également testé

la perception de la musique à travers des aides auditives avec trois réglages

proposant des amplifications différentes. Les résultats ont montré une corrélation

significative entre la perte auditive et la perception de l'octave. Pour les sujets

présentant une surdité de type presbyacousie la perception de l'octave semble plus

grave, ce qui laisse à penser que pour ces personnes la perception des sons est plus

aiguë que pour des normo-entendants. A l'inverse, pour les sujets ayant une perte

plate ou congénitale, il semblerait que la perception de l'octave soit plus aiguë que

la normale. D'autre part, pour l'écoute de la musique avec des appareils auditifs,

les malentendants semblent préférer une amplification identique sur l'ensemble des

fréquences plutôt qu'une amplification adaptée à la perte auditive mais qui accentue les disharmonies des zones fréquentielles lésées. Ces résultats, bien qu'obtenus sur un effectif réduit, méritent d'être confirmés par d'autres mesures mais peuvent sans doute conduire à l'élaboration d'algorithmes nouveaux sur des aides auditives.

INTRODUCTION

La perception de la musique est souvent délicate pour les malentendants. De nombreux musiciens rapportent leur frustration et leurs difficultés à apprécier la musique suite à une perte auditive. Les atteintes cochléaires et les anomalies de perception de la hauteur affectent le plaisir qu'ils ont à écouter de la musique. Les atteintes telles que la diplacousie peuvent constituer une gêne importante et créer des disharmonies. Les écarts de perception peuvent dépasser le ¼ d'octave entre les deux oreilles et sont bien plus fréquents que l'on imagine (Albers et Wilson, 1968 ; Colin et al. 2016). Si ces disharmonies entre les deux oreilles sont mesurables, les distorsions de tonie symétriques passent souvent inaperçues. Par exemple, une patiente ayant l'oreille absolue nous racontait dernièrement percevoir une différence d'un demi-ton entre les notes jouées sur un piano et la perception qu'elle avait de cette note.

Dans la majorité des cas, les pertes auditives touchent principalement les fréquences aiguës. Il est donc possible que des distorsions de tonie existent sur une même oreille. En rééquilibrant les niveaux de perception, les aides auditives accentuent l'amplification des zones lésées. Il est ainsi probable que cette amplification accentue les disharmonies. Or, les malentendants sont particulièrement sensibles aux variations d'intensité (Burns et Truner, 1986). Leur perception de la hauteur est grandement affectée par une augmentation l'intensité. Burns et Turner rapportent des écarts de perception de la tonie due à l'intensité sont 2 à 3 fois plus importantes chez les malentendants que chez les normo-entendants. Elles sont en moyenne de 3% de la fréquence chez les malentendants mais peuvent aller jusqu'à 14% pour des variations de plusieurs dizaines de décibels. Ceci peut être particulièrement dérangeant pour l'écoute de la musique lors de concerts car la dynamique est alors

très importante.

Il est fréquent que des malentendants se plaignent de la qualité d'écoute de la musique à travers leurs appareils auditifs. Le traitement de signal et l'amplification effectuée est surtout tournée vers la compréhension de la parole et la compréhension en milieu bruyant. Les notes de musique peuvent être entendues comme étant fausses ou disharmonieuses selon certains patients (Chasin et Russo, 2004). La majorité des appareils auditifs récents présentent des programmes spécifiques pour l'écoute de la musique, ces programmes renforcent le plus souvent l'amplification des fréquences graves et désactivent certains traitements de signal qui pourraient perturber l'écoute de la musique. Malgré cela de nombreuses difficultés persistent concernant l'écoute de la musique chez les malentendants.

Il est possible que la musique paraisse disharmonieuse à cause de distorsions de tonie selon les fréquences de la perte auditive. Les notes ou les harmoniques perçues pourraient être décalées se qui rendrait l'écoute désagréable. Afin de mesurer ce type de distorsions, nous allons effectuer une mesure de perception de l'octave afin d'observer si l'octave de 500 Hz correspond bien à 1000 Hz ou si cette perception est décalée. Un des phénomènes observés chez les normo-entendants est connu sous le nom d'élargissement de la perception des octaves (Ward 1954; Walliser 1969; Terhardt 1971; Sundberg et Lindqvist 1973; McKinney et al 1999).

La comparaison d'une fréquence est de son octave est possible jusqu'à environ 5 kHz. Ce qui laisse à penser que le codage temporel est prépondérant pour effectuer ce type de tache. Cependant pour un son de 2000Hz, la fréquence de l'octave perçue serait augmentée d'environ 3% pour les normo-entendants. D'autre part, l'échelle des mels de Stevens (1937) conforte cette idée que la perception du doublement de la hauteur tonale n'est pas directement liée au doublement de la fréquence du stimulus. Il est ainsi probable que la perte auditive entraîne des modifications de la perception de la musique.

Notre étude s'intéresse donc à deux points essentiels pour la perception de la musique. D'une part, nous allons mesurer la perception de la musique avec des aides auditives pour 3 réglages différents. Les deux premiers réglages ont une

amplification adaptée à la perte auditive en fonction des fréquences et le troisième est une amplification identique sur toutes les fréquences par la méthode du demigain sur la totalité de la bande passante. Notre hypothèse est qu'une amplification homogène sur l'ensemble de la bande passante peut éviter d'augmenter les distorsions de tonie due à une amplification ciblée sur les zones fréquentielles les plus touchées. Ainsi, l'amplification serait moins importante sur les zones fréquentielles susceptibles d'engendrer de la diplacousie ou des distorsions due à l'augmentation de l'intensité.

Nous effectuerons ensuite une mesure de la perception de l'octave à 500 Hz par comparaison avec des fréquences proches de 1000 Hz. Ces mesures devraient nous indiquer s'il existe des distorsions de la perception de hauteur sur une oreille lésée. Nous chercherons enfin les relations qui peuvent exister entre la perte auditive et ces éventuelles distorsions.

MATERIEL ET METHODE

1. Sujets testés

La population testée se compose de 23 sujets, 9 malentendants et 14 normoentendants. Le groupe des normo-entendants comprend 7 sujets musiciens âgés de 21 à 23 ans effectuant plusieurs heures de pratique instrumentale par jour et 7 sujets âgés de 22 à 30 ans ne pratiquant pas un instrument. Ces deux groupes de normoentendants vont être testés dans le but d'appréhender la difficulté du test et de savoir s'il y a une différence de perception d'équilibre tonal entre un sujet musicien et non musicien.

La population malentendante compte 9 sujets appareillés depuis plus d'un an. Parmi eux, 7 sont atteints d'une presbyacousie (sujets âgés de 63 à 91 ans), un sujet présente une surdité congénitale, il est âgé de 22 ans, et un autre présente une surdité plate (44 ans).

2. Matériel utilisé

Afin de mesurer les seuils audiométriques tonaux, nous avons utilisé un audiomètre AURICAL ainsi qu'un casque TDH-39. Pour la recherche de correspondance de deux sons espacés d'une octave, un test spécifique a été élaboré grâce au logiciel MATLAB installé sur un ordinateur portable programmé pour la passation des tests et l'enregistrement des réponses. Les malentendants seront équipés d'aides auditives AUDEO-V50, qui sont des appareils à écouteur déportés de la marque Phonak afin de pouvoir programmer plusieurs réglages basés sur l'audiométrie réalisée.

3. Procédure

3.1 Audiométrie tonale

Une audiométrie tonale liminaire au casque en son pur a été effectuée sur l'ensemble des sujets afin de déterminer le seuil de perception des fréquences suivantes : 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000, 3000, 4000, 6000 et 8000 Hertz. Un seuil subjectif d'inconfort a également été réalisé à ces fréquences

3.2 Test subjectif d'écoute musicale

L'objectif de ce test est d'observer si un réglage d'amplification spécifique permet une écoute subjectivement plus agréable de la musique. Les sujets malentendants ont écouté trois morceaux de musique de caractéristiques différentes. Pour chaque morceau, trois réglages d'amplification ont été testés. La personne devait juger la qualité d'écoute musicale en inscrivant une note comprise entre 0 et 100.

Le premier programme testé est un réglage défini par défaut par le fabricant d'appareil auditif. Ce réglage comporte de la compression selon l'intensité du son arrivant à l'appareil auditif. Tous les débruiteurs ainsi que l'anti-larsen ont été désactivés. Les microphones restent omnidirectionnels dans les trois programmes. Nous nommerons ce premier réglage, le réglage « fabricant » (RegFAB)

Le second programme est un réglage utilisant la règle du demi-gain par demi-octave apportant ainsi une amplification multi-canale, nous le nommerons RegHGMC

pour réglage « Half Gain Multicanal ». L'amplification est alors linéaire, cependant les fréquences à corriger reçoivent amplification plus importante à forte intensité puisqu'elles ne sont pas compressées. La compression est souvent décrite comme source de distorsion pour l'écoute de la musique. Ce programme a donc pour objectif d'observer si un réglage linéaire en intensité est susceptible d'améliorer la qualité d'écoute de la musique. Les fréquences au-delà de 4000 Hz ont parfois été sous amplifiées lorsque le sujet présentait un pincement de son champ dynamique auditif dans les hautes fréquences, c'est-à-dire s'il présentait une faible dynamique entre le seuil de perception auditif et le seuil d'inconfort. Le gain sur ces fréquences a également été diminué en présence d'effet larsen.

Le dernier programme est basé sur un réglage en demi gain sur un canal, nous le nommerons RegHG1C (pour « half gain 1 canal »). Il s'agit d'un réglage sans compression, linéaire, amplifiant sur un seul canal la moitié de la perte auditive tonale moyenne (perte calculée sur les fréquences 500-1000-2000-4000Hz). De ce fait, les fréquences graves reçoivent la même amplification que les fréquences aigües. On peut supposer qu'avec ce réglage les problèmes de distorsions de tonie provoqués par une intensité trop importante soient diminués. Dans le cas d'une presbyacousie, les fréquences aigües étant moins amplifiées qu'avec les deux programmes précédents, il est possible que cela évite des distorsions au niveau des harmoniques.

La première musique choisie s'intitule « Les trompettes d'Aïda », musique instrumentale de l'opéra « Aïda » (1871) du célèbre compositeur italien du XIXe siècle : Giuseppe Verdi. Cette fanfare est, comme son nom l'indique, composée uniquement de cuivres (trompettes et cors). On reconnait ce morceau par sa mélodie jouée par plusieurs trompettistes sur un accompagnement interprété par des joueurs de cor. Ce morceau comporte peu de variations de nuances.

Le deuxième extrait écouté était « La foule », chanson française chantée par Edith Piaf, composée par Michel Rivgauche et écrite par Angel Cabral en 1957. Comparé aux deux autres extraits écoutés, ce morceau est le seul à avoir une mélodie chantée. Les instruments accompagnant la voix sont : le piano, l'accordéon ainsi que des

instruments à vent. Cette musique est plus nuancée que la précédente, notamment grâce aux accordéons et instruments à vent.

La troisième musique est un extrait de « Divenire » composé en 2007 par Ludovico EINAUDI, compositeur italien. La composition instrumentale est un piano ainsi qu'un orchestre à corde comprenant des violons, violoncelles et contrebasses. Les graves sont accentués en partie par le piano et les contrebasses. La mélodie est jouée par le piano. On peut percevoir des moments plus *piano* voire *pianissimo* mais également *forte*, c'est donc un morceau très nuancé. Les *crescendo* sont nettement perçus.

Les musiques ont été choisies de manière à ce que la composition instrumentale, l'époque et le caractère de la musique soient différents.

3.3 Tests de correspondance d'octave à 500 Hz

Une procédure de mesure de la perception de l'octave à 500 Hz a été programmée sur MATLAB. Elle sera effectuée pour chacun des trois réglages programmés dans les appareils auditifs. Pour ce test, le sujet est placé à 1m de deux haut-parleurs situés à 45° de chaque côté. Nous testons le sujet en champs libre, les deux oreilles en même temps. Le sujet entend alors deux sons purs joués l'un après l'autre. Le premier son est un son de référence de fréquence 500Hz. Le second est un son ayant une fréquence proche de l'octave prenant de façon aléatoire l'une des fréquences suivantes: 841 Hz, 878 Hz, 917 Hz, 958 Hz, 1000 Hz, 1044 Hz, 1091 Hz, 1139 Hz, 1189 Hz. Les pas séparant les fréquences sont de 1/16 d'octave. Le sujet doit alors indiquer si la note du second son (autour de 1000 Hz) lui paraît plus grave ou plus aigüe que l'octave du son de référence 500Hz. Afin de s'assurer de la reproductibilité des réponses, chaque son à comparer passe dix fois de façon aléatoire. Le sujet écoute ainsi une série de 90 sons à comparer. Le tableau 2.1 donne un exemple des réponses pour le test de comparaison d'octave. La troisième colonne indique le nombre de fois où le son à comparer est perçu comme étant plus grave que l'octave de 500 Hz. La quatrième colonne indique le nombre de fois où le son à comparer est perçu comme étant plus aigu que l'octave de 500 Hz.

1 ^{er} son (Hz)	2 ^{ème} son (Hz)	Nombre de	Nombre de
		réponses « plus	réponses « plus
		graves »	aiguës »
500	841	10	0
500	878	9	1
500	917	8	2
500	958	7	3
500	1000	5	5
500	1044	3	7
500	1091	1	9
500	1039	0	10
500	1189	0	10

Tableau 2.1 : Exemple de résultats des tests de mesure de correspondance d'octave.

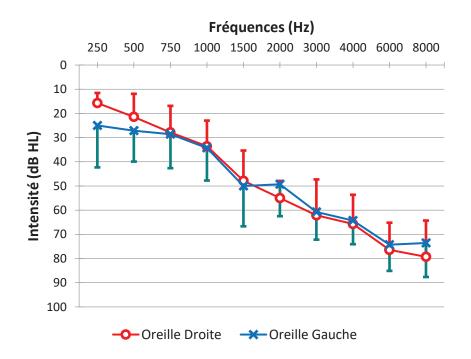


Figure 3.1 : Audiométrie tonale liminaire des 7 sujets présentant une surdité de type presbyacousie.

RESULTATS

1. Audiométrie tonale liminaire

Rappelons que sur les 9 sujets testés, 7 sont atteints d'une surdité de perception symétrique de type presbyacousie avec une perte plus importante sur les fréquences aigües que sur les graves, typique d'une presbyacousie. Un sujet a une surdité plate bilatérale, et un autre, une surdité congénitale avec une audiométrie en « U ».

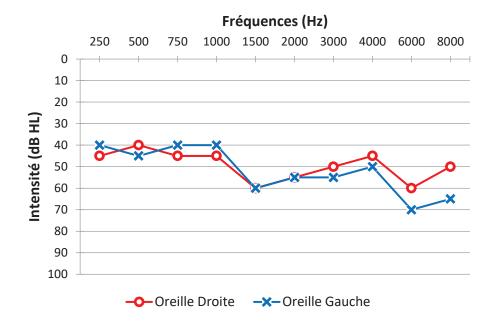


Figure 3.2 : Audiométrie tonale du sujet ayant une surdité plate symétrique.

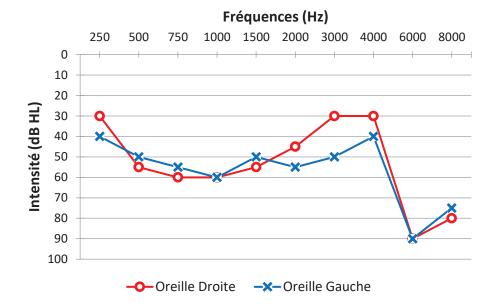


Figure 3.3 : Audiométrie tonale du sujet atteint d'une surdité congénitale.

2. Perception de l'octave pour des sujets normo-entendants musiciens et nonmusiciens

	Octave perçue	
	à 500 Hz	
SUJET NON-	Moyenne	Seuil de
MUSICIENS	(en Hertz)	significativité
N1	1027,8	>1003
N2	922,9	<957
N3	967,4	<993
N4	998,2	Egal (NS)
N5	959	<986
N6	1028,4	>1002

126

N7	984,5	Egal (NS)
----	-------	-----------

Tableau 3.4 : Moyenne et résultats statistiques obtenus après régression logistique des sujets normo-entendants non-musiciens. Pour le sujet 1, la moyenne est significativement supérieure à 1003 Hz. Pour le sujet 2, la moyenne est significativement inférieure à 957 Hz (NS = non significatif).

Nous avons testé 7 sujets musiciens et 7 sujets non musiciens afin de s'assurer de la faisabilité de la tâche et d'effectuer une comparaison des performances entre musiciens et non-musiciens. Ils ont ainsi effectué les tests de perception d'octave en essayant de trouver si le son était plus aigu ou plus grave que l'octave de 500 Hz (soit 1000Hz) en son pur. Nous avons ainsi pu comparer les résultats de ces deux groupes. Les tests statistiques révèlent qu'il n'y a pas de différence significative entre les résultats obtenus (p>0.05). On remarque cependant que les normo-entendants musiciens semblent plus précis dans leur jugement. Un plus grand nombre de sujets sont arrivés à trouver plus précisément la fréquence de l'octave d'un son à 500Hz. En effet, le tableau III.4 nous indique que la fréquence perçue comme étant l'octave d'un son pur à 500Hz est très bien perçue pour 4 sujets musiciens sur 7. Lorsque l'on effectue la régression logistique, on remarque que celle-ci est plus pentue chez les musiciens que chez les non-musiciens. Cela peut traduire une difficulté de la réalisation du test plus grande chez les normoentendants non-musiciens. Cependant compte-tenu de l'effectif réduit ces différences ne sont pas significatives.

	Octave perçue	
	à 500 Hz	
		Seuil de
	Moyenne	significativité
SUJETS MUSICIENS	(en Hertz)	

N8	1000	Egal (NS)
N9	1000	Egal (NS)
N10	1000,5	Egal (NS)
N11	1000	Egal (NS)
N12	1047,4	>1019
N13	1022,3	>1002
N14	1046,9	>1019

Tableau 3.5 : Moyenne et résultats statistiques obtenus après régression logistique des sujets normo-entendants musiciens. (NS= non significatif)

3. Tests subjectifs d'écoute de la musique pour le groupe de malentendants avec des aides auditives

Les malentendants ont pu écouter des trois œuvres en évaluant la qualité musicale perçue pour chaque réglage des aides auditives. Ils ont donné une note entre 1 et 100 pour chacun des morceaux avec chacun des réglages. Le tableau III.6 reprend les moyennes des trois écoutes pour chaque réglage.

Le programme préconiser par le fabricant RegFAB, avec une amplification adaptée à la perte et de la compression, a obtenu une moyenne de 51,8 sur 100. Le réglage RegHGMC avec une amplification linéaire multicanale, obtient 52,3 sur 100. Et le réglage RegHG1C avec une amplification identique sur toutes les fréquences obtient la moyenne la plus élevée soit 67,5 sur 100. L'analyse avec le test de Shapiro-Wilk montrent que les différences suivent une loi normale et le test de Student montre une différence significative entre le réglage fabricant et le réglage sur un canal (p<0,002). En revanche, la différence entre le réglage RegHGMC et le réglage RegHG1C n'est pas significatif (p=0,07).

128

Sujets	Reg_{FAB}	Reg _{HGMC}	Reg _{HG1C}
S1	53,3	43,3	70,0
S2	22,0	15,0	45,3
S3	66,7	56,7	66,7
S4	80,0	88,3	90,0
S5	76,7	90,0	86,7
S6	46,7	23,3	80,0
S7	21,7	2,0	26,7
S8	43,3	81,3	63,3
S9	55,7	71,0	78,7
Moyenne	51,8	52,3	67,5
Ecart-type	21,1	33,1	20,4

Tableau 3.6 : notes moyennes à l'écoute des 3 œuvres musicales sur une échelle de à 100 de la qualité sonore perçue avec les trois réglages différents. Le réglage en demi-gain sur un canal est significativement plus apprécié que le réglage fabricant (p=0,002).

4. Test de comparaison d'octave pour le groupe de malentendants

Exemple de régression logistique du Sujet 1

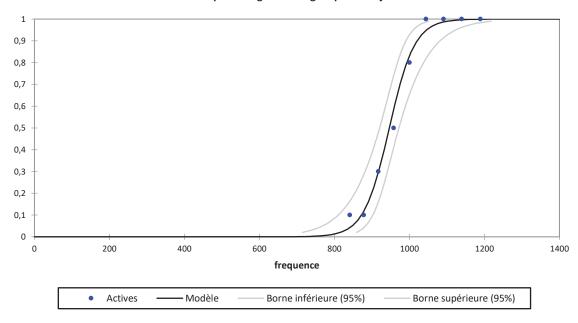


Figure 3.7 : Représentation sigmoïdale des résultats du test avec le réglage Reg_{FAB} pour le sujet 1 permettant une régression logistique.

Pour chaque test et chaque réglage, nous avons pu établir les moyennes des fréquences correspondant à l'octave de 500 Hz perçu en réalisant des régressions logistiques. Les résultats ne montrent pas de différences significatives entre les trois réglages. Ainsi, les différences de gain entre les différentes fréquences ne semblent pas jouer de rôle important lors de la réalisation de la tache de comparaison d'octave. De plus les différences de gain sur les fréquences 500 à 1000 Hz suivant les différents réglages ne sont pas très importantes. Nous avons donc effectué la moyenne des octaves perçus pour les 3 réglages afin de chercher le lien avec la perte auditive.

Nous nous intéressons donc à l'audiométrie de chaque sujet afin de savoir si la différence des seuils auditifs pourrait avoir un lien avec les résultats ci-dessus. Les audiogrammes situés dans l'annexe 1 sont classés selon les fréquences perçues de l'octave obtenues dans l'ordre décroissant. Nous remarquons que les valeurs de la fréquence perçue diminuent proportionnellement à la pente de l'audiogramme entre 500 et 1000 Hz. Cela pourrait donc signifier que les propriétés audiométriques du sujet auraient une influence sur le degré de la déviation de la perception d'un son pur à 1000Hz par rapport au 500 Hz.

Nous avons utilisé des corrélations non-paramétriques de Spearman afin d'étudier le lien entre la perception de l'octave et la perte auditive. Ainsi, la corrélation est significative entre la perception de l'octave et la perte auditive moyenne à 500 Hz (r = 0.81; p < 0.01). Ainsi, plus la perte auditive à 500 Hz est importante, plus la perception de l'octave sera décalée vers les fréquences aigües (figure 3.7). Les résultats des sujets présentant une surdité sur les fréquences aigües étant différents des résultats des deux sujets présentant un perte plate ou congénitale, nous avons étudié le lien avec le type de perte. D'une part, la corrélation avec la perte auditive à 4000 Hz est significative (r = -0.69; p = 0.04). Ainsi, plus la perte à 4000 Hz est importante, plus la perception de l'octave est décalée vers les fréquences graves (figure 3.7). D'autre part, nous avons observé un lien avec la pente de la perte auditive. La perception de l'octave est ainsi corrélée de façon significative avec la différence de perte entre 500 Hz et 1000 Hz (r = -0.71; p = 0.04), avec la différence de perte entre 500 Hz et 4000 Hz (r = -0.85; p = 0.006). Ainsi, plus la perte sur les fréquences aigües est importante plus la perception de l'octave sera décalée vers les fréquences graves et inversement lorsque la perte auditive se situe sur les fréquences graves (figure 3.8).

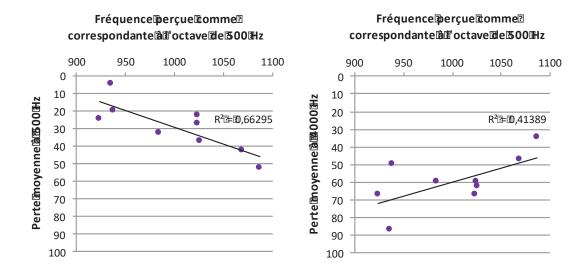


Figure 3.7: A gauche, la figure représente la corrélation entre la fréquence de

l'octave perçue et la perte auditive moyenne à 500 Hz (r=0.81; p<0.01). A droite, la figure représente la corrélation entre la fréquence de l'octave perçue et la perte moyenne à 4000 Hz (r=-0.69; p=0.04).

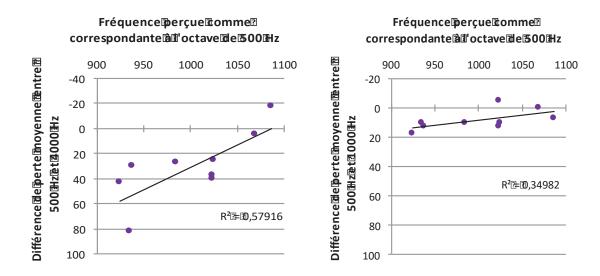


Figure 3.8: A gauche, la figure représente la corrélation entre la fréquence de l'octave perçue et la différence de perte auditive moyenne entre 500 Hz et 1000 Hz (r = -0.71; p = 0.04). A droite, la figure représente la corrélation entre la fréquence de l'octave perçue et la différence de perte auditive moyenne entre 500 Hz et 4000 Hz (r = -0.85; p = 0.006).

DISCUSSION

Perception de l'octave à 500 Hz

La perception de l'octave semble être influencée par la perte auditive. Dans cette étude, nous avons mesuré que la perception de l'octave était corrélée avec la perte auditive moyenne à 500 Hz (r = 0.81; p < 0.01). Ainsi, plus la perte auditive à 500 Hz est importante, plus la perception de l'octave sera décalée vers les fréquences aigües. Il faut certainement distinguer le cas des sujets présentant une surdité de type presbyacousie et les deux sujets présentant une surdité plate ou congénitale. Nous observons d'ailleurs une corrélation négative de la perception de l'octave avec la perte auditive à 4000 Hz est significative (r = -0.69; p = 0.04). Ainsi, plus la

perte sur les fréquences aigües est importante, plus la perception de l'octave est décalée vers les fréquences graves. Notre hypothèse est que la perte auditive entraine une perception plus aigüe que la « normale » des fréquences. Cette idée a été confortée par plusieurs études sur le chinchilla (Muller et al. 2010 ; Henrys et al., 2016). Nous avions observé ce type de résultats chez l'homme dans une étude sur la diplacousie (Colin et al., 2016). Dans cette étude, comme dans d'autres études sur la diplacousie, la perception est très souvent décalée vers les fréquences aigües sur la plus mauvaise oreille. Ce décalage de perception vers les fréquences aigües peut avoir plusieurs explications que nous détaillerons par la suite dans cet article. En suivant cette hypothèse, les sujets ayant une perte de type presbyacousie qui présentent de bons seuils auditifs à 500Hz, devraient percevoir la fréquence 500Hz de façon « normale » (perception proche du normo-entendant) et la fréquence 1000 Hz de façon plus aigües que le normo-entendants lorsque la perte est plus importante à 1000 Hz qu'à 500 Hz. Nous observons d'ailleurs une corrélation négative entre la différence de perte auditive (500 Hz - 1000 Hz) et la perception de l'octave (r = -0.71; p = 0.04). Ainsi, plus la pente entre 500 Hz et 1000 Hz est importante plus la perception de l'octave est décalée vers les graves, ce qui par comparaison avec les normo-entendants ou les sujets présentant une perte inversée peut se traduire par une perception plus aigüe des fréquences autour de 1000 Hz pour les sujets ayant une surdité de type presbyacousie. Cependant, certains sujets présentent des seuils relativement proches à 500 Hz et 1000 Hz et 1'observation des résultats en fonction de la perte auditive sur une bande de fréquences plus larges peut davantage traduire le type de perte (presbyacousie, pente de ski, perte plate, perte inversée). En effet, la perception de l'octave est également corrélée fortement avec la différence de perte entre 500 Hz et 4000 Hz (r = -0.85; p = 0.006). Ainsi pour une perte sur les fréquences aigües, plus la pente de la perte est raide plus la perception de l'octave sera décalée vers les fréquences graves, traduisant ainsi une perception plus aigüe des fréquences. Et inversement, lorsque la perte auditive se situe sur les fréquences graves, la perception de l'octave peut se décaler vers les fréquences aigües. Cette augmentation de la fréquence à comparer (autour de 1000 Hz) pourrait venir du fait que la perte importante à 500 Hz entraîne une perception plus aigüe du 500 Hz. Ainsi, lorsque le sujet doit déterminer l'octave correspondant, la fréquence sera plus aigüe. En effet, pour le sujet présentant une perte inversée, la perception des fréquences autour de 1000 Hz pourrait être proche de la normale et ce décalage de l'octave vers les aigus pourrait refléter une perception plus aiguë du 500 Hz.

Cette perception plus aigüe suite à une perte auditive pourrait s'expliquer de plusieurs façons. D'une part, les stimuli sonores pour effectuer les tests sont plus forts lorsqu'il y a une perte auditive. Or, l'intensité peut influencer la perception de la fréquence. Burns et al. (1986) ont d'ailleurs montré que l'influence de l'intensité sur la perception de hauteur étaient 2 à 3 fois plus importante chez les malentendants que chez les normo-entendants. Les décalages qu'ils ont observés sont en général assez faibles autour de 5% mais peuvent aller jusqu'à 14%. Cependant, l'influence de l'intensité semble ici être limitée. D'une part, car les tests ont été effectué avec 3 réglages différents sans que cela ne joue un rôle majeur sur la perception de l'octave. Et d'autre part, car les études sur l'effet de l'intensité montrent que les sons de fréquences inférieures à 1kHz sont en général perçus de façon plus grave lorsque l'intensité augmente (Stevens, 1935 ; Verschuure, 1975 ; Burns, 1986). Ce qui est en contradiction avec les résultats observés dans notre étude, car la corrélation que nous avons observée entre la perte à 500 Hz et le décalage est positive. Ainsi, plus la perte est importante, plus l'octave perçue est aiguë, alors qu'une intensité plus forte à 500 Hz devrait entrainer une perception du 500 Hz plus grave et une perception de l'octave plus grave.

Une seconde explication possible pourrait venir des phénomènes de plasticité. Ainsi chez un sujet présentant une perte auditive, des phénomènes de privation pourraient entrainer une une réorganisation neuronale ou tout du moins une modification des fréquences caractéristiques des neurones. En effet, Henrys et al. (2016) ont montré que les courbes d'accords de chinchillas présentant une surdité créée par un traumatisme sonore, étaient certes élargies mais ils ont également montré que les fréquences caractéristiques de ces neurones étaient décalées vers les fréquences graves. Ainsi, lorsqu'un son est entendu, il l'est par des neurones qui avaient une fréquence caractéristique plus aiguë lorsqu'il n'y avait pas de perte auditive.

Une troisième explication pourrait venir de modifications de la bio-mécanique cochléaire. En effet, lors d'une perte auditive, un certain nombre de cellules ciliées et en particuliers de cellules ciliées externes sont endommagées. Les mouvements de la membrane basilaires sont alors modifiés. Le pic de résonnance est alors plus large mais également décalé vers la base de la cochlée (Müller 2010; Henrys et al., 2016). Ce qui pourrait entrainer un décalage du pic vers des fréquences plus aigües et une modification des fréquences caractéristiques des neurones.

Ces différents résultats laissent à penser que la perte auditive entraine une modification de la perception des fréquences. Ce qui pourrait se traduire par une perception discordante de la musique, en particulier pour les pertes avec des écarts importants entre deux octaves et lorsque ces phénomènes sont augmentés par une amplification très différentes des appareils auditifs entre deux octaves.

Perception de la musique à travers des aides auditives avec 3 réglages différents

L'écoute de 3 morceaux de musique avec 3 réglages d'amplification différents a mis en lumière le fait qu'une majorité de sujets préférait le réglage RegHG1C pour écouter de la musique. En effet, ce réglage propose une amplification identique sur toute la gamme de fréquence, alors que les deux autres réglages proposent une amplification multicanale et donc plus importante sur les fréquences lésées. Ainsi, ces réglages amplifient davantage les zones pour lesquelles la bio-mécanique cochléaire est la plus altérée. Ce qui pourrait vraisemblablement créer des discordances de tonalité ou de la perception des harmoniques.

L'annexe 1 reprend les audiogrammes des 9 sujets malentendants classés den fonction de la fréquence de l'octave perçue. Pour les sujets 8 et 9 qui présentent respectivement une audiométrie typique d'une surdité congénitale ainsi qu'une surdité plate (avec une pente très faible), la différence de seuil entre 500 Hz et 1000

Hz n'excède pas 5 dB HL. Le sujet 8 a préféré le réglage RegHGMC. Le sujet 9 a par contre préféré le RegHG1C (78.7/100), mais le résultat est très proche de celui obtenu avec RegHGMC (71/100). Sur les 7 sujets présentant une presbyacousie, 5 sujets (S7, S3, S5, S6, S4), ont attribué leurs meilleures notes au réglage RegHG1C. Parmi eux, 4 ont donné une moyenne ne dépassant pas 43.3 sur 100 avec le réglage RegHGMC contrairement aux sujets 8 et 9 ayant une perte plate ou en « U ». Les deux autre sujets presbyacousiques n'ont pas été sensibles aux différents réglages et leur ont donner des notes équivalentes.

Nous observons que RegFAB n'a jamais obtenu la meilleure moyenne pour chaque sujet parmi les différents réglages proposés. De même pour les réglages RegHGMC lorsqu'il s'agit d'un patient atteint d'une presbyacousie. Le réglage RegFAB a la particularité de contenir un système de compression d'intensité contrairement aux deux autres réglages ainsi qu'une plus forte amplification dans les aigus que RegHG1C. Ceci laisse à penser que la compression d'intensité pourrait diminuer la qualité de perception musicale. De plus certains sujets ont remarqué un manque de nuances pendant les écoutes avec ce réglage. Les sujets ayant préféré le réglage RegHG1C sont majoritairement atteints d'une presbyacousie. Le réglage en demigain par demi-octave (RegHGMC) est programmé avec une amplification plus importante sur les aigus, celle-ci étant basée sur la perte de chaque demi-octave. Les aigus sont ainsi plus amplifiés que les fréquences graves pour les sujets presbyacousiques. Les résultats des tests de perception de l'octave 500-1000 Hz ont montré que le décalage de perception était corrélé à la pente de l'audiogramme. Il est ainsi possible que des distorsions fréquentielles soient ressenties lors d'une amplification plus importante des fréquences aiguës. Un son complexe musical étant composé d'une fondamentale ainsi que des harmoniques, multiples de cette première allant jusqu'à de très hautes fréquences constituant le timbre d'un instrument de musique, on pourrait supposer que le fait d'apporter une amplification importante dans les fréquences aiguës accentuerait le décalage de tonie, les hautes fréquences étant perçues plus aiguës pour des fortes intensités. Ce qui pourrait expliquer la sensation d'écoute désagréable des sons musicaux avec le réglage RegHGMC pour les sujets presbyacousiques. Le réglage en demi-gain sur un canal RegHG1C amplifie autant les fréquences graves que les fréquences aiguës, le gain étant calculé en fonction de la perte tonale moyenne. L'amplification moins importante sur les aigus, contrairement aux autres programmes, pourrait expliquer la préférence de plusieurs sujets pour RegHG1C lors de l'écoute musicale. Il s'agit également d'une amplification linéaire sur toute la bande passante.

CONCLUSION

Les résultats de cette étude ont montré l'influence de réglages différents pour l'écoute de la musique. Nous avons observé que le réglage en demi-gain sur un canal apportait, de façon significative, une meilleure qualité d'écoute musicale par rapport aux deux autres réglages testés en particulier pour les sujets présentant une surdité sur les fréquences aiguës. De même, un réglage linéaire semble plus apprécié qu'un réglage comprenant de la compression en intensité. Nous avons vu également que les propriétés audiométriques ont une influence sur perception de l'octave. Ainsi, la perception de l'octave semble liée à la perte auditive et à la pente décrite par les courbes audiométriques. Il est possible qu'une amplification trop importante des fréquences lésées puisse accentuer ces distorsions de tonie et diminuer la qualité de l'écoute musicale. Il est probable que les harmoniques des sons complexes subissent des distorsions de tonie à cause de l'amplification importante des fréquences aiguës combinée à un décalage vers la base du pic de résonnance de la membrane basilaire du fait de la perte auditive. Les distorsions de tonie semblent donc être présentes chez les malentendants et réellement gênantes pour l'écoute de la musique notamment lorsque la surdité est plus importante sur les fréquences aiguës que sur les fréquences graves.

Ces résultats, bien qu'obtenus sur un effectif réduit, méritent d'être confirmés par d'autres mesures et avec d'autres méthodes afin de constituer un faisceau de preuves indirectes cohérant avec les résultats trouvés sur les modèles animaux. Le fait qu'une perte auditive entraine un décalage des mouvements de la membrane basilaire vers la base et un décalage des fréquences caractéristiques des neurones sur des fréquences plus basses entraine vraisemblablement une perception plus

aigue de l'environnement sonore, ce phénomène se trouvant en plus amplifié par les aides auditives. Il est possible que ces distorsions de perception de la hauteur tonale conduisent un jour vers des algorithmes nouveaux pour compenser ces phénomènes.

Références

Albers GD, Wilson WH. (1968) Diplacusis I: Historical review. Arch Otolaryngol. 1968;87(6):600-603.

Burns, Edward M. Turner C. (1986) Pure tone pitch anomalies. II. Pitch intensity effects and diplacusis in impaired ears. J acoust social Am

Colin D, Micheyl C, Girod A, Truy E, Gallégo S. (2016) Binaural Diplacusis and Its Relationship with Hearing-Threshold Asymmetry. PLoS One. 2016 Aug 18;11(8):e0159975.

Henry KS, Kale S, Heinz MG. (2016) Distorted tonotopic coding of temporal envelope and fine structure with noise-induced hearing loss. J Neurosci. 36(7):2227-2237.

Mc Kinney, Martin F, Bertrand Delgutte (1999), A possible neurophysiological basis of the octave enlargement effect. J Acoustic Soc Am. 106 (5):2679-2692

Müller M1, Hoidis S, Smolders JW. (2010) A physiological frequency-position map of the chinchilla cochlea. Hear Res. 268(1-2):184-193.

Rhode WS, Recio A. (2000) Study of mechanical motions in the basal region of the chinchilla cochlea. J Acoust Soc Am. 107(6):3317-32.

Robles L, Ruggero MA, Rich NC. (1986) Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. I. Input-output functions, tuning curves, and response phases. J Acoust Soc Am. 80(5):1364-74.

Ruggero MA, Robles L, Rich NC. (1986). Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. II. Responses to low-frequency tones and relationship to microphonics and spike initiation in the VIII nerve. J Acoust Soc Am. 80(5):1375-83.

Ruggero MA, Rich NC, Recio A, Narayan SS, Robles L. (1997) Basilar-membrane responses to tones at the base of the chinchilla cochlea. J Acoust Soc Am. 101(4):2151-63.

Ruggero MA1, Narayan SS, Temchin AN, Recio A. (2000) Mechanical bases of frequency tuning and neural excitation at the base of the cochlea: comparison of basilar-membrane vibrations and auditory-nerve-fiber responses in chinchilla. Proc Natl Acad Sci U S A. 97(22):11744-50.

139	•

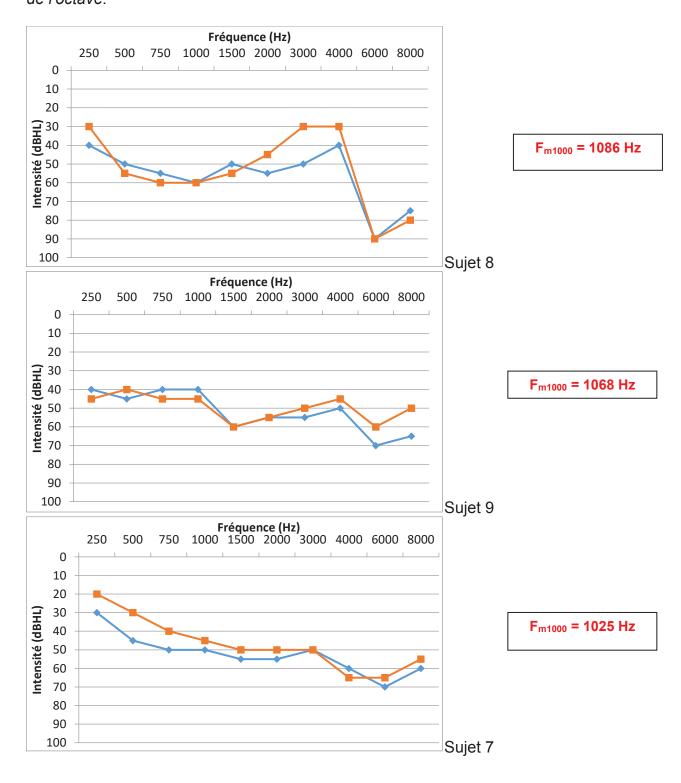
Sellick PM, Patuzzi R, Johnstone BM. (1982) Measurement of basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique. J Acoust Soc Am. 72(1):131-41.

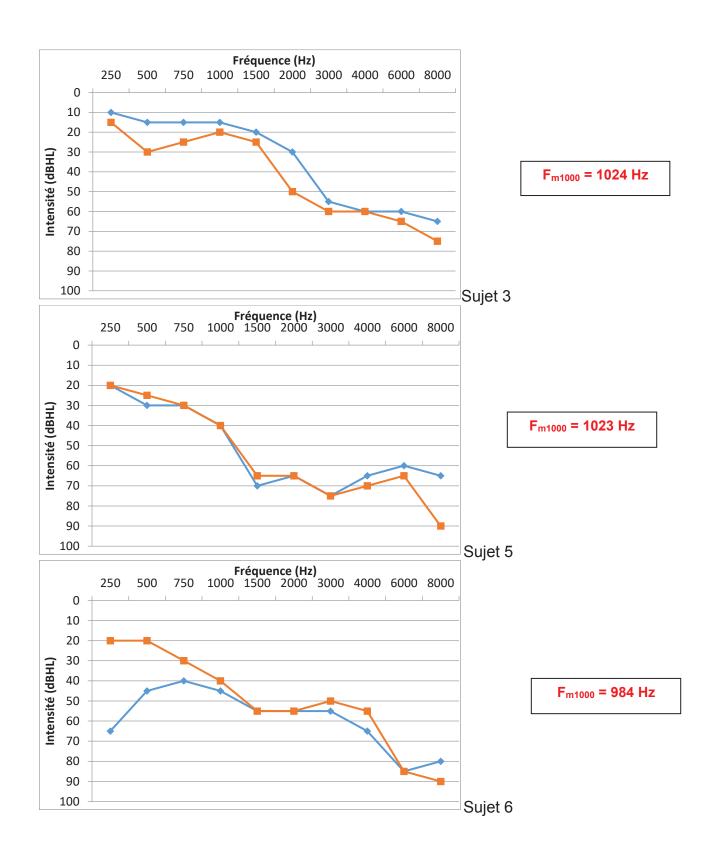
Sundberg J, Lindqvist J. (1973) Musical octaves and pitch. J Acoust Soc Am. 54:922–929.

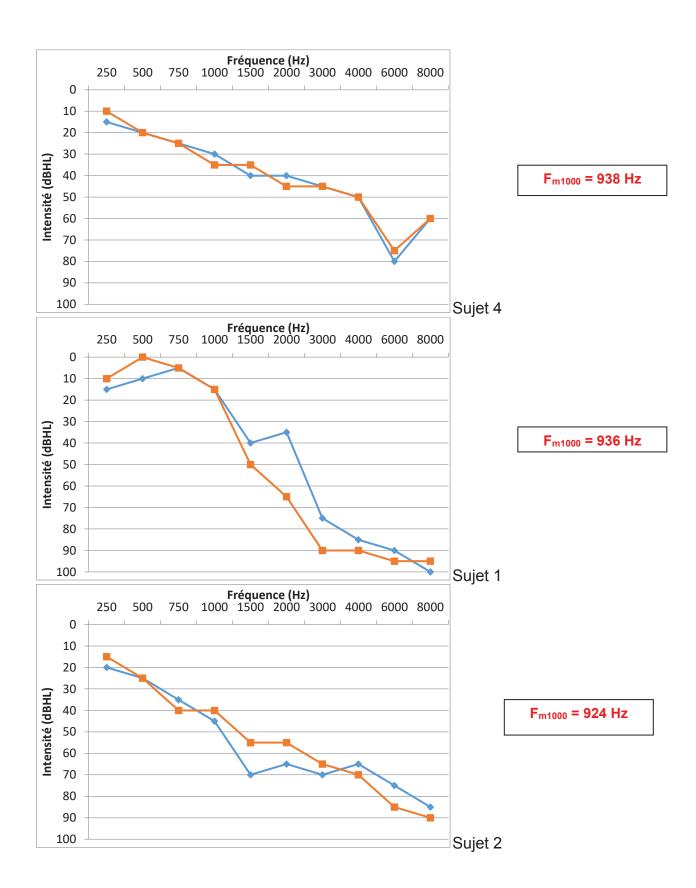
Terhardt E. (1971) Die tonhöhe harmonischer klänge und das oktavintervall. Acustica. 24:126–136

ANNEXE 1

Audiométries tonales classées selon les résultats des tests de perception de l'octave:







Etude n°4: Perception des fricatives non voisées

La majorité des malentendants présentent une perte auditive plus importante sur les fréquences aiguës que sur les fréquences graves. Ce qui entraîne fréquemment des difficultés de compréhension et en particulier des confusions sur les consonnes fricatives non voisées /ʃ/ et /s/.

Les résultats de l'étude sur la diplacousie ont montré que la perception était généralement plus aiguë sur la plus mauvaise oreille et que ce décalage de perception de fréquence pouvait dépasser le ¼ d'octave. Les résultats de l'étude sur la perception de la hauteur par mesure catégorielle ont montré que la perception des malentendants semblait décalée vers les aigus en comparaison des résultats des normo-entendants. Ces résultats ont montré que le décalage était corrélé avec la perte auditive. L'étude sur la correspondance à l'octave a également montré que la distorsion de tonie était corrélée avec la perte auditive.

Il paraît donc intéressant de voir si ces décalages de perception peuvent se retrouver pour la compréhension de la parole et sur la perception de phonèmes. Nous nous sommes donc intéressés à la perception catégorielle des fricatives non voisées qui sont les phonèmes les plus aigus de la langue française. Nous avons élaboré un continuum /ʃ/ vers /S/ comportant 13 niveaux en augmentant les fréquences du bruit de friction

Compte tenu, des résultats observés dans les trois études précédentes, il est possible que la frontière de perception catégorielle soit décalée dans le cas de surdités neurosensorielles sur les fréquences aiguës.

L'article de cette étude est actuellement en préparation.

144

Perception catégorielle des fricatives non voisées /ʃ/ et /s/.

David Colin^{1,2,5}, Christophe Micheyl³, Eric Truy^{1,4,5}, Stéphane Gallégo^{2,5}

- 1 Lyon Neuroscience Research Center, IMPACT Team, CRNL, INSERM U1028, CNRS UMR5292, Lyon, France
- 2 Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation, Lyon, France
- 3 Starkey France
- 4 Departement ORL. Hôpital Edouard Herriot. Centre Hospitalier et Universitaire. Lyon. France
- 5 University Lyon 1, Lyon, France

Introduction

La majorité des malentendants ayant une surdité neurosensorielle présente une perte plus importante sur les fréquences aiguës que sur les fréquences graves. Pour ce type de perte, l'élévation des seuils auditifs s'accompagne souvent de nombreuses altérations de la perception comme la diminution de la sélectivité fréquentielle, des difficultés de démasquage temporel (Danaher et al., 1978), une diminution de la discrimination fréquentielle (Zurek et Formby, 1981), une baisse de l'intégration temporelle (Irwin et al., 1981). Dans les précédentes études, nous avons observé une prévalence de la diplacousie relativement importante (Colin et al. 2016), nous avons également observé que les sons perçus pouvaient paraître plus aigus pour les malentendants en comparaison des résultats des normo-entendants (Colin et al, soumis). Il est ainsi probable que ces altérations de perception de la hauteur tonale perturbent la perception de la parole.

Chez les malentendants présentant une surdité de type presbyacousie, il est fréquent d'observer des confusions phonétiques malgré l'amplification fournie par les appareils auditifs. Les patients atteints de pertes auditives neurosensorielles ont

souvent des difficultés à identifier correctement les consonnes en particulier les consonnes ayant des indices acoustiques dans les hautes fréquences (Boothroyd, 1984; Dubno et al. 1982). Typiquement, ces difficultés de perception ont été mises en relation avec la détérioration de la sélectivité fréquentielle (Moore 1998; Rosen et Fourcin 1986).

Plusieurs études ont montré que les patients ayant des pertes sévères n'étaient pas capables d'utiliser les informations hautes fréquences qui leur étaient rendues audibles (Ching et al. 1998, Hogan et Turner, 1998).

De plus, lorsque la perte devient trop importante, les aides auditives à amplification conventionnelle ne permettent pas de restituer correctement ces hautes fréquences, à la fois pour des raisons techniques mais également car les patients ne parviennent pas à interpréter les informations qui leur sont fournies par ces fréquences aiguës.

Techniquement, une amplification importante des hautes fréquences se heurte à deux problèmes : le larsen acoustique et la bande passante limitée (en général par l'écouteur autour de 4-6kHz). D'un point de vue clinique, plusieurs études (Ching et al 1998, 2001 ; Hogan et Turner, 1998 ; Vickers et al., 2001) ont montré que l'amplification excessive des hautes fréquences (HF) donnait parfois des effets délétères chez les patients ayant une surdité sévère à profonde sur les HF. Ces différentes difficultés à restaurer les HF ont donc incité les chercheurs à explorer de nouvelles voies. L'idée d'abaisser les fréquences les plus aiguës pour adapter le signal aux capacités des malentendants n'est pas nouvelle. En 1961, les travaux de Johansson et Risberg avaient conduit à l'élaboration d'une aide auditive bi-canal (Oticon TP 72) grâce à laquelle les fréquences les plus hautes étaient converties en un bruit restitué sur des fréquences inférieures à 1,5kHz, par un modulateur non linéaire. Il y eut également plusieurs essais d'abaissement fréquentiel par réduction de la vitesse de playback (Beasley et al., 1976; Bennet et Byers, 1967; Ling et Druz, 1967). Ces études ont montré certains bénéfices de cette approche mais les systèmes utilisés entrainaient trop de distorsions pour pouvoir être utilisés au quotidien. Depuis, différents algorithmes aboutissant à un abaissement des hautes fréquences ont été développés comme la compression linéaire de fréquences

(Sekimoto et al. 1980) ou les systèmes AVR transonic et ImpaCt basés sur la détection de pics spectraux d'énergie et la transposition fréquentielle.

Depuis quelques années, de nombreux fabricants ont pourvu leurs aides auditives de systèmes d'abaissement fréquentiel : transposition, duplication ou compression fréquentielle. Ces systèmes présentent certains avantages indéniables pour les surdités en pente de ski. Tout d'abord, ils offrent aux patients une meilleure audibilité des sons aigus. En effet, en abaissant les fréquences les plus aigües vers une zone fréquentielle où les seuils audiométriques tonaux du patient sont meilleurs, l'amplification nécessaire devient moins importante. Ceci permet de lutter contre les problèmes d'effet larsen et facilite l'acclimatation du patient à l'amplification.

Concernant la perception de la parole, les différentes études anglo-saxonnes ont montré une grande disparité des résultats selon les sujets (Glista et al., 2009; Simpson et al., 2005, 2006). Ces systèmes semblent toutefois présenter un intérêt pour les patients ayant une surdité sévère à profonde sur les hautes fréquences. Plusieurs études sur la compression fréquentielle utilisent des tests de logatomes ou des tests de reconnaissance du pluriel en anglais avec la détection du /s/ final (Glista et al. 2009, Wolfe, 2009). Les résultats sont encourageants mais les auteurs notent souvent une grande variabilité suivant les sujets. Ces études semblent indiquer qu'un temps d'acclimatation à la compression fréquentielle est nécessaire pour que le malentendant puisse exploiter les informations comprimées.

De par leur spectre, les fricatives sont les consonnes les plus touchées par la compression fréquentielle. L'abaissement des fréquences aigües peut en modifier la perception. C'est pourquoi nous avons décidé d'étudier plus précisément la perception catégorielle de ces fricatives. Pour cela, nous avons élaboré un continuum /ʃ/ vers /s/. Ce continuum a pour but d'apporter des éléments de réponse sur les paramètres qui peuvent influencer la perception des fricatives et en particulier de répondre à la question suivante. D'après nos études précédentes (Colin et al., 2016 ; soumis a et b), la surdité neurosensorielle pourrait modifier la

fonction de tonie du malentendant. Cette perte auditive a-t-elle une influence sur la frontière de perception catégorielle /ʃ/-/s/? D'autre part, le port quotidien d'aides auditives à compression fréquentielle modifie-t-il la perception catégorielle de ces phonèmes? Peut-on mesurer ces changements lorsque le sujet ne porte pas ses aides auditives? Notre hypothèse est qu'un malentendant habitué à décoder une information fréquentielle comprimée aura une perception catégorielle modifiée par rapport à un malentendant habitué à une amplification conventionnelle.

Perception phonétique catégorielle

L'identification de la parole nécessite la sélection inconsciente d'unités discrètes. Il s'agit donc d'effectuer un processus de caractérisation assimilable à une procédure de décision. La perception catégorielle élimine la variabilité acoustique non pertinente. Il existe dans un continuum une zone frontière dont le franchissement fait basculer l'identification d'un phonème vers un autre. Deux stimuli distincts peuvent ne pas être discriminés s'ils sont du même côté de la barrière ou au contraire discriminés s'ils sont de part et d'autre de celle-ci. Ce phénomène « d'effet de frontière phonétique » a été mis en évidence pour les voyelles en faisant varier la hauteur des formants ainsi que pour les consonnes même si les processus en jeu ne sont pas identiques.

Cas particulier des fricatives non voisées

La perception des consonnes fricatives est particulièrement touchée par la compression fréquentielle de par les caractéristiques spectrales de ces phonèmes. Dans notre étude, nous nous sommes intéressés à la perception des phonèmes /ʃ/ et /s/ (figure 1). La différence essentielle entre ces deux consonnes concerne leurs plages fréquentielles respectives. Le bruit de friction du /ʃ/ est relativement compact et s'étend de 1500 à 7000 Hz. Le bruit de friction du /s/ est très compact et s'étend de 3000 à 11 000 Hz, avec la partie centrale de cette zone qui est plus énergique.

Pour les fricatives non voisées telles que /s/ et /ʃ/, on dénombre quatre types d'indices acoustiques :

- La durée du bruit de friction (Hughes et Halle, 1956 ; Jongman, 1989)
- La fréquence du pic spectral du bruit de friction (Heinz et Stevens, 1961)
- Les transitions formantiques (Harris, 1958 ; LaRiviere et al. 1975 ; Nittrouer et al. 1987)
- Les proéminences spectrales, parfois appelées « amplitudes rela- tives » (Hedrick et Ohde, 1993 ; Stevens, 1985)

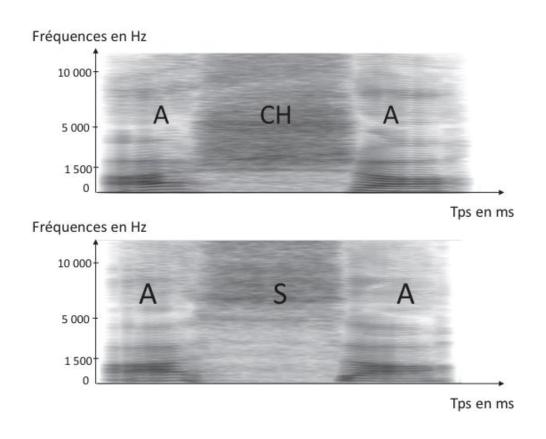


Figure 1 Sonagrammes des logatomes /afa/ et /aSa/. Pour le /f/ le bruit de friction s'étend principalement de 1500 à 7000Hz, alors que pour le /s/, il s'étend de 5000 à 11 000 Hz.

Pour la perception catégorielle des fricatives /s/ et /ʃ/, le spectre du bruit de friction joue un rôle primordial (Heinz et Stevens, 1961; Hughes et Halle, 1956, Pittman et

Stelmachowicz, 2000). C'est l'indice acoustique qui a le poids le plus important pour la perception catégorielle. Les transitions formantiques, quant à elles, renforcent la perception catégorielle ou représentent un indice acoustique alternatif (Heinz et Stevens, 1961; Nittrouer, 1992). Quelques études se sont intéressées à la façon dont les personnes malentendantes utilisaient les indices acoustiques pour identifier les fricatives. Parmi celles-ci, Zeng et Turner (1990) et Hedrick (1997) ont montré que les malentendants avaient plus de difficultés à utiliser les transitions formantiques que les normo-entendants.

La perception de ces consonnes fricatives peut être particulièrement altérée par les aides auditives à compression fréquentielle. En effet en abaissant les fréquences les plus aigües, le bruit de friction peut être abaissé. Il n'est pas rare que les patients nous signalent que cela « chuinte » un peu lorsque l'on règle le niveau de compression fréquentielle trop fort, c'est à dire avec une fréquence d'enclenchement trop décalée vers les fréquences graves et un taux de compression trop élevé. Les /s/ sont alors perçus comme des /ʃ/.

Pour les utilisateurs de prothèses auditives à compression fréquentielle, le message vocal perçu au quotidien est modifié d'un point de vue fréquentiel. Il est donc possible que cela entraine, chez les patients, des phénomènes d'acclimatation et des modifications de traitement de l'information. C'est ce que nous souhaitons étudier en mesurant la perception catégorielle /ʃ/-/s/.

Problématique

Notre hypothèse de départ est que le malentendant habitué à l'amplification d'une aide auditive conserve une distorsion du codage de la hauteur tonale en percevant les fréquences lésées plus aigües que le normo-entendant (Colin et al., 2016 ; Colin et al., soumis a et b). Cela pourrait avoir pour conséquence de modifier la frontière de perception catégorielle des phonèmes aigus /ʃ/ et /s/ par rapport au normo-entendant.

Dans le cas où le patient utilise un système d'amplification à compression fréquentielle, cette modification de perception catégorielle pourrait en partie être

compensée et éventuellement corrigée lorsque le malentendant porte ses aides auditives. A surdité équivalente les frontières de la perception catégorielle oreille nue du /ʃ/ d'un /s/ pourraient être différentes pour les utilisateurs de systèmes avec et sans compression fréquentielle.

Matériel et Méthode

Sujets testés

L'ensemble de la population testée comprend 91 sujets. Cette population est divisée en trois groupes. Une population témoin formée de normo-entendants (n=20 ; 26,5 ans en moyenne). Une population composée d'individus appareillés avec un système conventionnel (n=36 ; 74,5 ans en moyenne). Une population composée d'individus appareillés avec un système à compression fréquentielle (n=35 ; 71,5 ans en moyenne). Chaque participant va réaliser des tests oreilles nues à un niveau de stimulation confortable compris entre 60 et 70 dB_{SPL}, sur l'oreille droite et sur l'oreille gauche. 15 sujets (8 avec compression fréquentielle et 7 sans compression fréquentielle) parmi les 71 malentendants testés ont été exclus de l'étude car les résultats n'étaient pas exploitables sur au moins une des deux oreilles.

Test spécifique de perception catégorielle : Continuum /ʃ/-/s/

Nous avons testé la perception catégorielle de chaque sujet à l'aide d'un continuum [aʃa] vers [aSa]. Ce continuum a été élaboré de la manière suivante.

Le son de départ est un logatome [aʃa] que nous avons filtré à 1400Hz, ceci nous a permis d'extraire la partie basse du spectre donc principalement les informations liées aux voyelles /a/ mais en limitant les indices acoustiques en particulier les transitions formantiques. D'autre part, à partir du même son de départ (le logatome

[aʃa] non filtré), nous avons extrait la zone de turbulence correspondant au bruit de friction par filtrage passe-haut à 1400 Hz.

Nous avons ensuite transposé cette zone de bruit pour créer 13 sons espacés d'un demi-ton dont le bas du spectre de bruit va de 2000Hz à 4000Hz. Un demi-ton correspond à une variation d'environ 6% de la fréquence. Nous avons ensuite fusionné la partie filtrée en passe-bas avec chacune des parties filtrées en passe-haut. Nous avons ainsi obtenu 13 sons dont seule la hauteur du bruit de friction varie. Pour le son numéro 1, la zone de turbulence n'a pas été transposée, il est donc très proche du logatome /aʃa/ non filtré. Seules certaines informations liées aux transitions formantiques ont été éliminées. Pour les autres sons de 2 à 13, seule la zone de turbulence est transposée de ½ ton à chaque fois. Nous obtenons donc un écart d'une octave entre le son numéro 1 et le son numéro 13. Le son numéro 13 dont la zone de turbulence se situe au-dessus de 4000Hz est donc clairement identifié comme un /aSa/. La modification entre le 1er et le 13ème son correspond à une transposition de la bande de bruit de 12 demi-tons soit une octave.

Lors de la passation de ce test, le sujet entend de façon aléatoire l'un des 13 sons et il doit indiquer s'il a entendu /aʃa/ ou /asa/. Les deux oreilles sont testées durant la même session, de telle sorte que chaque stimulus est joué de façon aléatoire sur l'une ou l'autre oreille. Les tests sont réalisés au casque à un niveau confortable ajusté en fonction de la perte auditive du sujet. En général, l'intensité des stimuli se situe entre 60 et 70 dB_{SPL}. Chaque stimulus est joué 5 fois sur chaque oreille, ce qui constitue un total de 2×65 stimuli à identifier.

Exemples de sons utilisés pour le continuum (figure 2):

Les 13 sons utilisés dans le continuum ont été élaborés à partir du logatome [aʃa]. Notre continuum comprend 13 niveaux. D'un niveau à l'autre seule la hauteur du bruit de friction change. Elle est à chaque fois augmentée d'un demi-ton.

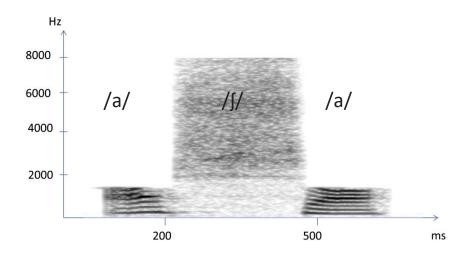


Figure 2a. Spectrogramme du niveau 1 : Ce son construit à partir du logatome [aʃa] est perçu comme un [aʃa] par l'ensemble des sujets testés.

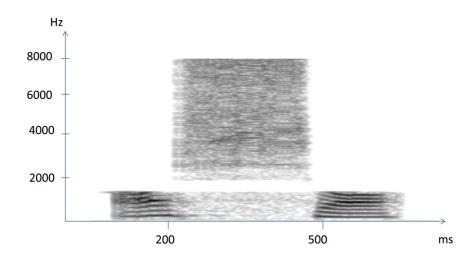


Figure 2b: Spectrogramme du niveau 7: Le bruit de friction a été transposé de 6 demi-tons soit ½ octave. La partie basse du spectre est la même que pour le niveau 1. Ce son est perçu comme étant un [aʃa] par certains sujets et comme un [asa] par d'autres.

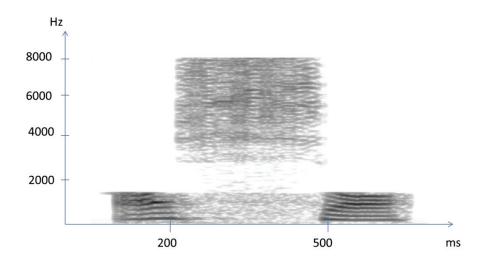


Figure 2c. Spectrogramme du niveau 13 : Le bruit de friction a été transposé de 12 demi-tons soit une octave. La partie basse du spectre est la même que pour le niveau 1. Ce son élaboré à partir d'un [aʃa] est perçu comme étant un [asa] par l'ensemble des sujets de notre étude.

La figure 3 présente un exemple de résultat pour le test du continuum. Pour ce sujet, on remarque que lors des premiers niveaux, tous les stimuli sont perçus comme étant des /aʃa/ (5 réponses [aʃa] sur 5 stimuli présentés). Du niveau 7 au niveau 10, de moins en moins de stimuli sont répertoriés comme étant des [aʃa] puis pour les niveaux 10 à 13, tous les stimuli sont identifiés comme des [aSa]. Nous avons ensuite réalisé une régression logistique des réponses afin de déterminer le niveau correspondant à 50% de réponses [aʃa] et 50 % de réponses [asa]. Ce niveau correspond à la frontière catégorielle /ʃ/-/s/ et nous le noterons N50%.

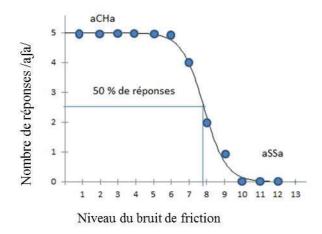


Figure 3 Exemple de mesure et analyse par une régression logistique du continuum /ʃ/-/s/. La frontière catégorielle se situe 7,8 demi-tons (soit 57%) au dessus des fréquences du /ʃ/ initial.

Résultats

Perte audiométriques des sujets malentendants

Pour les deux groupes de patients utilisant au quotidien des aides auditives à compression fréquentielle (noté CF) et ceux utilisant une aide auditive sans compression fréquentielle (noté NCF), les résultats de l'audiométrie tonale sont sensiblement les mêmes au-delà de 3000 Hz (partie essentielle de la bande de fréquences du bruit de friction). Par contre, la perte moyenne calculée d'après les recommandations du BIAP est de 43,1dBHL pour le groupe CF et 47,2 dB HL pour le groupe NCF (figure 4).

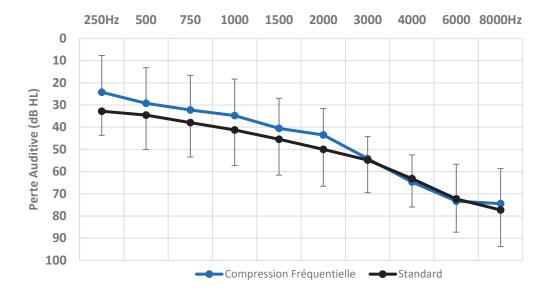


Figure 4. Perte auditive moyenne des 56 sujets ayant effectués le test de perception catégorielle /ʃ/ et /s/. En bleu, la perte moyenne des 27 sujets utilisant au quotidien des aides auditives avec compression fréquentielle, et en noir, la perte moyenne des 29 patients sans système à compression fréquentielle.

Résultats du continuum /ʃ/-/s/

Au total, le test du continuum a été effectué sur 91 sujets. Sur les 71 sujets malentendants testés, les résultats de 15 sujets n'ont pu être exploités car la régression logistique n'a pas pu converger. Nous avons donc retenu les résultats de 56 sujets malentendants. Les résultats des 20 normo-entendants ont tous pu être exploités.

La figure 5.b donne les résultats du groupe de normo-entendants. La moyenne de la frontière de perception entre le /ʃ/ et le /s/ (notée N50%) est de $8,64 \pm 0,83$ demiton. Les valeurs vont de 7,3 à 11.1. Pour tous les sujets normo-entendants, la régression logistique a pu converger de façon significative. La figure 5.a donne les résultats du groupe de malentendants. La moyenne de la frontière de perception catégorielle /ʃ/-/s/ est de $7,30 \pm 2,4$ demi-tons. Les valeurs vont de 0,5 à 13,7. Seules 56 régressions logistiques sur 71 ont pu converger.

Nous avons donc analysé les résultats de 56 malentendants. Le niveau moyen de frontière catégorielle est $7,59 \pm 2,4$ pour les malentendants contre $8,64 \pm 0,9$ pour les normo-entendants. La frontière de perception catégorielle /f/-/s/ est donc décalée de façon significative vers les fréquences graves pour les malentendants (p < 10^{-3}).

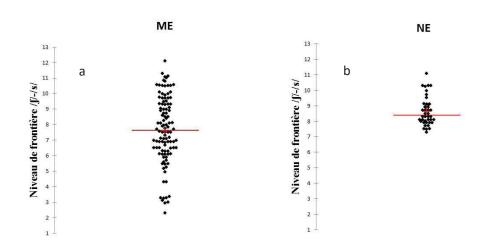


Figure 5. Niveaux de frontière /f/-/s/ des 56 malentendants (ME) et des 20 normoentendants (NE). Le niveau moyen est de 7,59 \pm 2,4 pour les malentendants et de $8,64 \pm 0,83$ pour les normo-entendants. La différence est significative (p=0,017).

Une analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées (oreille droite/oreille gauche) a montré que les frontières du continuum étaient différentes entre la population normo-entendante et la population malentendante (F(1,151)=5,83; p=0,017). Il n'y a par contre pas de différence entre l'oreille droite et l'oreille gauche (F(1,151)=0.9001; p=0,97).

Afin d'établir les paramètres permettant d'expliquer les différences de résultats entre les sujets des groupes CF et NCF, nous avons réalisé une analyse de covariance (ANCOVA) à mesures répétées (oreille droite/oreille gauche) sur les seuils audiométriques de 250Hz à 8000 Hz, l'âge et le côté testé (oreille droite ou gauche).

L'analyse ANCOVA montre que le seuil à 3000Hz est le paramètre le plus fortement corrélé avec le niveau de frontière catégorielle /ʃ/-/s/ (F(1,98)=15.31 ; p =10⁻⁴). Plus la perte auditive à 3kHz est importante plus la frontière /ʃ/-/s/ est décalée vers les fréquences graves. Ce qui équivaut à un décalage d'environ 5% tous les 10 dB de perte auditive. L'autre paramètre lié à la frontière de perception catégorielle /ʃ/-/s/ correspond au fait que les malentendants utilisent au quotidien des aides auditives à compression fréquentielle ou des aides auditives à amplification conventionnelle. En effet, les sujets utilisant des systèmes à compression fréquentielle ont une frontière de perception catégorielle /ʃ/-/s/ environ un demi-ton plus basse que les sujets appareillés avec des aides auditives à amplification conventionnelle. Cette différence est significative (F(1,98)=5,03 ; p = 0.027).

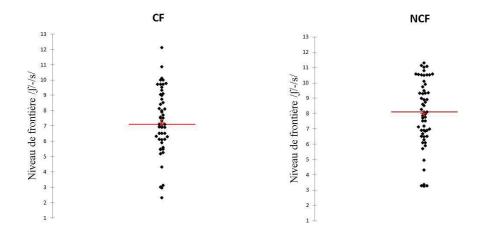


Figure 6 Niveau de frontière de perception catégorielle /ʃ/-/s/ pour les 27 sujets malentendants utilisant au quotidien un algorithme à compression fréquentielle (CF) et pour les 29 sujets utilisant des aides auditives à amplification conventionnelle (NCF). La différence est significative (p=0,027).

Modèle déterminé par l'analyse de covariance (ANCOVA) :

Niveau de frontière /ʃ/-/s/ (en demi-ton)

= 12,64 - 0.085 * perte à 3kHz - 0.878 * CF

Discussion

Les résultats du continuum /ʃ/-/s/ montrent une plus grande variabilité de la frontière de perception pour les patients malentendants. Les résultats sont beaucoup plus homogènes pour les normo-entendants (figure 5). La comparaison de variance montre une différence significative ($p<10^{-4}$) En, moyenne les malentendants testés distinguent le /s/ du /ʃ/ pour un niveau de bruit de friction significativement plus grave que les normo-entendants ($p<10^{-3}$).

De par leur perte auditive, les bruits de friction très aigus peuvent être mal identifiés pour les malentendants. Pour ces sujets, on aurait pu penser que parce qu'ils n'entendent pas les indices aigus, ils n'identifient pas correctement les /s/ et se retrouvent avec une frontière de perception catégorielle /ʃ/-/s/ plus aiguë. Ces ce que nous aurions pu observer si nous ne considérions que l'audibilité des indices. Cependant, les résultats montrent que le décalage s'effectue dans le sens inverse. Ces patients malentendants ont, semble-t-il, adapté leur perception des fricatives afin d'exploiter au mieux les informations qui leur sont audibles à la fois comptetenu de leur perte auditive mais également en fonction de la réhabilitation par les aides auditives.

Pour les sujets malentendants, les résultats de l'analyse ANCOVA montrent que le niveau de frontière de perception entre le /ʃ/ et le /s/ est principalement lié à la perte auditive à 3000Hz (p<10⁻⁴). D'après l'ANCOVA, le décalage est d'environ 5% de la fréquence (-0,86 demi-tons) tous les 10 dB de perte auditive.

Un autre critère pris en compte correspond au fait que le patient porte au quotidien des aides auditives à compression fréquentielle ou non. Cette variable qualitative décale le niveau de frontière de perception d'environ un demi-ton (soit environ 5% de décalage fréquentiel) vers les fréquences graves. Ainsi, pour les patients appareillés avec un système à compression fréquentielle, la frontière de perception catégorielle du /ʃ/-/s/, oreilles nues, est en moyenne décalée vers les graves. Il faut comprendre qu'un décalage de la frontière de perception vers les fréquences graves correspond à une perception plus aiguë d'un même phonème. Ainsi, les malentendants semblent percevoir ces phonèmes de façon plus aiguë que les normoentendants et cette différence est encore plus importante pour les sujets utilisant des

aides auditives à compression fréquentielle. Ces résultats semblent aller dans le sens d'une plasticité induite par la perte auditive et le port d'aides auditives à compression fréquentielle.

Pour confirmer ces résultats, il serait intéressant de mener une étude longitudinale sur des patients nouvellement appareillés avec de la compression fréquentielle. Cela nous permettrait d'observer les variations de cette perception catégorielle dans le temps.

D'un point de vue prothétique, on pourrait également imaginer régler le niveau de compression fréquentielle en fonction des résultats au test du continuum /ʃ/-/s/ afin de permettre au patient de retrouver un niveau de perception catégorielle identique au groupe des normo-entendants. Ceci consisterait à faire le test du continuum /ʃ/-/s/ en champ libre avec les aides auditives et d'ajuster le niveau de compression fréquentielle pour retrouver une valeur normative.

Les résultats du continuum /ʃ/-/s/ ont montré une grande disparité de la frontière de perception des fricatives chez les malentendants alors que pour les normoentendants, les résultats sont beaucoup plus homogènes. Les résultats montrent que la perception catégorielle de la paire minimale /ʃ/-/s/ est liée à plusieurs paramètres : à savoir, les seuils liminaires (en particulier autour de 3000Hz) et l'utilisation au quotidien d'un système à compression fréquentielle.

Cette étude conforte notre hypothèse selon laquelle une perte auditive endocochléaire peut entrainer des distorsions de la perception de la hauteur et peut modifier la frontière de perception catégorielle.

Références

Boothroyd, A. (1984) Auditory perception of speech contrasts by subjects with sensorineural hearing loss. Journal of Speech and Hearing Research, 27, 134–144.

Ching TY, Dillon H, Byrne D. (1998) Speech recognition of hearing- impaired listeners: predictions from audibility and the limited role of high-frequency amplification. J Acoust Soc Am. 103(2):1128-40.

Colin D, Micheyl C, Girod A, Truy E, Gallégo S. (2016) Binaural Diplacusis and Its Relationship with Hearing-Threshold Asymmetry. PLoS One. 11(8):e0159975.

Colin D, Micheyl C, Truy E, Gallégo S. (article en préparation). Comparaison d'octave et perception de la musique chez le malentendant appareillé.

Colin D, Truy E, Gallégo S. (article soumis) Categorical rating of pitch in hearing-impaired and normal-hearing individuals

Dubno, J., Dirks, D., & Langhofer, L. (1982). Evaluation of hearing- impaired listeners using a nonsense-syllable test: II. Syllable recognition and consonant confusion patterns. Journal of Speech and Hearing Research. 25,141–148.

Gatehouse, S., 1989. Apparent auditory deprivation effects of late onset: the role of presentation level. J. Acoust. Soc. Am. 86(6):2103–2106.

Giraux, P., Sirigu, A., Schneider, F., Dubernard, J.M. (2001) Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands. Nat. Neurosci. 4(7):691–692.

Glista, D., Scollie, S., Bagatto, M., Seewald, R., Parsa, V. (2009) Evaluation of nonlinear frequency compression: Clinical outcomes. International Journal of Audiology. 48(9): 632–644.

Harris, K. S. (1958). Cues for the discrimination of American English fricatives in spoken syllables. Language and Speech. 1:1–17.

161

Hedrick, M. S., & Ohde, R. N. (1993). Effect of relative amplitude of frication on perception of place of articulation. Journal of the Acoustical Society of America. 94:2005–2026.

Hedrick, M. S. (1997) Effect of acoustic cues on labeling fricatives and affricates. Journal of Speech, Language, and Hearing Research. 40:925–938.

Hogan, C.A., Turner, C.W. (1998) High-frequency audibility: Benefits for hearing-impaired listeners. J Acoust Soc Am. 104(1):432-441.

Hughes, G. W., Halle, M. (1956). Spectral properties of fricative consonants. Journal of the Acoustical Society of America. 28:303–310.

Heinz, J. M., & Stevens, K. N. (1961). On the properties of voiceless fricative consonants. Journal of the Acoustical Society of America. 33:589–596.

LaRiviere, C., Winitz, H., & Herriman, E. (1975). The distribution of perceptual cues in English prevocalic fricatives. Journal of Speech and Hearing Research, 18:613–622.

Jongman, A. (1989) Duration of frication noise required for identification of English fricatives. Journal of the Acoustical Society of America. 85:1718–1725.

Kral A, Tillein J. (2006) Brain plasticity under cochlear implant stimulation. Adv Otorhinolaryngol. 64:89-108

Kelahan, A.M., Ray, R.H., Carson, L.V., Massey, C.E., Doetsch, G.S. (1981) Functional reorganization of adult raccoon somatosensory cerebral cortex following neonatal digit amputation. Brain Res. 223 (1), 152–159.

Merzenich, M.M., Kaas, J.H., Wall, J., Nelson, R.J., Sur, M., Felleman, D. (1983) Topographic reorganization of somatosensory cortical areas 3b and 1 in adult monkeys following restricted deafferentation. Neuroscience. 8(1):33–55.

Miller A., Nicely P.E. (1955) An Analysis of Perceptual Confusions among some English Consonants. J.Acoust.Soc.Am. 27:2, 1955.

Myriel Nyffeler (2008) Study finds that non-linear frequency compression boosts speech intelligibility. The Hearing Journal. Vol. 61 N°12.

Nittrouer, S. Studdert-Kennedy, M. (1987) The role of coarticulatory effects in the perception of fricatives by children and adults. Journal of Speech and Hearing Research. 30, 319–329.

Moore, B. C. J. (1998). Cochlear hearing loss. London. Wiley and sons. Ltd.

O'Brien et al. (2010) Evaluation of frequency compression and high-frequency directionality. The Hearing Journal. Vol. 63 No. 8.

Pittman, A., Stelmachowicz, P. (2000). Perception of voiceless fricatives by normal-hearing and hearing impaired children and adults. Journal of Speech, Language, and Hearing Research. 43:1389–1401.

Philibert, B., Collet, L., Vesson, J.F., Veuillet, E. (2002) Intensity-related performances are modified by long-term hearing aid use: a functional plasticity? Hear. Res. 165(1–2), 142–151.

Philibert B, Collet L, Vesson JF, Veuillet E (2003) Auditory rehabilitation effects on speech lateralization in hearing-impaired listeners. Acta Otolaryngol. 123(2):172-5.

Rajan, R., Irvine, D.R., Wise, L.Z., Heil, P. (1993) Effect of unilateral partial cochlear lesions in adult cats on the representation of lesioned and unlesioned cochleas in primary auditory cortex. J. Comp. Neurol. 338(1):17–49.

Robertson, D., Irvine, D.R. (1989). Plasticity of frequency organization in auditory cortex of guinea pigs with partial unilateral deafness. J. Comp. Neurol. 282(3):456–471.

McDermott, H.J., Lech, M., Kornblum, M.S., Irvine, D.R. (1998). Loudness perception and frequency discrimination in subjects with steeply sloping hearing loss: possible correlates of neural plasticity. J. Acoust. Soc. Am. 104(4):2314–2325.

Robinson, K., Gatehouse, S. (1995). Changes in intensity discrimination following monaural long-term use of a hearing aid. J. Acoust. Soc. Am. 97(2):1183–1190.

Rosen, S., Fourcin, A. (1986). Frequency selectivity and the perception of speech. In B. C. J. Moore (Ed.), Frequency selectivity in hearing (pp. 373–487). Academic Press: London.

Schwaber, M.K., Garraghty, P.E., Kaas, J.H. (1993) Neuroplasticity of the adult primate auditory cortex following cochlear hearing loss. Am. J. Otol. 14 (3), 252–258.

Sekimoto S, Saito S. (1980) Nonlinear frequency compression speech processing based on the ARCOR analysis-synthesis technique. Ann Bull. 14:65-72.

Simpson, A., Hersbach, A.A., McDermott, H.J. (2005). Improvements in speech perception with an experimental nonlinear frequency compression hearing device. International Journal of Audiology. 44(5): 281–292.

Simpson, A., Hersbach, A.A., McDermott, H.J. 2006. Frequency compression outcomes in listeners with steeply sloping audiograms. Int J Audiol. 45:616-629.

Stevens, K. N. (1985). Evidence for the role of acoustic boundaries in the perception of speech sounds. In V.Fromkin (Ed.), Phonetic linguistics: Essays in Honor of Peter Ladefoged (pp. 243–255). Academic Press: New York.

Thai-Van, H., Micheyl, C., Norena, A., Collet, L.(2002) Local improvement in auditory frequency discrimination is associated with hearing loss slope in subjects with cochlear damage. Brain. 125 (Pt 3):524–537.

Thai-Van, H., Micheyl, C., Moore, B.C., Collet, L. (2003) Enhanced frequency discrimination near the hearing loss cut-off: a consequence of central auditory plasticity induced by cochlear damage? Brain. 126 (10):2235–2245

Turner CW (2006) Hearing loss and the limits of amplification. Audiol Neurootol. 11 Suppl 1:2-5.

Vickers, D.A., Moore, B.C. Baer, T. (2001) Effects of low-pass filtering on the intelligibility of speech in quiet for people with and without dead regions at high frequencies. J Acoust Soc Am. 110(2):1164–1175.

Virole B. (2006): Psychologie de la surdité. Ed.DE Boeck.

Willott, J.F., Aitkin, L.M., McFadden, S.L. (1993) Plasticity of auditory cortex associated with sensorineural hearing loss in adult C57BL/6J mice. J. Comp. Neurol. 329 (3):402–411.

Wolfe J. (2009) Study suggests that non-linear frequency compression helps children with moderate loss. The Hearing Journal. Vol. 62 • No. 9

Wolfe J. (2011) Long-term effects of non-linear frequency compression for children with moderate hearing loss. Int J Audiol. 50(6):396-404.

Zeng, F.- G., & Turner, C. W. (1990). Recognition of voiceless fricatives by normal and hearing-impaired subjects. Journal of Speech and Hearing Research. 33,440–449.

8

Discussion générale

Résumé des résultats

Nos différents travaux se sont attachés à mesurer les distorsions de perception de hauteur tonale chez les malentendants présentant une surdité neurosensorielle. Malgré une hétérogénéité des résultats et des mécanismes d'analyse différents suivant les taches réalisées, les quatre études vont dans le même sens à savoir un décalage de la perception de la hauteur vers les fréquences aiguës dans le cas de pertes auditives neurosensorielles.

Tous les patients que nous avons inclus dans nos études avaient plus d'un an d'expérience avec des aides auditives. L'objectif était d'étudier les distorsions qu'il subsistait une fois que les processus de réversibilité de la plasticité de privation étaient en place.

La première étude sur l'équilibre de perception entre les deux oreilles laisse à penser que la diplacousie est beaucoup plus fréquente que l'on pourrait l'imaginer. Le décalage de perception correspond la plupart du temps à une perception plus aigüe des sons sur la mauvaise oreille. Plus de la moitié des sujets présente un décalage de perception supérieur à 7% de la fréquence entre les deux oreilles et 10 % des

sujets présentent un décalage supérieur à ¼ d'octave. Ces résultats ont été observés à la fréquence de coupure de la perte auditive (en général autour de 2000 Hz) mais également dans une moindre mesure à 500 Hz où la perte auditive est moins importante. Ce qui paraît difficile à expliquer avec un codage purement temporel de la hauteur tonale.

L'étude sur la mesure de tonie avec une échelle catégorielle montre une différence significative entre normo-entendants et malentendants. Pour une fréquence donnée, les malentendants jugent les sons comme étant plus aigus que les normo-entendants. Ce décalage est principalement corrélé avec la perte auditive à 1500 Hz qui peut être vue comme un fréquence « centrale » des stimuli testés.

La troisième étude sur la comparaison de l'octave et la qualité d'écoute de la musique montre que la perception de l'octave est aussi corrélée avec la perte auditive. Ainsi plus la perte sur les fréquences aigües est importante plus la correspondance d'octave se fait avec une fréquence décalée vers les graves. Ce qui traduit également une perception plus aigüe que la normale du son à comparer. Suite à ces résultats, une nouvelle méthode de préréglage des aides auditives tenant compte de la perception de hauteur des malentendants s'est révélée plus performante que les méthodes classiques pour l'écoute de la musique.

Pour finir, l'étude sur la perception catégorielle des fricatives non voisées montrent une grande disparité des résultats chez les malentendants en comparaison des normo-entendants. De plus la frontière catégorielle /ʃ/-/s/ s'est décalée vers les fréquences graves. Ce décalage est principalement corrélé avec la perte auditive à 3000 Hz. Lorsque la frontière catégorielle se décale vers les fréquences graves, ceci correspond à une perception plus aiguë des sons entendus. Ce décalage de la frontière catégorielle ne peut s'expliquer directement par l'audibilité du sujet. Il semble plutôt être le reflet d'une modification de la perception catégorielle. De plus, ce décalage semble renforcé chez les sujets utilisant au quotidien des aides auditives à compression fréquentielle. Ce qui renforce l'idée que la perception catégorielle peut être modifiée par les entrées sensorielles. En effet, il est possible que des phénomènes d'acclimations se produisent et que les malentendants utilisant des

aides auditives à compression fréquentielle au quotidien aient une perception catégorielle décalée par rapport aux normo-entendants et par rapport aux malentendants n'utilisant pas ce genre de système. Ainsi, comme ils ont l'habitude de percevoir les bruits les plus aigus de façon décalée vers les fréquences graves. Leur frontière de perception catégorielle semble se décaler et ces résultats peuvent être observés lorsque l'on effectue les mesures sans aides auditives avec un casque.

Explications possibles des différents résultats

Les explications de ces résultats peuvent avoir plusieurs origines. Parmi elles, nous allons détailler l'influence de l'intensité, le décalage du pic de résonnance de la membrane basilaire, le décalage de la fréquence caractéristique des neurones et les phénomènes de plasticité de privation auditive. Il est également possible qu'il existe des interactions entre ces différentes explications possibles, ce qui pourrait expliquer une partie de la variabilité des résultats que nous avons observés.

Influence de l'intensité sur la perception de la hauteur

Du fait de leur perte auditive, les stimuli sonores des différents tests réalisés sont souvent plus intenses pour les malentendants que pour les normo-entendants. Or, l'intensité des stimuli peut influencer la perception de la fréquence. Burns et al. (1986) ont d'ailleurs montré que l'influence de l'intensité sur la perception de la hauteur étaient 2 à 3 fois plus importante chez les malentendants que chez les normo-entendants. Les décalages qu'ils ont observés sont en général assez faibles autour de 5% de la fréquence mais peuvent aller jusqu'à 14% pour un sujet sur une fréquence grave. Cependant, l'influence de l'intensité semble être limitée dans nos différentes études. Tout d'abord car les mesures ont été effectuées après un équilibre de sonie. Malgré cela, il est possible que l'intensité absolue des stimuli modifie la mécanique cochléaire et qu'un effet de l'intensité puisse influencer les résultats. D'autre part, les mesures de la diplacousie que nous avons effectuées montrent que le décalage de perception peut être beaucoup plus important que ceux observés par une augmentation de l'intensité. Nous avons mesuré des décalages de

perception de la hauteur de plus de 20% de la fréquence pour des différences d'intensités bien inférieures aux mesures réalisées par Burns et al (1986). Par ailleurs, les sons de fréquences inférieures à 1kHz sont en général perçus de façon plus grave lorsque l'intensité augmente (Stevens, 1935 ; Verschuure, 1975 ; Burns, 1986). Ce qui est contraire aux résultats observés. Dans l'étude sur la diplacousie, le décalage à 500 Hz correspond à une perception plus aiguë sur la mauvaise oreille. Ainsi malgré une intensité plus forte sur la mauvaise oreille, la perception est plus aiguë sur celle-ci. S'il ne s'agissait que d'un reflet de la modification de l'intensité, le décalage devrait s'effectuer vers les fréquences graves. De même dans l'étude sur la correspondance d'octave, le décalage correspond également à une perception plus aigüe lorsque la perte auditive augmente, alors que les mesures s'effectuent entre 500 Hz et 1000 Hz. Cela ne peut donc pas s'expliquer par un effet de l'intensité sur ces fréquences.

Décalage du pic de déformation de la membrane basilaire

Une seconde explication pourrait venir de modifications de la mécanique cochléaire. Lors d'une perte auditive neurosensorielle, un certain nombre de cellules ciliées et en particulier de cellules ciliées externes sont endommagées. Les mouvements de la membrane basilaire sont alors modifiés. Les expériences menées chez l'animal montrent que pour une fréquence donnée le pic de résonnance de la membrane basilaire est souvent décalé vers la base lorsque la cochlée a un fonctionnement altéré à cause d'anesthésie ou de produits ototoxiques (Sellick et al. 1982; Robles et al., 1986; Ruggero and Rich 1991; Rhode et Cooper 1996; Ruggero et al., 1997; Ruggero et Narayan, 2000; Recio et Rhode, 2000).

Les observations sont en général effectuées en un point fixe de la cochlée, ainsi les mouvements de la membrane basilaire en ce point sont plus importants pour une fréquence plus grave lorsque l'intensité augmente ou lorsque les mécanismes actifs sont altérés (figure 8.1). La fréquence de résonnance maximale en un point de la membrane se décale et correspond à des fréquences plus graves au fur et à mesure

que l'intensité augmente et que le fonctionnement de la cochlée est altéré. Si on généralise ce fonctionnement à l'ensemble de la cochlée, cela signifie que pour stimulus sonore à une fréquence donnée, le pic de résonnance de la membrane basilaire se décale vers la base de la cochlée lorsque l'intensité augmente ou que les cellules ciliées externes sont déficientes. La figure 8.1 montre les résultats obtenus sur une zone de la cochlée où les vibrations sont maximales pour 18 kHz. Au fur et à mesure que l'intensité augmente, le pic de déformation de la membrane correspond à des stimuli de fréquences plus basses. A 80 dB_{SPL}, c'est un son de fréquence 10 kHz qui entraine une vibration maximale sur une portion de la membrane basilaire répondant habituellement à 18 kHz. De ce fait, lorsque la vibration est suffisamment ample, la transduction d'un son de 10 kHz s'effectue au niveau de neurones ayant une fréquence caractéristique habituellement plus aigüe autour de 18 kHz.

Ainsi, chez des sujets présentant une surdité de type presbyacousie, un stimulus de fréquence 4000 Hz pourrait entrainer une déformation de la membrane basilaire maximale autour d'une zone répondant habituellement à 6000 Hz (1/2 octave plus haut). La transduction s'effectuant ainsi principalement sur des neurones ayant comme fréquence caractéristique 6000 Hz lorsqu'il n'y avait pas de perte auditive.

Les résultats obtenus dans notre étude sur la diplacousie montrent que la perception est en général plus aiguë sur la mauvaise oreille. Les résultats de la perception de la hauteur par mesure catégorielle montrent également une différence significative entre les normo-entendants et les malentendants allant dans ce sens. Les résultats des autres études sur la comparaison d'octave et la perception catégorielle vont également vers une perception plus aiguë en corrélation avec la perte auditive. Ces différents résultats pourraient ainsi être le reflet de ce type d'altération des mouvements de la membrane basilaire avec un pic de résonnance décalé vers la base de la cochlée.

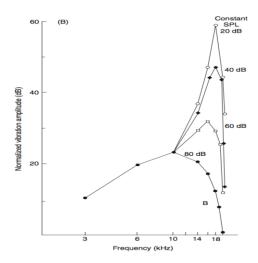


Figure 8.1 Amplitude de la vibration mesurée à différentes intensités en un point fixe de la membrane basilaire chez le cochon d'inde (Johnstone et al., 1986 d'après Sellick et al. 1982).

Décalage de la fréquence caractéristique des neurones

Les études menées chez l'animal montrent qu'en cas de dommages cochléaires, les courbes d'accord des neurones sont altérées de trois manières. Tout d'abord, il y a une baisse de sensibilité, se traduisant par une élévation des seuils. Deuxièmement, la courbe d'accord est plus évasée, traduisant ainsi une moins bonne sélectivité en fréquence. Et troisièmement, le pic de la courbe d'accord est maximal pour une fréquence plus grave que lorsque la cochlée est intacte (Figure 8.2). Les fréquences caractéristiques des neurones semblent ainsi décalées vers les fréquences graves dans le cas d'altération des mécanismes actifs (von Békésy, 1960; Sellick et al., 1982; Robertson et Johnstone, 1980; Liberman, 1982). Ces différences semblent provenir principalement des atteintes des cellules ciliées externes. Les mesures effectuées par Liberman et Dodds (1984 et 1986) montrent également ce type de décalage et dans la majorité des cas les cellules externes sont plus endommagées que les cellules ciliées internes.

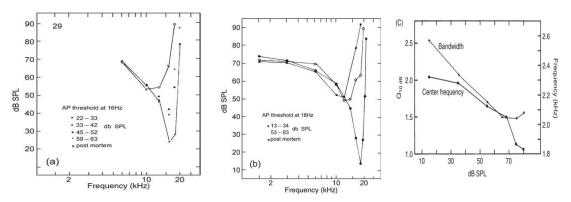


Figure 8.2 (a et b) Courbes d'accords des neurones à différents moments de l'expérimentation et post-mortem pour deux cochons d'Inde (Sellick, 1982) (c) Décalage de la fréquence caractéristique et largeur de la courbe d'accord des neurones en fonction de l'intensité chez le rat (Møller, 1977).

En 2005, Müller et Smolders reconstruisent les cartes tonotopiques sur des souris CBA/J et montrent que les fréquences caractéristiques des neurones des souris exposées au bruit présentent des fréquences caractéristiques décalées vers les fréquences graves de 0,5 à 1 octave.

La figure 8.3 compare la position de connexion des neurones sur la membrane basilaire et leur fréquence caractéristique pour des chinchillas ayant subi un traumatisme sonore et une population de référence (Müller et al., 2010). Dans le cas de traumatismes sonores, la fréquence caractéristique des neurones est abaissée d'environ 0,3 octave sur l'ensemble de la cochlée. La plupart des études n'ont pas effectué leurs mesures sur l'ensemble de la cochlée. Les mesures effectuées avec des sur-stimulations (Ruggero et al., 1995) et post-mortem (Rhode et Recio, 2000) rapportent un décalage de la fréquence caractéristique d'environ 0,5 octave et de 0,65 octave pour Ou et al. (2000).

Ces observations pourraient ainsi expliquer les résultats de notre étude sur la perception de la hauteur par mesure catégorielle pour laquelle nous observons un décalage de perception d'environ ½ octave. Ce décalage est dépendant du niveau de perte auditive des sujets testés.

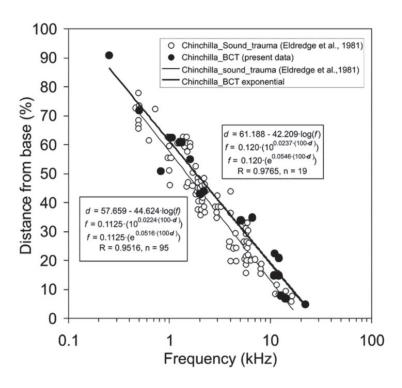


Figure 8.3 Comparaison de la carte tonotopique d'une population de chinchillas normo-entendants et présentant des dommages cochléaires (Müller et al., 2010).

En 2016, Henrys et al. (2016) ont montré que les courbes d'accords de chinchillas présentant une surdité créée par un traumatisme sonore, étaient certes élargies mais ils ont également montré que les fréquences caractéristiques de ces neurones étaient décalées vers les fréquences graves confirmant les résultats de Müller et al (2010). Ainsi, pour un stimulus de fréquence donnée, la transduction s'effectue par des neurones qui avaient une fréquence caractéristique plus aiguë lorsqu'il n'y avait pas de perte auditive.

Les modifications des fréquences caractéristiques des neurones pourraient être la conséquence des décalages du pic de résonnance de la membrane basilaire du fait des dommages cochléaires. Par exemple sur une cochlée endommagée, il est possible que pour un son de fréquence 4000 Hz, le pic de résonnance maximal de la membrane basilaire se situe autour d'un zone répondant habituellement à 6000 Hz et ainsi les neurones codant cette portion de la cochlée voient leur fréquence caractéristique modifiée passant de 6000 Hz à 4000 Hz (figure 8.4). Ces résultats sont intéressants car ils pourraient expliquer le décalage de la fonction de tonie

mesuré chez nos sujets malentendants qui pouvaient aller jusqu'à environ ½ octave.

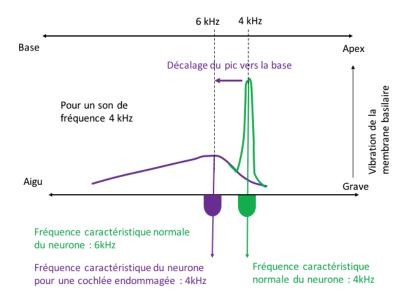


Figure 8.4 Modélisation de la transduction d'un son pur de fréquence 4kHz. Les études menées chez l'animal laissent à penser que le pic de vibration de la membrane basilaire se décale vers l'apex et que les fréquences caractéristiques des neurones deviennent plus graves en cas de dommages cochléaires.

Plasticité au niveau central

Plusieurs études ont montré une réorganisation corticale après une privation auditive chez différents mammifères (Robertson et Irvine chez le cochon d'Inde, 1989; Rajan et al. chez le chat, 1993; Schwaber et al. chez le macaque, 1993). Chez l'homme, c'est principalement la surreprésentation de la fréquence de coupure de la perte auditive qui a été mise en avant par l'amélioration des performances de discrimination (Mc Dermott et al., 1998; Thaï-Van et al. 2003). Au vu des résultats présentés dans cette thèse, il est possible que des phénomènes de plasticité de privation auditive soient en partie responsables de l'hétérogénéité des résultats que nous avons observés. Les résultats d'études réalisées chez l'animal laissent à penser que les neurones en connexion avec la membrane basilaire voient leur fréquence caractéristique modifiée en cas de perte auditive. Il est ainsi possible qu'à un niveau

plus central, les mécanismes d'analyse de la hauteur ou le traitement binaural soient affectés par ces modifications périphériques.

De plus, par des phénomènes de privation, il est possible que les cartes tonotopiques soient modifiées, renforçant la perception plus aiguë de l'environnement sonore.

A l'inverse, on pourrait imaginer que ce soit le manque de plasticité au niveau central qui entraîne une perception plus aiguë. Il est possible que le décalage se produise en périphérie, au niveau de la membrane basilaire et/ou des neurones directement en contact et que le manque de plasticité entraine une perception plus aiguë. Ainsi, si un son de de fréquences 4kHz produit une déformation de la membrane basilaire maximale sur une zone ayant pour fréquence caractéristique 6kHz, il est possible que ce sont soit analysé comme un son de 6kHz, s'il n'y a pas de phénomènes de plasticité. A contrario, pour certaines personnes, des phénomènes de plasticité plus centraux pourraient se produire afin de compenser ces décalages périphériques. Dans cette hypothèse le décalage du pic de la membrane basilaire entrainerait une modification de la fréquence caractéristique des neurones et des modifications plus centrales permettraient au système auditif de retrouver une certaine homogénéité.

Nous avons volontairement choisi des sujets malentendants appareillés depuis plus d'un an pour évaluer les distorsions qu'il subsiste une fois la phase d'acclimatation aux aides auditives passée. Des études similaires avec des patients nouvellement appareillés auraient peut-être montré des effets centraux plus importants.

9

Conclusion

Les études menées chez l'animal montrent un décalage des déplacements de la membrane basilaire et une modification des fréquences caractéristiques des neurones (Müller, 2010; Henrys, 2016). Les résultats des études réalisées dans le cadre de cette thèse n'apportent que des preuves indirectes de ce type de phénomène. Néanmoins malgré la grande hétérogénéité des résultats observés chez les malentendants, l'ensemble des résultats des 4 études que nous avons réalisées vont dans le sens d'une perception plus aigüe lorsque la perte devient importante.

Ces observations méritent d'être confirmées par d'autres études avec d'autres méthodes de mesure afin d'observer d'éventuelles conséquences de ce décalage de perception de hauteur.

Par exemple, l'impact de discordance de perception de hauteur entre l'oreille droite et l'oreille gauche telles que nous l'avons mesuré dans notre étude sur la diplacousie pourrait être étudié sur la compréhension en milieu bruyant. En effet, il est possible que de telles différences de perception entre les deux oreilles aient un impact sur le démasquage binaural et sur la fusion des informations provenant de chacune des deux oreilles. De même, il existe sur les appareils auditifs des algorithmes d'abaissement fréquentiel. La règle formulée par les fabricants d'aides auditives est actuellement d'effectuer un réglage équivalent sur les deux oreilles. Cependant, les résultats de notre étude sur la diplacousie montrent que la perception entre les deux oreilles peut être décalée de plus d'1/4 d'octave. Il pourrait donc être intéressant de mesurer l'efficacité sur la compréhension de la parole de réglages adaptés sur chacune des deux oreilles afin de faciliter la fusion binaurale des informations.

L'étude sur la fonction de tonie a montré que la perception des malentendants était significativement plus aigüe que celle des normo-entendants. Il serait intéressant d'effectuer ce type d'étude de façon longitudinale afin d'observer des modifications

suite à l'évolution de la perte ou suite à un appareillage auditif. En effet, lors d'un premier appareillage les patients ont souvent du mal à supporter les fréquences aigües qui sont amplifiées afin de compenser leur perte auditive. Cependant, au fil du temps et avec des réglages progressifs, l'acclimatation permet souvent d'obtenir des résultats bien supérieurs à ce que pouvait supporter le malentendant le premier jour.

L'étude sur la perception catégorielle a montré que la frontière de perception était décalée vers les fréquences graves traduisant ainsi une perception plus aiguë ou tout du moins une interprétation faussement aiguë des phonèmes. Ce type de confusion phonétique est fréquent chez les sujets présentant une surdité neurosensorielle. Il serait donc intéressant de lier ce type de résultat à des réglages des systèmes d'abaissement fréquentiel chez les malentendants.

Enfin l'étude sur la perception de l'octave et la qualité d'écoute de la musique a mis en évidence des différences de perception de l'octave liées à la perte auditive. De plus, les malentendants ont semblé préférer un réglage uniforme sur l'ensemble des fréquences avec moins d'amplification sur les fréquences aigües.

Ces différents résultats ont été mesurés chez des sujets malentendants utilisant des appareils auditifs depuis plus d'un an. Il serait intéressant d'effectuer ce type de mesure sur des patients avant et après appareillage auditif. En effet, durant la première année suivant l'appareillage, il semble se produire un certain nombre de phénomènes de plasticité ou d'acclimatation aux aides auditives. En restituant l'audibilité des fréquences aiguës, on peut imaginer qu'une partie des distorsions de perception de hauteur observées soient modifiées. Une étude longitudinale permettrait de distinguer le rôle joué par l'altération de la mécanique cochléaire et les éventuels phénomènes de plasticité. Ceci permettrait de distinguer les altérations périphériques, des altérations plus centrales.

D'autre part, ces différents résultats pourraient déboucher sur des algorithmes spécifiques afin de prendre en compte les modifications de perception de la hauteur

mesurée et de compenser ce décalage vers les fréquences aigües. Pour ce faire, il nous paraît utile d'établir des outils de mesure des modifications de perception de la hauteur et des algorithmes permettant un réglage fin du traitement fréquentiel afin de pouvoir compenser le décalage de perception individuellement pour chaque malentendant. En améliorant ainsi la fusion des informations binaurales, ce type d'algorithme pourrait avoir un effet bénéfique sur les confusions phonétiques et la compréhension en milieu bruyant.

Il nous paraît également intéressant de mesurer les altérations du codage de la hauteur chez des sujets malentendants acouphéniques. Il est possible qu'une représentation différente de la tonie entre les deux oreilles entraine une discordance des informations se traduisant par un acouphène unilatéral dans le cas d'une surdité unilatérale ou bilatérale asymétrique. Ainsi, il pourrait être envisageable d'utiliser un algorithme permettant de décaler les fréquences afin d'équilibrer la perception de hauteur sur les deux oreilles. En améliorant la concordance des informations provenant de chacune des deux oreilles, il est possible que le masquage des acouphènes par les aides auditives gagne en efficacité.

Bibliographie

Albers GD, Wilson WH. (1968) Diplacusis I: Historical review. Arch Otolaryngol. 87(6):600-603.

Amit D.J. (1989) Modeling brain fonction, The world of attractor neural networks. Cambridge University Press.

Arlinger S, Gatehouse S, Bentler RA, Byrne D, Cox RM, Dirks DD, Humes L, Neuman A, Ponton C, Robinson K, Silman S, Summerfield AQ, Turner CW, Tyler RS, Willott JF. (1996) Report of the Eriksholm Workshop on auditory deprivation and acclimatization. Ear Hear. 17(3 Suppl):87S-98S.

Arkis P, Burkey J. (1994) What WRS say about client performance. Adjustements to hearing aids. Word recognition scores: do they support adaptation? Hearing instrument. 45(1), 24-25.

Ashmore JF. (1987) A fast motile response in guinea-pig outer hair cells: the cellular basis of the cochlear amplifier. J Physiol. 388:323-47.

Ashmore JF, Kolston PJ. (1994) Hair cell based amplification in the cochlea. Curr Opin Neurobiol. 4:503.

Attneave F, Olson RK. (1971) Pitch as a medium: a new approach to psychophysical scaling. Am J Psychol. 84(2):147-66.

Barkat TR, Polley DB, Hensch TK. (2011) A critical period for auditory thalamocortical connectivity. Nat Neurosci. 14(9):1189-94.

Beck J. et Shaw W. (1962) The Scaling of Pitch by the Method of Magnitude-Estimation. The American Journal of Psychology. Vol. 74:242-251

von Békésy G. (1960). Experiments in Hearing, McGraw Hill, New York

Benser ME, Marquis RE, Hudspeth AJ. (1996) Rapid, active hair bundle movements in hair cells from the bullfrog's sacculus. J Neurosci. 16(18):5629-43.

Bentler RA, Niebuhr DP, Getta JP, Anderson CV. (1993) Longitudinal study of hearing aid effectiveness I: Objective measures. J Speech Hear Res. 36(4):808-19.

Bentler RA, Niebuhr DP, Getta JP, Anderson CV. (1993) Longitudinal study of hearing aid effectiveness II: Subjective measures. J Speech Hear Res. 36(4):820-31.

<i>179</i>	

Berlin CI, Lowe-Bell SS, CULLEN JK Jr, Thompson CL. (1973) Dichotic speech perception: an interpretation of right-ear advantage and temporal offset effects. J Acoust Soc Am. 53(3):699-709.

Bernstein JG, Oxenham AJ. (2005) An autocorrelation model with place dependence to account for the effect of harmonic number on fundamental frequency discrimination. J Acoust Soc Am. 117(6):3816-31.

Bertoncini J1, Bijeljac-Babic R, Jusczyk PW, Kennedy LJ, Mehler J. (1988) An investigation of young infants' perceptual representations of speech sounds. J Exp Psychol Gen. 117(1):21-33.

Bilecen, D., Seifritz, E., Radu, E.W., Schmid, N., Wetzel, S., Probst, R., Schefler, K. (2000) Cortical reorganization after acute unilateral hearing loss traced by fMRI. Neurology 54 (3), 765–767.

Blumstein S, Cooper WE. (2016) Hemispheric processing of intonation contours. Cortex. 10(2):146-58.

Boothroyd, A. (1984). Auditory perception of speech contrasts by subjects with sensorineural hearing loss. Journal of Speech and Hearing Research. 27:134–144

Bredberg G (1968) Cellular pattern and nerve supply of the human organ of Corti. Acta Otolaryngol (Suppl) 236:1–135.

Broadbent D. (1954) The role of auditory localization in attention and memory span. J Exp Psychol. 47(3):191-6.

Broadbent D. (1956) Listening between and during practiced auditory distractions. Br J Psychol. 47(1):51-60.

Brokx, J. P. L., and Nooteboom, S. G. (1982). Intonation and the perceptual separation of simultaneous voices. J. Phon 10:23–36.

Brownell WE, Manis PB, Zidanic M, Spirou GA. (1983) Acoustically evoked radial current densities in scala tympani. J Acoust Soc Am. 74(3):792-800.

Burns EM. (1982) Pure-tone anomalies. I. Pitch-intensity effects and diplacusis in normal ears. J Acoust Soc Am. 72(5):1394-402.

Burns EM, Turner C. (1986) Pure-tone pitch anomalies. II. Pitch-intensity effects and diplacusis in impaired ears. J Acoust Soc Am. 79(5):1530-40.

Cariani PA1, Delgutte B. (1996) Neural correlates of the pitch of complex tones. I. Pitch and pitch salience. J Neurophysiol. 76(3):1698-716.

Cariani PA, Delgutte B. (1996) Neural correlates of the pitch of complex tones. II. Pitch shift, pitch ambiguity, phase invariance, pitch circularity, rate pitch, and the dominance region for pitch. J Neurophysiol. 76(3):1717-34.

Ching TY, Dillon H, Byrne D. (1998): Speech recognition of hearing-impaired listeners: predictions from audibility and the limited role of high-frequency amplification. J Acoust Soc Am. 103(2):1128-40.

Cooper NP (1999). Vibration of beads placed on the basilar membrane in the basal turn of the cochlea. J Acoust Soc Am. 106(6): L59-64.

Cox RM, Alexander GC, Taylor IM, Gray GA. (1996) Benefit acclimatization in elderly hearing aid users. J Am Acad Audiol. 7(6):428-41.

Cox RM, Alexander GC. (1992) Maturation of hearing aid benefit: objective and subjective measurements. Ear Hear. 13(3):131-41.

Cullen JK, Thompson CL. (1974) Masking release for speech in subjects with temporal lobe resections. Arch Otolaryngol. 100(2):113-6.

Cynader M, Chernenko G. (1976) Abolition of direction selectivity in the visual cortex of the cat. Science.193(4252):504-5.

Cynader M, Mitchell DE. (1977) Monocular astigmatism effects on kitten visual cortex development. Nature. 270:177–178.

Danaher EM, Wilson MP, Pickett JM. (1978) Backward and forward masking in listeners with severe sensorineural hearing loss. Audiology. 17(4):324-38.

Daw NW, Fox K, Sato H, Czepita D. (1992) Critical period for monocular deprivation in the cat visual cortex. J Neurophysiol. 67:197–202.

Delattre (1958): Les indices acoustiques de la parole. Phonetica, 1, 2.

Demany L, Semal C. (1990) Harmonic and melodic octave templates. J Acoust Soc Am. 88(5):2126-35.

Dobbins PA, Cuddy LL. (1982) Octave discrimination: an experimental confirmation of the "stretched" subjective octave. J Acoust Soc Am. 72(2):411-5.

Dolan DF, Teas DC, Walton JP. (1985) Postnatal development of physiological responses in auditory nerve fibers. J Acoust Soc Am. 78(2):544-54.

Dooling RJ, Best CT, Brown SD. (1995) Discrimination of synthetic full-formant and sinewave/ra-la/continua by budgerigars (Melopsittacus undulatus) and zebra finches (Taeniopygia guttata). J Acoust Soc Am. 97(3):1839-46.

181

Dowling WJ. (1986) The psychology of music: the musical mind. Science. 231(4735):279.

Dubno, J., Dirks, D., & Langhofer, L. (1982). Evaluation of hearing-impaired listeners using a nonsense-syllable test: II. Syllable recognition and consonant confusion patterns. Journal of Speech and Hearing Research, 25,141–148.

Duquesnoy AJ, Plomp R (1980) Effect of reverberation and noise on the intelligibility of sentences in cases of presbyacusis. J Acoust Soc Am. 68(2):537-44.

Echteler SM, Arjmand E, Dallos P. (1989) Developmental alterations in the frequency map of the mammalian cochlea. Nature. 341(6238):147-9.

Emadi G, Richter CP, Dallos P. (2004) Stiffness of the gerbil basilar membrane: radial and longitudinal variations. J Neurophysiol. 91(1):474-88.

Eguíluz VM, Ospeck M, Choe Y, Hudspeth AJ, Magnasco MO. (2000) Essential nonlinearities in hearing. Phys Rev Lett. 84(22):5232-5.

Eimas P.D. (1974) Auditory and linguistic processing of cues place of articulation for infants. Perception and psychophysics. 16:3:513-521

Eimas P.D. (1980) Infant speech perception: issues and models, pespectives on mental representations. Hillsdale, New Jersey. L.Erlbaum ass.

Elangovan S, Stuart A. (2008) Natural boundaries in gap detection are related to categorical perception of stop consonants. Ear Hear. 29(5):761-74.

Eugène D, Deforges S, Vibert N, Vidal PP. (2009) Vestibular critical period, maturation of central vestibular neurons, and locomotor control. Ann N Y Acad Sci. 1164:180-7.

Evans EF, Harrison RV. (1976) Proceedings: Correlation between cochlear outer hair cell damage and deterioration of cochlear nerve tuning properties in the guinea-pig. J Physiol. 256(1):43-44.

Evans EF, Wilson JP. (1975) Cochlear tuning properties: concurrent basilar membrane and single nerve fiber measurements. Science. 190(4220):1218-21.

Fillon Thomas (2004) Traitement Numérique du Signal Acoustique pour une Aide aux Malentendants. Thèse dirigée par Jacques Prado. École Doctorale d'Informatique, Télécommunications et Électronique de Paris.

182

Formby C1, Barker C, Abbey H, Raney JJ. (1993) Detection of silent temporal gaps between narrow-band noise makers having second-formant like properties of voiceless stop/vowel combinations. J Acoust Soc Am. 93(2):1023-7.

Frisina DR, Frisina RD (1997) Speech recognition in noise and presbycusis: relations to possible neural mechanisms. Hear Res. 106:95–104.

Fujiki, N., Naito, Y., Nagamine, T., Shiomi, Y., Hirano, S., Honjo, I., Shibasaki, H. (1998) Influence of unilateral deafness on auditory evoked magnetic Weld. Neuroreport 9 (14), 3129–3133.

Gabriel D, Veuillet E, Vesson J.F, Collet L. (2006) Secondary functional plasticity: influence of rehabilitation on auditory privation plasticity. Thèse de doctorat, Sciences cognitives mention psychologie p 102-115, Lyon 2: Université Lumière.

Gaeth JH, Norris TW. (1965) Diplacusis in unilateral high frequency hearing losses. J Speech Hear Res. 8:63-65.

Gatehouse S. (1989) Apparent auditory deprivation effects of late onset: the role of presentation level. J Acoust Soc Am. 86(6):2103-6

Gatehouse S. (1992) The time course and magnitude of perceptual acclimatization to frequency responses: evidence from monaural fitting of hearing aids. J Acoust Soc Am. 92(3):1258-68.

Gelfand SA, Silman S, Ross L. (1987) Long-term effects of monaural, binaural and no amplification in subjects with bilateral hearing loss. Scand Audiol. 16 (4):201-7.

Giraux, P., Sirigu, A., Schneider, F., Dubernard, J.M. (2001). Cortical reorganization in motor cortex after graft of both hands. Nat. Neurosci. 4(7), 691–692.

Gordon-Salant S, Fitzgibbons PJ (1993) Temporal factors and speech recognition performance in young and elderly listeners. J Speech Hear Res. 36:1272–1285.

Glorig A, Wheeler D, Quiggle R, Grings W, Summerfeld A (1957) Wisconsin state fair hearing survey—statistical treatment of clinical and audiometric data. Am Acad Ophthalmol Otolaryngol (Monograph).

Grant KW, Ardell LH, Kuhl PK, Sparks DW. (1985) The contribution of fundamental frequency, amplitude envelope, and voicing duration cues to speechreading in normal-hearing subjects. J Acoust Soc Am. 77(2):671-7.

Greenberg, S., Marsh, J.T., Brown, W.S., Smith, J.C. (1987) Neural temporal coding of low pitch. I. Human frequency-following responses to complex tones. Hear. Res. 25, 91e114.

Greenwood DD. (1956) The Mel Scale's disqualifying bias and a consistency of pitch-difference equisections in 1956 with equal cochlear distances and equal frequency ratios. Hear Res. 103(1-2):199-224.

Gummer AW, Preyer S. (1997) Cochlear amplification and its pathology: emphasis on the role of the tectorial membrane. Ear Nose Throat J. 76:151.

Hedrick, M. S., & Ohde, R. N. (1993). Effect of relative amplitude of frication on perception of place of articulation. Journal of the Acoustical Society of America, 94,2005–2026.

Hedrick, M. S. (1997). Effect of acoustic cues on labeling fricatives and affricates. Journal of Speech, Language, and Hearing Research, 40, 925–938.

Henry KS, Kale S, Heinz MG. Distorted tonotopic coding of temporal envelope and fine structure with noise-induced hearing loss. J Neurosci. 36(7):2227-2237.

Hogan, C.A. & Turner, C.W. (1998): High-frequency audibility: Benefits for hearing-impaired listeners. J Acoust Soc Am, 104(1), 432_441.

Horwitz AR, Turner CW. (1997) The time course of hearing aid benefit. Ear Hear. 18(1):1-11.

Hudspeth A. (1997) Mechanical amplification of stimuli by hair cells. Curr Opin Neurobiol. 7(4):480-6.

Heinz, J. M., & Stevens, K. N. (1961). On the properties of voiceless fricative consonants. Journal of the Acoustical Society of America. 33:589–596.

Hughes, G. W., & Halle, M. (1956). Spectral properties of fricative consonants. Journal of the Acoustical Society of America. 28:303–310.

Humes LE, Wilson DL, Barlow NN, Garner CB, Amos N. (2002) Longitudinal changes in hearing aid satisfaction and usage in the elderly over a period of one or two years after hearing aid delivery. Ear Hear. 23(5):428-38.

Hurley RM. (1999) Onset of auditory deprivation. J Am Acad Audiol.10(10):529-34.

Hyde KL, Peretz I, Zatorre RJ. (2008) Evidence for the role of the right auditory cortex in fine pitch resolution. Neuropsychologia. 46(2):632-9.

Irwin RJ, Hinchcliff LK, Kemp S. (1981). Temporal acuity in normal and hearing-impaired listeners. Audiology. 20(3):234-43.

Jacob S1, Johansson C, Ulfendahl M, Fridberger A (2009). A digital heterodyne laser interferometer for studying cochlear mechanics. J Neurosci Methods. 179(2):271-7.

Jerger J, Jordan C (1992) Age-related asymmetry on a cued-listening task. Ear Hear 13:272–277.

Jerger J, Alford B, Lew H, Rivera V, Chmiel R. (1995) Dichotic listening, event-related potentials, and interhemispheric transfer in the elderly. Ear Hear 16:482–498.

Jerger J, Martin J. (2004) Hemispheric asymmetry of the right ear advantage in dichotic listening. Hear Res. 198:125–136.

Johnsrude, I.J. et al. (2000) Functional specificity in the right human auditory cortex for perceiving pitch direction. Brain 123, 155–163

Jongman, A. (1989) Duration of frication noise required for identification of English fricatives. Journal of the Acoustical Society of America. 85, 1718–1725.

Joos M. (1948) Acoustic Phonetics. Language 24, (suppl.2).

Josse G, Mazoyer B, Crivello F, Tzourio-Mazoyer N Left planum temporale: an anatomical marker of left hemispheric specialization for language comprehension. Brain Res Cogn Brain Res. 18(1):1-14.

Kelahan, A.M., Ray, R.H., Carson, L.V., Massey, C.E., Doetsch, G.S. (1981). Functional reorganization of adult raccoon somatosensory cerebral cortex following neonatal digit amputation. Brain Res. 223 (1), 152–159.

Kiang, N.Y.-S., Watanabe, T., Thomas, E.C., Clark, L.F. (1965) Discharge Patterns of Single Fibers in the Cat's Auditory Nerve, MIT Press, Cambridge, MA.

Kimura, D. (1961a). Some effects of temporal-lobe damage on auditory perception. Canadian Journal of Psychology. 15:156-165.

Kimura, D. (1961b). Cerebral dominance and the perception of verbal stimuli. Canadian Journal of Psychology. 15:166-170.

Kimura, D. (1963a). Speech lateralization in young children as determined by an auditory test. Journal of Comparative and Physiological Psychology. 56:899-902.

Kimura, D. (1963b). A note on cerebral dominance in hearing. Acta Otolaryngolica. 56:617-618.

Kimura, D. (1964). Left-right differences in the perception of melodies. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 16:355-358.

Kral A, Tillein J. (2006): Brain plasticity under cochlear implant stimulation. Adv Otorhinolaryngol. 64:89-108

Kuhl PK, Miller JD. (1975) Speech perception by the chinchilla: voiced-voiceless distinction in alveolar plosive consonants. Science. 190(4209):69-72.

Kuhl PK, Miller JD. (1978) Speech perception by the chinchilla: identification function for synthetic VOT stimuli. J Acoust Soc Am. 63(3):905-17.

Kuhl PK, Padden DM. (1982) Enhanced discriminability at the phonetic boundaries for the voicing feature in macaques. Percept Psychophys. 32(6):542-50.

Kuhl PK, Padden DM. (1983) Enhanced discriminability at the phonetic boundaries for the place feature in macaques. J Acoust Soc Am. 73(3):1003-10.

Kujawa SG, Liberman MC. (2001) Effects of olivocochlear feedback on distortion product otoacoustic emissions in guinea pig. J Assoc Res Otolaryngol. 2(3):268-78.

Lane H. (1965) The motor theory of speech perception: a critical review. Psycol. Rev. 72:275-309.

LaRiviere, C., Winitz, H., & Herriman, E. (1975). The distribution of perceptual cues in English prevocalic fricatives. Journal of Speech and Hearing Research. 18:613–622.

Leonard DG, Khanna SM. (1984) Histological evaluation of damage in cat cochleas used for measurement of basilar membrane mechanics. J Acoust Soc Am. 75(2):515-27.

Liberman A.M. (1967) Perception of the speech code. Psychological Review. 74, 6, 1967.

Liberman MC, Guinan JJ Jr. (1998) Feedback control of the auditory periphery: anti-masking effects of middle ear muscles vs. olivocochlear efferents. J Commun Disord. 31(6):471-482

186	

Liberman MC, Dodds LW. (1984) Single-neuron labeling and chronic cochlear pathology. II. Stereocilia damage and alterations of spontaneous discharge rates. Hear Res. 16(1):43-53.

Liberman MC, Dodds LW. (1984) Single-neuron labeling and chronic cochlear pathology. III. Stereocilia damage and alterations of threshold tuning curves. Hear Res. 16(1):55-74.

von Liebermann, P., Revesz, G. (1914) Die binaurale Tonmischung. Z. Psychol. 69:234-255

Licklider, J.C.R. (1948) The influence of interaural phase relations upon the masking of speech by white noise. Journal of the Acoustical Society of America. 20, 150–159.

Lisker L., Abramson A. (1989) A cross-language study of voicing in initial stops, acoustical measurements. Vol 1.1:1-38.

Loeb, G.E., White, M.W., Merzenich, M.M. (1983) Spatial cross correlation: A proposed mechanism for acoustic pitch perception. Biological Cybernetics. 47:149–163.

Mäkelä AM1, Alku P, Tiitinen H. (2003) The auditory N1m reveals the left-hemispheric representation of vowel identity in humans. Neurosci Lett. 353(2):111-4.

Markides A. (1981) Binaural pitch-matching with interrupted tones. Br J Audiol. 15(3):173-80.

Massaro D.W., Oden G.C. (1980): Evaluation and integration of acoustics features in speech perception. J. Acoust. Soc. Am. 67(3):996-1013.

McFadden SL, Willott JF (1994) Responses of inferior colliculus neurons in C57BL/6J mice with and without sensorineural hearing loss: effects of changing the azimuthal location of an unmasked pure-tone stimulus. Hear Res. 78:115–131.

McDermott, H.J., Lech, M., Kornblum, M.S., Irvine, DR. (1998) Loudness perception and frequency discrimination in subjects with steeply sloping hearing loss: possible correlates of neural plasticity. J. Acoust. Soc. Am. 104 (4):2314–2325.

McKinney MF, Delgutte B. (1999) A possible neurophysiological basis of the octave enlargement effect. J Acoust Soc Am. 1999 Nov;106(5):2679-2692.

	187	

Meddis, R. and Hewitt, M. (1991) Virtual pitch and phase sensitivity of a computer model of the auditory periphery. I: Pitch identification. Journal of the Acoustical Society of America. 89:2866–2882.

Meddis, R. and O'Mard, L. (1997) A unitary model of pitch perception. Journal of the Acoustical Society of America. 102:1811–1820.

Merzenich, M.M., Kaas, J.H., Wall, J., Nelson, R.J., Sur, M., Felleman, D. (1983). Topographic reorganization of somatosensory cortical areas 3b and 1 in adult monkeys following restricted deafferentation. Neuroscience. 8(1):33–55.

Micheyl C1, Oxenham AJ. (2004) Sequential F0 comparisons between resolved and unresolved harmonics: no evidence for translation noise between two pitch mechanisms. J Acoust Soc Am. 116(5):3038-50.

Miller A., Nicely P.E. (1955): An Analysis of Perceptual Confusions among some English Consonants, J.Acoust.Soc.Am. 27:2.

Miller J.D. (1976): Discrimination and labeling of noise-buzz sequences with varying noise-lead times: an example of categorical perception. Journ. Acoust. Soc. Am. 60:410-417

Miller J.L. (1975): Properties of feature detectors for speech: evidence from the effect of selective adaptation on dichotic listening. Perception and psychophysics. 18(6):410-417.

Miśkiewicz A, Rakowski A. (2012) A psychophysical pitch function determined by absolute magnitude estimation and its relation to the musical pitch scale. J Acoust Soc Am. 131(1):987-92.

Moore BC, Glasberg BR, Shailer MJ. (1984) Frequency and intensity difference limens for harmonics within complex tones. J Acoust Soc Am. 75(2):550-561.

Moore, B. C. J. (1998). Cochlear hearing loss. London. John Wiley and sons. Ltd.

Mulrow CD, Tuley MR, Aguilar C. (1992) Sustained benefits of hearing aids. J Speech Hear Res. 35(6):1402-1405.

Müller M, Hoidis S, Smolders JW. (2010) A physiological frequency-position map of the chinchilla cochlea. Hear Res. 268(1-2):184-93.

Nelson DA, Freyman RL. (1986) Psychometric functions for frequency discrimination from listeners with sensorineural hearing loss. J Acoust Soc Am. 79(3):799-805.

188

Nelson DA, Marler P. (1989) Categorical perception of a natural stimulus continuum: birdsong. Science. 244(4907):976-8.

Nittrouer, S. Studdert-Kennedy, M. (1987) The role of coarticulatory effects in the perception of fricatives by children and adults. Journal of Speech and Hearing Research. 30:319–329.

Ohgushi K. (1978) On the role of spatial and temporal cues in the perception of the pitch of complex tones. J Acoust Soc Am. 64(3):764-71.

Ohgushi K. (1983) The origin of tonality and a possible explanation of the octave enlargement phenomenon. J Acoust Soc Am. 73(5):1694-700.

Otte J, Schuknecht HF, Kerr AG (1978) Ganglion cell populations in normal and pathological human cochleae: Implications for cochlear implantation. Laryngoscope. 38:1231–1246.

Overstreet EH 3rd, Ruggero MA. (2002) Development of wide-band middle ear transmission in the Mongolian gerbil. J Acoust Soc Am. 111(1):261-70.

Oxenham AJ1, Bernstein JG, Penagos H. (2004) Correct tonotopic representation is necessary for complex pitch perception. Proc Natl Acad Sci U S A. 2101(5):1421-5.

Oxenham AJ, Micheyl C, Keebler MV, Loper A, Santurette S. (2011) Pitch perception beyond the traditional existence region of pitch. Proc Natl Acad Sci U S A. 108(18):7629-34.

Palmer AR, Russell IJ. (1986) Phase-locking in the cochlear nerve of the guineapig and its relation to the receptor potential of inner hair-cells. Hear Res. 24:1–15.

Peretz I. (1990) Processing of local and global musical information by unilateral brain-damaged patients. Brain. 113 (4):1185-205.

Perry DW, Zatorre RJ, Petrides M, Alivisatos B, Meyer E, Evans AC. (1999) Localization of cerebral activity during simple singing. Neuroreport. 10(18):3979-84.

Petito-Cocorda (1984) : Les catastrophes de la parole. Paris, Maloine, Collection Interdisciplinaire.

Phillips DP, Taylor TL, Hall SE, Carr MM, Mossop JE. (1997) Detection of silent intervals between noises activating different perceptual channels: some properties of "central" auditory gap detection. J Acoust Soc Am. 101(6):3694-705.

189

Phillips DP. (1999) Auditory gap detection, perceptual channels, and temporal resolution in speech perception. J Am Acad Audiol. 10(6):343-54.

Pisoni DB. (1977) Identification and discrimination of the relative onset time of two component tones: implications for voicing perception in stops. J Acoust Soc Am. 61(5):1352-61.

Pittman, A., & Stelmachowicz, P. (2000). Perception of voiceless fricatives by normal-hearing and hearing impaired children and adults. Journal of Speech, Language and Hearing Research. 43, 1389–1401.

Polley DB, Steinberg EE, Merzenich MM. (2006) Perceptual learning directs auditory cortical map reorganization through top-down influences. J Neurosci. 26(18):4970-82.

Ponton CW, Don M, Eggermont JJ, Waring MD, Masuda A. (1996) Maturation of human cortical auditory function: differences between normal-hearing children and children with cochlear implants. Ear Hear. 17(5):430-7.

Ponton, C.W., Vasama, J.P., Tremblay, K., Khosla, D., Kwong, B., Don, M. (2001). Plasticity in the adult human central auditory system: evidence from lateonset profound unilateral deafness. Hear. Res. 154 (1–2):32–44

Rakowski, A. (1997). Musical and psychological scales of pitch. In: A. Preis and T. Hornowski (eds), Fechner Day 97. Poznan Editions, Poznan.

Recanzone GH, Schreiner CE, Merzenich MM. (1993) Plasticity in the frequency representation of primary auditory cortex following discrimination training in adult owl monkeys. Neurosci. 13(1):87-103.

Robles L, Ruggero MA, Rich NC. (1986) Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. I. Input-output functions, tuning curves, and response phases. J Acoust Soc Am. 80(5):1364-74.

Romand R. (1983) Development in the frequency selectivity of auditory nerve fibers in the kitten. Neurosci Lett. 35(3):271-6.

Rose JE, Hind JE, Anderson DJ, Brugge JF. (1971) Some effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey. J Neurophysiol. 34(4):685-99.

Rosen, S. et Fourcin, A. (1986). Frequency selectivity and the perception of speech. In B. C. J. Moore (Ed.), Frequency selectivity in hearing (pp. 373–487). Academic Press: London.

Rouiller EM, de Ribaupierre F. (1989) Note on the tonotopic organization in the cat medial geniculate body: influence of sampling of units. Exp Brain Res. 74(1):220-6.

Ruggero MA, Robles L, Rich NC. (1986). Basilar membrane mechanics at the base of the chinchilla cochlea. II. Responses to low-frequency tones and relationship to microphonics and spike initiation in the VIII nerve. J Acoust Soc Am. 80(5):1375-83.

Ruggero MA, Rich NC, Recio A, Narayan SS, Robles L. (1997) Basilar-membrane responses to tones at the base of the chinchilla cochlea. J Acoust Soc Am. 101(4):2151-63.

Ruggero MA, Narayan SS, Temchin AN, Recio A. (2000) Mechanical bases of frequency tuning and neural excitation at the base of the cochlea: comparison of basilar-membrane vibrations and auditory-nerve-fiber responses in chinchilla. Proc Natl Acad Sci U S A. 97(22):11744-50.

Rutkowski RG, Weinberger NM. (2005) Encoding of learned importance of sound by magnitude of representational area in primary auditory cortex. Proc Natl Acad Sci U S A. 102(38):13664-9.

Rose JE, Brugge JF, Anderson DJ, Hind JE. (1967) Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. J Neurophysiol. 30:769–793.

Rose, J.E., Brugge, J.F., Anderson, D.J., Hind, J.E. (1968) Patterns of Activity in Single Auditory Nerve Fibres of the Squirrel Monkey, in Hearing Mechanisms in Vertebrates (eds de Reuck, A.V.S. and Knight, J.), Churchill, London, pp. 144–157.

Ruggero MA, Rich NC. (1991) Application of a commercially-manufactured Doppler-shift laser velocimeter to the measurement of basilar-membrane vibration. Hear Res. 51(2):215-30.

Ruggero MA. (1992) Responses to sound of the basilar membrane of the mammalian cochlea. Curr Opin Neurobiol. 2(4):449-56.

Scheffler K1, Bilecen D, Schmid N, Tschopp K, Seelig J. (1998) Auditory cortical responses in hearing subjects and unilateral deaf patients as detected by functional magnetic resonance imaging. Cereb Cortex. 8(2):156-63.

Schneider BA, Pichora-Fuller MK, Kowalchuk D, Lamb M (1994) Gap detection and the precedence effect in young and old adults. J Acoust Soc Am. 95:980–991.

191

Schuknecht HF (1953) Lesions of the organ of Corti. Trans Am Acad Ophthalmol Otolaryngol. 57:366–383.

Schuknecht HF (1964) Further observations on the pathology of presbycusis. Arch Otolaryngol. 80:369–382.

Schuknecht HF (1993) Pathology of the Ear, 2nd ed. Philadelphia: Lea and Febiger.

Schuknecht HF, Gacek MR (1993) Cochlear pathology in presbycusis. Ann Otol Rhinol Laryngol. 102:1–16.

Schwartz J, Tallal P. (1980) Rate of acoustic change may underlie hemispheric specialization for speech perception. Science. 207(4437):1380-1.

Sek, A. and Moore, B.C.J. (1995) Frequency discrimination as a function of frequency, measured in several ways. Journal of the Acoustical Society of America. 97:2479–2486.

Sellick PM, Patuzzi R, Johnstone BM. (1982) Measurement of basilar membrane motion in the guinea pig using the Mössbauer technique. J Acoust Soc Am. 72(1):131-41.

Shamma SA. (1985) Speech processing in the auditory system. II: Lateral inhibition and the central processing of speech evoked activity in the auditory nerve. J Acoust Soc Am. 78(5):1622–1632.

Sharma A, Dorman MF, Spahr AJ. (2002) A sensitive period for the development of the central auditory system in children with cochlear implants: implications for age of implantation. Ear Hear. 23(6):532-9.

Schloth, E. (1983). Relation between spectral composition of spontaneous oto-acoustic emissions and fine-structure of threshold in quiet. Acustica 53:250-256

Shtyrov Y, Pihko E, Pulvermüller F. Determinants of dominance: is language laterality explained by physical or linguistic features of speech? Neuroimage. 27(1):37-47.

Silman S, Gelfand SA, Silverman CA. (1984) Late-onset auditory deprivation: effects of monaural versus binaural hearing aids. J Acoust Soc Am. 76(5):1357-1362.

Silverman CA. (1989) Auditory deprivation. Hear Instr. 40(9):26-32

Milner B (1962) Laterality effects in audition. Interhemispheric relations and cerebral dominance (Mountcastle VB, ed), pp 177-195.Baltimore

Ogura M, Kawase T, Kohayashi T, Suzuki Y. (2003) Modified binaural pitch-matching test for the assessment of diplacusis. Int J Audiol. 42(6):297-302.

Raisman G. (1969) Neuronal plasticity in the septal nuclei of the adult rat. Brain Res. 14(1):25-48.

Rajan R, Irvine DR, Wise LZ, Heil P. (1993) Effect of unilateral partial cochlear lesions in adult cats on the representation of lesioned and unlesioned cochleas in primary auditory cortex. J Comp Neurol. 338(1):17-49.

Repp, B. H. (1983). Categorical perception: Issues, methods, findings. In N. J. Lass (Ed.), Speech and language: advances in theory and practice (pp. 243–335). New York Academic Press.

Robertson, D., Irvine, D.R., 1989. Plasticity of frequency organization in auditory cortex of guinea pigs with partial unilateral deafness. J. Comp.Neurol. 282 (3), 456–471.

Robinson DO, John H Gaeth JH. (1975) Diplacusis associated with bilateral high frequency hearing loss. J Speech Hear Res. 18(1):5-16.

Schelleng, J.C. (1975). Anomaly in pitch perception. J. Acoust. Soc. Am. 57, 249-250

Schoeny ZG, Carhart R. (1971) Effects of unilateral Ménières disease on masking-level differences. J Acoust Soc Am. 50(4):1143-50.

Schwaber, M.K., Garraghty, P.E., Kaas, J.H. (1993) Neuroplasticity of the adult primate auditory cortex following cochlear hearing loss. Am. J. Otol. 14 (3), 252–258

Shambaugh G.E. (1940) Diplacusis: A localizing symptom of disease of the organ of corti », Theoric considerations, clinical observations and practical application. Arch otolaryngol, 1940, p. 160-184.

Schouten ME, van Hessen AJ. (1992) Modeling phoneme perception. I: Categorical perception. J Acoust Soc Am. 92(4 Pt 1):1841-55.

Siegel RJ. (1965) A replication of the mel scale of pitch. Am J Psychol. 78(4):615-20

Stevens SS. (1935) The relation of pitch to intensity. J Acoust Soc Am. 6:150-154

Stevens SS, Volkmann J. (1940) The quantum of sensory discrimination. Science. 92(2399):583-5.

193	

Stevens SS, Ecan JP. Diplacusis in normal ears. Psychol Bull. 38:548.

Stevens KN, Klatt DH. (1974) Role of formant transitions in the voiced-voiceless distinction for stops. J Acoust Soc Am. 55(3):653-9.

Studdert-Kennedy M, Shankweiler D. (1970) Hemispheric specialization for speech perception. J Acoust Soc Am. 48(2):579-94.

Slepecky N, Hamernik R, Henderson D, Coling D. (1982) Correlation of audiometric data with changes in cochlear hair cell stereocilia resulting from impulse noise trauma. Acta Otolaryngol. 93(5-6):329-40.

Snell KB, Mapes FM, Hickman ED, Frisina DR (2002). Word recognition in competing babble and the effects of age, temporal processing, and absolute sensitivity. J Acoust Soc Am. 112: 720–727.

Sundberg J, Lindqvist J. (1973) Musical octaves and pitch. J Acoust Soc Am. 54:922–929.

Taylor KS. (1993) Self-perceived and audiometric evaluations of hearing aid benefit in the elderly. Ear Hear. 14(6):390-4.

Thai-Van, H., Micheyl, C., Norena, A., Collet, L. (2002). Local improvement in auditory frequency discrimination is associated with hearing-loss slope in subjects with cochlear damage. Brain. 125(3):524–537.

Thai-Van, H., Micheyl, C., Moore, B.C., Collet, L. (2003). Enhanced frequency discrimination near the hearing loss cut-off: a consequence of central auditory plasticity induced by cochlear damage? Brain. 126(10):2235–2245

Terhardt, E. (1969). Oktavspreizung und Tonhöhenverschiebung bei Sinustönen. Acustica. 22:345-351

Terhardt E. (1971) Die tonhöhe harmonischer klänge und das oktavintervall. Acustica. 24:126–136

Terhardt E. (1979) Calculating virtual pitch. Hear Res. 1(2):155-82.

Tervaniemi M, Hugdahl K. (2003) Lateralization of auditory-cortex functions. Brain Res Brain Res Rev. 43(3):231-46.

Tonndorf, J. (1960). Shearing motion in scale media of cochlear models. J Acoust Soc Am. 32:238–244.

	194		

van den Brink, G. (1974). Monotic and dichotic pitch matchings with complex sounds. In: Facts and Models in Hearing (Zwicker, E., Terhardt, E., eds.), Springer, Berlin/Heidelberg, p.178-188

van Hessen AJ, Schouten ME. (1992) Modeling phoneme perception. II: A model of stop consonant discrimination. J Acoust Soc Am. 92(4):1856-68.

Verschuure, J., van Meeteren, A.A. (1975). The effect of intensity on pitch. Acustica. 32:33-44

Virole B. (2006): Psychologie de la surdité. Ed.DE Boeck.

Walliser V. (1969) Über die spreizung von empfundenen intervallen gegenüber mathematisch harmonishen intervallen bei sinustönen. Frequenz. 23:139–143.

Ward, W.D. (1954) Subjective musical pitch. Journal of the Acoustical Society of America. 26:369–380.

Ward, W.D. (1955). Tonal monaural diplacusis. J. Acoust. Soc. Am. 27:365-372

Ward, W.D. (1963). Diplacusis and auditory theory. J. Acoust. Soc. Am. 35:1746-1747

Wever, Ernest (1949). Theory of Hearing. New York: John Wiley and Sons.

Willott JF1, Aitkin LM, McFadden SL. (1993) Plasticity of auditory cortex associated with sensorineural hearing loss in adult C57BL/6J mice. J Comp Neurol. 329(3):402-11.

Willott JF. (1996) Physiological plasticity in the auditory system and its possible relevance to hearing aid use, deprivation effects, and acclimatization. Ear and Hearing. Vol 17. pp: 66-77.

Wood CC, Goff WR, Day RS. (1971) Auditory evoked potentials during speech perception. Science. 173(4003):1248-51.

Wood CC. (1975) Auditory and phonetic levels of processing in speech perception: neurophysiological and information-processing analyses. J Exp Psychol Hum Percept Perform. 104(1):3-20

Wright CG, Schuknecht HF. (1972) Atrophy of the spiral ligament. Arch Otolaryngol. 96:16–21.

Zatorre, R.J. (1988) Pitch perception of complex tones and human temporal-lobe function. J. Acoust. Soc. Am. 84:566–572.

Zatorre RJ, Evans AC, Meyer E. (1994) Neural mechanisms underlying melodic perception and memory for pitch. J Neurosci. 14(4):1908-19.

Zheng W. Auditory map reorganization and pitch discrimination in adult rats chronically exposed to low-level ambient noise. Front Syst Neurosci. 11;6:65.

Zeng, F.- G., & Turner, C. W. (1990). Recognition of voiceless fricatives by normal and hearing-impaired subjects. Journal of Speech and Hearing Research. 33,440–449.

Zurek PM, Formby C. (1981). Frequency-discrimination ability of hearing-impaired listeners. J Speech Hear Res. 24(1):108-12.

Zweig, G., Shera, C.A. (1995). The origin of periodicity in the spectrum of evoked otoacoustic emissions. J. Acoust. Soc. Am. 98:2018-2047

Zwicker et Feldtkeller (1967). Das Ohr als Nachrightenempfänger. Hirzel-Verla, Stuttgart.

Zwicker, E. (1990). On the frequency separation of simultaneously evoked otoacoustic emissions' consecutive extrema and its relation to cochlear traveling waves. J. Acoust. Soc. Am. 88:1639-1641

Zwicker, E. and Fastl, H. (1999) Psychoacoustics: Facts and Models, 2nd edn, Springer-Verlag, Berlin.

196	