



HAL
open science

Audition et démasquage binaural chez l'homme

Antoine Lorenzi

► **To cite this version:**

Antoine Lorenzi. Audition et démasquage binaural chez l'homme. Médecine humaine et pathologie. Université Montpellier, 2016. Français. NNT : 2016MONTT003 . tel-01508857

HAL Id: tel-01508857

<https://theses.hal.science/tel-01508857>

Submitted on 14 Apr 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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'Université de Montpellier

Préparée au sein de l'école doctorale
Sciences Chimiques et Biologiques de la Santé

Et de l'unité de recherche INSERM U1051
Institut des neurosciences de Montpellier

Spécialité : Neurosciences

Présentée par Antoine LORENZI

Audition et démasquage binaural chez l'homme

Soutenue le 14 Décembre 2016, devant le jury composé de

M. Stéphane ROMAN, PA-PH, AMU-INSERM U1106

Rapporteur

M. Paul AVAN, Pr, INSERM U 1107

Rapporteur

M. Jean-Charles CECCATO, MCU, UM-INSERM U 1051

Co-directeur de thèse

M. Frédéric VENAIL, PU-PH, UM-INSERM U1051

Directeur de thèse



Résumé

Contexte : Le démasquage binaural est un processus indispensable pour la compréhension en environnement bruyant. Ce mécanisme ferait intervenir la comparaison d'indices temporels et fréquentiels tout au long des voies nerveuses auditives. Cependant, il n'existe pas de réel consensus évoquant un traitement du démasquage à un niveau sous-cortical et/ou cortical. L'objet de cette étude est d'étudier ces indices temporels et fréquentiels du démasquage par le biais d'une étude perceptive, puis d'une étude électroencéphalographique (EEG).

Matériels et méthodes : Une population normoentendante a été évaluée lors d'une étude perceptive visant à estimer l'importance du démasquage en fonction de 1) la largeur fréquentielle du bruit controlatéral (de 1 octave, 3 octaves ou à large bande), 2) la cohérence temporelle des bruits bilatéraux (corrélation égale à 0 ou 1) et 3) la fréquence des stimuli cibles (0,5, 1, 2 et 4 kHz). Puis, le démasquage a été évalué en EEG par l'étude 1) des latences précoces (<10 ms, PEA-P), 2) des latences tardives (<50 ms, PEA-T) et 3) de l'onde de discordance (PEA-MMN). Pour ces trois études EEG, l'influence de la cohérence temporelle des bruits bilatéraux a été explorée.

Résultats : L'étude perceptive traduit un démasquage croissant lorsque la largeur fréquentielle du bruit controlatéral augmente. L'ajout du bruit controlatéral non corrélé (corrélation=0) se traduit par une amélioration de détection de 1,28 dB, quelle que soit la fréquence des stimuli cibles (antimasquage), alors que l'ajout d'un bruit controlatéral corrélé (corrélation=1) évoque une amélioration de détection lorsque la fréquence des stimuli cibles diminue (démasquage) : 0,97 dB à 4 kHz et 9,25 dB à 0,5 kHz. En PEA-P, les latences des ondes III et V se raccourcissent lorsqu'un bruit controlatéral corrélé ou non corrélé est ajouté ($\approx 0,1$ ms). En PEA-T, les amplitudes des ondes P1, N1 et des complexes P1N1 et N1P2 augmentent lorsqu'un bruit controlatéral corrélé ou non corrélé est ajouté. Enfin, l'amplitude de la MMN est plus conséquente lorsque le bruit controlatéral ajouté est corrélé (versus non corrélé).

Conclusion : L'étude perceptive explicite l'importance des indices spectraux (antimasquage) et temporels (démasquage), pour améliorer la perception d'un signal initialement masqué. L'étude EEG suggère, quant à elle, un traitement sous-cortical influencé uniquement par les indices spectraux (antimasquage) et un traitement plus cortical influencé par les indices temporels (démasquage).

Remerciements

Tout d'abord, je tiens à remercier profondément le Professeur Frédéric VENAIL pour m'avoir accordé sa confiance il y a quatre ans, en me proposant de réaliser une thèse à ses côtés. Malgré certains imprévus lors de la première année, il a su me soutenir et réorienter nos projets de recherche. Par sa disponibilité, sa gentillesse, ses compétences et son expérience, il m'a permis de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions. A titre plus personnel, je le remercie de la confiance qu'il m'accorde dans mon travail quotidien et lui suis très reconnaissant des aides qu'il m'a apportées.

Je remercie le Docteur Jean-Charles CECCATO pour m'avoir accompagné dans ce projet ambitieux. Son soutien intellectuel m'a ouvert à des axes de réflexion différents. Ses connaissances multiples ont grandement facilité la compréhension du matériel utilisé, mais aussi son utilisation. A titre amical, je le remercie de son soutien et lui suis très reconnaissant de sa prévenance à mon égard.

Je remercie le Professeur Jean-Luc PUEL pour son investissement dans la formation d'audioprothésiste et également pour son implication dans la création du Master en audiologie de Montpellier. Par son appui et son dynamisme, la recherche fondamentale faite à Montpellier, notamment dans le domaine de l'audition, constitue une référence mondiale. Plus récemment, il s'est investi dans la plateforme de recherche clinique I-PaudioM, à Montpellier, dont les objectifs sont d'établir des liens entre les observations faites chez l'homme et celles faites chez l'animal. A titre personnel, je le remercie de la confiance qu'il m'a accordée et pour son soutien financier et pédagogique sans lesquels ce projet n'aurait pu être mené à bien. Je remercie également l'équipe du Professeur Jean-Luc PUEL, le Docteur Jérôme BOURIEN, Monsieur Antoine HUET, Monsieur Florian HASSELMANN et Monsieur Johann LAHAI pour leurs précieux conseils et les axes de réflexion vers lesquels ils m'ont orienté.

Je remercie, le Docteur Diane LAZARD, le Professeur Stéphane ROMAN, le Professeur Catherine LIEGEOIS-CHAUVEL, pour leurs précieux conseils, particulièrement lors de mes comités de thèse. Je remercie l'équipe du Professeur Catherine LIEGEOIS CHAUVEL, et particulièrement Monsieur Patrick MARQUY, grâce à laquelle nous avons pu apprendre les rudiments de l'électroencéphalographie.

Je remercie le Professeur Stéphane ROMAN et le Professeur Paul AVAN, ayant accepté d'être rapporteurs et membres de jury de cette thèse. C'est un véritable honneur de bénéficier de leur expertise pour discuter de ce travail. J'adresse également mes remerciements au Professeur Frédéric VENAIL et au Docteur Jean-Charles CECCATO ayant accepté de participer au jury de cette thèse.

Enfin, je tiens à remercier mon entourage qui a su faire les concessions nécessaires afin que j'envisage ce projet dans de bonnes conditions. Je remercie particulièrement ma merveilleuse compagne, Marie-Aude VESSIGAUD, mes parents et les siens, pour leur soutien quotidien. Enfin, je remercie mon associé et ami Maxime BALCON.

Cette expérience, parsemée d'embûches, m'a appris la persévérance et la satisfaction de mener à terme un projet de quatre ans. Je suis reconnaissant de la présence et de la considération que chacune des personnes citées précédemment a pu avoir à mon égard.

Sommaire

1. Introduction	1
2. L'audition périphérique : du son au premier potentiel d'action	2
2.1. L'oreille externe	2
2.2. L'oreille moyenne.....	2
2.3. L'oreille interne	4
2.4. L'organe de Corti.....	6
2.4.1. Les cellules ciliées	6
2.4.1.1. Les cellules ciliées externes : mécanisme actif ou électromobilité	7
2.4.1.2. Les cellules ciliées internes	7
2.4.1.3. Innervation de l'organe de Corti.....	8
2.5. Le codage des aspects fréquentiels et temporels.....	8
2.6. Le codage de l'intensité	10
3. Le système auditif central	11
3.1. Le noyau cochléaire.....	11
3.1.1. Cytoarchitecture du noyau cochléaire	13
3.1.2. Réponses cellulaires et propriétés fonctionnelles	13
3.1.3. Codage en fréquence.....	14
3.1.4. Codage temporel	14
3.1.5. Codage du niveau d'intensité	14
3.2. Le complexe olivaire supérieur (COS)	14
3.2.1. L'olive supérieure latérale (OSL).....	16
3.2.1.1. Cytoarchitecture	16
3.2.1.2. Propriétés fonctionnelles.....	16
3.2.2. L'olive supérieure médiane (OSM).....	17
3.2.2.1. Cytoarchitecture	17
3.2.2.2. Propriétés fonctionnelles.....	17
3.2.3. Le noyau du corps trapézoïde médian (NMCT) et les noyaux péri-olivaires (NPO).....	17
3.2.4. Les efférences médiale et latérale	18
3.2.4.1. Architecture des voies réflexes efférentes médianes	19

3.2.4.2. Propriétés des voies efférentes médianes	20
3.3. Le lemnisque latéral	21
3.4. Le colliculus inférieur (CI)	22
3.4.1. Cytoarchitecture des noyaux du colliculus inférieur	23
3.4.2. Propriétés des noyaux du colliculus inférieur	24
3.5. Le corps genouillé médian – relais thalamique.....	24
3.5.1. Cytoarchitecture des noyaux du corps genouillé médian.....	25
3.5.2. Propriétés des noyaux du corps genouillé médian	25
3.6. Le cortex auditif et les aires associatives	26
3.6.1. Architecture du cortex auditif	27
3.6.2. Propriétés du cortex auditif.....	28
3.7. Le système corticofuge et le contrôle des voies ascendantes.....	29
4. L’audition binaurale	29
4.1. La localisation des sources sonores	30
4.1.1. Les indices monauraux	30
4.1.2. Les indices binauraux.....	31
4.1.3. Mécanismes neuronaux impliqués dans le traitement de la localisation spatiale d’une source sonore au niveau du tronc cérébral	32
4.1.4. Mécanismes neuronaux impliqués dans le traitement de la localisation spatiale d’une source sonore au niveau du cortex auditif et structures régulatrices.....	33
4.2. Le démasquage.....	34
4.2.1. L’effet « squelch »	34
4.2.2. Le démasquage par co-modulation des enveloppes (Comodulation Masking Release CMR)	36
4.2.2.1. Mécanismes sous-jacents au CMR monaural et structures neuronales impliquées... 37	
4.2.2.2. Le CMR binaural ou dichotique.....	40
4.2.3. Le démasquage de type BMLD (binaural masking level difference).....	42
4.2.3.1. Mécanismes sous-jacents au BMLD et structures neuronales sous-corticales impliquées	43
4.2.3.2. Mécanismes sous-jacents au BMLD et structures neuronales corticales impliquées.	45
5. Objectifs de la thèse	47
6. Etude psychoacoustique du démasquage binaural.....	48

6.1. Matériels et méthodes.....	48
6.1.1. Population	48
6.1.2. Test à choix forcé.....	48
6.1.3. Expérience 1 : Démasquage binaural d'une bouffée tonale de 500 Hz dans différentes conditions de bruit	49
6.1.3.1. Caractéristiques des stimuli utilisés.....	49
6.1.3.2. Conditions de bruit réalisées : largeur spectrale, composition spectrale du bruit controlatéral et corrélation temporelle entre les bruits	50
6.1.3.3. Matériels	51
6.1.3.4. Passation du test.....	52
6.1.4. Expérience 2 : Démasquage binaural de bouffées tonales de fréquences 500, 1000, 2000, 4000 Hz et d'un clic dans différentes conditions de bruit	52
6.1.4.1. Caractéristiques des stimuli utilisés.....	53
6.1.5. Analyse statistique.....	53
6.2. Résultats de l'expérience 1	54
6.3. Résultats de l'expérience 2	55
6.4. Discussion.....	57
7. Etude électroencéphalographique du démasquage binaural	66
7.1. Matériels et méthodes.....	66
7.1.1. Principe du test d'électroencéphalographie	67
7.1.2. Caractéristiques du montage d'électrodes	67
7.1.3. Paramètres généraux de stimulation	68
7.1.3.1. Choix du stimulus.....	68
7.1.3.2. Cadence et intensité de stimulation.....	69
7.1.3.3. Signal de synchronisation	69
7.1.4. Paramètre généraux d'acquisition	70
7.1.4.1. Amplification.....	70
7.1.4.2. Réjection et moyennage	70
7.1.4.3. Filtrage	71
7.1.5. Tests EEG réalisés	71
7.1.6. Expérience 3 : Evaluation du démasquage binaural avec les potentiels évoqués auditifs à latences courtes ou précoces (PEA-P).....	71

7.1.6.1. Paramètres de stimulation et d'acquisition.....	71
7.1.6.2. Conditions de bruit testées.....	72
7.1.6.3. Passation	73
7.1.6.4. Recueil et traitement des données.....	74
7.1.7. Expérience 4 : évaluation du démasquage binaural avec les potentiels évoqués auditifs à latences courtes longues ou tardifs (PEA-T).....	74
7.1.7.1. Paramètres de stimulations et d'acquisitions	74
7.1.7.2. Conditions testées et passation.....	74
7.1.7.3. Recueil et traitement des données.....	74
7.1.8. Expérience 5 : évaluation du démasquage binaural avec l'étude de la négativité de discordance (PEA-MMN).....	75
7.1.8.1. Paramètres de stimulations et d'acquisitions	75
7.1.8.2. Conditions testées	76
7.1.8.3. Passation	76
7.1.8.4. Recueil et traitement des données.....	76
7.1.9. Population générale de cette étude EEG	76
7.1.10. Analyse statistique	77
7.2. Résultats de l'expérience 3 - PEA-PC et PEA-PNC.....	77
7.3. Résultats de l'expérience 4 - PEA-T.....	79
7.4. Résultats de l'expérience 5 - (PEA-MMN).....	83
7.5. Discussion.....	85
8. Conclusion	91
9. Bibliographie	93

1. Introduction

L'audition dans le bruit fait appel à différents traitements tout au long des voies nerveuses auditives. Ces processus s'appuieraient sur des informations monaurales et binaurales. A l'image de la localisation sonore, basée sur l'étude des variations d'intensité et de temps entre les deux oreilles, la mise en exergue d'un stimulus au sein d'un bruit reposerait sur l'analyse d'indices similaires. De nombreuses études ont étudié les propriétés de démasquage monaural et binaural, c'est-à-dire la possibilité d'améliorer la détection d'un signal initialement masqué, en ajoutant un bruit dans la même oreille (démasquage monaural) ou dans l'oreille controlatérale (démasquage binaural). Bien que ces protocoles soient différents, ils révèlent l'importance des indices temporels dans ces processus. Pour le démasquage binaural, par exemple, les modifications de phase du signal ou du bruit, offrent la possibilité de détecter un signal préalablement masqué. Ces observations évoquent la capacité du système auditif à analyser et utiliser la cohérence temporelle des signaux provenant des deux oreilles. Par extension, cela suggère l'existence de confrontations des informations initialement monaurales, au niveau des voies auditives. Ces dernières présentent, notamment, des unités neurales sensibles aux stimulations binaurales dès le tronc cérébral, et plus particulièrement sensibles à des variations interaurales de temps. Il n'existe pas de réel consensus permettant d'affirmer l'origine du démasquage. Cependant, il convient de s'accorder sur le fait que l'analyse temporelle survient dès les relais les plus précoces et qu'elle s'intensifie, ou tout du moins s'affine, vers les régions corticales.

Les protocoles usuellement utilisés en démasquage binaural s'intéressent à l'amélioration de la détection d'un signal en agissant sur les paramètres de phase des stimuli considérés. A la différence, nous souhaitons agir sur la cohérence temporelle des stimuli ; c'est-à-dire comparer le seuil de détection d'un signal initialement masqué, lorsque le système auditif peut associer les stimuli de chaque oreille (corrélés) ou, à l'inverse, ne peut pas les associer (non corrélés). L'objectif premier est de caractériser le démasquage binaural chez l'homme. Ainsi, par une étude perceptive, le démasquage binaural a été étudié en agissant sur 1) la cohérence temporelle des bruits, 2) la cohérence spectrale des bruits et 3) la fréquence des sons cibles. L'objectif second est d'évaluer de manière objective l'origine présumée du démasquage. Par l'utilisation de l'électroencéphalographie, le démasquage a été étudié par le recueil 1) des potentiels évoqués à latences précoces (<10ms), reflets de l'activité du tronc cérébral, 2) des potentiels évoqués à latences tardives (>50ms), témoins de l'activité corticale et 3) de l'onde de

discordance (« *mismatch negativity, MMN* », $100 < MMN < 250$ ms), onde corticale caractérisant la distinction automatique de deux stimuli différents.

2. L'audition périphérique : du son au premier potentiel d'action

Le terme « son » réfère à l'ensemble des vibrations, ou ondes sonores, auxquelles l'oreille humaine est sensible ; la sensibilité, ou champ auditif, est propre à chaque espèce et très probablement adaptée à leur survie et leurs interactions sociales. De manière générale, les sons se caractérisent par un niveau d'intensité (exprimé en décibel, dB) qui détermine le caractère faible ou fort du son, une fréquence (exprimée en Hertz, Hz) qui distingue les sons graves des sons aigus, et par une durée (exprimée en secondes, s).

Pour recueillir puis transformer ces sons, l'homme dispose d'un organe sensoriel évolué, constitué de trois parties (**Fig. 1**) : l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne, chacune ayant des rôles bien définis.

2.1.L'oreille externe

Constituée du pavillon et du conduit auditif externe, l'oreille externe est délimitée à son extrémité par la membrane tympanique (**Fig. 1**). Du fait de sa configuration anatomique, l'oreille externe se comporte à l'image d'un entonnoir en canalisant les ondes sonores sont canalisées vers le tympan. De plus, les formes particulières du pavillon et du conduit auditif modifient les sons incidents, et ce, sélectivement en fonction de leur nature et de leur point d'origine dans l'espace ; par exemple chez l'homme, le gain acoustique pour l'azimut 45° dans le plan horizontal est de l'ordre de 20 dB pour un son de 3 kHz (Shaw and Vaillancourt 1985). Ces modifications passives constituent la fonction de transfert de l'oreille et sont indispensables aux processus de localisation des sources sonores dans l'espace.

2.2.L'oreille moyenne

L'oreille moyenne est la cavité aérienne située entre l'oreille externe et l'oreille interne (**Fig. 1**). La caisse tympanique est séparée hermétiquement de l'oreille externe par la membrane tympanique, et séparée de l'oreille interne par l'intermédiaire des fenêtres ronde et ovale. Elle communique avec le milieu extérieur via la trompe d'Eustache afin d'assurer l'équilibre de pression de part et d'autre du tympan, nécessaire au fonctionnement optimal de la chaîne tympano-ossiculaire. L'oreille moyenne joue un rôle de transmission et de protection. Lorsque le tympan vibre sous l'action des ondes sonores incidentes, il met en mouvement la chaîne

ossiculaire composée du marteau, de l'enclume puis de l'étrier.

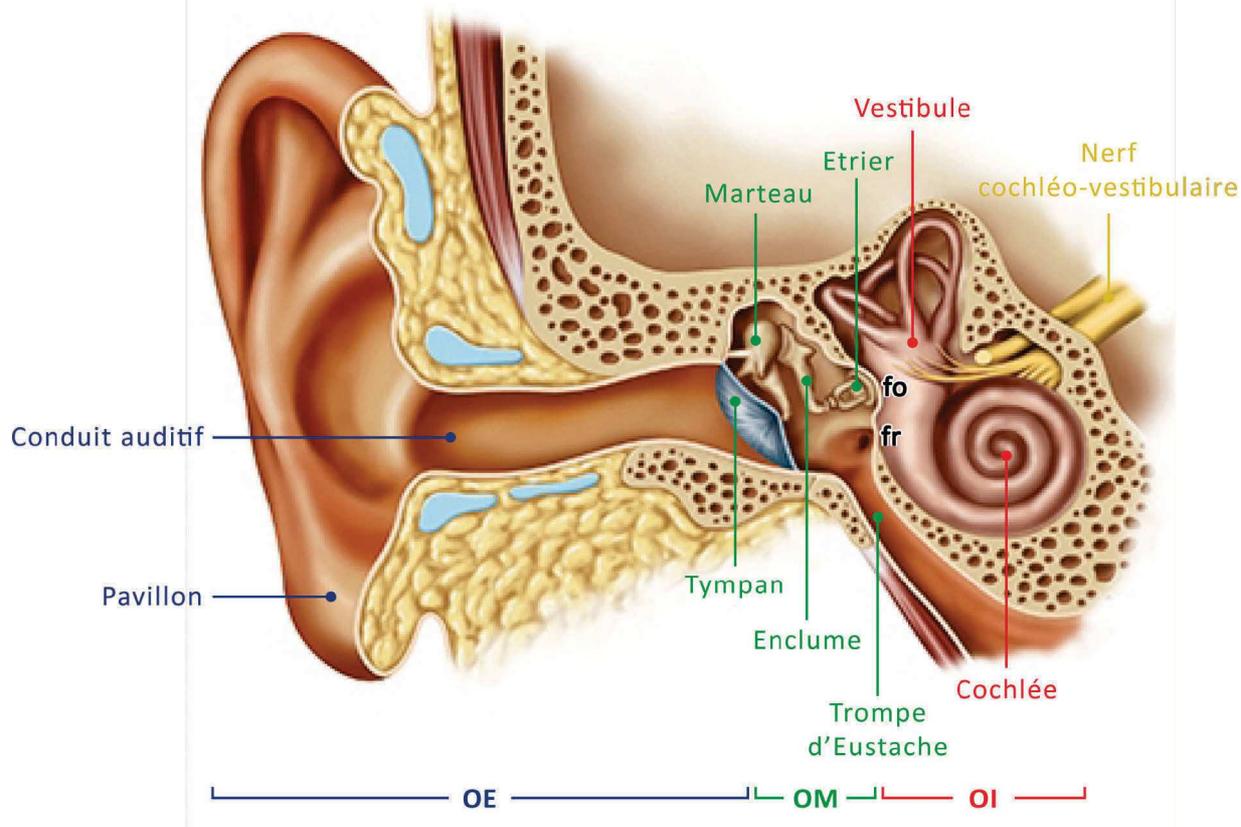


Figure 1 : Le système auditif périphérique. Il permet la transformation des vibrations sonores en un signal bioélectrique, interprétable par le système auditif central. Le système périphérique est constitué de trois compartiments: l'oreille externe (*OE*), l'oreille moyenne (*OM*) et l'oreille interne (*OI*). L'oreille externe (constituée du *pavillon* et du *conduit auditif* externe), est délimitée à son extrémité par une membrane souple, le *tympan*, qui la sépare de l'oreille moyenne. L'oreille moyenne comporte une chaîne de trois osselets liés les uns aux autres : le *marteau*, l'*enclume* puis l'*étrier*. Elle communique avec le milieu extérieur via la *trompe d'Eustache* qui assure l'équilibre de pression de part et d'autre du tympan. Enfin, l'oreille interne est constituée du vestibule (organe de l'équilibre) et de la cochlée (organe de l'audition). Cette dernière est enroulée dans une paroi osseuse, avec deux ouvertures vers l'oreille moyenne : la fenêtre ovale (*fo*) et la fenêtre ronde (*fr*). Ces fenêtres sont fermées par une membrane, avec un contact permanent de la plaque de l'étrier sur la membrane de la fenêtre ovale. *Dessin Kristen Wienandt Marzeion – Medical Illustration Sourcebook*

Le complexe tympano-ossiculaire se comporte comme un levier, qui transforme les oscillations du tympan en un mouvement de piston de la platine de l'étrier sur la fenêtre ovale. Le rapport des surfaces tympan/fenêtre ovale ($\approx 20/1$) permet une amplification qui assure le transfert de l'énergie du milieu aérien de l'oreille externe au milieu liquidien de l'oreille interne. Sans cette adaptation d'impédance, une très grande partie de l'énergie acoustique serait perdue. L'oreille moyenne joue également un rôle protecteur contre les stimulations acoustiques de forte intensité. Les muscles de la chaîne tympano-ossiculaire (plus particulièrement le muscle de l'étrier) se contractent par voie réflexe, lorsque l'oreille est

soumise à un niveau sonore supérieur à 70-80 dB. En augmentant la rigidité du système, la contraction musculaire réduit l'énergie transmise à l'oreille interne. Il est à noter que ces boucles réflexes ne sont efficaces que pour des sons de fréquences inférieures à 2000 Hz (Moller 1965). De plus, la contraction maximale n'est atteinte qu'après 35 à 150 ms, respectivement pour des sons forts et des sons dont le niveau d'intensité est proche du seuil de déclenchement du réflexe. Enfin, les muscles impliqués se relâchent par fatigue après quelques minutes. Ainsi, ces réflexes présentent une action limitée de par leur inefficacité contre les bruits impulsionnels, de durée prolongée et dont la composition fréquentielle est trop aigüe.

2.3.L'oreille interne

L'oreille interne assure deux fonctions sensorielles : l'équilibration par le vestibule et l'audition par la cochlée. Cette dernière assure la conversion de la vibration provenant de l'oreille moyenne en un signal bioélectrique, véhiculé par la suite jusqu'au cortex via le nerf auditif.

La cochlée est recouverte d'une paroi osseuse, la capsule otique, présentant deux ouvertures vers l'oreille moyenne : la fenêtre ronde et la fenêtre ovale (**Fig. 1**). Cette dernière est fermée par une membrane qui est en contact permanent avec la platine de l'étrier. En conséquence, la fenêtre ovale reçoit les vibrations mécaniques des osselets, puis les transmet aux liquides de l'oreille interne. La fenêtre ronde facilite, de par son élasticité, la propagation de l'onde le long de la cochlée. En effet, les liquides étant par nature incompressibles, la membrane de la fenêtre ronde se déforme, permettant ainsi aux vibrations d'évoluer sans contraintes. Lorsque les liquides de l'oreille interne sont mis en mouvement par les vibrations de l'étrier, il se forme une onde. Celle-ci débute de la fenêtre ovale et se propage le long de la membrane basilaire, jusqu'à atteindre un maximum d'amplitude à une distance donnée. L'emplacement du pic de résonance dans la cochlée dépend de la fréquence de la vibration. Les sons de basses fréquences font entrer en résonance l'apex de la cochlée (où la membrane basilaire est large et fine), tandis que les sons de hautes fréquences font entrer en résonance la base de la cochlée (où la membrane basilaire est étroite et épaisse). La théorie de l'onde propagée de Von Békésy (Olson, Duifhuis et al.) n'explique pas à elle seule la sélectivité en fréquence de la cochlée, mais introduit la notion de tonotopie, c'est-à-dire la représentation ordonnée des fréquences audibles par l'homme tout au long de la cochlée. Ce n'est que dans les années 70 que Johnstone et Boyle observent chez l'animal vivant, une vibration de la membrane basilaire bien plus ample que celle décrite par Von Békésy (Johnstone, Taylor et al. 1970). A présent, nous savons que cette observation résulte des mécanismes actifs cochléaires

(§ 1.4.1.1).

Situé dans le canal cochléaire, l'organe de Corti (**Fig. 2**), organe sensoriel de la cochlée, est également soumis aux mouvements des liquides cochléaires. Ces mouvements entraînent une déformation, qui conduit à l'ouverture mécanique de canaux cationiques des cellules sensorielles. L'entrée d'ions potassiques dans ces cellules engendre leur dépolarisation et aboutit à la libération de glutamate, neurotransmetteur des fibres nerveuses afférentes (Puel 1995; Nordang, Cestreicher et al. 2000). En se fixant sur les terminaisons dendritiques des neurones primaires, il en découle la génération de potentiels post-synaptiques excitateurs. S'ils atteignent un certain seuil, ceux-ci prendront la forme d'un potentiel d'action au niveau de l'axone périphérique.

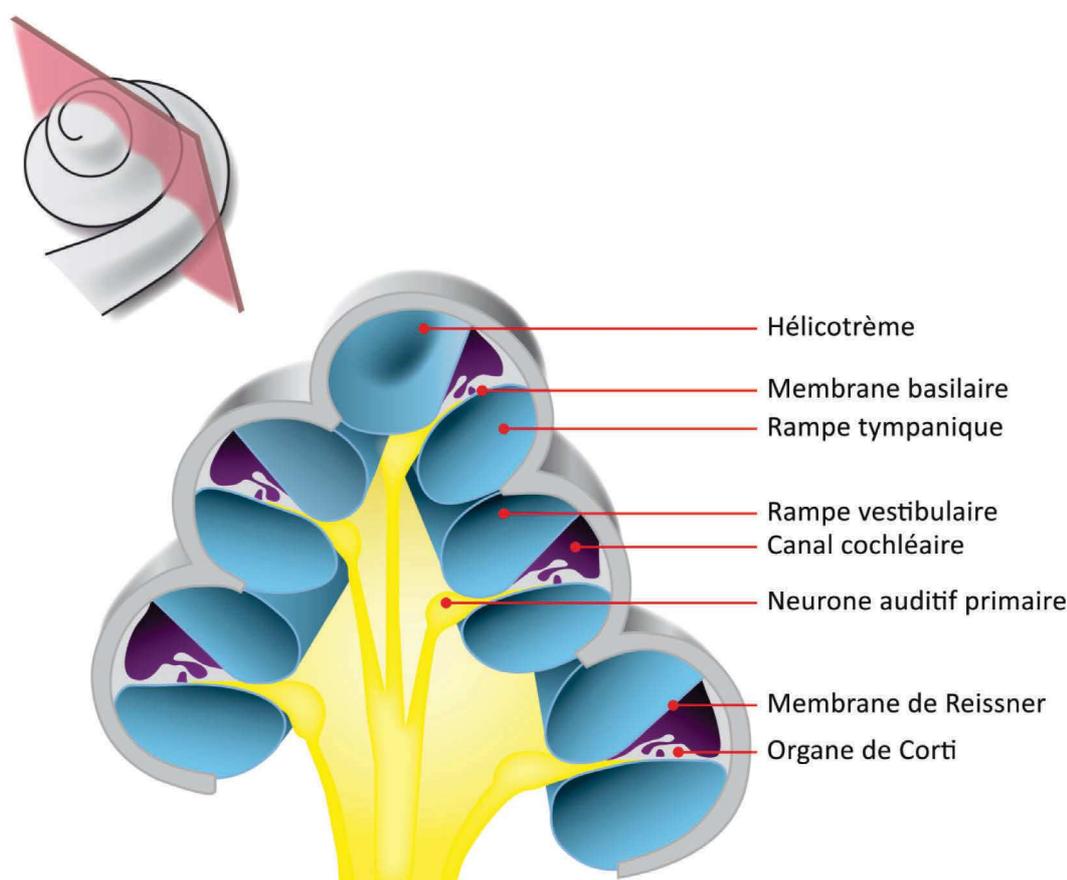


Figure 2 : Coupe transversale de la cochlée. La cochlée se compose de deux rampes et d'un canal, tous trois enroulés en spirale autour d'un axe osseux, le modiolum. La *rampe vestibulaire* et la *rampe tympanique*, emplies de périlymphe (bleu), communiquent entre elles par un petit orifice situé à l'apex de la cochlée, nommé *hélicotrème*. La rampe vestibulaire part de la fenêtre ovale jusqu'à l'apex de la cochlée, où débute la rampe tympanique qui s'étend jusqu'à la fenêtre ronde. Ces rampes sont disposées de part et d'autre du *canal cochléaire*, empli quant à lui, d'endolymphe (violet). Il est séparé de la rampe vestibulaire par la *membrane de Reissner*, et de la rampe tympanique par la *membrane basilaire*. C'est sur cette membrane qu'est situé l'*organe de Corti*, organe sensoriel de la cochlée. Il est innervé par les *neurones auditifs primaires*, lesquels véhiculent le signal bioélectrique ainsi créé, vers les centres supérieurs. *Dessin Antoine Lorenzi*

2.4. L'organe de Corti

Ancré sur la membrane basilaire, il est l'organe neurosensoriel de la cochlée (**Fig. 2**). Sa partie apicale est en contact avec l'endolymphe, liquide crucial pour le fonctionnement de cet épithélium sensoriel. Enfin, il comporte un ensemble de cellules sensorielles (les cellules ciliées), des fibres nerveuses qui y sont connectées, et des structures annexes ou de support, toutes indispensables au maintien de l'intégrité du système (**Fig. 3**).

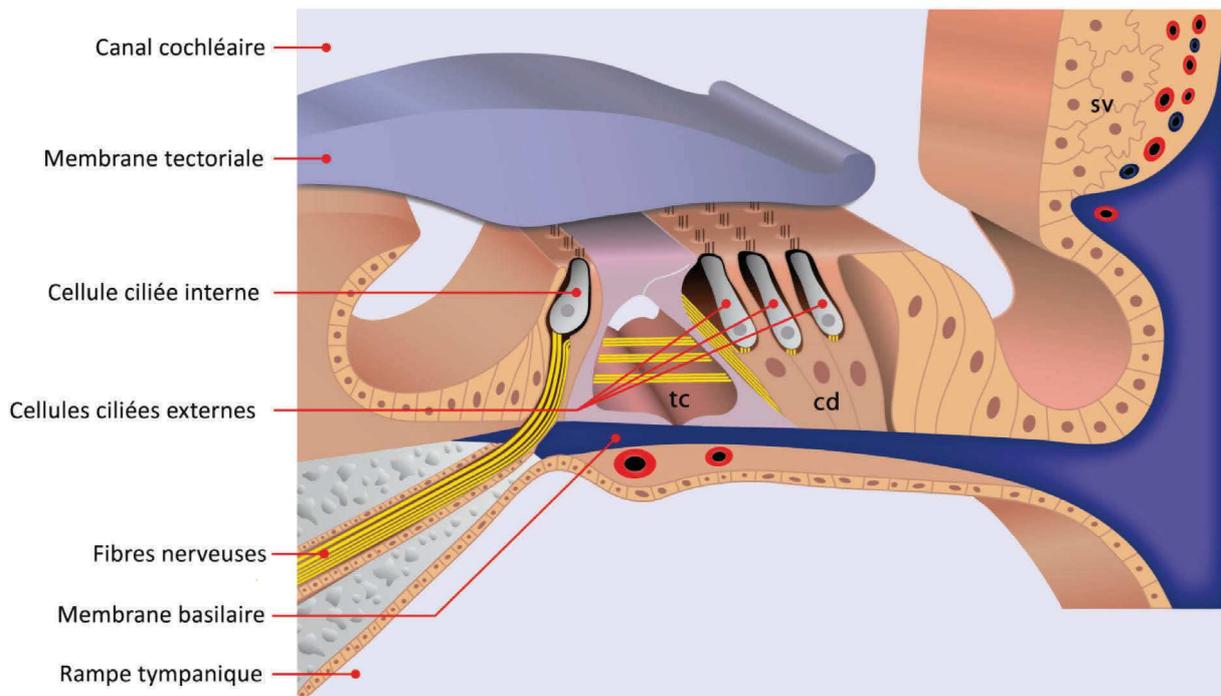


Figure 3 : Coupe transversale de l'organe de Corti. Positionné sur la *membrane basilaire*, l'organe de Corti est bordé sur sa partie externe par la strie vasculaire (*sv*). La *membrane tectoriale*, flottant dans l'endolymphe, coiffe les stéréocils des cellules ciliées. De part et d'autre du tunnel de Corti (*tc*), sont disposées une rangée de *cellules ciliées internes* (CCI) et trois rangées de *cellules ciliées externes* (CCE). Tandis que le corps des CCI est entouré de cellules de soutien, celui des CCE ancrées sur les cellules de Deiters (*cd*), est également en contact avec un liquide dont la composition est proche de celle de la périlymphe. Le pôle apical des cellules ciliées et des cellules annexes forme la lame réticulaire, qui isole le compartiment endolympmatique. Enfin, les projections neuronales innervent les cellules ciliées en traversant la lame spirale puis la membrane basilaire. *Dessin : Antoine Lorenzi*

2.4.1. Les cellules ciliées

Dénommées ainsi par la présence de stéréocils ancrés sur leur pôle apical, les cellules ciliées sont le siège de la transduction mécano-électrique, c'est-à-dire de la transformation de la vibration de la membrane en message nerveux. Il en existe deux types, les cellules ciliées externes (CCE) dotées de propriétés contractiles améliorant la sensibilité et la sélectivité fréquentielle de la cochlée, et les cellules ciliées internes (CCI) responsables de la transduction de l'information sonore. Entourées de cellules de soutien, les cellules ciliées profitent d'un réseau trophique mais également d'un support architectural favorisant leur mobilité. Enfin, leur

environnement liquidien est essentiel au bon fonctionnement des mécanismes de transduction. Le pôle apical des cellules baigne dans l'endolymphe, dont la concentration élevée en cations potassiques est assurée par la strie vasculaire. A l'inverse, la partie basale baigne dans un liquide similaire à la périlymphe.

2.4.1.1. Les cellules ciliées externes : mécanisme actif ou électromobilité

Les cellules ciliées externes (CCE), au nombre de 12500 environ chez l'homme, sont disposées en trois rangées sur la partie externe du tunnel de Corti (**Fig. 3**). Bien qu'elles bénéficient de propriétés de mécano-transduction, elles ne semblent pas convoyer d'informations sonores. En revanche, elles jouent un rôle essentiel dans un mécanisme actif, visant à amplifier localement la vibration de la membrane basilaire. Sous l'action des vibrations, la membrane tectoriale oscille, entraînant les stéréocils des cellules ciliées qui y sont ancrés. Ces mouvements ciliaires engendrent la dépolarisation de la cellule par l'entrée d'ions potassiques (K^+), provenant de l'endolymphe. Cela modifie la conformation de la prestine, moteur protéique à l'origine de l'électromobilité (Zheng, Shen et al. 2000). Ce mécanisme permet une amplification active et locale de l'ordre de 40 à 60 dB. Associées aux propriétés passives des structures cochléaires, les propriétés contractiles des cellules ciliées externes sont à l'origine de la sensibilité et de la sélectivité fréquentielle accrue des sons de faible et moyenne intensité.

2.4.1.2. Les cellules ciliées internes

Les cellules ciliées internes, au nombre de 3500 environ chez l'homme, sont disposées en une rangée sur la partie interne du tunnel de Corti (**Fig. 3**). Véritables cellules sensorielles, elles assurent par le jeu de la transduction, la transformation des oscillations mécaniques en signal bioélectrique. Sous l'action des vibrations de la membrane basilaire, la membrane tectoriale entre en contact avec la touffe ciliaire des cellules ciliées, engendrant l'entrée de cations potassiques et ainsi, la dépolarisation de la cellule. Les modifications de polarisation se traduisent par l'ouverture de canaux calciques. Cette dernière initie la libération de glutamate (neurotransmetteur excitateur) au niveau de la fente synaptique, espace entre les terminaisons des neurones auditifs primaires et les CCI (Moser and Beutner 2000; Glowatzki and Fuchs 2002). La libération de glutamate active les récepteurs AMPA, disposés sur la membrane des fibres afférentes, générant un courant post-synaptique excitateur. S'il atteint un certain seuil, celui-ci prendra la forme d'un potentiel d'action au niveau de l'axone périphérique.

2.4.1.3. Innervation de l'organe de Corti

L'organe de Corti, doublement innervé, reçoit les terminaisons dendritiques des neurones auditifs primaires, ainsi que les terminaisons axonales provenant des structures médianes et latérales du complexe olivaire supérieur. L'innervation afférente provient des neurones auditifs primaires, dont le prolongement périphérique se termine dans l'organe de Corti. On distingue les neurones ganglionnaires de type I et II, innervant respectivement les cellules ciliées internes et externes (Spoendlin 1969; Kiang, Rho et al. 1982; Brown 1987).

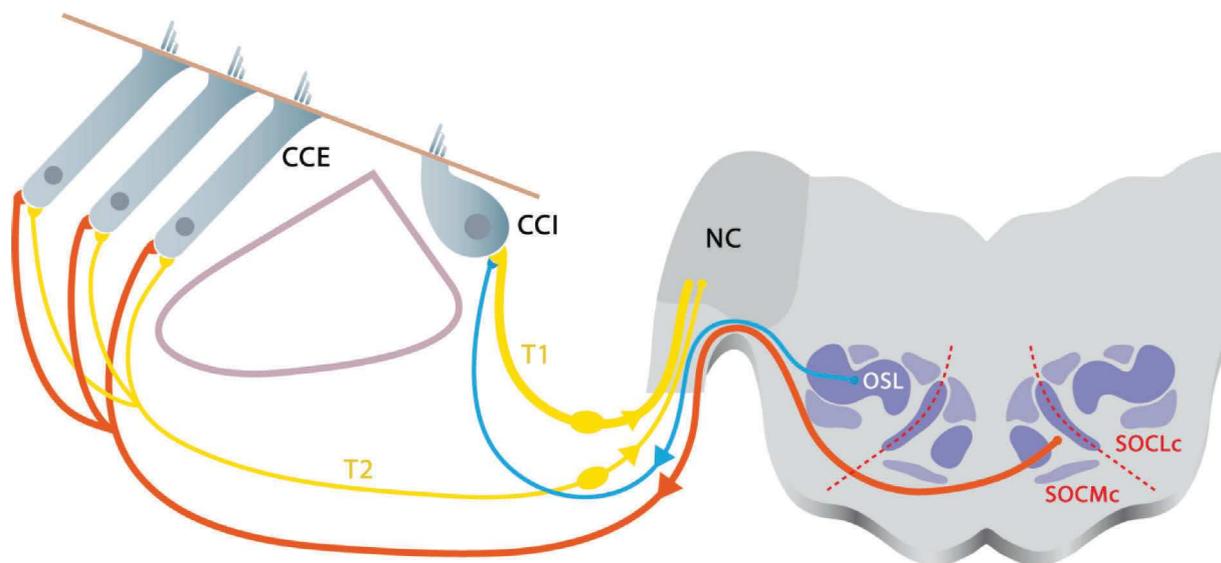


Figure 4 : Innervation de l'organe de Corti. Les dendrites des neurones auditifs de type I (*T1*) et II (*T2*) contactent respectivement les cellules ciliées internes (*CCI*) et les cellules ciliées externes (*CCE*). Cet ensemble forme le processus afférent aboutissant dans les noyaux cochléaires (*NC*). Le système efférent médian, issu du complexe olivo-cochléaire médian controlatéral (*SOCMc*), projette des terminaisons axonales vers les *CCE*. Enfin, l'olive latérale (*OSL*) projette des efférences vers les terminaisons dendritiques des neurones primaires afférents de type I. Les pointillés rouges marquent la délimitation des parties médianes (*SOCM*) et latérales (*SOCL*) du système olivo-cochléaire. *Dessin : Antoine Lorenzi*

La fonction des afférences de type II est mal connue. En revanche, celle des neurones auditifs de type I est la transmission nerveuse de l'information sonore. L'innervation descendante (ou efférente), émane des neurones du complexe olivaire, ceux de la partie médiane innervent directement les cellules ciliées externes, tandis que ceux de la partie latérale innervent les terminaisons dendritiques des fibres afférentes connectées aux cellules ciliées internes (**Fig. 4**). Les efférences exercent un rôle crucial dans la régulation des mécanismes cochléaires. Nous aborderons notamment le rôle de l'efférence médiane dans le paragraphe 2.2.6.

2.5. Le codage des aspects fréquentiels et temporels

Le codage de la fréquence repose sur deux mécanismes : 1) la tonotopie cochléaire et 2)

le verrouillage de phase. Le premier résulte de mécanismes passifs, liés à la conformation des structures cochléaires, et un mécanisme actif lié à l'électromobilité des cellules ciliées externes. Ainsi, chaque portion cochléaire répondra spécifiquement à un stimulus de fréquence déterminée. A la tonotopie s'ajoute, pour des fréquences inférieures à 3 kHz, le mécanisme de verrouillage de phase, c'est-à-dire la faculté de la cellule ciliée interne à se dépolariiser-repolariser en phase avec la fréquence du stimulus (Russell and Sellick 1983; Palmer and Russell 1986; Sumner and Palmer 2012). Au-delà d'1 kHz, la synchronisation tend à s'amenuiser car la constante de temps membranaire empêche la membrane plasmique de suivre en phase les cycles de la stimulation. Au-delà de 3 kHz, la synchronisation est presque nulle ; la composante lente (ou continue) devient prédominante et les cellules ciliées internes codent uniquement l'enveloppe du stimulus sonore (**Fig. 5**).

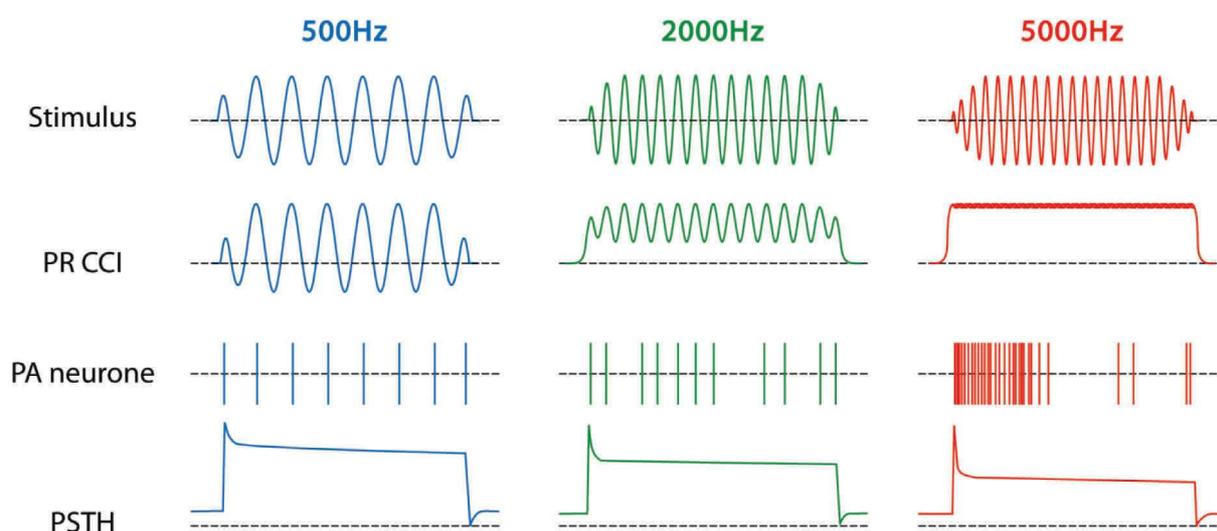


Figure 5 : Schématisation du codage fréquentiel lié au verrouillage de phase, et de la réponse neurale. La première ligne est une représentation temporelle de trois sons de fréquence 500Hz, 2000 Hz puis 5000 Hz. La seconde ligne montre le comportement du potentiel récepteur de la cellule ciliée interne (*PR CCI*), témoin des cycles de dépolariisation-repolarisation, en réponse à ces stimuli. La troisième ligne présente la répartition des potentiels d'action générés au niveau des neurones ganglionnaires de type I (*PA neurone*). Enfin, la dernière ligne représente l'histogramme de temps post-stimulus (*PSTH*) qui témoigne de la répartition des potentiels d'action dans le temps. *Dessin : Antoine Lorenzi*

Le verrouillage de phase est également un indice d'ordre temporel qui apporte une notion de synchronisation. De plus, les neurones ganglionnaires ont des réponses dites primaires, pouvant être illustrées par un histogramme temporel qui indique la distribution des potentiels d'action d'une fibre avant, durant et après la présentation de la bouffée sonore. Les neurones auditifs primaires ont des réponses primaires caractérisées par 1) une augmentation brusque du nombre de potentiels d'action, 2) suivie d'une diminution progressive pour atteindre une valeur constante (plateau) et enfin 3) le retour au niveau de l'activité spontanée, peu après l'arrêt de la

stimulation. Ces étapes suggèrent l'apport d'indices temporels tels que le commencement, la durée et l'arrêt de la stimulation (**Fig. 5**).

Le passage de l'état 1 à 2 de la réponse primaire, constitue une forme d'adaptation des neurones et semble indépendante de l'activité spontanée des fibres. En revanche, l'adaptation est moins marquée pour les fibres dont la fréquence caractéristique est inférieure à 1500 Hz (Sumner and Palmer 2012). Cela s'explique très certainement par leur faculté à décharger par verrouillage de phase, mais également par la diversité des populations de neurones. Cette adaptation périphérique aurait des implications importantes dans le traitement des indices auditifs au niveau des structures supérieures.

2.6. Le codage de l'intensité

En l'absence de stimulation acoustique, les fibres de type I sont spontanément actives, résultat d'une libération aléatoire de neurotransmetteurs par les cellules ciliées internes (Kiang 1965). Sur la base de cette activité spontanée, deux sous-classes de fibres ont été décrites chez le chat (Liberman and Kiang 1978; Fekete, Rouiller et al. 1984). Les fibres de haute activité spontanée génèrent un nombre de potentiels d'action supérieur ou égal à 18 par seconde. A l'inverse, les fibres de basse et moyenne activité spontanée génèrent un nombre de potentiels d'action inférieur à 18 par seconde. Les fibres dites de basse activité généreraient moins de 0,5 potentiels d'action par seconde. Tant que le niveau de stimulation est inférieur au seuil de réponse de la fibre, celle-ci reste à son niveau d'activité spontanée. Lorsque le niveau d'intensité des stimulations acoustiques augmente, le nombre de potentiels d'action des fibres augmente. Mais rapidement, le taux de décharge de la fibre atteint un niveau de saturation qui n'évolue plus avec le niveau d'intensité de la stimulation. La dynamique de codage en intensité d'une fibre (de 20 à 40 dB) n'est pas en rapport avec la dynamique en intensité du champ auditif humain (de 100 à 120 dB). Pour assurer le codage de l'ensemble de la dynamique auditive, chaque cellule ciliée interne est innervée par une vingtaine de fibres afférentes (Spoendlin 1969; Liberman 1980). Ainsi, outre l'augmentation du rythme de décharge des fibres, une augmentation d'intensité implique le recrutement des fibres à bas seuil (haute activité spontanée), sensibles aux niveaux d'intensité compris entre 0 et 20 dB SPL. Elle implique également le recrutement de fibres à moyen et haut seuil (moyenne et basse activité spontanée), respectivement sensibles aux sons de 20 à 40 dB SPL et 20 à 60 dB SPL. Au-delà de ces intensités, la perte de sélectivité engendre le recrutement de neurones des zones cochléaires adjacentes, notamment les plus basales.

3. Le système auditif central

Le système nerveux auditif central est une structure complexe, organisée afin de procéder au transfert, au codage et à l'analyse des potentiels d'action d'origine périphérique. Cette complexité s'appuie notamment sur une richesse cellulaire croissante, de la périphérie vers les centres supérieurs. Le message nerveux est relayé à quatre niveaux essentiels :

- Le tronc cérébral comportant les noyaux cochléaires (NC) et le complexe olivaire supérieur (COS),
- Le mésencéphale contenant le lémnisque latéral (LL) et le colliculus inférieur (CI),
- Le diencephale constitué du corps genouillé médian thalamique (CGM),
- Le cortex auditif.

Une caractéristique remarquable des voies et relais nerveux, est la conservation de la tonotopie d'origine cochléaire ; on parle de projections cochléotopiques. Les neurones répondant à une fréquence préférentielle sont regroupés dans une région donnée et les différentes zones sensibles à une même fréquence sont elles-mêmes organisées topographiquement. Une seconde caractéristique est la présence, dès les premiers relais nerveux, d'échanges d'informations nerveuses provenant des deux oreilles. Ces confrontations sont à l'origine des indices binauraux qui sont d'une importance cruciale pour la localisation sonore, ou encore la compréhension en milieu bruyant. Enfin, il existe une forme de rétrocontrôle exercé par le cortex sur les relais inférieurs, entre les relais nerveux eux-mêmes, mais également sur l'activité de l'organe périphérique. Ces voies permettent une modulation passive et/ou active des informations auditives afférentes à tous les niveaux.

3.1. Le noyau cochléaire

Premier relai obligatoire des voies auditives afférentes, le noyau cochléaire s'illustre par une grande variété de réponses, liée à sa diversité cellulaire. Ainsi, il procède à une mise en forme des caractéristiques des influx nerveux périphériques, afin qu'ils soient intégrés et traités dans les centres supérieurs. Le noyau cochléaire reçoit ses principales afférences des neurones auditifs primaires. Ceux-ci se divisent dès l'entrée en deux branches : l'une ascendante, antérieure et l'autre descendante, postérieure (Brawer and Morest 1975; Fekete, Rouiller et al. 1984; Brown, Berglund et al. 1988). Le noyau cochléaire reçoit également des efférences, provenant des relais supérieurs, dont les fonctions sont méconnues.

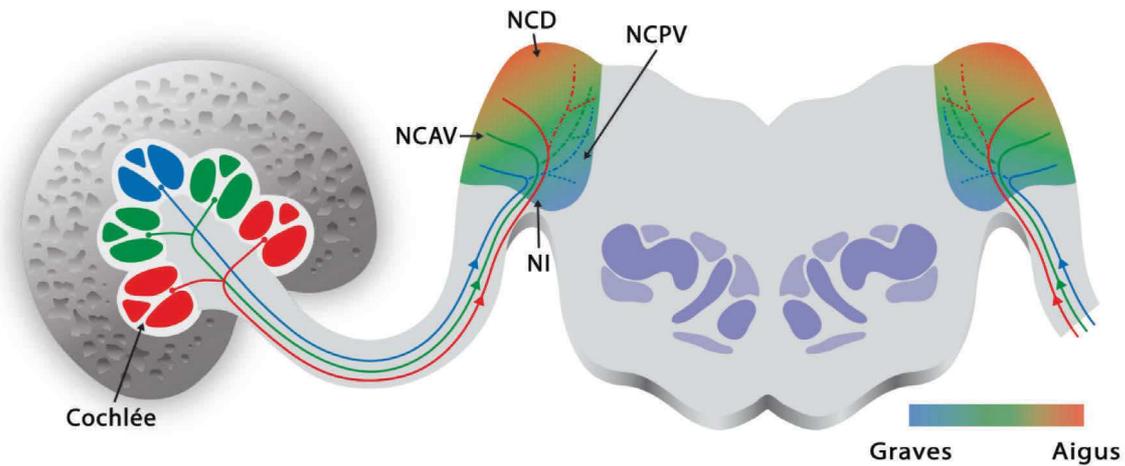


Figure 6 : Schématisation des afférences périphériques du noyau cochléaire. Les neurones ganglionnaires de type I mettent en lien les cellules ciliées internes de la *cochlée* et le noyau cochléaire, formant le nerf auditif. A son entrée, dans le noyau interstitiel (*NI*), le nerf auditif se scinde en deux, 1) la branche ascendante innerve principalement le noyau cochléaire antéro-ventral (*NCAV*), 2) la branche descendante innerve le noyau cochléaire dorsal (*NCD*) et 3) les collatérales de la branche descendante innervent le noyau cochléaire postéro-ventral (*NCPV*). Les couleurs rouge, vert puis bleu marquent la tonotopie cochléaire et sa projection dans le noyau cochléaire. Ce dernier présente une organisation tonotopique selon un axe dorso-ventral. *Dessin : Antoine Lorenzi*

Le noyau cochléaire est divisé en trois grandes zones, délimitées selon la constitution cellulaire et les propriétés de ses différents neurones. Ainsi, on distingue le noyau cochléaire antéro-ventral (*NCAV*) qui reçoit la branche ascendante, et le noyau cochléaire postéro-ventral (*NCPV*) qui reçoit des collatérales de la branche descendante. Ces dernières se terminent dans le noyau cochléaire dorsal (*NCD*) (Osen 1969; Hackney, Osen et al. 1990). En conséquence, le noyau présente une tonotopie selon un axe dorso-ventral (Fekete, Rouiller et al. 1984; Ryugo and Rouiller 1988; Leake and Snyder 1989; Leake, Snyder et al. 1992). (**Fig. 6**)

Bien que le noyau cochléaire reçoive ses principales afférences des fibres ganglionnaires, il est aussi le lieu de projection de fibres efférentes d'origine plus centrale, et d'un réseau intrinsèque qui lie ses différentes structures (Wickesberg and Oertel 1988). Le fonctionnement et le rôle de ses circuits est mal connu, mais ils modulent très certainement l'activité de ce noyau. Il existe au niveau du *NCAV* des contacts synaptiques avec 1) les fibres provenant de l'olive supérieure latérale (*OSL*), principalement ipsilatérale (Cant and Morest 1978), 2) des fibres collatérales du faisceau olivo-cochléaire médian (Ryan, Keithley et al. 1990), 3) les fibres du noyau cochléaire controlatéral (Wenthold 1987). Au sein du *NCPV*, il y a des connexions avec 1) le colliculus inférieur (Kane and Conlee 1979), 2) les fibres provenant de l'*OSL* ipsi- et controlatérale ainsi que les noyaux péri-olivaires (Kane 1977), 3) le noyau cochléaire controlatéral (Wenthold 1987). Enfin, au sein du *NCD* des efférences proviennent des colliculi inférieurs et des lemnisques latéraux bilatéraux ((Kane 1977; Kane and Conlee

1979). Ces efférences d'origine controlatérale, suggèrent une implication dans l'analyse binaurale, mais qui reste encore méconnue.

3.1.1. Cytoarchitecture du noyau cochléaire

Le NCAV contient essentiellement des cellules « en buisson », en référence à la morphologie de leur arbre dendritique (classification de Golgi). Ces cellules se distinguent en deux sous-populations : les cellules sphériques de grande taille, situées dans la partie la plus antérieure, et les cellules globulaires dont les noyaux sont relativement excentrés, puisqu'ils se situent au niveau de la zone d'entrée des fibres du nerf auditif (noyaux interstitiels). A ce même niveau, sont également présentes des cellules étoilées, les cellules multipolaires, situées à cheval sur le NCAV et le NCPV. Ce dernier comporte dans sa partie la plus postérieure des cellules pieuvres, ou cellules octopus. Enfin, le NCD présente sur son pourtour des cellules granulaires et des petites cellules. Une bande circonscrite au pourtour, contient des cellules pyramidales ou fusiformes. Enfin dans la partie plus profonde et ventrale du NCD, se distinguent des cellules dites géantes et des petites cellules (Osen 1969; Wouterlood and Mugnaini 1984; Hackney, Osen et al. 1990).

3.1.2. Réponses cellulaires et propriétés fonctionnelles

Grâce à sa richesse cellulaire, le noyau cochléaire est à l'origine d'une grande diversité de réponses physiologiques, contrairement aux fibres du nerf auditif dont les réponses sont plus stéréotypées. En revanche, les fibres semblent toutes conserver leur spécificité à répondre à une fréquence caractéristique, même s'il existe quelques variations. Les cellules en buisson du NCAV ont des réponses primaires, similaires à celles des neurones ganglionnaires, ou des réponses primaires échanrées. Ces dernières se différencient des réponses primaires par une chute brutale du nombre de potentiels d'actions, observée juste après le pic marquant le début de la stimulation. Les cellules étoilées (NCAV et NCPV) ont quant à elles, des réponses en dent de scie dont l'enveloppe est similaire à celle des réponses primaires, mais qui sont caractérisées par des pics multiples à intervalles réguliers, non corrélés à la fréquence du stimulus. Les cellules pieuvres du NCD présentent des réponses transitoires, reconnaissables par une augmentation brusque du nombre de potentiels d'action, suivie d'un retour au niveau d'activité spontanée. Enfin, les cellules fusiformes présentent deux types de réponse. D'une part, les réponses de nature inhibitrice appelées réponses « croissantes », ne présentent pas de pic de décharge, mais une augmentation progressive du nombre de potentiels d'action. D'autre part, les réponses « avec pause », présentent un pic de décharge, puis une pause avant le retour

à une valeur constante de potentiels d'action.

3.1.3. Codage en fréquence

Du fait de la projection organisée des fibres d'origine périphérique, le noyau cochléaire dispose lui aussi d'une organisation fréquentielle définie ; les basses fréquences sont représentées ventralement et les hautes fréquences à un niveau plus dorsal. A un niveau cellulaire, les différents neurones conservent une réponse limitée à une gamme de fréquences ; certains neurones ont même une réponse en fréquences plus étroite. Enfin, la conservation du codage en verrouillage de phase, favorise l'analyse fréquentielle. Le verrouillage de phase reste limité aux fréquences inférieures à 3-4 kHz pour les cellules en buisson, et inférieures à 1 kHz pour les cellules octopus et étoilées. Les cellules du noyau dorsal présentent une capacité de synchronisation très faible (Rose, Brugge et al. 1967; Goldberg and Brownell 1973; Britt 1976; Koppl 1997).

3.1.4. Codage temporel

Les neurones à réponse transitoire pourraient faciliter l'analyse temporelle, car le pic initial pourrait représenter un indice de synchronisation fiable. Les cellules globulaires et sphériques codent, quant à elles, toute la durée du stimulus alors que les cellules fusiformes coderaient principalement le début (*onset*) du stimulus et son arrêt (*offset*, Oertel 1999). Ainsi, le codage temporel s'appuie sur la diversité des réponses des cellules constituant les noyaux cochléaires, et également sur la capacité de verrouillage de phase. Cette synchronisation robuste, bien représentée dans ces cellules, pourrait faciliter l'analyse temporelle.

3.1.5. Codage du niveau d'intensité

A l'image des afférences périphériques, l'intensité est codée par le recrutement des fibres d'une même population et par l'augmentation du nombre de décharges. De plus, les cellules à réponses transitoires présenteraient la particularité d'avoir une dynamique pouvant atteindre 80 dB sans adaptation (Sullivan and Konishi 1984; Rhode and Smith 1986; MacLeod and Carr 2007).

3.2. Le complexe olivaire supérieur (COS)

Situé dans la partie plus ventrale du tronc cérébral, le COS est non seulement le lieu de la première et réelle convergence des informations auditives provenant des deux oreilles, mais

également d'afférences agissant directement sur le fonctionnement périphérique pour protéger les structures cochléaires (réflexe stapédien §1.2) et contrôler l'activité des cellules ciliées. Il reçoit ses principales afférences des noyaux cochléaires mais il accueille également des projections de structures supérieures, telles que le colliculus inférieur, le thalamus ou encore le cortex auditif (Thompson and Schofield 2000; Coomes and Schofield 2004; Schofield and Coomes 2006).

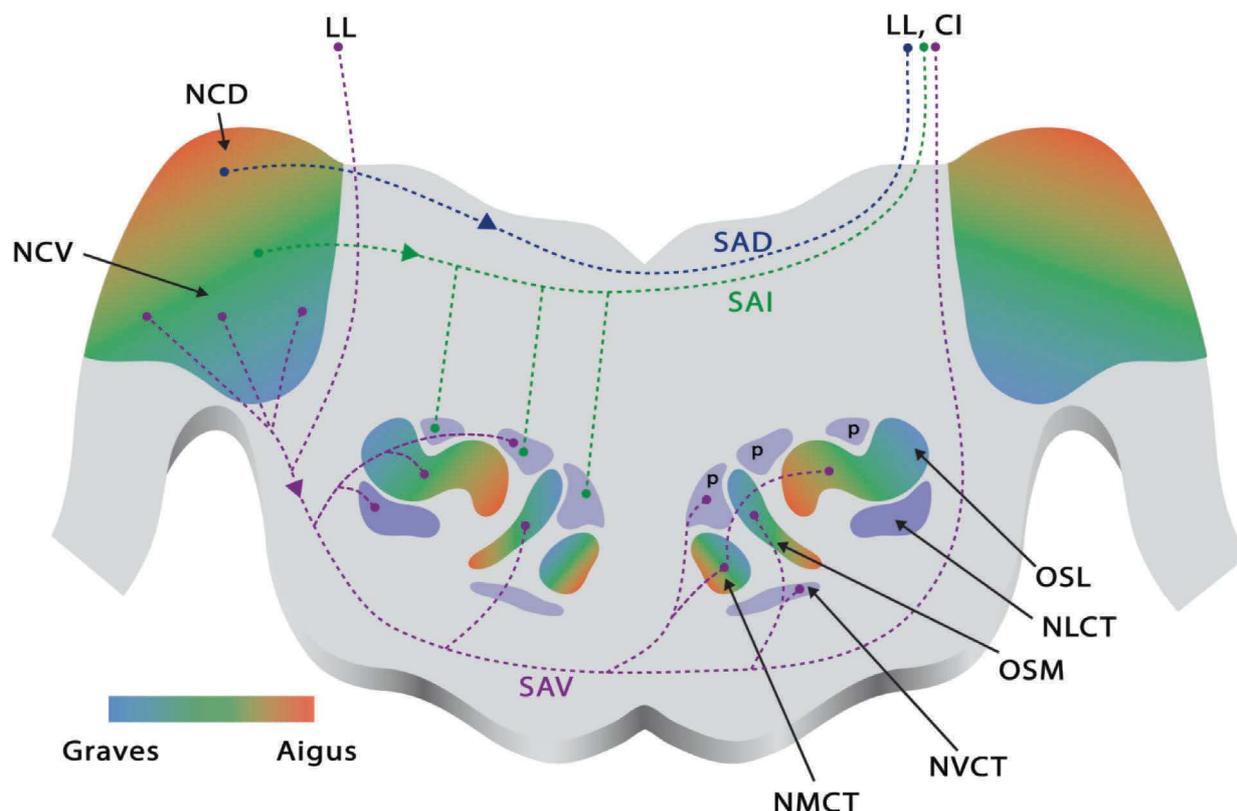


Figure 7: Schématisation des afférences principales du complexe olivaire supérieur. La partie ventrale des noyaux cochléaires (*NCV*) émet, via la strie acoustique ventrale (*SAV*) représentée ici en pointillés violets, des projections vers : le noyau médian du corps trapézoïde controlatéral (*NMCT*), le noyau ventral du corps trapézoïde controlatéral (*NVCT*), le noyau latéral du corps trapézoïde ipsilatéral (*NLCT*), les deux olives supérieures médianes (*OSM*), les deux olives supérieures latérales (*OSL*), les deux lemnisques latéraux (*LL*) et le colliculus inférieur controlatéral (*CI*). Les cellules octopus du noyau cochléaire postéro-ventral innervent, via la strie acoustique intermédiaire (*SAI*) représentée ici en pointillés verts, les noyaux péri-olivaires ipsilatéraux (*p*) les plus dorsaux ainsi que le lemnisque latéral controlatéral. Enfin, le noyau cochléaire dorsal (*NCD*) émet des projections vers le lemnisque latéral et le colliculus inférieur controlatéral, via la strie acoustique dorsale (*SAD*) représentée ici en pointillés bleus. Enfin les dégradés de couleurs, du bleu au rouge, traduisent l'organisation tonotopique des structures ; les fréquences graves étant représentées en bleu, les fréquences aiguës en rouge. Dessin : Antoine Lorenzi

Le complexe olivaire est constitué de trois noyaux principaux: l'olive supérieure latérale (*OSL*), l'olive supérieure médiane (*OSM*) et le noyau médian du corps trapézoïde (*NMCT*). Les noyaux péri-olivaires (*NPO*) sont disposés sur le pourtour des noyaux principaux. Les trois noyaux principaux reçoivent leurs principales afférences de la partie ventrale des deux noyaux

cochléaires, via la strie acoustique ventrale (ou corps trapézoïde). Les parties plus dorsales des noyaux cochléaires émettent des projections vers les NPO dorsaux, le lémnisque latéral et le colliculus controlatéral, et ce, via les stries acoustiques intermédiaires et dorsales (**Fig. 7**) (Moore 2000; Oliver 2000; Thompson and Schofield 2000; Simon, Perrot et al. 2009; Pickles).

3.2.1. L'olive supérieure latérale (OSL)

3.2.1.1. Cytoarchitecture

Caractérisée par une forme en S, l'OSL est essentiellement composée de neurones fusiformes multipolaires. Elle reçoit ses principales afférences excitatrices des cellules globulaires et sphériques du NCAV ipsilatéral, ainsi que des afférences inhibitrices du NCAV controlatéral via une première connexion dans le NMCT. L'OSL comprend également des neurones multiplanaires, des neurones marginaux et des petits neurones innervés par les cellules étoilées du NCAV mais également par certaines cellules du NCPV (Moore 2000; Thompson and Schofield 2000). Cette afférentation dispose d'une représentation fréquentielle organisée, qui suit un axe latéro-médial; les basses fréquences étant en position latérale (Goldberg and Brown 1969; Guinan 1972; Tsuchitani 1977).

3.2.1.2. Propriétés fonctionnelles

Les neurones de l'OSL répondent essentiellement à des stimulations binaurales. La plupart sont excités par une stimulation ipsilatérale et inhibés par une stimulation controlatérale (neurones de type EI). La courbe du taux de décharge en fonction de l'intensité des cellules EI est croissante pour une stimulation binaurale ; si on fixe l'intensité du stimulus controlatéral et qu'on augmente progressivement celle du stimulus ipsilatéral, le nombre de potentiels d'actions augmente d'autant plus que l'intensité du stimulus controlatéral est faible (Boudreau and Tsuchitani 1970). Ainsi, il est couramment admis que ces neurones répondent à des différences interaurales d'intensité (DII). Leurs réponses dépendent également du délai d'arrivée des stimuli ; si le délai d'arrivée du signal controlatéral diminue, la réponse est inhibée, ce qui se traduit par une diminution du nombre de potentiels d'action de la cellule (Caird and Klinke 1983). Les neurones EI ont généralement une sélectivité étroite et leur fréquence caractéristique est supérieure à 1 kHz. De manière plus marginale, les neurones de fréquences caractéristiques basses (<1200 Hz) répondraient à des stimulations binaurales de type EI, mais seraient sensibles à des différences interaurales de temps, probablement par leur

faculté à répondre en phase avec le stimulus. (Finlayson and Caspary 1991; Joris and Yin 1995; Batra, Kuwada et al. 1997; Tollin and Yin 2005; Grothe, Pecka et al. 2010). L'OSL traiterait préférentiellement la DII et serait impliquée, de ce fait, dans la localisation des sons de hautes fréquences dans l'espace. Selon les espèces, leur développement ou leur mode de vie, l'OSL serait plus ou moins développé au détriment de l'OSM.

3.2.2. L'olive supérieure médiane (OSM)

3.2.2.1. Cytoarchitecture

L'OSM est principalement constituée de trois types de neurones : fusiformes, multipolaires et marginaux. En position latérale, elle reçoit des afférences, principalement des neurones sphériques du NCAV ipsilatéral et, en position plus médiane, des neurones sphériques du NCAV controlatéral (Moore 1991; Smith, Joris et al. 1993; Thompson and Schofield 2000). A l'image de l'OSL, l'OSM dispose d'une organisation tonotopique selon un axe dorso-ventral; les fréquences graves étant représentées sur la partie dorsale (Guinan 1972; Muller 1990; Baumann, Lehnert et al.) (Fig. 7).

3.2.2.2. Propriétés fonctionnelles

Une grande majorité des cellules de l'OSM, connectées par des afférences provenant des deux oreilles (neurones EE), répondent préférentiellement à des stimulations binaurales (Goldberg and Brown 1969; Guinan 1972; Guinan 1972). De plus, elles semblent peu sensibles aux différences interaurales d'intensité. Les neurones de fréquence caractéristique basse sont très sensibles aux différences interaurales de temps (DIT) ; leur taux de décharge augmente lorsque les deux oreilles sont stimulées avec un délai caractéristique, propre à chaque neurone (Caird and Klinke 1983; Joris 1996). Cette caractéristique de codage de l'OSM pourrait être un indicateur important dans la localisation de source dans l'espace et/ou un détecteur de coïncidence de phase des signaux. Enfin, certaines cellules de l'OSM, de type EI (ou IE) et de fréquence caractéristique haute, seraient sensibles aux DII (Goldberg and Brown 1969).

3.2.3. Le noyau du corps trapézoïde médian (NMCT) et les noyaux péri-olivaires (NPO)

En position la plus médiane du COS, le NMCT reçoit ses principales afférences des cellules globulaires du NCAV controlatéral, et ce, avec une organisation tonotopique (**Fig. 7**).

La majorité des neurones qui composent le NMCT ont des réponses primaires, similaires à celles des neurones ganglionnaires de type I (Guinan 1972; Guinan 1972), et conserveraient une bonne représentation du phase-locking jusqu'à 2 kHz (Smith, Joris et al. 1998). Les fonctions du NMCT, bien que non élucidées, seraient 1) de moduler par inhibition divers noyaux du COS à partir des noyaux controlatéraux, et 2) de participer au codage de la durée d'une stimulation (Kadner, Kulesza et al. 2006).

Les NPO, situés au pourtour des noyaux principaux, reçoivent leurs principales afférences de collatérales d'axones provenant de la strie acoustique ventrale et intermédiaire (**Fig. 7**). Plus précisément, les NPO dorsaux reçoivent des projections axonales, originaires des cellules octopus du NCPV. Les NPO joueraient un rôle modulateur au sein du COS et seraient le point de départ de certaines efférences vers la cochlée et les noyaux cochléaires (Warr 1975; Guinan, Warr et al. 1983; Campbell and Henson 1988; Brown and Levine 2008).

3.2.4. Les efférences médiale et latérale

Les efférences olivo-cochléaires se projetant au niveau de l'organe de Corti, auraient un rôle régulateur et protecteur en agissant sur l'activité des cellules sensorielles et de certains neurones ganglionnaires (Pujol 1994; Ciuman 2010). La cytoarchitecture neuronale du SOC ainsi que l'organisation des projections, a permis de scinder le système olivo-cochléaire en deux, selon un axe ventro-dorsal passant au centre de l'OSM (**Fig. 4**). La partie latérale (COSL), constituée principalement de neurones fusiformes se projette principalement dans la cochlée ipsilatérale. La partie ventro-médiale (COSM), quant à elle, comporte des cellules multipolaires, dont les axones se projettent principalement dans la cochlée controlatérale (Warr 1975).

Par le principe de « traçage rétrograde », technique visant à retracer le parcours d'une fibre de son point d'arrivée à son point d'origine, il a été possible de préciser le type de contact établi par les efférences dans la cochlée. Ainsi, les efférences non myélinisées, émises par le SOCL, se projettent sur les boutons synaptiques des fibres ganglionnaires afférentes de type I, c'est-à-dire celles contactant les cellules ciliées internes. Les fibres émises par le SOCM, myélinisées, se projettent directement sur la partie basale des cellules ciliées externes (Bredberg 1977; Guinan, Warr et al. 1983; Ciuman 2010). Bien que la fonction de l'efférence latérale soit étudiée, son fonctionnement et son rôle restent difficiles à déterminer. Son rôle plus probable serait une modulation de l'activité des fibres afférentes de type I (Ruel, Nouvian et al. 2001 ; Groff and Liberman 2003; Le Prell, Shore et al. 2003 ; Le Prell, Dolan et al. ; Le Prell, Hughes et al. 2014). L'étude de Groff visait à stimuler des zones du LSO, via le

colliculus inférieur (qui émet des projections vers le LSO). Suite à la stimulation, une modification à long terme du potentiel d'action composite des fibres afférentes de type I apparaît, et ce, sans que l'activité des cellules ciliées ne soit modifiée. Cela écarte ainsi une éventuelle stimulation du MSO et une possible activation du système efférent latéral.

3.2.4.1. Architecture des voies réflexes efférentes médianes

Leurs points d'origine se situent dans la partie la plus ventrale du SOC, notamment au niveau du NVCT. Recevant leurs principales afférences du NCV controlatéral, les neurones du SOCM ont été divisés en deux groupes, selon l'oreille à laquelle ils répondent préférentiellement. Ainsi, se distinguent les unités neuronales répondant à l'oreille ipsilatérale (unités IPSI) et celles répondant lorsque l'oreille controlatérale est stimulée (unités CONTRO) (Robertson and Gummer 1985; Liberman and Brown 1986). Un faible pourcentage de neurones répondrait à la fois à une stimulation controlatérale et ipsilatérale. Le corps cellulaire des unités IPSI se situe dans le SOCM, à l'opposé de la cochlée qu'ils innervent, alors que celui des unités CONTRO est disposé du même côté. Environ 2/3 des axones se projetant dans la cochlée proviennent des unités IPSI, et 1/3 proviennent des unités CONTRO (Liberman and Brown 1986). De cette architecture ont été définis deux sous-réseaux, à savoir le réseau croisé cochlée→NCV→SOCM controlatéral (unités IPSI)→CCE et le réseau non croisé cochlée→NCV→SOCM ipsilatéral (unités CONTRO)→CCE. Il est à noter que le SOCM est également innervé par le NCV ipsilatéral, mais dans une plus faible proportion (**Fig. 8**).

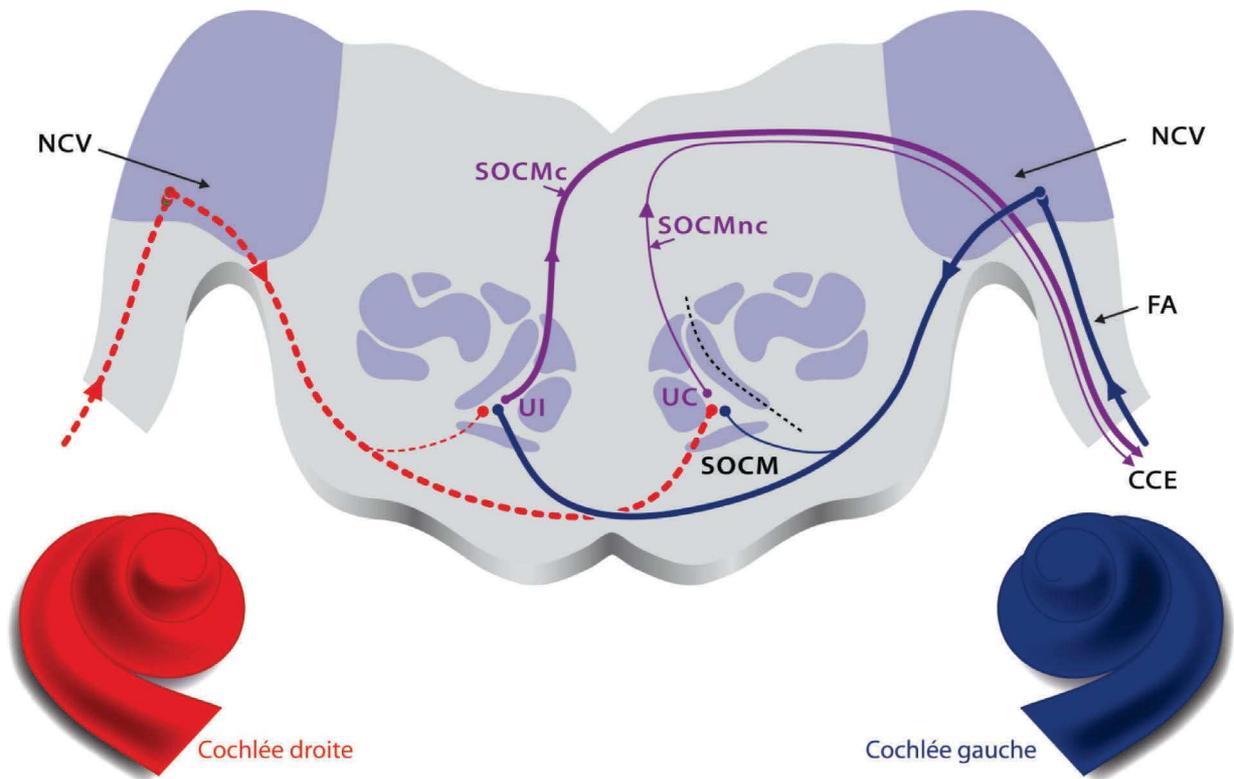


Figure 8 : Schématisation des voies olivo-cochléaires efférentes médianes. Les fibres afférentes (*FA*) issues de la cochlée contactent les neurones des noyaux cochléaires ventraux (*NCV*). Ceux-ci émettent des projections, préférentiellement vers le complexe olivaire supérieur médian (*SOCM*) controlatéral (trait bleu épais) et dans une moindre mesure, vers le *SOCM* ipsilatéral (trait bleu fin). Les traits violets schématisent la voie réflexe gauche. En trait épais, sont représentées les unités neuronales ipsilatérales (*UI*), sensibles aux stimulations de l'oreille gauche, se projetant sur les cellules ciliées externes (*CCE*) de l'oreille gauche. En trait fin, des unités neuronales controlatérales (*UC*), principalement sensibles aux stimulations de l'oreille droite, émettent également des afférences vers les *CCE* de l'oreille gauche. Ainsi, le système efférent médian comporte deux boucles pour chaque oreille, 1) la voie croisée (*SOCc*), 2) la voie non croisée (*SOCnc*). *Dessin : Antoine Lorenzi basé sur (Brown, Kujawa et al. 1998).*

3.2.4.2. Propriétés des voies efférentes médianes

D'après C. Brown, l'activation du *SOCM* hyperpolariserait les *CCE*, réduisant la mobilité de la membrane basilaire et par extension, l'activité des *CCI* (Brown 2014). Le *SOCM* modulerait l'amplification cochléaire ce qui aurait pour effet 1) de manière indirecte, de translater vers le haut la dynamique de réponses des fibres afférentes pour les niveaux d'intensité élevée (Wiederhold and Kiang 1970), 2) diminuer les effets de masquage d'un bruit de fond stable à large spectre (Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993) et 3) protéger l'oreille interne de dommages liés aux sons forts (Rajan 1995; Maison and Liberman 2000). Pour expliquer cela, deux mécanismes principaux ont été mis en évidence, l'un agissant en modulateur suppresseur, le second en facilitateur. Une stimulation électrique du *SOCM* engendre une diminution du potentiel d'action composite (*PAC*) enregistré au niveau de la fenêtre ronde, et augmente le seuil de réponse des fibres auditives afférentes pour les sons correspondant à leurs fréquences caractéristiques (Galambos 1956, Guinan, 1988; Wiederhold and Kiang 1970). Ce phénomène suggère un mécanisme de suppression également mis en

évidence avec l'ajout d'un bruit controlatéral ((Warren and Liberman 1989; Warren and Liberman 1989; Collet, Kemp et al. 1990; Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993; Maison, Usubuchi et al. 2012; Lichtenhan, Wilson et al. 2016). Ceci peut s'expliquer par le fait que certains neurones du SOCM répondent préférentiellement à une stimulation de l'oreille controlatérale, neurones qui à leur tour innervent les CCE ; l'efférence favoriserait l'augmentation de la conductance des CCE, diminuant ainsi leur potentiel de récepteur et par extension modifierait leur propriété d'électromobilité (Housley and Ashmore 1991).

A contrario, un effet facilitateur est observé lorsqu'un bruit est émis dans les deux oreilles par rapport à la situation dans laquelle le bruit et le stimulus sont émis dans une oreille. Dans cette situation, une augmentation du PAC et une réduction des latences apparaissent en réponse à un « tone pip », ainsi qu'une augmentation du nombre de décharges des fibres afférentes (Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993). Le comportement du taux de décharge des fibres efférentes suggère également cet effet facilitateur. En effet, une stimulation monaurale n'engendre que rarement des taux de décharge supérieurs à 80. L'ajout d'un bruit controlatéral produit une augmentation du taux de décharge, jusqu'à 140 potentiels d'action par seconde, et ce, de manière prépondérante sur les unités CONTRO. Il semblerait que les collatérales des fibres issues du NCV vers le SOCM ipsilatéral soient à l'origine de cet effet, en agissant sur les unités IPSI (**Fig. 8 : trait fin bleu**) (Brown, Kujawa et al. 1998).

Enfin, les neurones du SOCM présentent une sensibilité et une sélectivité fréquentielle proche ou égale à celles des fibres auditives afférentes (Liberman and Brown 1986; Brown 1989; Brown, Kujawa et al. 1998). Ces caractéristiques suggèrent un rétrocontrôle sur une base tonotopique, semblable à celle de la cochlée mais on n'en sait peu à ce sujet. Cependant, une récente étude montre une bonne concordance tonotopique entre les projections efférentes et leur positionnement dans la cochlée, bien qu'il y ait quelques subtilités (Brown 2014; Brown 2016).

3.3. Le lemnisque latéral

Positionné dans le mésencéphale, bordé dorsalement par le colliculus inférieur (CI) et ventralement par le COS, le lemnisque latéral est un groupe de neurones dont le rôle est mal connu. Il semble répondre à des stimulations binaurales et, de par son architecture spécifique, participer à l'analyse des sons, notamment pour la localisation spatiale.

Sur le plan de la cytoarchitecture, il est divisé en trois noyaux principaux, le noyau dorsal du lemnisque latéral (NDLL), le noyau intermédiaire du lemnisque latéral (NILL) et le noyau ventral du lemnisque latéral (NVLL). Le NDLL reçoit des afférences binaurales du NCAV et

de l'OSL et des projections monaurales de l'OSM. Le NILL reçoit des afférences nombreuses du NMCT, de l'OSM ipsilatérale et du NCV controlatéral. Enfin, le NVLL reçoit des afférences du NCV controlatéral et du NMCT ipsilatéral. Les deux lemnisques sont également liés entre eux (Glendenning, Brunso-Bechtold et al. 1981; Glendenning and Masterton 1983; Whitley and Henkel 1984).

D'un point de vue fonctionnel, les caractéristiques des neurones de ce relais sont difficiles à certifier. Néanmoins ces neurones semblent sensibles aux variations d'intensité et de phase, et semblent pouvoir coder le début et la durée des stimuli. De plus, même si l'organisation tonotopique n'est pas encore confirmée, elle semble suivre un axe dorso-ventral, les graves étant en position ventrale. Enfin, les neurones répondent préférentiellement à une fréquence caractéristique et préservent dans une certaine mesure une capacité de verrouillage de phase jusqu'à 1 kHz (Aitkin, Anderson et al. 1970; Brugge, Anderson et al. 1970 ; Guinan 1972; Guinan 1972).

3.4.Le colliculus inférieur (CI)

D'un point de vue évolutionniste, ce relais mésencéphalique est primordial à l'analyse et à l'intégration des informations qui lui sont afférentes. Par exemple, chez les amphibiens l'encéphale n'est que peu développé. Ainsi, pour certaines espèces qui vocalisent, l'analyse s'effectue probablement dans le mésencéphale et le thalamus. Les informations périphériques d'ordre temporel, fréquentiel et énergétique se renforcent par le biais des diversités neurales et des échanges binauraux des relais précédant le colliculus ; celui-ci agit tel un centre d'intégration.

Le CI est constitué d'un noyau central volumineux (NCCI), présentant une architecture tonotopique; il est coiffé d'une calotte formée par le noyau péricentral ou noyau dorsal (NDCI) et par le noyau externe ou latéral (NECI) (Rockel and Jones 1973; Rockel and Jones 1973). Il reçoit ses principales afférences de la quasi-totalité des fibres ascendantes, des structures thalamo-corticales, mais également de structures sensorielles non auditives (**Fig. 9**).

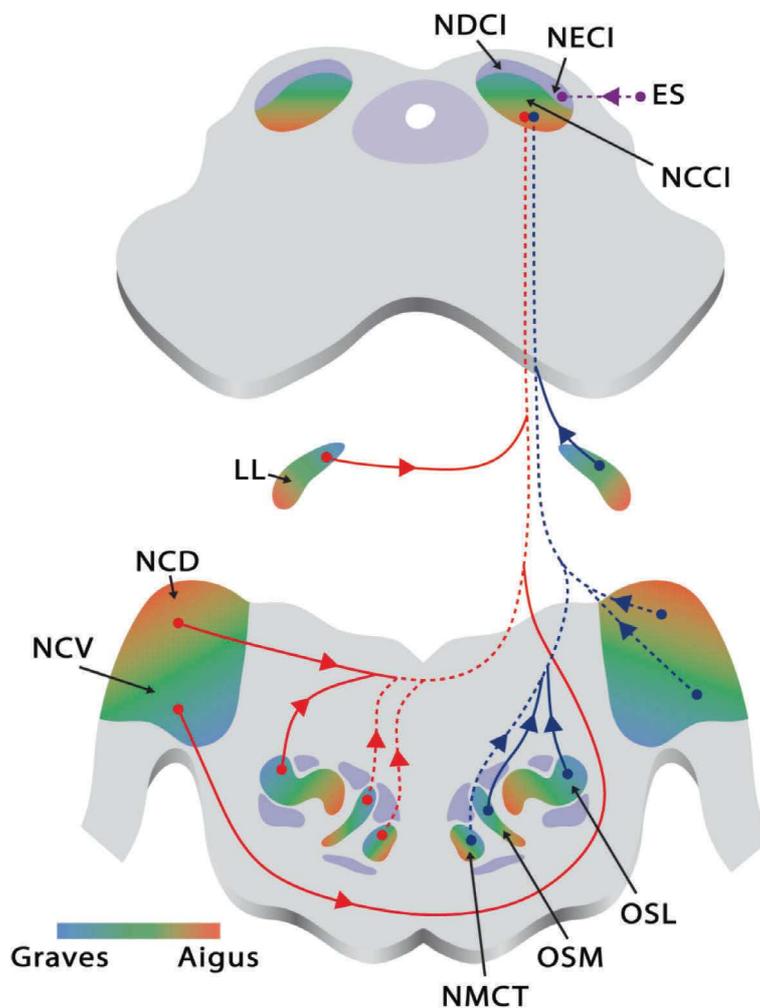


Figure 9 : Schématisation des afférences du colliculus inférieur. Le noyau central du colliculus inférieur (*NCCI*) reçoit des afférences directes de faisceaux d'origine controlatérale, issus des noyaux cochléaires ventral et dorsal (*NCV*, *NCD*), des olives supérieures latérale et médiane (*OSL*, *OSM*), du corps trapézoïde (*NMCT*) et du lemnisque latéral (*LL*) (traits rouges). Il reçoit également les projections de ces mêmes structures, mais du côté ipsilatéral (traits bleus). Les traits pleins marquent les ascendances majeures, les pointillés les mineures. Enfin, le noyau dorsal du colliculus inférieur (*NDCI*) et le noyau externe du colliculus inférieur (*NECI*) reçoivent des afférences thalamo-corticales, mais également pour le *NECI*, des entrées sensorielles somesthésiques (*ES*). Les dégradés de couleurs du bleu au rouge marquent les tonotopies connues des structures évoquées précédemment. *Dessin : Antoine Lorenzi*

3.4.1. Cytoarchitecture des noyaux du colliculus inférieur

De par la morphologie et l'organisation des neurones principaux qui le constitue, le *NCCI* présente une structure laminaire à l'origine notamment de la tonotopie qui le caractérise (axe ventro-dorsal). Il comporte également des neurones multipolaires confinés au sein du CI, neurones qui pourraient localement moduler l'activité des autres cellules du CI. Le *NCCI* reçoit la quasi-intégralité des fibres auditives ascendantes, à l'exception de certaines fibres issues du *NVLL* (Aitkin and Phillips 1984). Il présente des afférences majeures principalement issues de structures controlatérales, telles que le *NCV*, le *NCD*, l'*OSL*, le *LL*, et ipsilatérales telles que l'*OSM*, l'*OSL* et le *LL*. Les afférences mineures sont constituées de l'*OSL* controlatérale, du *NMCT* bilatéral et du *NC* controlatéral. Le *NDCI* reçoit des afférences thalamo-corticales et

également des projections issues du colliculus controlatéral. Enfin, le NECI recevrait des entrées sensorielles somesthésiques provenant des noyaux cunéiforme et gracile, mais aussi des afférences de la formation réticulée (**Fig. 9**).

3.4.2. Propriétés des noyaux du colliculus inférieur

Les neurones du NCCI ont des réponses variées, dépendantes de la fréquence et de l'intensité, mais la majorité de ces cellules présentent une bonne sélectivité fréquentielle (Aitkin, Webster et al. 1975). Leurs propriétés de synchronisation tendent à s'amenuiser ; le verrouillage de phase est plus limité, ne dépassant que rarement 600 Hz (Kuwada, Yin et al. 1984). En revanche, les neurones semblent répondre en phase aux modulations de fréquences (Schreiner and Langner 1988). Environ 75% des cellules du NCCI répondent à des stimulations binaurales. Parmi elles, 30 à 40% (de type EI) montrent une sensibilité particulière pour les DII. Les neurones de type EE répondent quant à eux, à des variations interaurales de temps (DTI) (Caird and Klinke 1987; Pickles 2015). Ainsi, le colliculus jouerait un rôle essentiel dans le codage des indices de localisation sonore. Seule une moitié des neurones des NDCI et NECI répondent aux stimulations auditives (Pieper and Jurgens 2003). Ces noyaux agissent certainement comme des centres de plus haut niveau dans le traitement de l'information auditive et ne semblent pas présenter d'organisation tonotopique formelle (Huffman and Henson 1990; Casseday 1996).

3.5. Le corps genouillé médian – relais thalamique

Le thalamus auditif comprend trois régions principales, dont l'activité est influencée par des stimuli sonores : le corps genouillé médian (CGM), la partie latérale du groupe postérieur du thalamus (PO), et la partie postéro-latérale du noyau réticulé du thalamus (NRT). Alors que le PO et le NRT intégreraient des informations multi-sensorielles, le CGM constitue le principal relais auditif. Ainsi, ce relais thalamique établit un lien entre de multiples informations sensorielles, avant de se projeter dans le cortex auditif. D'un point de vue architectural, le CGM est constitué de trois subdivisions : les parties ventrale (vCGM), médiane (mCGM), et dorsale (dCGM). Celles-ci reçoivent leurs principales afférences du LL et du CI, et leurs projections se font principalement du côté ipsilatéral dans le cortex auditif. Elles sont également le lieu d'afférences descendantes d'origine corticale, ou sont parallèles de par leurs connections multi-sensorielles (Jones 2003; Pickles 2015) (**Fig. 10**).

3.5.1. Cytoarchitecture des noyaux du corps genouillé médian

La division ventrale du CGM (vCGM) est un relais spécifiquement auditif. Il reçoit ses principales afférences du NCCI ipsilatéral. Il comporte plusieurs types de neurones sensibles à des entrées excitatrices ou inhibitrices. Ces cellules forment une structure laminaire, organisée fréquemment selon un axe dorso-ventral, les aigus étant représentés en position ventrale. La partie médiane du CGM (mCGM) reçoit des afférences du NCCI et également du NECI et du NDCI. Enfin, la division dorsale (dCGM) reçoit des projections du NDCI et également de certaines régions du système somatosensoriel. L'ensemble de ces noyaux reçoit des efférences descendantes d'origine plus corticale, ou des systèmes régulateurs de vigilance comme la formation réticulée (Pickles 2015).

3.5.2. Propriétés des noyaux du corps genouillé médian

Les neurones du vCGM présentent des courbes de sélectivité fréquentielle étroites et des réponses temporelles dépendantes du type de stimulation. Certains auteurs montrent que les courbes d'accord tendent à être plus étroites, en comparaison de celles des fibres du nerf auditif, et ce, par le jeu des fortes inhibitions qui caractérisent ce relais. Les propriétés du CGM restent difficiles à déterminer, du fait de ses interactions avec les structures qui l'entourent.

Le mCGM fait partie du réseau non spécifique, ou diffus, dont le rôle est également mal connu. La majorité des neurones qui le constitue est sensible à des stimulations binaurales. L'étude de leurs réponses suggère une bonne représentation de l'onset des stimuli. Une forme d'adaptation a également été observée par le déclin du nombre de potentiels d'action après le pic de réponse. Ainsi, le mCGM aurait un rôle probable dans la détection de nouveaux stimuli arrivant d'une direction spécifique dans l'espace. Enfin, il semble également influencé par des processus attentionnels probablement de par les connections qu'il établit avec les centres impliqués dans les processus de vigilance.

Les neurones du dCGM présentent des réponses de courtes latences et des courbes d'accord relativement étroites. Les réponses neuronales montrent des formes d'adaptation spécifiques à un stimulus et pourraient être modulées par l'entraînement à une tâche d'écoute définie (Pickles 2015).

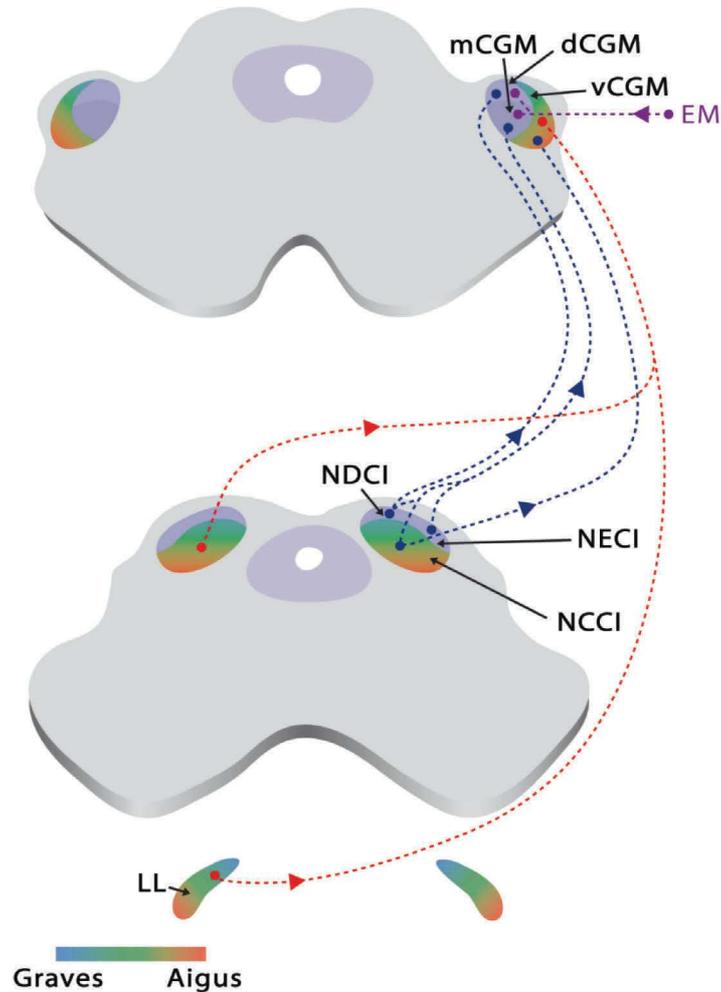


Figure 10 : Schématisation des afférences du corps genouillé médian. Le CGM est subdivisé en trois parties: la partie ventrale (*vCGM*), médiane (*mCGM*) et dorsale (*dCGM*). Les principales afférences de ces noyaux proviennent du lemnisque latéral (*LL*) et du CI controlatéral (traits rouges) mais aussi des noyaux central (*NCCI*), externe (*NECI*) et dorsal (*NDCI*) du CI (traits bleus). Les noyaux médian et dorsal reçoivent également des entrées multiples (*EM*) d'origine sensorielle, ou provenant de structures impliquées dans la vigilance ou l'apprentissage. *Dessin : Antoine Lorenzi*

3.6. Le cortex auditif et les aires associatives

Considéré comme le centre intégrateur principal, le cortex auditif constitue le dernier relais des voies auditives. Comme d'autres structures sensorielles, le cortex auditif (CA) est organisé hiérarchiquement. Structure complexe, il est le lieu d'interactions entre les informations auditives, mais également d'informations dont la source est cognitive (mémoire, attention, planification,...) ou sensorielle (vision, toucher,...). En conséquence, il est un point essentiel de l'analyse puis de la perception auditive, mais aussi le centre qui modulera les réponses du système auditif sous l'influence de processus cognitifs et sensoriels.

A la surface du lobe temporal, au niveau du gyrus de Heschl, le cortex se scinde en plusieurs régions essentielles, à savoir les aires dites primaires, entourées d'aires secondaires ou associatives, formant respectivement une première puis une deuxième ceinture. Les

principales afférences du CA primaire proviennent du CGM ipsilatéral (Fig. 10.A). Le CA primaire reçoit également des projections du CA controlatéral, et également des aires associatives et sensorielles.

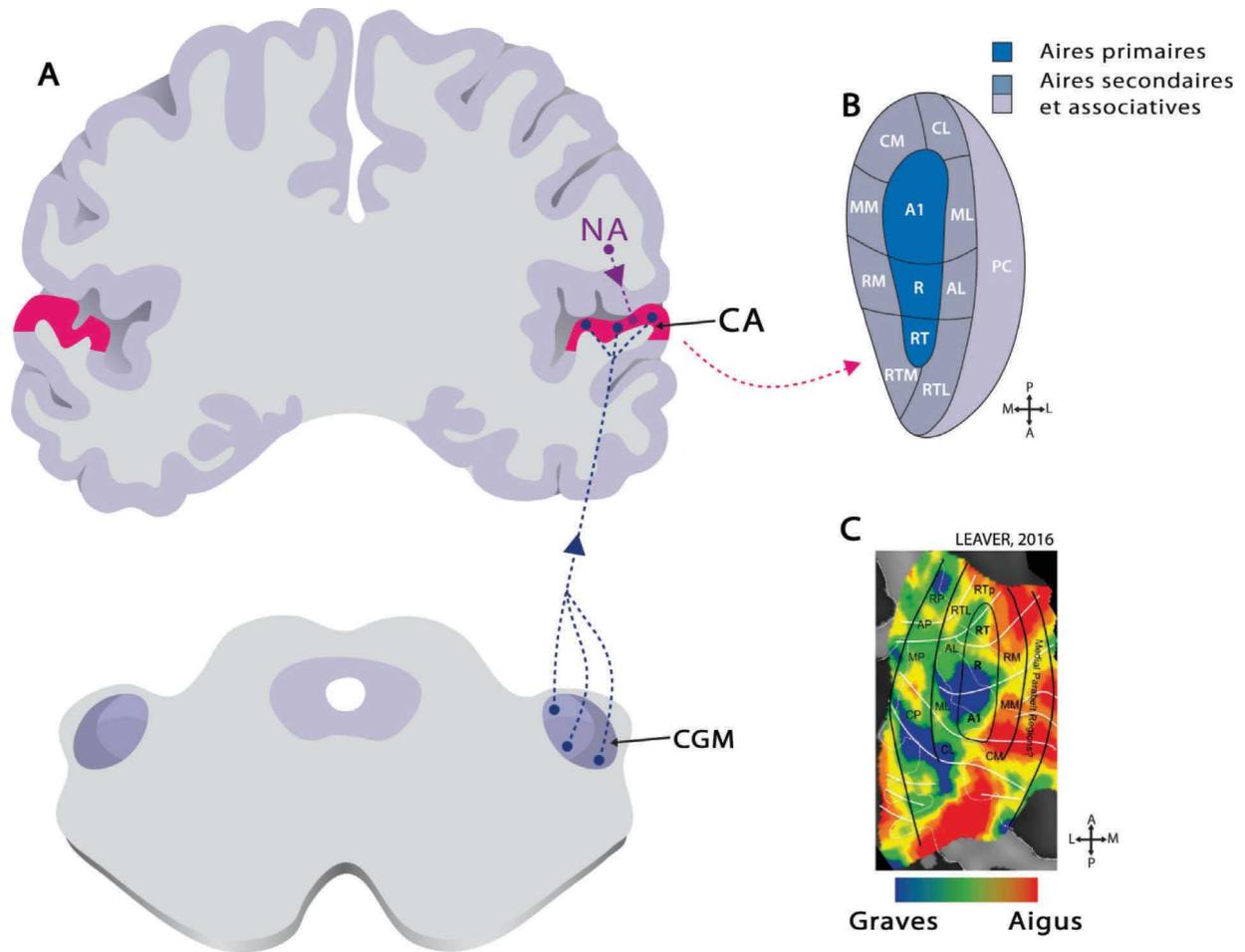


Figure 11 : Schématisation des afférences, de l'architecture et de la tonotopie du cortex auditif. A. Le cortex auditif (CA) reçoit ses principales afférences du corps genouillé moyen (CGM) ipsilatéral, mais également de structures non auditives (NA) impliquées dans des fonctions cognitives ou sensorielles. B. Coupe transversale du cortex auditif. La structure présente trois sous-divisions donnant naissance aux aires primaire, secondaire et tertiaire. Celles-ci sont également subdivisées : R : rostral, C : caudal, A : antérieur, M : médian, L : latéral, PC : para-ceinture. C. Tonotopie du CA, les graves sont en bleu, les aigus en rouge (Leaver and Rauschecker 2016). Dessin : Antoine Lorenzi

3.6.1. Architecture du cortex auditif

L'organisation histologique du CA est laminaire, avec 6 couches parallèles, traditionnellement notées de I à VI, de la surface vers la profondeur. La division AI, reçoit des afférences provenant essentiellement du vCGM, se projetant au niveau de la couche IV. Ces entrées se ramifient horizontalement, donnant naissance à de nombreuses connexions inter-couches et inter-aires corticales. Les afférences thalamiques se font sur des cellules étoilées de la couche IV, avant de se diriger vers les cellules pyramidales de la couche III. De là, partent

des afférences vers les aires secondaires, les couches I, II IV, V, mais aussi vers l'aire primaire controlatérale via la liaison transcallosale. De la couche I, s'établissent des connexions avec les cellules pyramidales de la couche II, puis vers les couches V et VI. De chacune de ces deux dernières couches repartent, notamment, des afférences descendantes vers le CGM et le CI (Mitani, Shimokouchi et al. 1985 ; Winer, Miller et al. 2005).

Le CA est divisé en trois grandes régions, 1) le cœur, constitué de l'aire primaire (AI) et de deux régions plus rostrales ou antérieures (R et RT), 2) les aires secondaires, qui se présentent sous la forme d'une première ceinture entourant le cœur ; cette dernière est scindée en huit sous-régions selon leur position (latérale, médiale, rostrale et caudale) et enfin 3) les aires associatives, qui entourent les aires secondaires (**Fig. 10.B**). L'ensemble de ces aires sont interconnectées entre elles, mais interagissent aussi avec des régions ayant un rôle dans l'éveil, l'attention, la planification, la réponse motrice, la mémoire, ou encore dans d'autres modalités sensorielles telles que la vue. Enfin, il existe des liaisons inter-hémisphériques, via le corps calleux et la commissure blanche antérieure, offrant des possibilités d'intégration supérieures.

3.6.2. Propriétés du cortex auditif

Le cortex auditif présente une organisation tonotopique complexe. Des enregistrements via des microélectrodes ou l'imagerie cérébrale fonctionnelle, ont permis de préciser le comportement du CA en réponse à des stimuli de diverses natures. Ainsi, il est communément admis une représentation fréquentielle selon un axe médio-latéral, mais de récentes études tendent à évoquer une représentation secondaire selon un axe antéro-postérieur (Petkov, Kayser et al. 2006; Barton, Venezia et al. 2012; Leaver and Rauschecker 2016) (**Fig. 10.C**).

Les propriétés des réponses des cellules du CA sont relativement complexes, du fait des interactions multiples présentes à ce niveau, c'est pourquoi nous n'en ferons qu'une description générale. Les aires primaires ont un rôle essentiel dans le décodage des informations sensorielles. Ainsi l'aire auditive primaire, procède au décodage des aspects temporels, fréquentiels et énergétiques des stimuli simples. Les aires secondaires et/ou associatives joueraient le rôle d'intégrateur des informations primaires et initieraient l'identification des informations, la planification des réponses appropriées, le stockage des informations, ou encore l'attention à porter à une information pertinente. Ainsi, les aires secondaires auditives auraient un rôle important dans l'identification de la localisation et l'analyse des sons complexes, en particulier le langage humain. Elles sont aussi le point de départ d'afférences se dirigeant vers des centres impliqués dans 1) les autres modalités sensorielles telles que la vue, 2) la planification, 3) la réflexion (cortex préfrontal), 4) l'attention (cortex pariétal), 5) la réponse

motrice, ou encore 6) la mémoire (cortex préfrontal-hippocampe). En retour, ces structures sont en mesure d'influer sur les aires secondaires et primaires, afin de moduler l'activité du système sensoriel sous-jacent.

3.7. Le système corticofuge et le contrôle des voies ascendantes

Le système auditif dispose d'une riche innervation descendant vers le système sensoriel périphérique, nommée système corticofuge (Winer 2005; Pickles 2015). Une part importante de ce réseau trouve son origine dans les deux CA et se projette vers le CGM et le CI ; des stimulations électriques du cortex modifient les réponses de ces deux noyaux pour les stimuli dont la fréquence correspond à celle stimulée au niveau du cerveau (Suga and Ma 2003). Les projections d'origine corticale sont organisées et semblent conserver la tonotopie initiale (Straka, Hughes et al. 2015). De plus, le cortex semble aussi capable d'influer sur les réponses des relais inférieurs ; en retour cette influence agit sur les réponses du cortex (Bajo and King 2013).

Le CI émet également des projections vers le SOC et les NC. A son tour, le SOC émet des afférences descendantes vers les NC et la périphérie, via le système olivo-cochléaire. Ce dernier, suscite un intérêt particulier car étant scindé en deux composantes, l'une médiane, l'autre latérale, celles-ci agissent respectivement sur l'amplification mécanique liée aux CCE et sur les réponses des fibres nerveuses afférentes de type I (§ 1.4.1.3 et 2.2.6.). Ainsi, de nombreuses études montrent des formes d'interaction entre les voies ascendantes et descendantes, engendrant des modifications de réponses au niveau du cortex auditif (Alho, Rinne et al. 2014; Engell, Junghofer et al. 2016); (Pugh, offywitz et al. 1996; Jancke, Mirzazade et al. 1999); (Bidet-Caulet, Fischer et al. 2007), du relais thalamique et du colliculus inférieur (Jen, Chen et al. 1998; Yan, Zhang et al. 2005; Rinne, Balk et al. 2008; Antunes and Malmierca 2011), du système olivo-cochléaire et des noyaux cochléaires (Thompson and Thompson 1993; Mulders, Paolini et al. 2003; Bledsoe, Koehler et al. 2009; Mulders, Paolini et al. 2009) et enfin de l'oreille interne (Puel, Bonfils et al. 1988; Puel and Rebillard 1990; Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993; Giard, Collet et al. 1994; Francis and Guinan 2010; Wersinger and Fuchs 2011; Wittekindt, Kaiser et al. 2014; Walsh, Pasanen et al. 2015).

4. L'audition binaurale

Comme en témoignent l'anatomie et la physiologie décrites dans les paragraphes

précédents, le système auditif dispose de réseaux neuronaux croisés, qui permettent la confrontation des informations provenant des deux cochlées. Ce maillage neuronal traite des indices binauraux d'ordre temporel, énergétique et spectral, initiant ainsi la reconstruction d'un environnement sonore. Par ce moyen, il est possible de déterminer la provenance d'une source sonore et d'estimer sa distance. Ces mécanismes favorisent également l'écoute en milieu bruyant, en octroyant la possibilité de se focaliser sur une source sonore parmi plusieurs. Ces propriétés auditives mettent en jeu l'intégration progressive et complexe des informations binaurales ascendantes, elles-mêmes modulées par des structures sous-corticales et corticales.

4.1. La localisation des sources sonores

La détermination de la position d'une source sonore dans l'espace se base sur l'analyse d'indices binauraux, tels que les différences interaurales de temps (DIT) et d'intensité (DII), ou encore sur l'analyse d'indices monauraux qui s'appuient sur des indices spectraux et temporels. En effet, les sons incidents vont avoir des caractéristiques différentes dans chaque oreille car ils sont influencés par la forme de notre corps, tête et pavillon, ou encore par la position de la source. Ces différences, extraites par le système auditif, permettent d'estimer la provenance d'une source sur un plan horizontal et vertical.

4.1.1. Les indices monauraux

La réflexion des ondes sonores au niveau du buste, de la tête ou du pavillon de l'oreille, est responsable d'une modification des propriétés temporelles et fréquentielles des sons incidents. A l'image de la réverbération, un son incident est perçu une première fois, puis une seconde fois par le jeu des réflexions dans la pièce. Ce même phénomène peut être décrit au niveau de l'oreille ; les plis pavillonnaires, par exemple, introduisent une succession de réflexions des ondes. L'analyse de l'arrivée de ces différentes réflexions pourrait constituer un indice de localisation. D'un point de vue spectral, les transformations subies par les sons incidents induisent des phénomènes de résonance, favorisant certaines bandes fréquentielles. Ainsi, l'analyse de la succession des bandes de fréquences amplifiées, donnerait au système auditif des informations sur la provenance des sons (Middlebrooks and Green 1991; Wightman and Kistler 1997 ; Van Wanrooij and Van Opstal 2004; Ahveninen, Kopco et al. 2014).

A l'arrivée d'un son, la mémorisation acquise des caractéristiques monaurales temporelles et spectrales permet une analyse comparative entre les informations reçues et celles qui sont déjà connues et, ainsi, d'estimer la position de la source (sur le plan vertical).

4.1.2. Les indices binauraux

L'estimation de la localisation d'une source sonore sur le plan horizontal se base essentiellement sur deux indices binauraux, la différence interaurale de temps (DIT) et la différence interaurale en intensité (DII). La DIT est définie comme la différence de temps d'arrivée des fronts d'onde parvenant aux deux oreilles ; pour précision, il ne s'agit pas uniquement de la différence de temps d'arrivée aux deux oreilles du premier front d'onde, mais des DIT tout au long du stimulus considéré. La DII est définie, quant à elle, comme la différence en amplitude des sons parvenant aux deux oreilles (**Fig. 12**). L'analyse de la DII se fera pendant toute la durée de la stimulation, et pas uniquement sur l'« onset » de la stimulation.

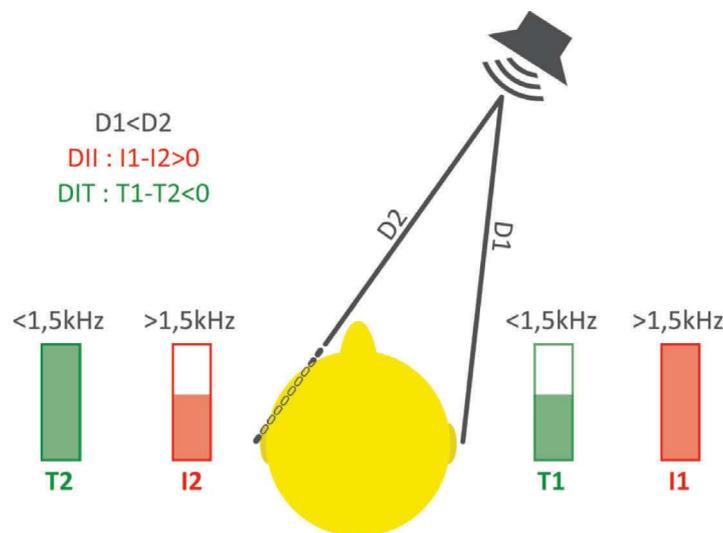


Figure 12 : Schématisation des indices de localisation sur le plan horizontal. La position de la source détermine une distance par rapport à chaque oreille. Dans cet exemple, la source est plus proche de l'oreille droite ($D1 < D2$). Cela implique un temps d'arrivée plus court et une intensité plus forte du côté droit, comme en témoignent les jauges, respectivement vertes et rouges. La différence interaurale de temps (DIT) correspondant à la différence entre T1 et T2, s'applique aux fréquences inférieures à 1,5 kHz. La différence interaurale d'intensité (DII), correspondant à la différence entre I1 et I2, s'applique aux fréquences supérieures à 1,5 kHz. *Dessin : Antoine Lorenzi*

De manière générale, un son est latéralisé du côté duquel parvient l'onde sonore en premier. En d'autres termes, pour un son pur, le déplacement perçu sur le plan horizontal est lié à la différence de phases entre les sons reçus dans chaque oreille. Cependant, à partir de 1500 Hz, la longueur d'onde du son pur devient du même ordre de grandeur que le diamètre de la tête. Ainsi, à cette fréquence et au-delà, la DIT est supérieure à la période du son. Plusieurs différences de temps peuvent alors être responsables de la phase observée. La DIT devient confuse et par conséquent moins prépondérante pour l'analyse spatiale. Au-delà de 1500 Hz, la tête agit comme un obstacle à la propagation de l'onde sonore, entraînant une diminution de l'amplitude du son. Ainsi, l'intensité du son est plus élevée du côté duquel provient le son en

premier et moindre du côté opposé. Bien que discuté, ce modèle permet d'expliquer la capacité du système auditif à déterminer la position d'une source sonore dans le plan horizontal.

4.1.3. Mécanismes neuronaux impliqués dans le traitement de la localisation spatiale d'une source sonore au niveau du tronc cérébral

Les informations périphériques afférentes se projettent dans de multiples subdivisions des noyaux cochléaires, sièges de plusieurs unités neurales caractérisées par des patterns de décharges temporels différents (§2.1.2.). Par exemple, les cellules en buisson du NCAV, éléments cruciaux du réseau binaural, répondent avec une grande précision à la structure temporelle des sons. Au travers d'une analyse de détection de coïncidence, leurs réponses apparaissent même plus précises temporellement que celles de leurs afférences périphériques (Joris, Smith et al. 1998). Les cellules en buisson contactent préférentiellement le SOC, où les comparaisons binaurales sous-tendent le traitement des indices de DIT et DII (Goldberg and Brown 1969). Le SOC contacte à son tour les relais supérieurs sensibles aux indices binauraux évoqués précédemment (§ 2.2.1.2, 2.2.2.2.). En revanche, le réseau monaural, majoritairement originaire du NCD s'oriente préférentiellement vers le LL et l'IC controlatéral. Ce dernier, relais obligatoire des fibres d'origine périphérique, est caractérisé par un degré de convergence élevé et des propriétés de réponses complexes ; celles-ci démontrent notamment une forte sensibilité aux stimulations binaurales.

Usuellement, il est admis que la DIT et la DII sont traitées séparément par les neurones de deux noyaux principaux du SOC, respectivement le MSO et le LSO. Chacune de ces structures reçoit des informations excitatrices ou inhibitrices du NCAV controlatéral s'ajoutant aux réponses ipsilatérales. Ainsi, la confrontation des informations permet au système auditif de disposer d'informations sur l'origine de la source sonore. De nombreuses études chez l'animal font état de la faculté des neurones à répondre préférentiellement à des différences interaurales de temps et d'intensité au niveau du SOC (Yin and Chan 1990; Tollin and Yin 2005) , du lemnisque latéral (Kidd and Kelly 1996; Kuwada, Fitzpatrick et al. 2006) ou encore du colliculus inférieur (Yin, Kuwada et al. 1984; Caird and Klinke 1987; Batra, Kuwada et al. 1989; Batra, Kuwada et al. 1997). Chez l'homme, la DIT et la DII semblent être des indices importants de localisation (Ashmead, Davis et al. 1991; Middlebrooks and Green 1991; Grothe and Pecka 2014; Middlebrooks 2015). Cependant, seules des études d'électro-, et de magnéto-encéphalographie ainsi que d'imagerie médicale fonctionnelle, permettent de visualiser les structures nerveuses auditives qui y seraient sensibles. Par exemple, la sensibilité aux

différences interaurales de temps a été étudiée en comparant les potentiels évoqués par une stimulation binaurale à ceux obtenus lors d'une stimulation monaurale ; la différence de ces potentiels permet d'obtenir une composante d'interaction binaurale, ciblant essentiellement les variations autour des ondes IV à VI, des potentiels évoqués auditifs à latences précoces (<10 ms). La variation du délai interaural se traduit à la fois par une diminution de l'amplitude de la composante d'interaction binaurale et par des variations de latences (Wrege and Starr 1981). Cela traduit une sensibilité du système auditif humain à des variations interaurales de temps au niveau de structures sous-corticales, telles que le colliculus inférieur. Cette forme d'interaction a également été étudiée en couplant un paradigme de composante d'interaction binaurale et l'imagerie à résonance magnétique fonctionnelle (IRMf). Les résultats évoquent des interactions binaurales, notamment au niveau du colliculus inférieur. Pour les auteurs, l'absence de réponse du SOC à ce paradigme de stimulation, pourrait s'expliquer par le manque de résolution du système d'imagerie par rapport à la taille de la structure olivo-cochléaire (Krumbholz, Schonwiesner et al. 2005). Ces études suggèrent l'existence de structures ayant des propriétés très proches de celles des autres mammifères et probablement impliquées dans une intégration des informations binaurales, initiant la localisation des sources sonores.

4.1.4. Mécanismes neuronaux impliqués dans le traitement de la localisation spatiale d'une source sonore au niveau du cortex auditif et structures régulatrices

Au-delà du tronc cérébral, les structures corticales intègrent les informations sous-corticales et présentent des réponses complexes fortement influencées par des stimulations binaurales. Chez l'animal, l'étude des réponses des neurones du relais thalamique, montre une sensibilité aux DIT et aux DII (Winer and Morest 1983; Ivarsson, De Ribaupierre et al. 1988; Winer, Miller et al. 2005). De manière similaire, le cortex auditif y est également sensible (Phillips and Irvine 1981; Jenkins and Merzenich 1984; Ahissar, Ahissar et al. 1992; Rauschecker and Knierpert 1994). Chez l'homme, ces mêmes structures semblent impliquées dans la localisation. Le cerveau humain répond aux différents indices de localisation, comme le suggèrent des études de magnétoencéphalographie (McEvoy, Hari et al. 1993; Sams, Hamalainen et al. 1993; Palomaki, Alku et al. 2000; Salminen, Altoe et al. 2015), d'électroencéphalographie (Schroger and Wolff 1996; Nager, Kohlmetz et al. 2003; Bajo and King 2013), et d'imagerie en tenseur de diffusion ou à résonance magnétique fonctionnelle (Brunetti, Belardinelli et al. 2005; Ahveninen, Jaaskelainen et al. 2006; Ahveninen, Kopco et

al. 2014). Les études d'imagerie décrivent notamment un réseau « where » qui serait particulièrement réactif au déplacement horizontal des sources. Ce réseau postérieur (« where ») lierait notamment les structures auditives non primaires, incluant le planum temporal et le gyrus temporal supérieur (Ahveninen, Kopco et al. 2014). Différentes études montrent également l'influence d'autres régions corticales lors de tâches de localisation. Les aires frontales et pariétales interviennent dans les processus attentionnels et décisionnaires, afin de faciliter le mécanisme de localisation (Griffiths, Rees et al. 1998; Degerman, Rinne et al. 2006; Antunes and Malmierca 2011). Enfin, même si cela est discuté, les efférences influenceraient également la capacité de la localisation (Andeol, Guillaume et al. 2011; Irving, Moore et al. 2011).

4.2. Le démasquage

De manière générale, le démasquage se définit comme un processus mettant en exergue un stimulus, initialement masqué par un bruit. Quel que soit le protocole utilisé, il se caractérise par un abaissement du seuil de détection d'un son cible masqué par l'ajout d'un bruit, le plus souvent dans l'oreille opposée. Ce processus serait initié par l'analyse comparative des flux d'informations provenant de chaque oreille. Bien que les principes physiologiques sous-jacents au démasquage ne soient pas déterminés, il existe un consensus suggérant que l'analyse des indices d'ordre temporel et fréquentiel, favoriserait la dissociation des sources sonores.

4.2.1. L'effet « squelch »

Initialement, le démasquage est mis en évidence par un protocole lors duquel les sources du bruit et du son cible sont spatialement confondues, puis dissociées (**Fig. 13**). Lorsque le son et le bruit sont émis par un unique haut-parleur placé face au sujet testé, les deux oreilles reçoivent les deux stimuli sans qu'il n'y ait de différences interaurales de temps ou d'intensité entre les signaux parvenant aux deux oreilles. La DIT et la DII sont égales à 0, ce qui pour le système auditif, constitue un indice de localisation. Cependant, celui-ci ne permet pas de différencier avec facilité les deux sons. Lorsque le son et le bruit sont émis via deux haut-parleurs distincts, la modification spatiale des deux sources sonores introduit des différences interaurales de temps et d'intensité favorisant la discrimination des deux sons. Ainsi, dans un contexte défavorable dans lequel la source utile et le bruit proviennent du même endroit, seules les variations de rapport signal à bruit entre le bruit et le signal utile, favoriseraient l'émergence

de ce dernier. Lorsque le bruit s'éloigne d'un point de vue spatial, des indices binauraux s'ajoutent, favorisant la perception du signal utile ; on parle de "levée du masquage par dissociation spatiale" (« *spatial release from masking* »). D'autres indices favoriseraient l'émergence de la source utile, comme le fondamental laryngé, différenciant deux sources de paroles simultanées, ou encore l'aspect informationnel du masqueur. Le masquage informationnel se différencie du masquage énergétique par le fait que le contenu informationnel du bruit masquant peut interférer avec celui du signal utile.

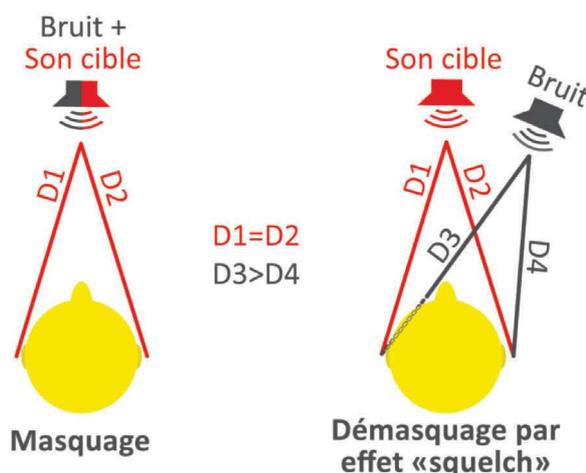


Figure 13 : Schématisation de l'effet « squelch ». Lorsque le bruit et le son cible sont émis via un haut-parleur, les deux sons parviennent en même temps et avec la même intensité aux deux oreilles, $D1=D2$ (masquage). Lorsque le bruit est émis via un second haut-parleur, il parvient aux deux oreilles avec un délai temporel et une intensité différente ($D3>D4$) ; contrairement au son cible qui lui est émis de face (démasquage). *Dessin : Antoine Lorenzi*

Dans l'étude d'Hawley, les auteurs évaluent le bénéfice de l'audition binaurale dans une ambiance dite de « *cocktail party* », autrement dit dans un environnement où différentes sources sonores interfèrent. Ils comparent le démasquage obtenu lorsque la stimulation est monaurale à celui obtenu lorsque la stimulation est binaurale, et ce, pour des sources de bruit plus ou moins interférentes et dont les origines spatiales sont différentes. Pour cela, les auteurs ont utilisé un protocole permettant de reproduire des conditions de champ libre (effet "*cocktail party*" dans ce cas) dans un casque, et ainsi, pouvoir stimuler une ou deux oreilles. Les résultats indiquent 1) une amélioration de 2 à 4 dB par l'ajout de la binauralité et donc de l'analyse spatiale des sources, et 2) un avantage binaural prépondérant lorsque les bruits interférents sont des sons de parole (Hawley, Litovsky et al. 2004). D'autres études encore, suggèrent une amélioration du seuil de détection de la parole par l'effet « *squelch* » (Carhart 1965; Bronkhorst and Plomp 1988; Arsenault and Punch 1999). Les différences interaurales de temps et d'intensité semblent jouer un rôle prépondérant dans le processus de dissociation spatiale ; en effet, en agissant artificiellement sur ces indices, le démasquage par dissociation spatiale est

altéré (Culling, Hawley et al. 2004). Ainsi, les processus mis en jeu sont proches de ceux utilisés pour la localisation. On peut donc supposer que les structures neuronales impliquées par l'effet « *squelch* » sont les mêmes que celles mises en jeu par la localisation.

4.2.2. Le démasquage par co-modulation des enveloppes (Comodulation Masking Release CMR)

Le CMR se traduit par une amélioration de la détection d'un signal cible masqué, par l'ajout dans l'oreille ipsilatérale ou controlatérale d'une bande de bruit, dont l'enveloppe est modulée de la même manière que celle du bruit masquant le signal cible (Fig.14).

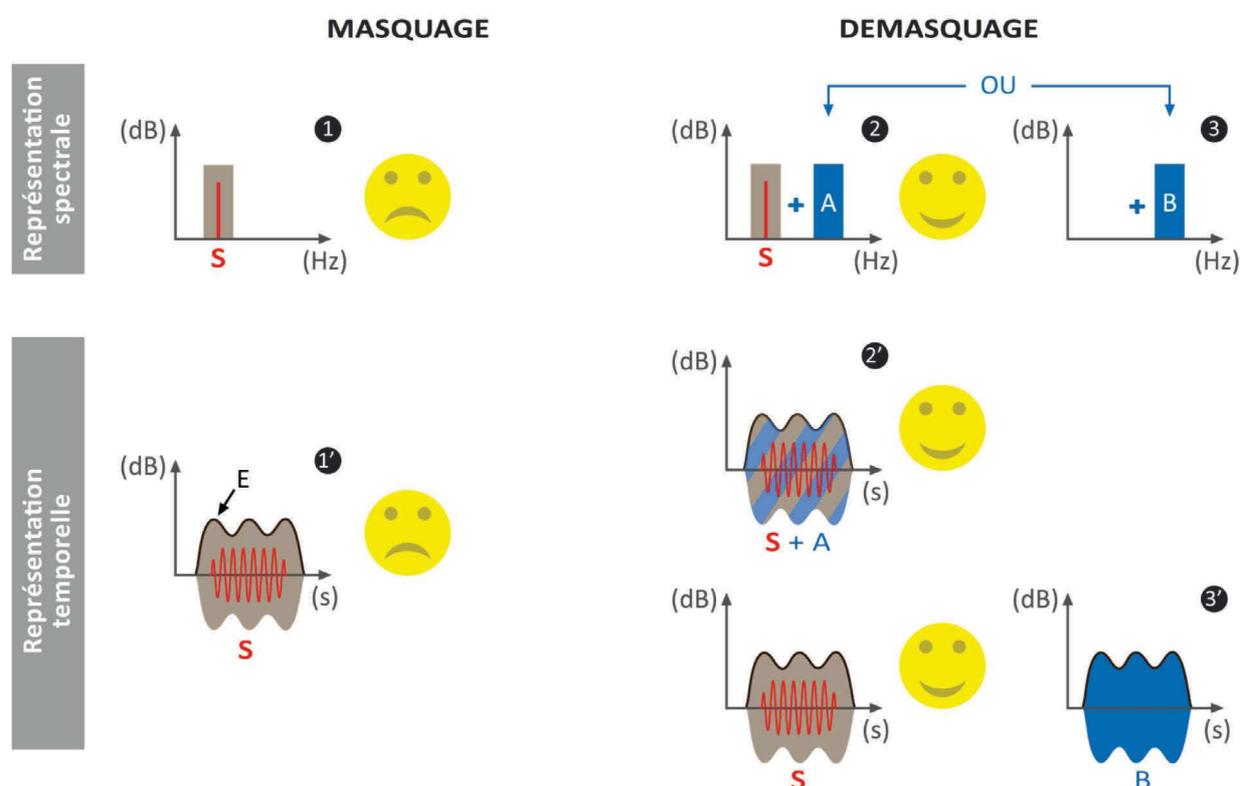


Figure 14 : Schématisation du démasquage lié à la co-modulation des enveloppes. Les graphes 1 et 1' sont, respectivement, les représentations fréquentielle et temporelle du signal cible (S, trait rouge) et du bruit masquant modulé en amplitude (en gris, E). Sur les graphes 2 et 3 un bruit centré sur une fréquence différente du son cible, mais modulé en amplitude comme le bruit masquant, est ajouté sur l'oreille ipsilatérale (2 A) ou controlatérale (3 B). Les graphes 2' et 3' sont les représentations temporelles, respectivement, du bruit ajouté dans l'oreille ipsilatérale (A) ou dans l'oreille controlatérale (B). *Dessin : Antoine Lorenzi*

Dans la plupart des études, le principe du protocole est de masquer un son, par une bande de bruit modulée en amplitude et centrée sur la fréquence du son cible (bruit A). Puis, est ajoutée dans la même oreille, une bande de bruit centrée sur une fréquence différente (bande adjacente) qui est 1) modulée de la même manière que le bruit A ou 2) modulée différemment du bruit A. L'ajout d'une bande de bruit adjacente co-modulée au bruit A, se traduit

systématiquement par une levée du masquage (CMR), c'est-à-dire à dire une amélioration du seuil de détection du son cible ; non observée lorsque les enveloppes ne sont pas co-modulées (Hall, Haggard et al. 1984; Schooneveldt and Moore 1987 ; Verhey, Pressnitzer et al. 2003; Hall, Buss et al. 2006). Le gain observé est variable et dépend notamment du nombre de bandes adjacentes. Plus le nombre de bandes adjacentes est important, meilleur est le démasquage ; ainsi il peut varier de 2 à 10 dB (Schooneveldt and Moore 1987; Buss and Hall 2008). Le CMR a pu être observé non seulement chez l'homme, mais aussi chez le dauphin (Branstetter and Finneran 2008) et l'oiseau (Langemann and Klump 2001) ; la valeur du CMR observé pouvait s'élever chez l'oiseau à 28 dB dans certaines conditions.

4.2.2.1. Mécanismes sous-jacents au CMR monaural et structures neuronales impliquées

Bien que l'origine physiologique du CMR ne soit pas définie, plusieurs études mettent en avant l'analyse de l'enveloppe temporelle des signaux, et ce, par fréquence. A ce jour, aucune étude n'a explicité le CMR au niveau des fibres auditives. Cependant, une étude s'est intéressée à l'effet de la forme de l'enveloppe d'un masqueur, sur la détection du signal par des enregistrements unitaires des fibres du nerf auditif du chinchilla. Les chercheurs de cette étude ont utilisé des masqueurs avec des enveloppes plus ou moins modulées en amplitude. Les résultats ne relatent pas de corrélat du CMR, mais traduisent des réponses plus prononcées durant les périodes où le masque à la plus faible énergie. Les auteurs concluent que 1) le masquage est plus faible dans les vallées du bruit et 2) le mécanisme de détection du signal masqué doit avoir une composante d'analyse courte si on considère les brèves augmentations des décharges des fibres afférentes dans les vallées temporelles du bruit (Mott, McDonald et al. 1990). Cependant, de nombreux chercheurs s'accordent à penser que l'explication du mécanisme du CMR ne peut s'appuyer uniquement sur les réponses des fibres du nerf auditif. En effet, l'éloignement fréquentiel entre la bande masquante et les bandes adjacentes, ou encore la possibilité d'obtenir un CMR en émettant les bandes adjacentes dans l'oreille controlatérale (comme nous le verrons par la suite), ne peuvent pas s'expliquer avec les seules réponses des fibres auditives.

Le fonctionnement des unités neuronales des noyaux cochléaires pourrait donner un premier élément d'explication au mécanisme sous-jacent du CMR. En effet, les noyaux cochléaires sont constitués d'une variété importante de neurones, dont les réponses sont multiples : certaines unités codent l'« *onset* » de la stimulation avec précision, d'autres plutôt

l'ensemble de la stimulation (§ 2.1.2.). De plus, les différentes unités neuronales influent les unes sur les autres. L'étude Pressnitzer suggère que les neurones de type « *onset* » présentent un taux de décharge maximal lors de la présence de bruit, et minimal en présence du son cible. Lorsque s'ajoutent les bandes adjacentes co-modulées au bruit masquant, les réponses tendent à s'accroître en présence des bruits et à se réduire en présence du son cible (Fig. 15, E, F).

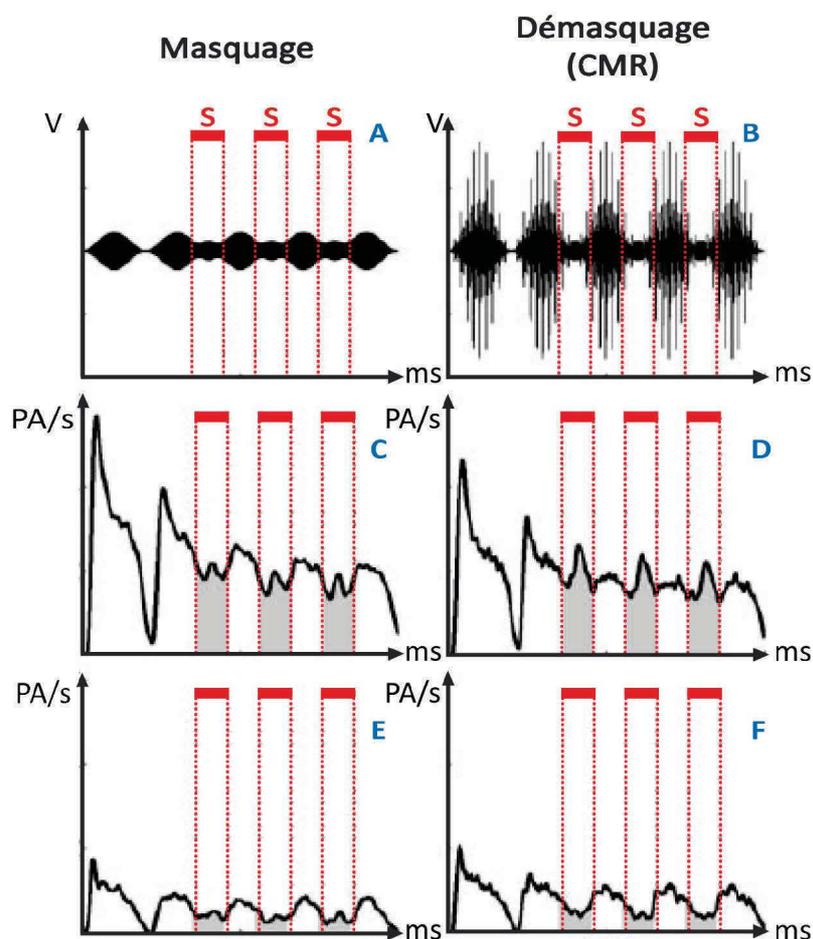


Figure 15 : Réponses neuronales du noyau cochléaire lors d'un protocole CMR. Les graphes A et B sont une reproduction temporelle respectivement, du signal masqué (S) par un bruit (A), et du signal masqué par le même bruit que A auquel sont ajoutées des bandes adjacentes co-modulées (B). Les graphes C et D présentent l'évolution du nombre de potentiels d'action par seconde des neurones du noyau cochléaire, dont les réponses sont de type échantonné. Les graphes E et F présentent l'évolution du nombre de potentiels d'action par seconde des neurones dont les réponses sont de type transitoire (« *onset* »). D'après (Verhey, Pressnitzer et al. 2003).

A l'inverse, les neurones ayant des réponses primaires ou échantonnées, voient leurs taux de décharge augmenter en présence du son cible et s'abaisser lors de l'ajout des bandes adjacentes (Fig. 15, C, D). Avec l'appui d'études anatomiques et physiologiques, les auteurs proposent un modèle selon lequel les neurones du noyau cochléaire antéro-ventral (NCAV) de type « *onset* » influencent les neurones dont les réponses sont de type primaires ou échantonnées, afin de mettre en exergue un stimulus initialement masqué (Pressnitzer, Meddis et al. 2001;

Verhey, Pressnitzer et al. 2003). Cette étude suggère l'existence de corrélats physiologiques du CMR, dès les premiers relais du tronc cérébral. D'autres études supportent les mêmes tendances au niveau des noyaux cochléaires (Neuert, Verhey et al. 2004), ou encore au niveau du colliculus inférieur et du corps genouillé médian (enregistrements extracellulaires) (Las, Stem et al. 2005).

Des corrélats neuronaux du CMR ont été recherchés par enregistrement unitaire de neurones du cortex auditif primaire du chat (Nelken, Rotman et al. 1999). En réponse à une bande de bruit modulée en amplitude, la plupart des neurones (35/56, 63 %) modulent leurs décharges au rythme de l'enveloppe, phénomène semblable à un verrouillage en phase avec l'enveloppe (**VPE, Fig. 16 B, D, courbe rouge**). En revanche, les réponses des neurones à une bande de bruit non modulée, se traduisent 1) par un pic d'augmentation des décharges en début de stimulation ou 2) par un premier pic de décharges des neurones, suivi d'une réponse soutenue (**Fig. 16 A, C, courbe rouge**). L'ajout d'un son à un bruit non modulé, se traduit par 1) une augmentation générale du taux de décharge, 2) un premier pic de décharges plus ample et plus précoce (**Fig. 16 A, C, courbes violettes et vertes**). En réponse à un son ajouté à un bruit modulé, le VPE se dégrade facilement. A l'image des réponses à un bruit non modulé, l'ajout d'un son à un bruit modulé engendre 1) une augmentation générale du taux de décharge et 2) une augmentation et une précocité du pic « onset ». A la différence, lorsque le niveau d'intensité du son augmente, le VPE se dégrade et les neurones présentent un taux de décharges plus soutenu (**Fig. 16 B, D, courbes violettes et vertes**). Pour estimer le seuil de détection du son dans le bruit, les auteurs suggèrent qu'il se situerait à la limite à partir de laquelle le VPE se dégrade. Leurs résultats montrent que le seuil à partir duquel disparaît le VPE, est bien plus bas que le seuil obtenu lorsque le bruit n'est pas modulé (**Fig. 16 E vs F et G vs H, pointillés verts**). Autrement dit, un son sera détecté pour une intensité plus faible, lorsque le bruit est modulé, que lorsqu'il ne l'est pas. Cette tendance est d'autant plus marquée lorsque la bande fréquentielle du bruit s'élargit (**Fig. 16 B vs D, F-E vs H-G**), à l'image du CMR perceptif chez l'homme (Hall, Haggard et al. 1984; Schooneveldt and Moore 1989).

Des corrélats neuronaux du CMR ont également été observés par 1) des enregistrements intracellulaires dans le cortex auditif du chat (dégradation du VPE) (Las, Stem et al. 2005), 2) des enregistrements électro-physiologiques chez l'homme (les ondes N1, P2 des potentiels évoqués auditifs tardifs, ne sont présentes que lorsque le bruit masquant est modulé en amplitude (Androulidakis and Jones 2006)), 3) la magnétoencéphalographie ou encore 4) l'imagerie à résonance magnétique fonctionnelle (la comparaison des cartes d'activation en

réponse à un bruit modulé en amplitude versus non modulé révèle une activation plus forte des régions antéro-latérales du gyrus de Heschl lorsque le bruit est modulé (Ernst, Uppenkamp et al. 2010).

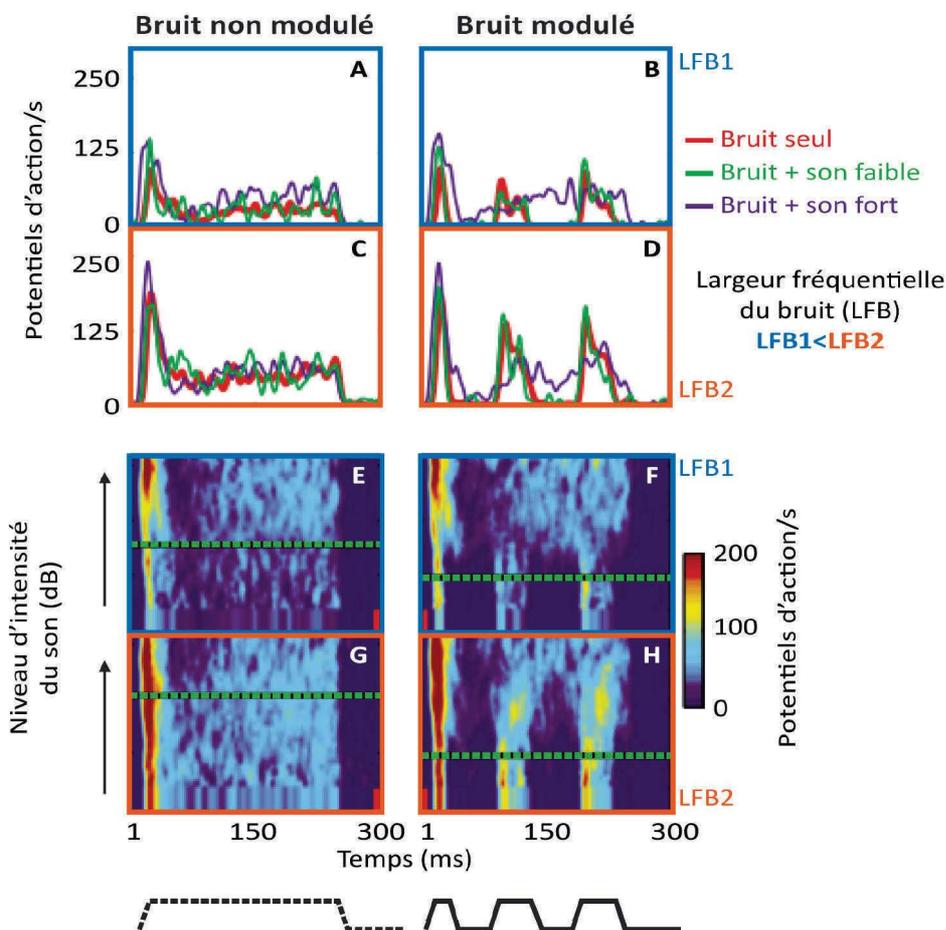


Figure 16 : Enregistrement unitaire de neurones du cortex auditif primaire du chat en réponse à des bruits, modulés ou non, et en présence de son. Le panel de gauche montre les réponses des neurones à un bruit non modulé en amplitude (stimulus représenté en pointillés noirs sur le bas). Le panel de droite représente les réponses à un bruit modulé en amplitude (stimulus représenté en trait plein noir). Les cadres autour des graphes indiquent la largeur fréquentielle du bruit (LFB) : $LFB1 < LFB2$. Les courbes des graphes A, B, C et D traduisent l'évolution du nombre de potentiels d'action par seconde, 1) bruit seul (trait rouge), 2) bruit + son faible (trait vert) et 3) bruit + son fort (trait violet). Les graphes E à H sont des représentations tridimensionnelles de l'évolution du nombre de potentiels d'action par seconde, en fonction du niveau d'intensité du son. Les pointillés verts indiquent les seuils à partir desquels le son serait détecté. D'après (Nelken, Rotman et al. 1999).

4.2.2.2. Le CMR binaural ou dichotique

Des auteurs ont fait évoluer le protocole de mise en évidence du CMR en émettant les bandes adjacentes, non plus dans l'oreille ipsilatérale, mais dans l'oreille contralatérale. Certains se sont intéressés aux facteurs contribuant au CMR par une stimulation monaurale, binaurale ou mixte (Buss and Hall 2008). Ils ont entrepris d'évaluer le niveau de démasquage d'un son de 2 kHz (d'une durée de 400 ms), initialement masqué par une bande de bruit centrée sur cette même fréquence, par l'ajout de 2 ou 8 bandes de bruits adjacents, modulées de la

même manière que la bande de bruit masquante. Les bandes ont été émises du côté ipsilatéral, dans les deux oreilles ou de manière mixte (2 bandes en ipsilatéral et les 6 autres en controlatéral). De plus, les bandes de bruits ont été émises de manière continue ou discontinue (au rythme du stimulus cible).

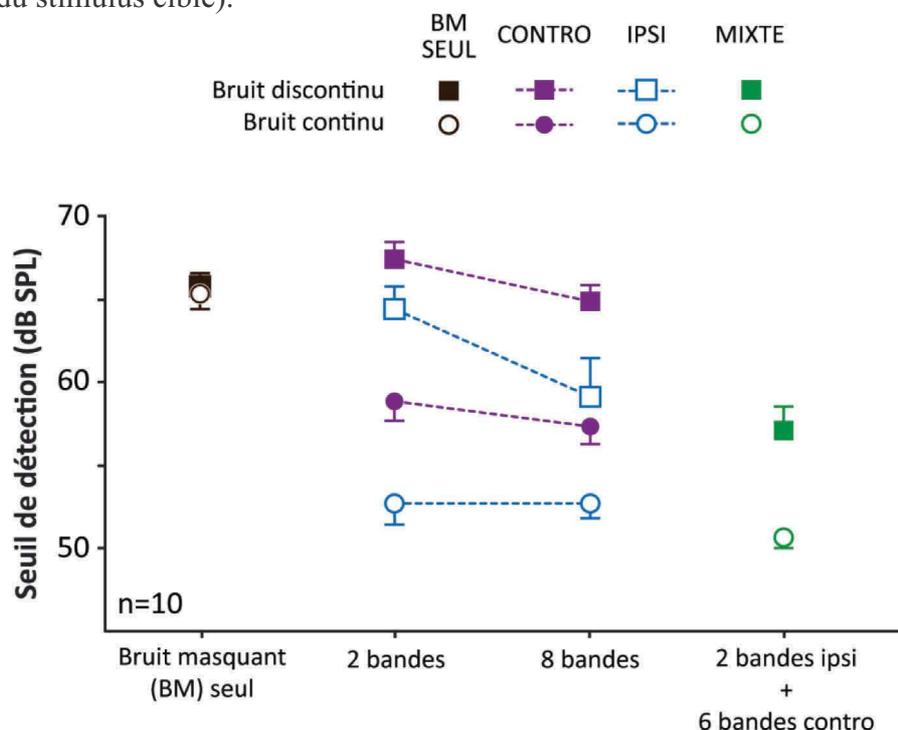


Figure 17 : Seuils moyens de détection obtenus avec une ou plusieurs bandes de bruits adjacentes, émises de manière ipsilatérale, controlatérale ou mixte. Les carrés représentent les scores obtenus lorsque le bruit suit le rythme du stimulus (bruit discontinu) ; les ronds représentent ceux obtenus lorsque le bruit est continu. En bleu et violet, sont représentés les seuils obtenus pour l'ajout de 2 ou 8 bandes adjacentes, respectivement de manière ipsilatérale et controlatérale; en vert, sont représentés les scores pour la condition mixte (2 bandes adjacentes en ipsilatéral, 6 en controlatéral). *D'après (Buss and Hall 2008).*

Les résultats sont reportés sur la **figure 17** ; le CMR correspond à la différence entre les seuils obtenus avec le bruit masquant seul et les différentes conditions de bruit testées. Lorsque le bruit est discontinu, les scores sont globalement moins bons que ceux obtenus lorsqu'il est continu. Le nombre de bandes adjacentes semble favoriser le CMR lorsque le bruit est discontinu ; à l'inverse, le nombre de bandes ne semble pas autant influencer lorsque le bruit est continu. Les scores obtenus lorsque les bandes sont ajoutées dans l'oreille controlatérale, sont moins bons que lorsqu'ils sont émis du côté ipsilatéral. Enfin, dans la condition mixte, le CMR est supérieur aux scores obtenus dans toutes les autres conditions équivalentes (bruit continu ou discontinu). L'influence de la discontinuité du bruit dans les conditions ipsilatérale ou controlatérale sur les scores, pourrait être attribuée au fait que le système auditif ne dispose pas d'indices suffisants pour associer le signal masquant et les bandes adjacentes, lorsque les bruits sont trop courts. L'étude de la condition mixte suggère qu'un renforcement de l'information, à

la fois ipsilatérale et contralatérale, accentue grandement le CMR lorsque le bruit est discontinu, donc très court. Les auteurs pensent que la distribution des bandes adjacentes dans les deux oreilles, multiplie les canaux d'analyse, en conséquence, facilite le regroupement des stimuli co-modulés, et par extension, la mise en évidence du son initialement masqué. D'autres études s'intéressant au CMR dichotique, évoquent des résultats relativement similaires. En effet, le CMR monaural est toujours supérieur au CMR dichotique, et l'ajout de plusieurs bandes semble faciliter les deux types de CMR (Hall, Haggard et al. 1984; Schooneveldt and Moore 1987; Schooneveldt and Moore 1989).

Ces études suggèrent que l'origine physiologique du CMR ipsilatéral ne peut expliquer à lui seul le CMR dichotique. En effet, l'aspect binaural suggère une confrontation des informations provenant des deux oreilles et l'anatomie n'évoque ce type d'échanges qu'au niveau du système olivo-cochléaire (SOC), bien que certaines études relatent des échanges entre les noyaux cochléaires. Ainsi, l'analyse des indices temporels de l'enveloppe, effectuée au niveau des noyaux cochléaires (NC), et la mise en lien des informations des deux NC dans le SOC et les relais supérieurs, pourrait expliquer en partie le CMR dichotique (ou binaural). Cependant, il est important de considérer que ces analyses requièrent un temps de traitement minimum, afin de permettre une intégration des indices communs et la dissociation des autres.

4.2.3. Le démasquage de type BMLD (binaural masking level difference)

LE BMLD pourrait se traduire par la différence du niveau de masquage binaural. Il correspond à l'amélioration de la détection d'un signal cible masqué, par la modification de la phase du signal ou du bruit. Le principe du protocole est d'émettre dans les deux oreilles des stimuli identiques, composés d'un bruit et du son cible à détecter. Puis, dans une seconde condition, la phase du bruit ou du signal est modifiée sur une oreille (**Fig. 18**) ; le plus souvent la phase a une valeur de π , ce qui correspond à un décalage temporel d'une demi-période pour un son pur. Cette modification de phase introduit un indice temporel qui favoriserait le démasquage du stimulus initialement masqué (Hirsh 1948; Webster 1951; Wilson, Moncrieff et al. 2003). Les niveaux de démasquage varient en fonction 1) de la fréquence du stimulus à détecter : entre 10 et 15 dB d'amélioration à 500 Hz, et 1 à 3 dB à 4000 Hz, 2) mais aussi du stimulus sur lequel la modification de phase a été effectuée ; la modification de phase sur le stimulus cible, induit un démasquage plus conséquent que lorsqu'elle est faite sur les bruits.

Cette forme de démasquage a également été évaluée en introduisant non plus un déphasage constant (qui induit un décalage temporel différent par fréquence), mais un décalage

temporel constant, plus en rapport avec la réalité de notre monde sonore. *Par exemple, pour un décalage temporel égal à 0,5 ms, la fréquence de 1000 Hz sera décalée d'une demi-période (soit un déphasage de π), alors que la fréquence de 2000 Hz sera décalée d'une période (soit un déphasage de 2π)*. Pour un signal de parole soumis à une différence interaurale de 0,8 ms, le BMLD observé est de l'ordre de 7 dB (Bocca and Antonelli 1976).

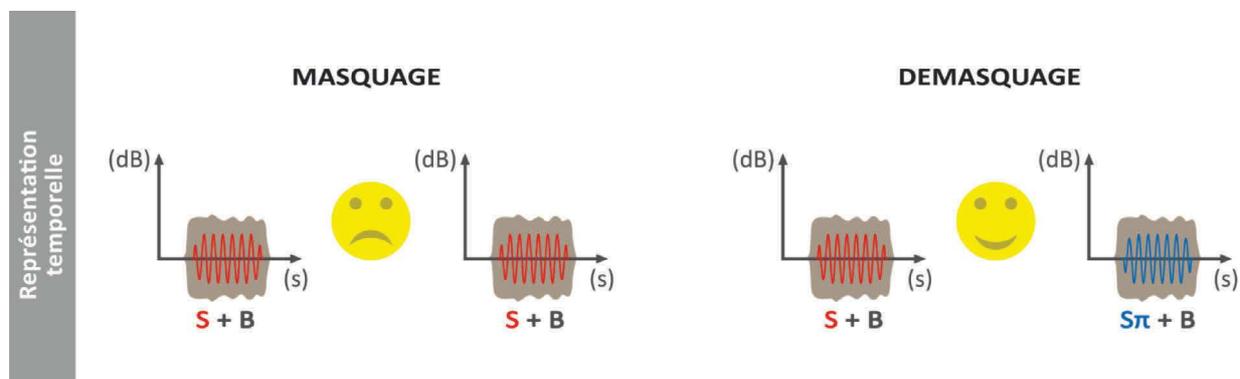
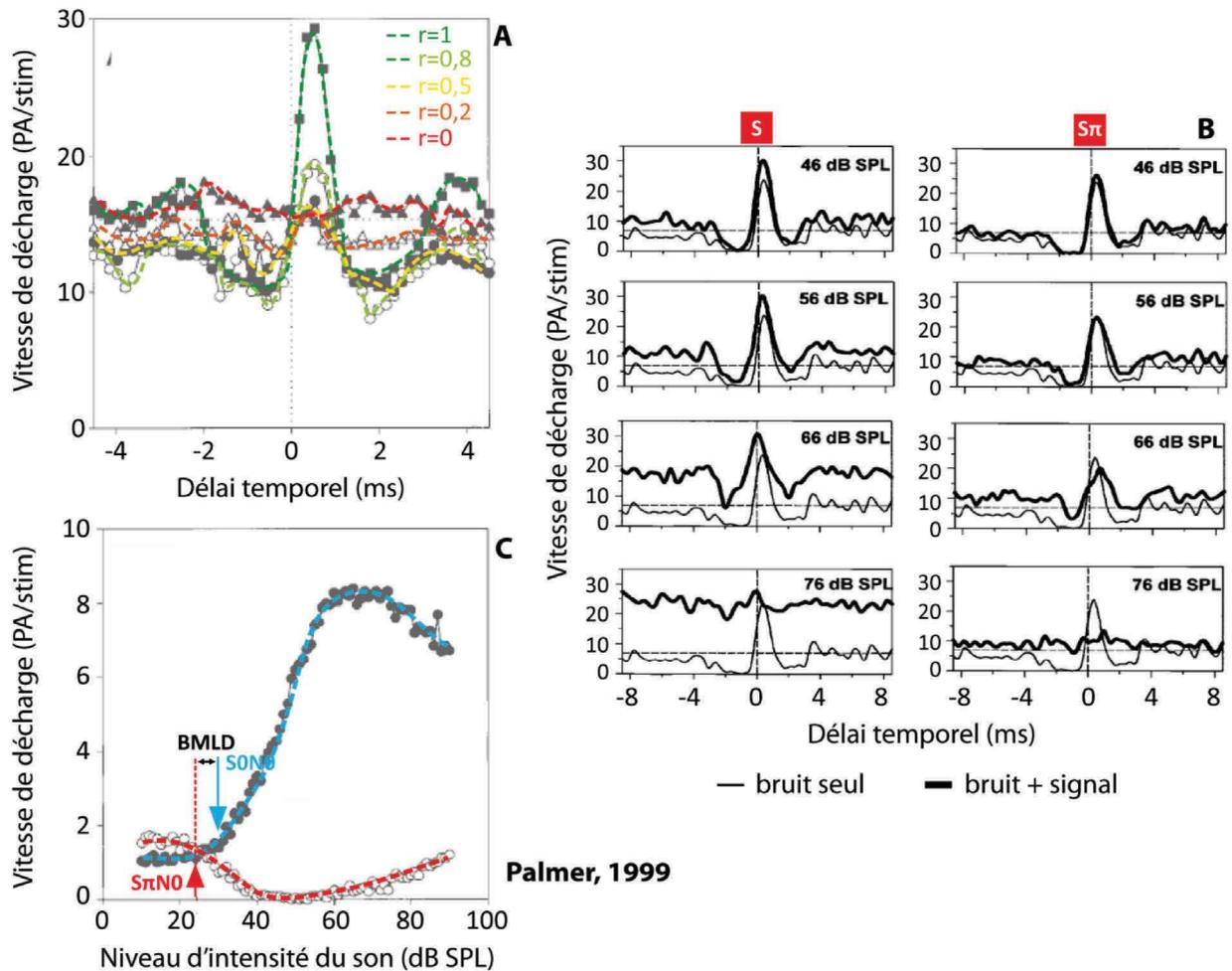


Figure 18: Schématisation du protocole de BMLD. La condition de référence (masquage) se caractérise par des stimuli identiques sur chaque oreille (bruit + son cible à détecter). Dans la condition dite de démasquage, une modification de phase est introduite au niveau du son cible ($S\pi$, sinusoïde bleue). *Dessin : Antoine Lorenzi*

4.2.3.1. Mécanismes sous-jacents au BMLD et structures neuronales sous-corticales impliquées

Le mécanisme le plus souvent évoqué pour expliquer le BMLD est l'analyse des différences interaurales de temps (DIT) entre les signaux, suggérant par extension, l'existence de structures neuronales sensibles aux DIT (Colburn 1977). Un modèle expliquant ce processus a été proposé par Jeffress en 1948 pour la localisation sonore. Il suggère la présence d'un réseau comportant des détecteurs de coïncidence temporelle. Ainsi, lors d'une tâche de BMLD, le système auditif réalise une analyse de corrélation sur l'ensemble des fréquences ; l'introduction d'un déphasage au sein du stimulus cible masqué, engendre une modification des coïncidences et, en conséquence, la mise en exergue de celui-ci. Pour étayer ce modèle, plusieurs études physiologiques suggèrent la sensibilité des neurones aux variations interaurales de temps, au niveau 1) du MSO (Caird and Klinke 1983; Joris and Yin 1995; Joris 1996; Joris, Smith et al. 1998), 2) du colliculus inférieur (Caird and Klinke 1987; Alho, Rinne et al. 2014; Pickles 2015). Palmer et ses collègues se sont intéressés aux caractéristiques des réponses unitaires de neurones du colliculus inférieur (CI) de cochon d'Inde, en réponse à une stimulation similaire au BMLD. Ils ont notamment fait varier des paramètres tels que la corrélation entre les bruits, le délai interaural et le déphasage du son cible (ici de fréquence 500 Hz).



Palmer, 1999

Figure 19: Enregistrements des réponses de neurones du colliculus inférieur à des stimulations de type S0N0 et SπN0 A. Nombre de potentiels d'action par stimulus en fonction du délai temporel interaural et de la corrélation entre les bruits bilatéraux. B. Nombre de potentiels d'action par stimulus en fonction du délai temporel entre les bruits lorsque 1) le signal est en phase sur les deux oreilles, panel de gauche, S, 2) le signal est déphasé de π (trait épais). Le trait fin est la référence, témoignant de la réponse à un bruit corrélé. Du haut vers le bas, le niveau du stimulus croît. C. Nombre de potentiels d'action par stimulus en fonction du niveau d'intensité du son cible, qui peut être en phase avec le bruit (S0N0) ou déphasé de π (SπN0). D'après (Palmer, Jiang et al. 1999)

En réponse à des bruits parfaitement corrélés, les réponses des neurones sont modulées avec le délai interaural ; ainsi, les neurones présentent des maximums de décharge pour un ou plusieurs délais temporels caractéristiques. Cela peut être synthétisé par une représentation du nombre de potentiels d'actions par stimulus, en fonction du délai interaural (**courbe « noise delay function » NDF, figure 18.A courbe verte**). A l'inverse, pour les bruits non corrélés, les neurones sont insensibles à des différences interaurales de temps (**Fig. 19.A courbe rouge**). Les corrélations partielles entre les bruits traduisent des réponses intermédiaires ; les pics et les modulations du NDF tendent à s'amoinrir lorsque la corrélation diminue (**Fig. 19.A courbes vert clair, jaune puis orange**).

L'ajout simultané du son de 500 Hz aux bruits corrélés, engendre une dégradation des modulations du NDF, à l'image de la dé-corrélation progressive du bruit (**Fig. 19.B**). Quand la phase du son pur est nulle (S0N0), la modulation initiale du NDF disparaît d'autant plus, que le niveau du son augmente (**Fig. 19.B, panel de gauche**). De plus, le nombre de potentiels d'action semble s'accroître. De la même manière, lorsqu'une phase est introduite au sein du son cible (S π N0), la modulation disparaît quand le niveau d'intensité du son augmente, mais le nombre de potentiels d'action par stimulus ne semble pas augmenter (**Fig. 18.B, panel de droite**). L'introduction d'une phase dans le stimulus induit une modification des réponses neuronales, d'autant plus marquée que le niveau d'intensité du son cible augmente (pour S0N0 ou S π N0). Par exemple, lorsque le niveau d'intensité du son cible, déphasé de π , augmente, le nombre de potentiels d'action de certaines unités nerveuses varie à partir d'un niveau d'intensité plus faible que lorsque le signal n'est pas déphasé (**Fig. 19.C, flèches rouge et verte**) ; ceci marquerait une amélioration de la détection similaire au BMLD (**Fig. 19.C, double flèche noire**). Les données de cette étude mettent en avant l'hypothèse que les modifications de réponses des neurones, liées à l'ajout d'un son pur à un bruit corrélé, sont équivalentes aux modifications des réponses liées à un bruit dé-corrélé, et ce, dans la majorité des neurones. En effet, la synchronisation des détecteurs de coïncidence du tronc cérébral, de par la corrélation des bruits dans les deux oreilles, serait dégradée par l'ajout d'un signal et notamment un signal déphasé (Palmer, Jiang et al. 1999).

Chez l'homme, le BMLD a pu être mis en évidence à un niveau sous-cortical, par l'utilisation de protocoles électrophysiologiques, tels que l'enregistrement des réponses neuronales à une stimulation continue (Frequency Following Response, FFR). Le principe est d'émettre un son, non plus transitoire comme un clic, mais dont la durée est d'une centaine de millisecondes. La réponse à cette stimulation soutenue est recueillie par le biais d'électrodes placées sur le scalp. Par cette technique, le BMLD pour un son de 500 Hz a pu être mis en évidence ; l'amplitude de la FFR est plus conséquente lorsque le signal est déphasé (S π N0) que lorsqu'il ne l'est pas (S0N0) (Wilson and Krishnan 2005). Enfin l'implication du colliculus inférieur a pu être mise en évidence avec des études en imagerie en tenseur de diffusion (Wack, Polak et al. 2014).

4.2.3.2. Mécanismes sous-jacents au BMLD et structures neuronales corticales impliquées

Bien qu'il existe de toute évidence des centres intégrateurs des réponses binaurales dès

les relais sous-corticaux, il n'existe pas de réel consensus permettant d'affirmer l'origine du BMLD. Cependant, il convient de s'accorder sur le fait que l'analyse temporelle survient dès les relais les plus précoces et qu'elle s'intensifie, ou tout du moins s'affine, vers les régions corticales. A l'image des résultats de l'étude de Palmer sur les réponses du colliculus inférieur, des réponses similaires ont été observées au niveau des neurones du cortex auditif du cochon d'Inde (Gilbert, Shackleton et al. 2015). L'ajout d'un déphasage induit des modifications des synchronisations binaurales ; ces modifications peuvent se traduire par des augmentations ou des diminutions de réponses, et des pertes de modulation des « *noise delay function* ». Les conditions pour lesquelles les phases entre le bruit et le signal sont différentes, explicitent toujours des variations à des seuils inférieurs à ceux obtenus, lorsque le bruit et le signal sont en phase. Cela témoigne de l'amélioration de la détection du son cible, et donc d'un BMLD.

Chez l'homme, des mises en évidences du BMLD à un niveau cortical ont été obtenues par l'utilisation de protocoles électrophysiologiques, tels que les ASSR (Auditory Steady State Response). Le principe général des ASSR est d'émettre un son modulé en amplitude, par une fréquence plus basse (par exemple un son de 1000 Hz modulé à 80 Hz). Puis, par l'analyse des réponses électroencéphalographiques, les modulations lentes (80 Hz) sont recherchées. Si la modulation est trouvée, cela suggère la perception du son de 1000 Hz ; si elle n'est pas détectée, le son est considéré comme non perçu. Dans leur étude, Wong et ses collègues utilisent un son pur de 500 Hz, modulé en amplitude à 80 Hz et 7-13Hz afin d'étudier les réponses électrophysiologiques, respectivement au niveau du tronc cérébral et cortical. Les résultats de l'étude évoquent un corrélât cortical du BMLD, explicité par l'amélioration du seuil de détection du signal déphasé, comparativement à celui du signal en phase (Wong and Stapells 2004). L'utilisation de la magnétoencéphalographie permet également de mettre au jour des corrélats du BMLD à un niveau cortical (Sasaki, Kawase et al. 2005; Hughes, Rowe et al. 2014). L'amplitude des ondes N1m et P2m est plus importante dans la condition $S\pi N0$, que celle obtenue dans la condition $S0N0$ (**Fig. 20.A**). Des études de dipôles traduisent des modifications, localisées essentiellement au niveau du cortex auditif (**Fig. 20.B**).

Enfin, des formes de BMLD ont été mises en évidence en électroencéphalographie (l'amplitude des ondes P2 des potentiels évoqués auditifs tardifs est plus ample lorsque le signal est déphasé, que lorsqu'il ne l'est pas (Fowler and Mikami 1992; Fowler and Mikami 1996), ainsi qu'en imagerie fonctionnelle (Wack, Cox et al. 2012; Wack, Polak et al. 2014). Les études d'imagerie évoquent les implications du cortex auditif, des insula bilatérales, du corps

calleux, du corps pulvinar et aussi du gyrus frontal inférieur. Ces différentes régions sous-tendent un traitement auditif, mais aussi des processus cognitifs attentionnels et exécutifs.

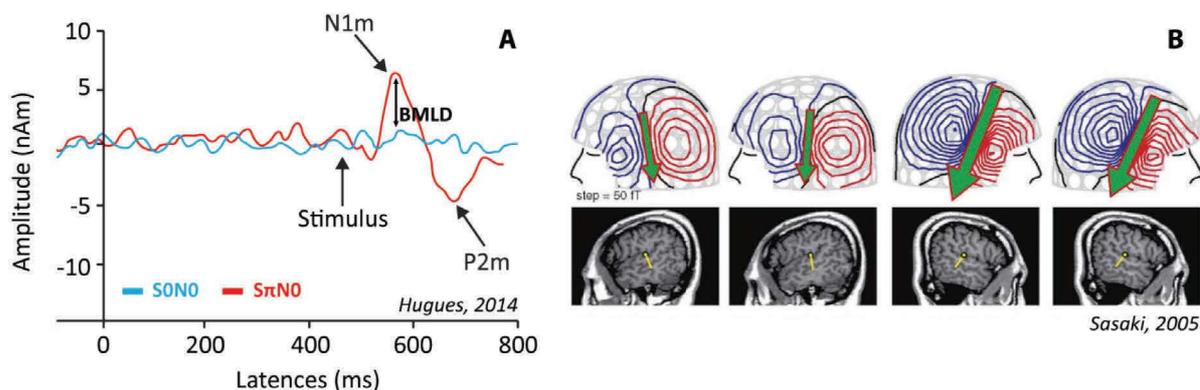


Figure 20: Etude magnéto-encéphalographique du BMLD et reconstruction de dipôles A. Amplitude des ondes magnétiques N1m et P2m dans la condition SONO (trait bleu) et S π N0 (trait rouge). L'onset du stimulus est indiqué par une flèche et le BMLD correspond à la différence entre les courbes bleue et rouge (Hughes, Rowe et al. 2014). B. Reconstruction de dipôles par la magnétoencéphalographie, par l'étude de l'onde N1m ; activité essentiellement marquée au niveau du cortex auditif (Sasaki, Kawase et al. 2005).

5. Objectifs de la thèse

L'anatomie et la physiologie complexe du système auditif suggèrent une intégration progressive des informations ascendantes ; les processus de démasquage exploitent cette structure élaborée afin d'extraire un signal initialement masqué. De manière générale, les protocoles de démasquage se caractérisent par la variation de paramètres, tels que la différence interaurale de temps (DIT), la différence interaurale d'intensité (DII) ou l'ajout d'indices temporels. Ainsi, ces études ne s'intéressent pas réellement aux aspects de cohérence temporelle et spectrale. Ce travail se propose d'étudier la détection d'un signal masqué par un bruit blanc, par l'ajout d'un bruit blanc controlatéral, dont le spectre ou la cohérence temporelle (inter-corrélation) différent du bruit ipsilatéral.

Dans ce travail, une première étude, perceptive, est consacrée à la caractérisation du démasquage chez des sujets normoentendants en utilisant 1) un bruit controlatéral dont la composition spectrale et la corrélation avec le bruit ipsilatéral varient et 2) un signal cible dont la nature fréquentielle varie. Une seconde étude, objective, utilise l'électroencéphalographie du tronc cérébral et du cortex, afin d'observer les modifications des réponses neurales en réponse à un protocole original de BMLD. De cette manière, nous souhaitons savoir si le processus de démasquage binaural est pleinement opérationnel dès le niveau sous cortical ou s'il nécessite un traitement plus cortical.

6. Etude psychoacoustique du démasquage binaural

6.1. Matériels et méthodes

Grâce à un test à choix forcé, nous avons estimé le rapport signal à bruit (RSB) nécessaire au masquage de différents sons cibles dans plusieurs conditions de bruit. En comparant les RSB obtenus à un RSB de référence, il est ainsi possible de mettre en évidence une éventuelle forme de démasquage.

6.1.1. Population

Pour la réalisation des deux protocoles de psychoacoustique, 68 sujets normo-entendants, âgés de 18 à 34 ans ($23,8 \pm 3,34$ ans), ont été réunis. Pour chaque sujet, une audiométrie tonale a été réalisée afin d'estimer le seuil d'audition, correspondant à la moyenne des seuils de perception aux fréquences 500, 1000, 2000 et 4000 Hz. Un seuil supérieur à 15 dB HL était un vecteur d'exclusion. Le seuil auditif moyen des 68 sujets était de 4,2 dB HL ($\pm 2,84$ dB HL). De plus, si le seuil auditif, pour une des 4 fréquences citées précédemment, était supérieur à 20 dB HL, le sujet a également été exclu.

6.1.2. Test à choix forcé

Lors de tâches perceptives, une procédure à choix forcé est souvent préférée à un test à choix libre, car elle présente une meilleure robustesse et reproductibilité (Levitt 1971). Pour notre étude, le choix s'est porté sur une procédure à choix forcé à 3 réponses. La présentation des séquences sonores était gérée sous le logiciel Matlab®. Le principe est d'émettre dans l'oreille d'un sujet 3 bouffées de bruit, dont l'une comporte le son cible à détecter (**Fig. 21.A**). La position de la cible est déterminée aléatoirement à chaque présentation. Le sujet doit indiquer sur une interface graphique comportant trois choix de réponses, 1, 2 ou 3, s'il a perçu le son cible dans la 1^{ère}, la 2^{ème} ou la 3^{ème} bouffée de bruit. Si la réponse du sujet est juste, le niveau d'intensité du bruit augmente d'un pas défini; si elle est fautive, le niveau diminue. Pour limiter les phénomènes de hasard, il faut deux bonnes réponses pour que le niveau d'intensité du bruit augmente alors qu'une seule erreur donne lieu à une diminution du niveau d'intensité du bruit (validation, « *two up, one down* »). Le pas de variation d'intensité est de ± 5 dB jusqu'au 2^{ème} retournement (c'est-à-dire une séquence augmentation/baisse ou validation/baisse), puis est réduit à ± 2 dB jusqu'à la finalisation du test. La procédure s'arrête lorsque le nombre de renversements est égal à huit. Cette technique permet un encadrement

progressif du seuil de perception recherché. Celui-ci est calculé en faisant la moyenne des huit derniers rapports signal à bruit (RSB) (**Fig. 21.B**).

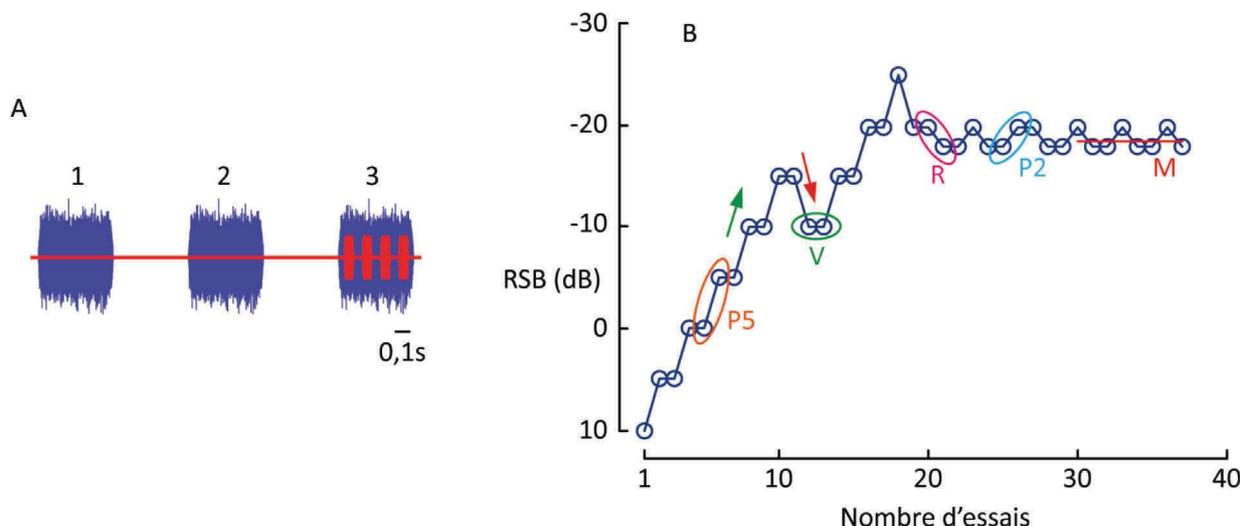


Figure 21. Stimuli et principe du test à choix forcé. **A.** Représentation temporelle des trois bouffées de bruit émises et, dans l'une d'entre elles, le son cible caractérisé par une succession de 4 bouffées tonales. **B.** Exemple d'un résultat obtenu au test à choix forcé. La flèche verte montre l'évolution du rapport signal à bruit (RSB) lorsque le sujet répond correctement, et la rouge indique l'évolution lorsque la réponse est incorrecte. Si une réponse est correcte, le RSB correspondant est réitéré une fois (*V*) ; la réponse initie l'augmentation ou la baisse du niveau d'intensité du bruit. Le pas initial est de ± 5 dB (*P5*). Au-delà de 2 retournements (*R*), le pas est abaissé à ± 2 dB (*P2*). A partir de 8 retournements, le test s'arrête et la moyenne est calculée sur les 8 derniers échantillons (*M*). *Dessin : Antoine Lorenzi*

6.1.3. Expérience 1 : Démasquage binaural d'une bouffée tonale de 500 Hz dans différentes conditions de bruit

Par la procédure à choix forcé décrite précédemment, le niveau d'intensité nécessaire au masquage d'une bouffée tonale de 500 Hz a été évalué dans différentes conditions de bruits. Pour chacune d'elles, le RSB relevé traduit le niveau de bruit à partir duquel la bouffée tonale n'est plus perçue. Afin d'estimer un éventuel processus de démasquage, les RSB ont été comparés à celui obtenu dans la condition référence.

6.1.3.1. Caractéristiques des stimuli utilisés

Le choix du bruit s'est porté sur un bruit blanc pour sa stabilité et sa richesse spectrale. Ainsi, ont été créées des bouffées de bruit blanc d'une durée de 0,5 seconde (avec un temps de montée/descente de 10 ms) et espacées de 0,5 seconde. Les bouffées tonales avaient, quant à elles, une durée de 50 ms avec un temps de montée/descente de 10 ms et étaient séparées d'un intervalle inter-stimuli de 60 ms. Le son cible étaient constitué de 4 bouffées tonales dont le niveau d'intensité était fixe de 45 dB SPL. Afin d'éviter des biais liés à la détection de l'onset des bouffées tonales, le stimulus cible était centré d'un point de vue temporel au sein de la

bouffée de bruit (**Fig. 21.A**).

6.1.3.2. Conditions de bruit réalisées : largeur spectrale, composition spectrale du bruit controlatéral et corrélation temporelle entre les bruits

L'ensemble des conditions sont décrites dans la **figure 22**. Les stimuli émis dans l'oreille droite sont identiques pour l'ensemble des conditions ; ils se composent de trois bouffées de bruit blanc et du stimulus cible placé aléatoirement dans l'une des bouffées. Les stimuli émis dans l'oreille gauche sont les seuls à varier. Ainsi, 9 conditions ont été créées :

- La condition ipsilatérale (**I**) correspond à la condition référence. Aucun son n'est émis dans l'oreille gauche. Ainsi, elle permet d'évaluer le niveau d'intensité du bruit ipsilatéral, nécessaire pour masquer le stimulus cible.
- Les huit autres conditions seront comparées à la condition référence. Chacune des huit conditions se compose de trois bouffées de bruit, synchronisées à celles de l'oreille droite, dont la nature fréquentielle et/ou la cohérence temporelle (inter-corrélation) varient :
 - Dans les conditions **EC-1oct** et **EC-3oct**, le bruit controlatéral présente respectivement, une encoche d'une largeur d'une octave (soit 350 Hz), ou de trois octaves (1258 Hz).
 - Dans les conditions **BC-1oct** et **BNC-1oct**, le bruit controlatéral est une bande de bruit centrée sur la fréquence 500 Hz, d'une largeur d'une octave.
 - Les conditions **BC-3oct** et **BNC-3oct** sont **similaires aux deux conditions précédentes**, hormis la largeur de la bande de bruit, de trois octaves.
 - Dans les conditions **NC** et **C**, le bruit controlatéral a le même spectre que le bruit ipsilatéral.

Les bruits utilisés dans les conditions (**BNC-1oct**, **BNC-3oct** et **NC**) ont été créés à partir de deux bruits issus de deux générateurs différents. De cette manière, les bruits dans chaque oreille ne présentent aucune cohérence temporelle (corrélation 0) ; on parle de bruits non corrélés (NC). A l'inverse, pour les conditions (**EC-1oct**, **EC-3oct**, **BNC-1oct**, **BNC-3oct** et **C**), les bruits utilisés sont issus du même générateur. Ainsi, ils présentent une parfaite cohérence temporelle (corrélation +1) ; on parlera de bruits corrélés (C).

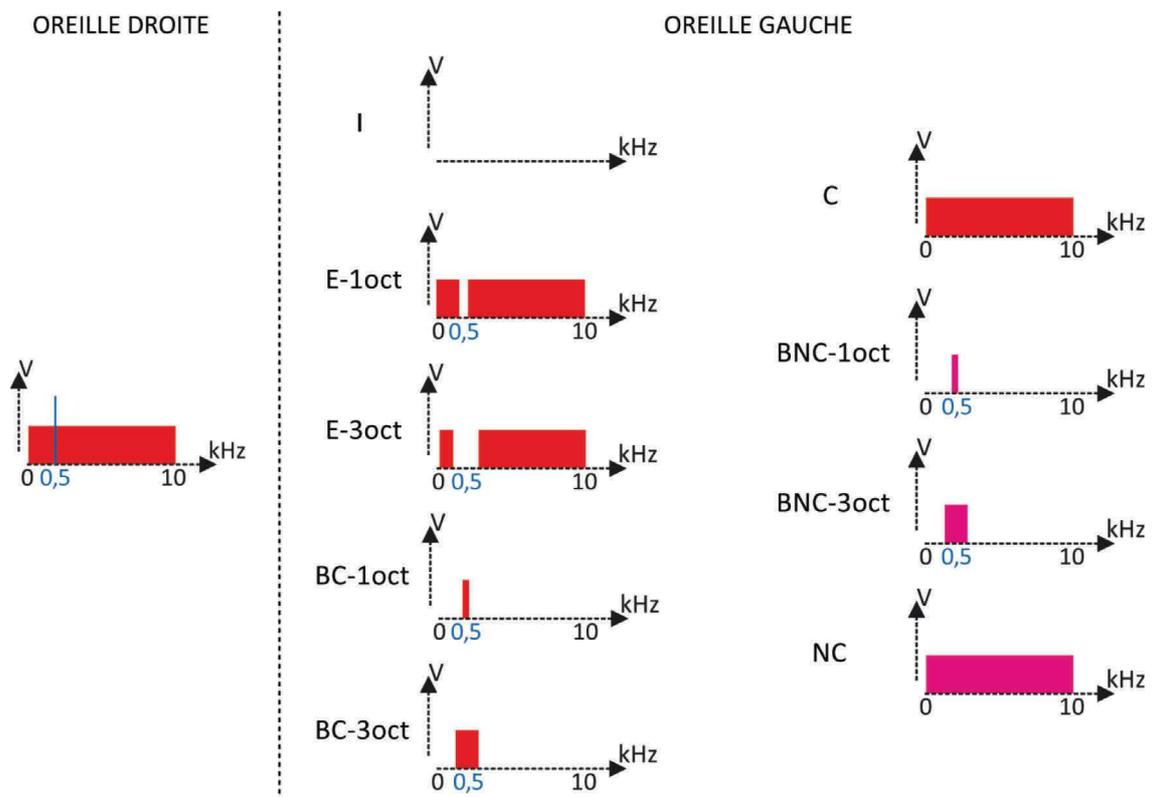


Figure 22. Conditions réalisées avec le test à choix forcé. Représentation spectrale des différentes conditions de masquage testées en choix forcé. Le stimulus émis dans l'oreille droite est strictement identique dans les 9 conditions : le bruit blanc (rectangle rouge) et le stimulus cible (raie bleue). Dans la condition I, l'oreille gauche ne reçoit pas de son. Les conditions E comportent un bruit blanc dans lequel une encoche (E) centrée sur la fréquence du son cible a été créée. L'encoche est d'une octave (E-1oct) ou de trois octaves (E-3oct). Les conditions BNC et BC sont le parfait inverse, c'est-à-dire des bandes d'une octave (BC-1oct BNC-1oct) ou de trois octaves (BC-3oct ou BNC-3oct), centrées sur la fréquence du son cible. Les conditions C et NC comportent un bruit blanc non filtré. La couleur bleue indique que les bruits émis dans les deux oreilles, filtrés ou non, sont corrélés (C), c'est-à-dire que l'évolution de leur amplitude dans le temps est identique. A l'inverse, la couleur verte indique que le bruit blanc émis dans l'oreille gauche a une évolution différente de celle de l'oreille droite ; autrement dit les bruits émis dans chaque oreille sont « non corrélés » (NC). *Dessin : Antoine Lorenzi*

6.1.3.3. Matériels

Le programme créé sur Matlab®, est exécuté par un ordinateur. Les stimuli sont générés par une carte son CREATIVE EMU-404 USB et émis via un casque PELTOR avec écouteur TDH-39. Préalablement, ce système a été calibré sur un mannequin KEMAR afin de s'assurer de la bande passante du casque (± 3 dB de 20 Hz à 12 kHz) et de fixer le niveau de sortie du son cible à 45 dB SPL. En conséquence, l'ajustement du RSB, lors du test, se basera sur la valeur efficace de la bouffée tonale.

6.1.3.4. Passation du test

Le sujet est placé dans une chambre insonorisée. Le casque est positionné sur ses oreilles et il lui était demandé de ne pas y toucher pendant la durée des tests. En effet, une rapide évaluation sur le mannequin KEMAR montre des variations d'intensité de 1 à 3 dB SPL en fonction de la fréquence, lorsqu'on place puis replace le casque. Compte tenu des variations de RSB recherchées, il est préférable de ne pas modifier la position du casque pendant la durée du test pour ne pas influencer les résultats. La procédure étant automatisée, le sujet est autonome et il n'est requis qu'un contrôle de l'opérateur pour s'assurer du bon déroulement du test et de la compréhension de la consigne. Toutes les conditions ont été émises de manière randomisée afin de palier d'éventuels biais, liés aux effets d'apprentissage et de fatigue. Le test dure environ vingt minutes et 41 sujets ont été évalués.

Après chaque condition testée, le RSB est relevé. Afin de mettre en évidence un démasquage, les RSB obtenus sont comparés à celui obtenu dans la condition ipsilatérale (I). En effet, s'il y a une forme de démasquage par l'ajout d'un bruit controlatéral, cela devrait se traduire par une baisse du RSB dans les conditions de bruit bilatéral, par rapport au RSB obtenu dans la condition référence (**Fig. 23**).

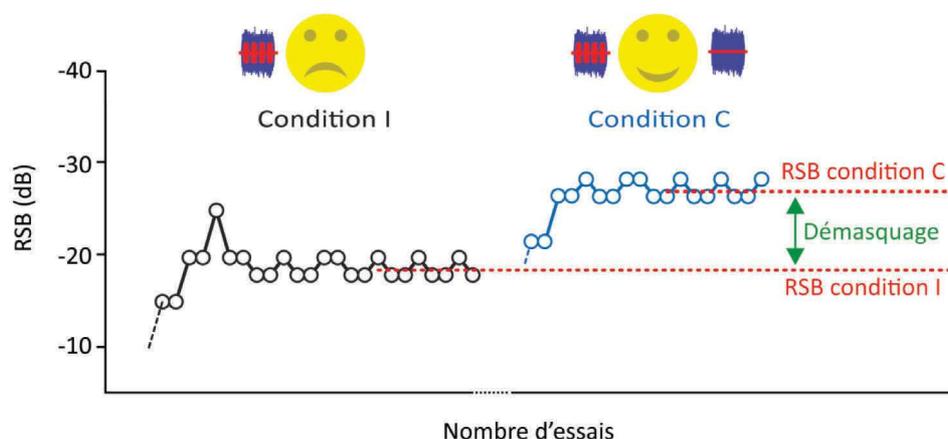


Figure 23. Principe d'évaluation du démasquage binaural. Les points noirs traduisent l'évolution du RSB en fonction des réponses du sujet à la condition ipsilatérale (référence), et les points bleus, celle du RSB obtenu dans la condition C. Dans cette dernière, le RSB diminue par rapport à celui de la condition I. Le démasquage correspond à la différence des RSB obtenus lors des deux conditions. *Dessin Antoine Lorenzi*

6.1.4. Expérience 2 : Démasquage binaural de bouffées tonales de fréquences 500, 1000, 2000, 4000 Hz et d'un clic dans différentes conditions de bruit

Par la procédure à choix forcé décrite précédemment (§ 5.1.2.), le niveau d'intensité nécessaire au masquage de bouffées tonales de 500, 1000, 2000 et 4000 Hz a été évalué dans

différentes conditions de bruits. Pour chacune d'elles, le RSB relevé traduit le niveau de bruit à partir duquel la bouffée tonale n'est plus perçue. Afin d'estimer un éventuel processus de démasquage, les RSB ont été comparés à celui obtenu dans la condition référence.

6.1.4.1. Caractéristiques des stimuli utilisés

Les stimuli utilisés sont des bouffées tonales, de fréquence 500, 1000, 2000 et 4000 Hz, d'une durée de 50 ms et d'un temps de montée/descente de 10 ms. Un clic a également été généré en utilisant une demi-période d'un son pur de 5000 Hz ; sa brièveté permet d'obtenir un son de nature similaire à celle d'un clic. Comme le test précédent, les sons cibles sont constitués d'une succession de 4 bouffées tonales ou de 4 clics (intervalle inter-stimuli de 60 ms), centrés d'un point de vue temporel dans une bouffée de bruit blanc. Le niveau d'intensité des sons cibles est fixé à 45 dB SPL.

Trois conditions de bruit ont été testées : les conditions I, C et NC décrites au paragraphe 5.1.3.2. (Et **Fig. 22**). Le matériel utilisé et la passation du test sont identiques à ceux décrits respectivement, aux paragraphes 5.1.3.3 et 5.1.3.4. Le nombre de sujets varie en fonction des stimuli cibles : 12 sujets pour les clics, 14 pour la bouffée tonale de 1000 Hz, 20 pour celle de 2000 Hz et 24 pour celle de 4000 Hz. Pour la bouffée tonale de 500 Hz, les résultats des 41 sujets aux trois conditions évoquées précédemment, ont été collectés lors de l'expérience précédente (§ 5.1.3.). La variabilité du nombre de sujets s'explique par la volonté de raccourcir au maximum la durée du test ; les conditions avec les bouffées tonales aiguës étant les plus variables, nous avons choisi d'augmenter la population.

Enfin à l'image de l'expérience 1, le RSB est relevé après chaque condition de bruit. Le démasquage est évalué en faisant la différence des RSB obtenus dans les conditions de bruit bilatéral avec le RSB de la condition de bruit ipsilatéral (I) (**Fig. 23**).

6.1.5. Analyse statistique

Les résultats obtenus ont été analysés par l'intermédiaire du test de rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Test non paramétrique, il permet de comparer deux mesures d'une variable quantitative, effectuées sur les mêmes sujets. L'hypothèse nulle H_0 est l'hypothèse selon laquelle les deux jeux de données quantitatives proviennent d'une même distribution dont la médiane est égale à zéro. Selon cette hypothèse, on considère que les données suivent une loi de probabilité symétrique. A chaque « p-value » (p), plus petit seuil de significativité pour lequel l'hypothèse nulle est vraie, nous attribuerons un nombre d'astérisques selon la règle suivante : si $p < 0,05(*)$, si $p < 0,01(**)$, si $p < 0.001(***)$.

6.2. Résultats de l'expérience 1

Les RSB obtenus pour chaque condition ont été normalisés en fonction de celui obtenu dans la condition référence ipsilatérale (I). Ainsi, l'évolution des RSB est présentée dans la **figure 24** ; une élévation au-dessus de la ligne de normalisation zéro, suggère un abaissement du RSB, et par extension, une amélioration de la détectabilité du son cible, témoin d'une forme de démasquage.

Pour les conditions E-1oct et E-3-oct, les résultats ne diffèrent pas de celui de la condition référence ; le niveau d'intensité du bruit nécessaire pour masquer le son cible est identique pour les trois conditions.

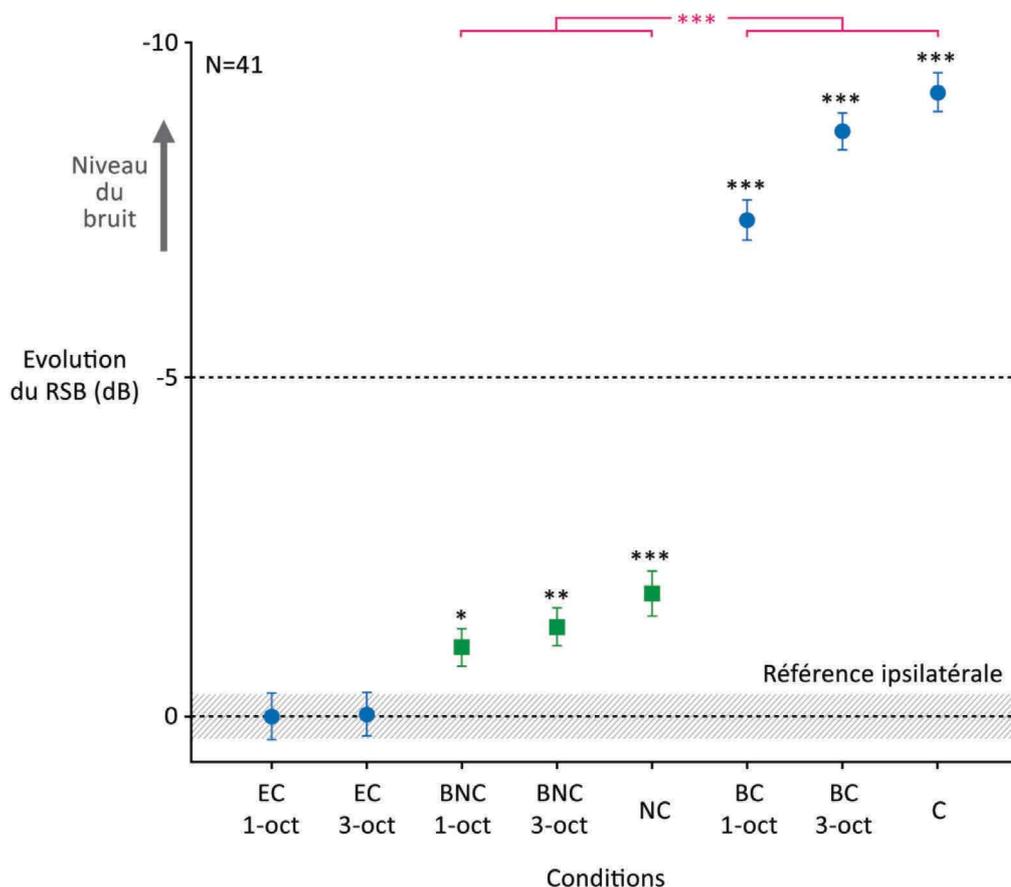


Figure 24 : Evolution du RSB dans les huit conditions de bruit bilatéral en fonction du RSB obtenu dans la condition référence ipsilatérale (I). La ligne horizontale à zéro, constitue une ligne de normalisation basée sur le RSB moyen obtenu en condition ipsilatérale, et la zone hachurée représente l'erreur standard de cette même condition. Les ronds de couleur bleue correspondent aux conditions pour lesquelles les bruits émis dans chaque oreille sont corrélés, et les carrés verts correspondent à celles pour lesquelles les bruits ne sont pas corrélés. Les astérisques noirs marquent le seuil de significativité obtenu au test de rangs signés de Wilcoxon, pour échantillons appariés, réalisé pour chaque condition en fonction de la condition référence ipsilatérale ; les astérisques magenta marquent le seuil de significativité pour les conditions de bruit corrélé versus bruit non corrélé.

En revanche, les RSB obtenus aux conditions BNC-1oct, BNC-3oct, NC, BC-1oct, BC-

3oct et C, différent du RSB de la condition référence ($p < 0,05$). En d'autres termes, le niveau d'intensité du bruit nécessaire pour masquer le son cible augmente pour l'ensemble des conditions : de 1,02 dB (erreur standard $\pm 0,36$) dans la condition BNC-1oct à 9,25 dB $_{\pm 0,38}$ dans la condition C.

Les RSB moyens des conditions BNC-1oct, BNC-3oct, NC, ne se différencient pas statistiquement entre eux. Pourtant, on observe une tendance à l'augmentation du niveau de bruit masquant : 1,02 dB $_{\pm 0,36}$ pour la condition BNC-1oct, 1,31 dB $_{\pm 0,36}$ pour la condition BNC-3oct puis 1,82 dB $_{\pm 0,43}$ pour la condition NC. Enfin, les RSB de ces trois conditions diffèrent significativement des conditions corrélées équivalentes, BC-1oct, BC-3oct et C ($p \ll 0,001$) (accolade magenta, **Fig. 24**). Dans ces trois dernières conditions, le niveau de bruit augmente d'au moins 5,53 dB (NC vs BC-1oct) en comparaison des conditions non corrélées.

Enfin, les conditions BC-1oct et C diffèrent significativement ($p \ll 0,001$). Tout comme pour les conditions non corrélées, on observe une tendance à l'augmentation du niveau de bruit masquant, entre les conditions BC-1oct, BC-3oct et C ; les RSB sont respectivement de 7,35 dB $_{\pm 0,39}$, 8,67 dB $_{\pm 0,36}$ et 9,25 dB $_{\pm 0,38}$.

6.3. Résultats de l'expérience 2

Tout comme pour l'expérience 1, les RSB obtenus pour chaque condition ont été normalisés en fonction de celui obtenu dans la condition référence ipsilatérale (I). L'évolution des RSB est présentée dans la **figure 25** ; une élévation au-dessus de la ligne de normalisation zéro, suggère un abaissement du RSB, et par extension, une amélioration de la détectabilité du son cible, témoin d'une forme de démasquage.

Pour l'ensemble des stimuli cibles, les RSB obtenus dans la condition NC, sont significativement inférieurs à ceux obtenus dans la condition référence I ($p < 0,05$; **carrés verts, Fig. 25**). Autrement dit, le niveau de bruit nécessaire au masquage des sons cibles est plus important dans la condition NC. En moyenne, l'augmentation du niveau d'intensité du bruit, dans la condition NC en comparaison de la condition I, est de 1,28 dB. Elle est plus importante pour les basses fréquences, 1,82 dB $_{\pm 0,43}$ à 500 Hz et 1,6 dB $_{\pm 0,62}$ à 1000 Hz que pour les hautes fréquences, 0,58 dB $_{\pm 0,22}$ à 2000 Hz et 1,1 dB $_{\pm 0,54}$ à 4000 Hz. Pour le clic, l'augmentation est de 1,3 dB $_{\pm 0,24}$.

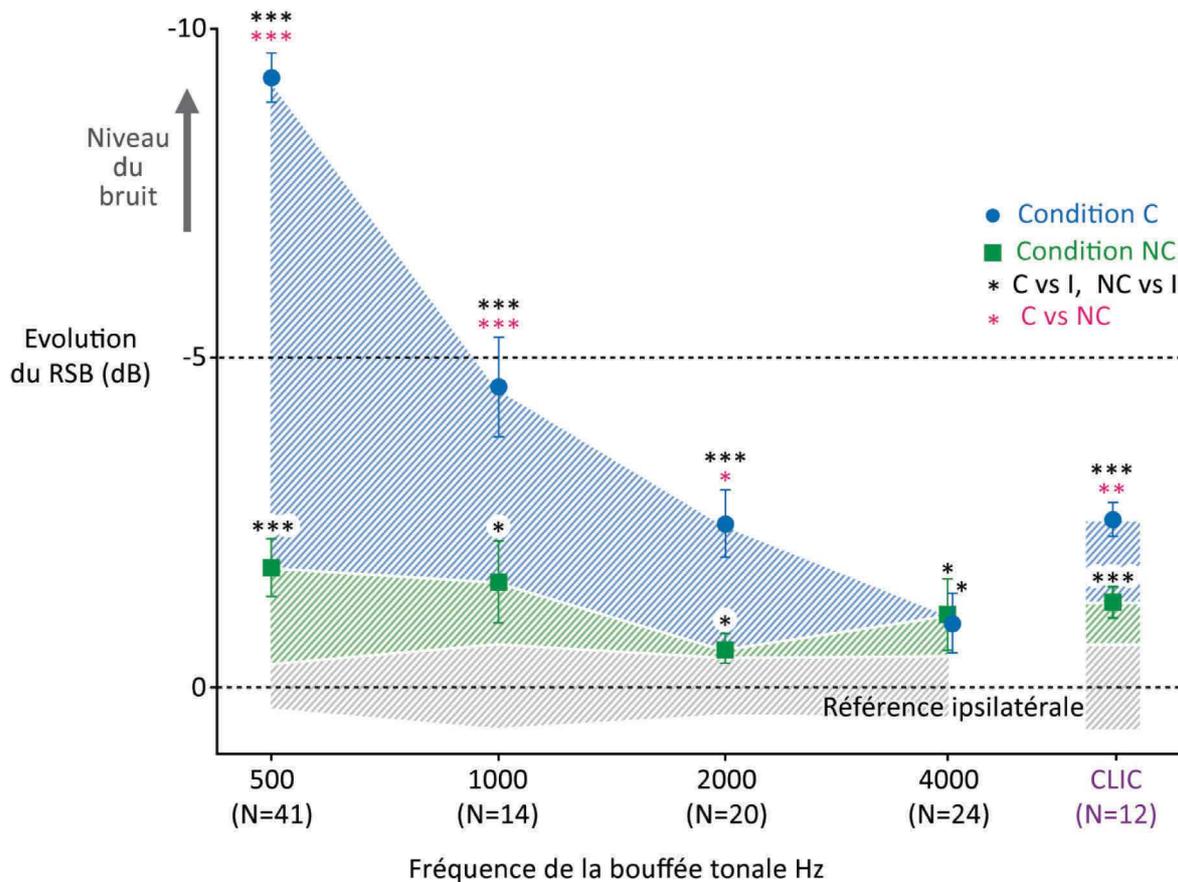


Figure 25 : Evolution du RSB pour les conditions C et NC en fonction du RSB obtenu dans la condition référence ipsilatérale (I), pour cinq stimuli différents (4 bouffées tonales 500, 1000 et 4000 Hz et 1 clic). La ligne horizontale à zéro constitue une ligne de normalisation basée sur le RSB moyen obtenu en condition ipsilatérale, et la zone hachurée grise représente l'erreur standard de cette même condition. Les carrés de couleur verte traduisent l'évolution du RSB pour les conditions de bruit bilatéral non corrélé (condition NC), les ronds bleus traduisent celle des conditions de bruit bilatéral corrélé (condition C). Pour le résultat obtenu avec la bouffée tonale de 4000 Hz, les points bleus et verts ont été décalés pour faciliter leur lecture. Les astérisques noirs marquent le seuil de significativité obtenu au test de rangs signés de Wilcoxon, pour échantillons appariés, réalisé pour chaque condition en fonction de la condition référence ipsilatérale ; les astérisques magenta marquent le seuil de significativité pour les conditions de bruits corrélés versus bruits non corrélés. Les zones hachurées verte et bleue montrent la dynamique d'évolution du RSB, respectivement pour la condition NC versus I et la condition C vs NC.

De même, dans la condition C, les RSB sont significativement inférieurs à ceux de la condition I ($p < 0,05$; **ronds bleus, Fig. 25**). Le niveau du bruit masquant dans la condition C, en comparaison de la condition I, diminue graduellement avec la fréquence : de $9,25 \text{ dB}_{\pm 0,38}$, à 500Hz à $0,97 \text{ dB}_{\pm 0,5}$ à 4000Hz. Pour le clic l'augmentation est de $2,55 \text{ dB}_{\pm 0,26}$. Enfin, la comparaison des RSB obtenus aux conditions C vs NC montre des différences significatives pour les bouffées tonales de 500, 1000, 2000 Hz et les clics ($p < 0,001$; **zone hachurée bleue, Fig. 25**). La différence de RSB entre les conditions C et NC diminue graduellement de 7,43 dB à 0,13 dB entre 500 Hz et 4000 Hz. Pour les clics, l'augmentation est de 1,26 dB.

6.4. Discussion

Les résultats évoqués par la **figure 24** permettent d'évaluer le démasquage d'une bouffée tonale de 500 Hz masquée par un bruit blanc ipsilatéral, par l'ajout d'un bruit controlatéral dont les caractéristiques fréquentielles et la cohérence temporelle (inter-corrélation) varient. Le rapport signal à bruit (RSB), obtenu dans la condition ipsilatérale (I), a été choisi comme valeur de référence, car le niveau de bruit nécessaire pour masquer le son cible est le plus faible parmi l'ensemble des conditions. Ainsi, le niveau de démasquage s'obtient en réalisant la différence entre le RSB obtenu dans les diverses conditions de bruit et celui obtenu dans la condition référence ; plus la différence est négative, meilleur est le démasquage binaural.

L'ajout d'un bruit controlatéral présentant une encoche spectrale de 350 Hz ou de 1238 Hz centrée sur la fréquence du son cible (500 Hz), se traduit par une absence de démasquage (condition EC-1oct et EC-3oct). A l'inverse, les conditions opposées, consistant à émettre des bandes de bruits de la même largeur que les encoches, et centrées sur la fréquence du son cible (condition BNC-1oct, BNC-3oct, BC-1oct et BC-3oct) induisent un « démasquage ». La stimulation binaurale de la même zone fréquentielle par le bruit masquant, semble être une condition sine qua non à l'amélioration de la perception du son cible. De plus, il semblerait que plus la bande spectrale du bruit controlatéral est large, meilleur est le démasquage ; ou tout du moins, plus le bruit controlatéral a des caractéristiques spectrales proches de celles du bruit ipsilatéral, meilleur est le démasquage.

La comparaison des conditions pour lesquelles les bruits étaient corrélés (BC-1oct, BC-3oct et C) et des conditions pour lesquelles les bruits étaient non corrélés (BNC-1oct, BNC-3oct et NC), traduit un fort accroissement du seuil de perception du son cible (≈ 7 dB). Ainsi, la perte de la cohérence temporelle, ou inter-corrélation, est délétère sur le processus de démasquage.

Enfin, les conditions de bruits non corrélés donnent également lieu à un phénomène de « démasquage » ($\approx 1,4$ dB). Par définition, le démasquage se traduit par l'amélioration du seuil de détectabilité d'un stimulus masqué, et ce, par l'ajout d'un bruit controlatéral corrélé au bruit masquant ipsilatéral. Or, ce n'est pas le cas dans les conditions non corrélées, car les deux bruits blancs, issus de deux générateurs différents, ne sont pas corrélés. On ne peut donc parler de démasquage. Une étude menée par Kawase et Liberman, sur laquelle nous reviendrons, évoque cette forme d'amélioration du seuil de détectabilité ; les auteurs lui ont

donné le nom d'antimasquage (Kawase and Liberman 1993).

De cette première expérience, ressortent quatre informations essentielles, 1) la présence de bruit controlatéral, centré sur la fréquence du son cible, est nécessaire à l'initiation du démasquage, 2) plus le spectre du bruit controlatéral est large ou proche de celui du bruit ipsilatéral, meilleur est le démasquage, 3) le démasquage s'établit lorsqu'il existe une cohérence temporelle entre les bruits bilatéraux et 4) en l'absence d'une cohérence temporelle (ou inter-corrélation), il subsiste une forme d'antimasquage, permettant une légère amélioration du seuil de détectabilité du son masqué.

L'amélioration de la détection d'un signal, initialement masqué, grâce à l'audition binaurale, a fait l'objet de nombreuses études. Le « comodulation masking release » (CMR), qui pourrait se traduire par la levée du masquage par co-modulation des enveloppes, explicite l'intérêt de la corrélation des enveloppes pour favoriser la détection d'un signal transitoire initialement masqué (§ 3.2.2.).

L'ajout d'une ou plusieurs bandes de bruit adjacentes co-modulées au bruit masquant, se traduit systématiquement par une levée du masquage (CMR), c'est-à-dire par une amélioration du seuil de détection du son cible, non observée lorsque les enveloppes ne sont pas co-modulées (Hall, Haggard et al. 1984; Schooneveldt and Moore 1987; Hall, Buss et al. 2006; Buss and Hall 2008). De plus, l'ajout d'une ou de plusieurs bandes adjacentes du côté ipsilatéral ou controlatéral, induit de manière indifférenciée ce processus de démasquage. Ces observations témoignent de l'importance d'une cohérence d'enveloppe temporelle entre les signaux parvenant aux deux oreilles, afin que le système auditif puisse grouper les éléments provenant d'une même source sonore. Dans l'environnement, les sons de parole présentent une enveloppe de basse fréquence (entre 4 et 10 Hz) dominante, qui module l'ensemble des fréquences du signal. En conséquence, on peut imaginer que le système auditif utilise cette enveloppe commune à chaque fréquence, pour grouper les informations provenant d'une même source de parole. Ainsi, les processus de démasquage s'appuieraient essentiellement sur des similarités temporelles.

D'autres études se sont intéressées au comportement du niveau de démasquage, lorsque la corrélation du bruit masquant est progressivement altérée. Wesley Grantham (1979), étudie l'évolution du seuil de détectabilité de bouffées tonales en faisant varier l'inter-corrélation des bruits masquants de +1 (corrélé) à -1 (opposition de phase), en passant par zéro (aucune corrélation). Les bouffées tonales, de fréquence 250, 500 et 1000 Hz sont présentées avec un

déphasage de π (soit une corrélation de -1, en opposition de phase) d'une oreille à l'autre. Lorsque la corrélation du bruit masquant diminue, c'est à dire se rapproche de -1, le seuil de détectabilité diminue (Grantham and Wightman 1979). En effet, dans un protocole de type $S\pi N0$, comme utilisé dans l'étude décrite précédemment, la détectabilité est améliorée par la mise en opposition de phase du signal cible entre les deux oreilles, à l'inverse du bruit qui reste en phase (donc corrélé). Le système auditif peut alors séparer les deux sources en s'appuyant sur cette information de phase. Lorsque la corrélation passe à -1, la stimulation devient de type $S\pi N\pi$. Ainsi, le signal et le bruit sont en opposition de phase entre les deux oreilles ; ce paramètre ne permet donc plus de séparer les deux sources. En revanche, pour une inter-corrélation nulle, le seuil de détectabilité sera toujours plus faible, car le système auditif ne peut s'appuyer sur aucun paramètre de temps ou de phase pour extraire le stimulus cible du bruit. C'est ce qui différencie les seuils obtenus dans nos conditions corrélées et non corrélées. Comme le suggèrent les conditions non corrélées de notre étude, la perte de cohérence temporelle entre les bruits binauraux (conditions BNC-1oct, BNC-3-oct et NC) engendre l'affaiblissement de la détectabilité du son cible, comparativement à la détectabilité obtenue dans les conditions corrélées (conditions BC-1oct, BC-3-oct et C). Cela renforce le caractère indispensable de la cohérence temporelle des signaux, afin d'offrir l'opportunité au système auditif d'extraire un signal transitoire d'un bruit masquant.

Cependant, dans la condition non corrélée, un effet d'antimasquage, traduisant une amélioration de la détectabilité, est également observé ; dans la littérature cet effet n'est pas rapporté de manière franche chez l'homme. Pourtant, une étude réalisée chez le chat tend à montrer un effet semblable (Kawase and Liberman 1993). Dans cette étude, les potentiels d'action composites ont été enregistrés dans 1) une condition de bruit ipsilatéral (condition I de notre étude), 2) une condition de bruit bilatéral non corrélé (condition NC de notre étude) et 3) une condition de bruit bilatéral corrélé (condition C de notre étude). Le potentiel d'action composite (PAC) du nerf auditif a été enregistré via une électrode positionnée à proximité de la membrane de la fenêtre ronde. Le PAC reflète l'activité synchrone de l'ensemble des potentiels d'action unitaire, en réponse à une stimulation sonore ; il se présente sous la forme d'une onde négative (N1) puis positive (P1) et son amplitude correspond à la différence N1-P1. Plus le son cible est fort, plus le nombre de fibres recrutées est élevé et plus l'amplitude du CAP sera importante.

Dans l'étude de Kawase et Liberman, le bruit ipsilatéral est fixé à 20-30 dB SPL et le bruit controlatéral à 70-80 dB SPL. Le niveau du son cible utilisé (« tone pip » de 8,5 kHz) est

le seul à varier. Le PAC augmente, comme attendu, lorsque le niveau d'intensité du tone pip augmente (**Fig. 26.A et 26.B**). En outre, il augmente d'autant plus dans les conditions de bruit bilatéral, corrélés ou non, au détriment de la condition ipsilatérale (**Fig. 26.A, courbe bleue et Fig. 26.B, courbe verte**), courbe noire versus courbes colorées).

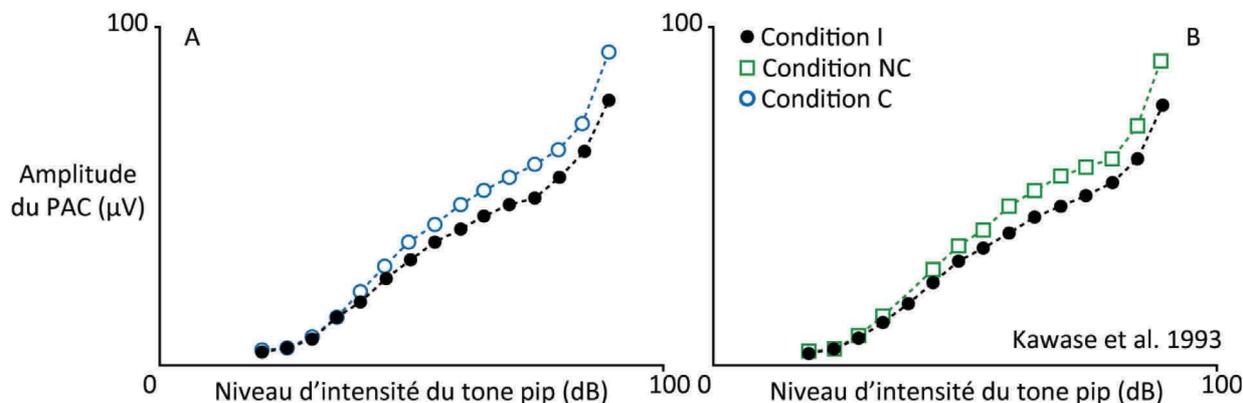


Figure 26 : Amplitude du potentiel d'action composite (PAC) en réponse à un tone pip (8,5k Hz) d'intensité variable, dans différentes conditions de bruit. A. Evolution de l'amplitude du PAC obtenu dans la condition ipsilatérale (tone pip + masqueur ipsilatéral), en comparaison de celle du PAC obtenu dans la condition de bruit bilatéral corrélé (tone pip + masqueur ipsilatéral + masqueur controlatéral corrélé). **B.** Evolution de l'amplitude du PAC obtenu dans la condition ipsilatérale, en comparaison de celle du PAC obtenu dans la condition de bruit bilatéral non corrélé (tone pip + masqueur ipsilatéral + masqueur controlatéral non corrélé). (*Kawase and Liberman 1993*)

L'effet observé, dénommé antimasquage, témoigne de l'amélioration de la détectabilité du son cible lorsque les bruits émis dans chaque oreille ont une cohérence spectrale. Cela suggère qu'une structure met en lien des informations provenant des deux oreilles afin de moduler l'activité de l'organe périphérique, le rendant plus sensible à la détection d'un signal transitoire. Ce mécanisme ne semble pas requérir une cohérence temporelle, mais une cohérence d'ordre fréquentiel puisqu'il est nécessaire que la bande de bruit controlatérale soit centrée sur la fréquence du signal transitoire.

Dans l'étude de Schooneveldt, une bande de bruit controlatérale non corrélée mais centrée sur la fréquence du son cible, n'évoque pas d'effet d'antimasquage. Cela pourrait s'expliquer par la largeur du bruit utilisé, de 25 Hz. Dans notre étude, l'augmentation de la largeur de la bande controlatérale (350 Hz, 1238 Hz puis 8000 Hz), engendre une amélioration de la détectabilité du son cible. Dans son étude, Vehrey explicite l'amélioration du CMR monaural lorsque la largeur du bruit masquant est supérieure à 200 Hz (Verhey, Pressnitzer et al. 2003). La stimulation d'une zone suffisamment large, mais centrée sur la fréquence du son cible est probablement nécessaire pour favoriser l'antimasquage.

La **figure 25** traduit l'évolution du niveau de démasquage, en fonction de différents stimuli (bouffées tonales et clics) et du paramètre de corrélation des bruits masquants (condition C versus NC). Là encore, le choix de la référence s'est porté sur le RSB obtenu dans la condition ipsilatérale, car le niveau de bruit nécessaire pour masquer le son cible est le plus faible parmi l'ensemble des conditions. Pour l'ensemble des stimuli cibles, l'apport d'un bruit controlatéral non corrélé au bruit ipsilatéral, se traduit par une amélioration relativement stable du seuil de détectabilité ($\approx 1,28$ dB). A l'image du test précédent, le mécanisme d'antimasquage est présent, et ce, quelle que soit la nature du stimulus transitoire. L'effet de démasquage, lié à la cohérence temporelle, suit une toute autre tendance. En effet, il décroît fortement lorsque la fréquence du son cible augmente ; il est maximal pour la bouffée tonale de 500 Hz et minimal pour celle de 4000 Hz. Pour cette dernière fréquence, l'amélioration du seuil de détectabilité est équivalente à celui obtenu lorsque les bruits ne sont pas corrélés. Pour le clic, dont le spectre est théoriquement composé de toutes les fréquences, le démasquage est seulement de 2,57 dB alors qu'il est de 9,25dB à 500Hz. L'explication provient probablement de la brièveté du clic (200 μ s) qui ne laisse pas l'opportunité à l'oreille de coder l'ensemble des fréquences qu'il comporte. Ce clic stimulerait préférentiellement les zones cochléaires codant des fréquences comprises entre 2 kHz et 4 kHz. D'ailleurs, si l'on compare le démasquage obtenu à 2000 Hz et celui obtenu avec le clic, on remarque qu'ils sont du même ordre.

De cette première expérience découlent deux tendances importantes, 1) l'effet d'antimasquage persiste indépendamment de la fréquence du stimulus transitoire et 2) la cohérence temporelle entre les bruits bilatéraux n'est profitable au démasquage, que pour des fréquences inférieures à 4 kHz.

Le processus d'antimasquage se traduit par l'amélioration du seuil de détectabilité dans les conditions de bruit « non corrélé » et par extension, ne requiert que la cohérence spectrale des bruits bilatéraux. Selon l'étude de Kawase et Liberman, ce processus serait lié à l'action du système olivo-cochléaire médian (SOCm) (Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993). En effet, celui-ci est le premier relais, à partir duquel les informations provenant des deux oreilles se confrontent. Les fibres issues des noyaux cochléaires se projettent essentiellement dans le SOC controlatéral, mais aussi dans une plus faible proportion, dans le SOC ipsilatéral. Ainsi, les réponses des neurones du SOC vont être modulées par des informations binaurales. Ce système reflexe serait à l'origine de deux effets, l'un suppressif et le second mélioratif. Le premier se traduirait par une modulation de l'amplification active cochléaire ; les efférences médianes diminueraient le potentiel récepteur

des cellules ciliées externes, ce qui se traduit, in fine, par un abaissement des réponses des fibres afférentes (c'est une forme d'adaptation du système). L'effet mélioratif semble être une conséquence indirecte de l'effet suppressif. Les réponses à un bruit stable constant sont réduites, permettant ainsi l'émergence d'un éventuel signal transitoire, qui désadapte le système (Wiederhold and Kiang 1970; Guinan and Gifford 1988; Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993; Jennings and Strickland 2012; Yasin, Drga et al. 2014). De plus, le SOCm présente une organisation tonotopique, une sensibilité et une sélectivité fréquentielle, proches des fibres afférentes. De récentes études tendent à montrer également que ces projections sur les CCE respecteraient la tonotopie d'origine cochléaire. Ainsi, cela tendrait à expliquer l'importance de la cohérence fréquentielle des bruits masquants, pour initier le processus d'anti-masquage (Brown 2014; Brown 2016).

Une seconde structure, l'olive supérieure latérale, pourrait jouer un rôle dans la modulation de l'activité des fibres afférentes de type I (Ruel, Nouvian et al. 2001 ; Groff and Liberman 2003; Le Prell, Shore et al. 2003 ; Le Prell, Dolan et al. ; Le Prell, Hughes et al. 2014). Groff (2003) s'y est intéressé en stimulant l'OSL via le colliculus inférieur. Suite à la stimulation, s'en est suivie une modification à long terme du PAC des fibres afférentes de type I, et ce, sans que l'activité des cellules ciliées ne soit modifiée. Ces observations écarteraient une éventuelle stimulation du MSO et une possible activation du système efférent latéral. La fonction de cette structure n'est pas établie précisément, mais sa participation au processus de démasquage peut être évoquée.

Chez l'homme, l'effet des efférences a été étudié de manière indirecte grâce aux otoémissions acoustiques (OEA), aux produits de distorsion (PDA), ou encore aux potentiels évoqués auditifs (PEA) ; nous n'aborderons pas dans cette partie les résultats obtenus avec les PEA car ils seront décrits dans les prochaines expériences. La plupart des études se focalisent sur l'effet suppressif, attribué à l'action du système efférent médian, par l'ajout d'un bruit controlatéral. L'effet observé, sans pouvoir être relié de manière sûre à l'action du SOCm, se traduit par un abaissement de l'amplitude des OEA évoquées par des clics (Collet, Kemp et al. 1990; Berlin, Hood et al. 1993; Hood, Berlin et al. 1996; Schochat, Matas et al. 2012), des bouffées tonales (VeUILlet, Collet et al. 1991; Berlin, Hood et al. 1993; Komazec, Filipovic et al. 2003; de Araujo Lucas Rodrigues, Pereira Lauris et al. 2014) ou des PDA (Moulin, Collet et al. 1993; Jacobson, Kim et al. 2003; de Araujo Lucas Rodrigues, Pereira Lauris et al. 2014). D'après ces mêmes études, l'effet suppressif semble se retrouver quel que soit le stimulus transitoire utilisé. En d'autres termes, quelle que soit la fréquence du stimulus utilisé,

l'inhibition des réponses (attribuée à l'action du SOCm) s'effectue. Au même titre que chez l'animal, un rétrocontrôle probablement initié par le SOCm, influence les réponses cochléaires chez l'homme. Le processus d'anti-masquage n'est pas rapporté dans la littérature de manière franche, mais notre étude tend à envisager un mécanisme similaire chez l'homme.

Les études du CMR ou du BMLD (ou MLD) tendent à expliciter l'importance d'une cohérence temporelle des bruits (ou inter-corrélation) pour initier le processus de démasquage. Comme vu précédemment, le CMR s'appuie essentiellement sur l'analyse des cohérences d'enveloppes des stimuli bilatéraux, par fréquence.

Le codage de l'enveloppe s'appuierait notamment sur l'extraordinaire richesse cellulaire des noyaux cochléaires. A l'inverse des fibres afférentes de type I provenant de la cochlée, dont les réponses sont plus stéréotypées, les neurones des noyaux cochléaires ont des propriétés fonctionnelles propices à l'intégration des différentes informations afférentes. Une étude chez le cochon d'Inde s'intéresse aux réponses des neurones du noyau cochléaire (NC), lors d'une procédure similaire à celle utilisée pour expliciter le CMR. Les réponses de certaines unités neuronales traduisent une amélioration de la détectabilité du son cible lorsque le bruit masquant est co-modulé avec la bande adjacente, ce qui explicite un CMR physiologique. Pour interpréter leurs résultats, les auteurs émettent l'hypothèse d'une interaction entre les différentes unités neuronales, dont les propriétés de réponses varient, favorisant l'inhibition du signal masquant au profit du son cible (Pressnitzer, Meddis et al. 2001; Verhey, Pressnitzer et al. 2003; Neuert, Verhey et al. 2004) (§ 3.1.2.1.). Enfin, les interactions entre les noyaux cochléaires bilatéraux et entre les relais supérieurs, tels que le SOC, pourraient également expliquer l'existence du CMR bilatéral.

Le CMR ne suffit pas à expliquer à lui seul le comportement du niveau de démasquage dans notre étude. En effet, ce dernier partage probablement des mécanismes similaires à ceux mis en jeu dans le CMR. Cependant, à l'inverse du CMR, le BMLD tend à se réduire lorsque la fréquence du son cible augmente (Schooneveldt and Moore 1987; Schooneveldt and Moore 1989). L'une des explications provient probablement du type de protocole en lui-même. En effet, la procédure CMR consiste à moduler des bandes de bruit, par un signal de fréquence basse (< 50 Hz) et ample. Ainsi, le système auditif bénéficie d'un indice temporel supplémentaire (l'enveloppe basse fréquence) qui permet probablement de grouper les bandes de bruits co-modulés, et ce, même lorsque le stimulus à démasquer a une fréquence élevée (> 4000 Hz). Dans notre étude, les bruits blancs utilisés ne présentent aucune modulation

d'enveloppe supplémentaire. L'ensemble des fréquences, composant le bruit blanc, disposent d'une enveloppe, mais celle-ci est différente d'une fréquence à l'autre. Ainsi, contrairement au protocole CMR, le système auditif ne peut s'appuyer sur aucune cohérence temporelle entre les fréquences.

A l'inverse, lors d'une stimulation binaurale, il existe une cohérence temporelle binaurale (ou inter-corrélation) pour chaque fréquence, car les bruits émis des deux côtés sont identiques ; cela n'est plus le cas lorsque les signaux sont décorrélés. Sans cette cohérence binaurale, le processus d'antimasquage est le seul à subsister.

Le modèle physiologique proposé pour expliquer le démasquage, quelle que soit sa nature, a été initié par Jeffress en 1948. Il suggère la présence d'un réseau comportant des détecteurs de coïncidence temporelle. Le système auditif réaliserait en permanence une analyse de corrélation sur l'ensemble des fréquences. Ainsi, les modifications de ces coïncidences induiraient des indices permettant, par exemple, d'extraire un signal d'un bruit masquant. Les études sur le BMLD ou sur l'impact de la corrélation (Wesley Grantham et notre étude) sont en accord avec ce modèle. Lorsque le système auditif dispose d'informations lui permettant d'établir une corrélation, il a la capacité de mettre en exergue le stimulus cible initialement masqué. Pour étayer ce modèle, plusieurs études physiologiques ont mis en évidence la sensibilité des neurones aux variations interaurales de temps, au niveau 1) du MSO (Caird and Klinke 1983; Joris and Yin 1995; Joris 1996; Joris, Smith et al. 1998) et 2) du colliculus inférieur (Caird and Klinke 1987; Alho, Rinne et al. 2014; Pickles 2015). L'étude de Palmer (§2.2.1.2., §2.2.2.2., §2.4.2.) montre la sensibilité des neurones aux variations interaurales de temps, et également à la corrélation des sons. En effet, bien que la variation interaurale de temps reste fixe, les réponses des neurones étudiés varient lorsque l'inter-corrélation diminue.

La baisse de démasquage avec la fréquence, et l'importance de la cohérence temporelle suggèrent l'existence d'un codage temporel monaural précoce, précis, et variable en fonction de la fréquence, puis la confrontation de ces mêmes informations temporelles au niveau central. L'intégration des indices temporels, par extension l'analyse de cohérence temporelle, pourrait impliquer la comparaison des informations de verrouillage de phase provenant des deux oreilles. Or, des études menées chez l'animal, traduisent des capacités de verrouillage en phase, limitées lorsque la fréquence augmente ; maximal pour les basses fréquences , le verrouillage de phase tend vers zéro pour des fréquences supérieures à 3 kHz (Johnson 1980; Palmer and Russell 1986; Sumner and Palmer 2012). Bien qu'aucune étude n'ait pu réellement caractériser les capacités de verrouillage de phase chez l'homme, les indices liés au

verrouillage de phase pourraient initier le démasquage et expliquer son altération lorsque la fréquence d'un stimulus augmente.

La baisse du niveau de démasquage lorsque la fréquence augmente, est également évoquée par l'étude du BMLD. Celui-ci est défini comme l'amélioration de la détection d'un signal cible bilatéral initialement masqué ($S0N0$, masquage), lorsque les phases du son cible et du bruit masquant sont différenciées ($S\pi N0$ ou $S0N\pi$) (Hirsh 1948; Webster 1951; Bocca and Antonelli 1976; Wilson, Moncrieff et al. 2003; Buss, hall et al. 2007). La modification de phase du bruit ou du son cible, introduit un indice d'ordre temporel exploité par le système auditif pour dissocier le bruit du signal. Ainsi, la détection de ce dernier est fortement accrue. Le protocole utilisé dans notre étude est proche de celui d'un BMLD. En effet, dans la condition de masquage, le bruit et le son cible ne sont émis que du côté droit ; il n'y a aucun indice binaural. Lorsque le bruit est ajouté dans l'oreille controlatérale, rien ne change pour le son cible. En revanche, on introduit des indices binauraux de phase et d'intensité pour le bruit. En effet, la différence interaurale de temps (DIT) inexistante en condition de masquage, est désormais égale à zéro. Il en est de même pour la différence interaurale d'intensité qui initialement inexistante, est de zéro. Ainsi, le système auditif bénéficie d'indices temporels et énergétiques, lui permettant d'initier un démasquage.

Plusieurs études se sont intéressées à l'influence de la fréquence du son cible sur les performances de démasquage. Certaines rapportent une amélioration de l'ordre de 20 dB pour une fréquence de 500 Hz, alors qu'elle n'est plus que de 2 dB à 4000 Hz (Webster 1951), **Fig. 27, carrés violets**). Sont également reportés les résultats de l'étude de Buss (Buss, hall et al. 2007), **Fig. 27, croix vertes**), ceux de Hirsch (Hirsh 1948), **Fig. 27, ronds rouges**) et ceux de notre étude pour les conditions corrélées (**Fig. 27, ronds bleus**). La constatation dans notre étude est similaire. En effet, le démasquage est maximal pour des fréquences basses et tend à diminuer pour devenir quasiment nul à 4000 Hz. L'identification de logatomes (VCV) préalablement filtrés (Basse fréquence ou BF [0 ; 1500] Hz et haute fréquence ou HF [1000 ; 3000] Hz), lorsque les bruits sont co-modulés ou non, suggèrent des tendances similaires. Le démasquage lié à une modulation temporelle est favorable à la perception des logatomes BF au détriment des HF (Leger, Moore et al. 2012).

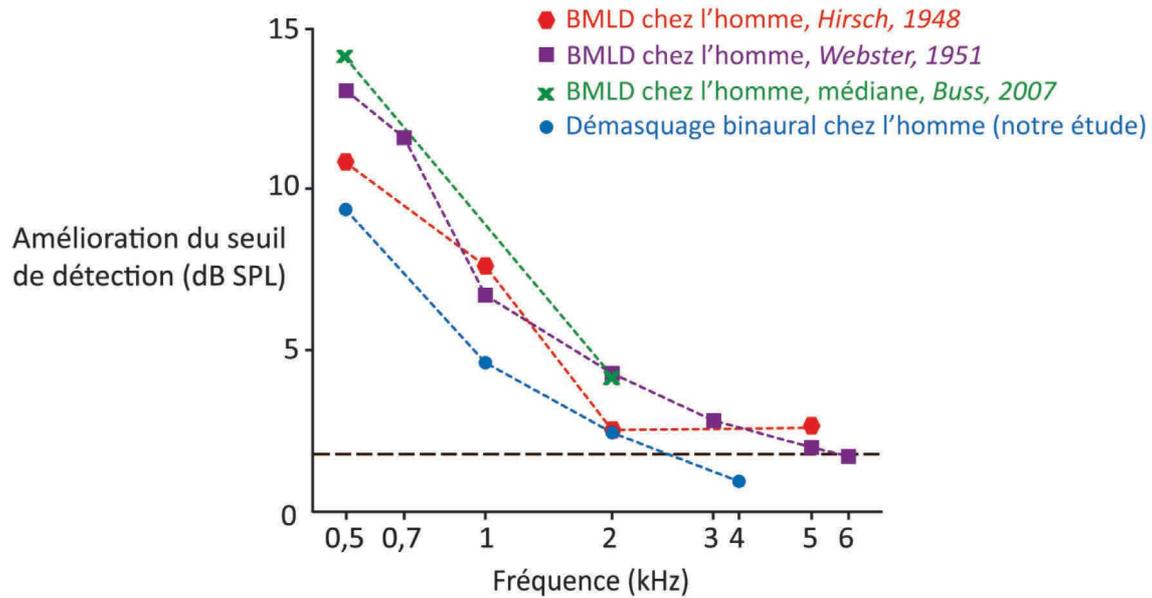


Figure 27 : Comparaison des améliorations du seuil de détection de stimuli de fréquences différentes lors d'une tâche de BMLD, et de la tâche réalisée dans l'expérience 2 de cette étude. Les carrés violets, les croix vertes et les hexagones rouges évoquent l'amélioration du seuil de détection obtenu lors d'une tâche de BMLD, en fonction de la fréquence des stimuli transitoires, respectivement pour l'étude de (Webster 1951), (Buss, hall et al. 2007) et (Hirsh 1948). Les ronds bleus évoquent, quant à eux, l'amélioration du seuil de détection dans les conditions corrélées de notre étude pour les bouffées de sons de 0,5, 1, 2 et 4 kHz (expérience 2). La ligne horizontale, en pointillés noirs, traduit une forme de seuil minimum d'amélioration. *Dessin : Antoine Lorenzi*

Ainsi, dans notre étude mais aussi dans d'autres études sur le BMLD, le système auditif, incapable d'effectuer une analyse de cohérence temporelle dans les aigus, serait incapable de détecter la similitude des deux bruits blancs corrélés. Dans l'incapacité de grouper les bruits binauraux, il lui serait impossible de favoriser la détection du son cible. Le processus d'antimasquage est le seul processus restant.

7. Etude électroencéphalographique du démasquage binaural

7.1. Matériels et méthodes

Dans notre paradigme, le démasquage binaural s'appuierait sur deux composantes, l'une fréquentielle, l'autre temporelle. Par l'usage de l'électroencéphalographie, nous avons souhaité observer les variations de réponses nerveuses lors de ce protocole de démasquage. Pour cela, ont été étudiées les différences en latence et/ou en amplitude des ondes des Potentiels Evoqués Auditifs Précoces (PEA-P, < 10 ms) et à Latences Tardives (PEA-T, > 50 ms). En partant du postulat que les processus d'antimasquage et de démasquage proviennent de générateurs

différents, nous avons étudié les PEA-P qui reflètent l'activité sous-corticale, et les PEA-T, représentatifs de l'activité neuronale corticale.

7.1.1. Principe du test d'électroencéphalographie

L'électroencéphalographie (EEG) permet l'enregistrement non invasif de l'activité électrique du cerveau. Grâce à une excellente résolution temporelle, de l'ordre de la milliseconde, elle permet de suivre en temps réel la chronologie des opérations mentales, et d'étudier la dynamique des phénomènes cérébraux faisant suite à diverses stimulations (visuelle, tactile, auditive,...). Grâce à des électrodes placées de manière précise sur le scalp, l'activité évoquée par les stimuli est recueillie puis amplifiée, filtrée et moyennée afin d'extraire les ondes recherchées (**Fig. 28**). L'étude de ces dernières permet de mieux comprendre les mécanismes centraux mis en jeu.

7.1.2. Caractéristiques du montage d'électrodes

Plusieurs montages d'électrodes sont envisageables mais le plus utilisé est un montage de type monopolaire, caractérisé par une seule et unique électrode de référence. Ainsi, les différences de potentiels mesurées résultent de la différence entre le potentiel enregistré par l'électrode de référence et celui enregistré par les électrodes actives. Une électrode de masse est, quant à elle, placée sur une partie du corps où l'activité électrique est faible. L'activité enregistrée sur la masse est soustraite de manière systématique, aux potentiels mesurés sur les électrodes actives et l'électrode de référence. Ainsi, le bruit physiologique, non lié au stimulus auditif, est partiellement éliminé. Pour notre étude, nous avons utilisé un montage classique avec deux électrodes actives placées sur chaque mastoïde (**position T3 et T4, Fig. 28, traits bleu et rouge**), une électrode de référence sur le front (**Fpz, Fig. 28, trait vert**) et une électrode de masse placée sur le nasion (**Fig. 28, trait vert**). Pour l'ensemble de l'étude, nous avons choisi de nommer les différences de potentiels entre T3-Fpz et T4-Fpz, respectivement M1 et M2 (**Fig. 28**). Un plus grand nombre d'électrodes aurait pu être posées pour une analyse spatiale des générateurs, mais nous avons préféré utiliser un montage applicable en clinique.

Des électrodes Ambu® Neuroline 720, non invasives, ont été choisies car elles présentent une certaine facilité de pose et disposent d'ores et déjà d'un gel conducteur facilitant le passage de l'activité électrique. Non polarisées, ces électrodes de type Ag/AgCl possèdent des propriétés stables, indispensables pour un recueil EEG de qualité.

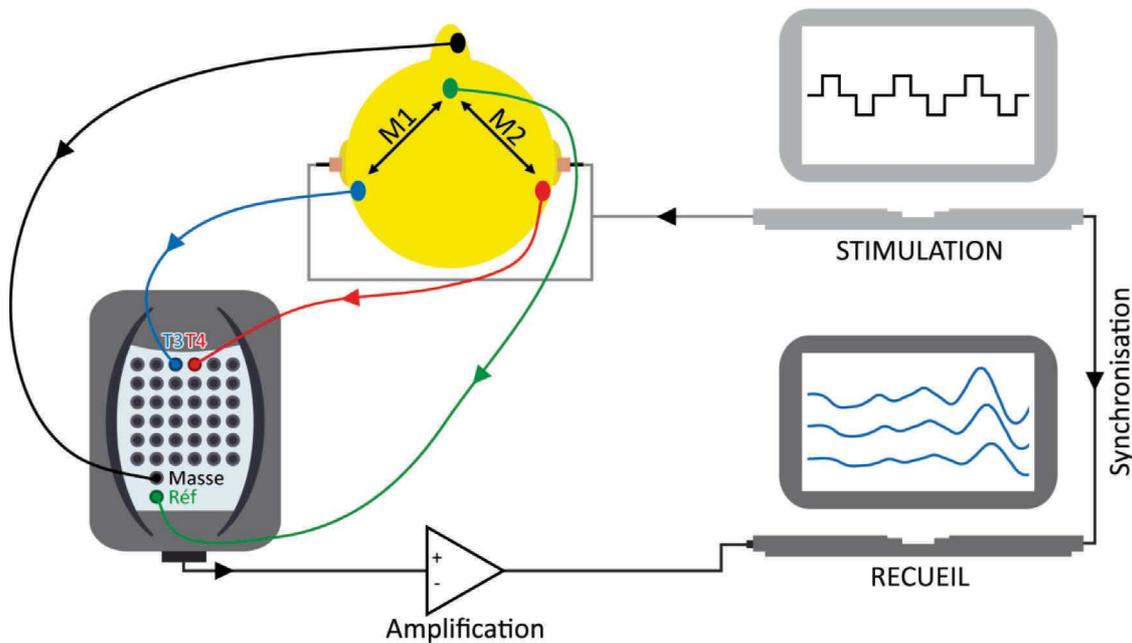


Figure 28 : Schématisation du dispositif d'électroencéphalographie utilisé dans cette étude. Un ordinateur assure la stimulation, via des inserts placés dans les oreilles du sujet. Quatre électrodes sont disposées sur ce dernier : l'une sur le nez (électrode noire, masse), la seconde sur le front (verte, référence) et deux autres sur les deux mastoïdes (bleue et rouge, T3 et T4). Les tensions recueillies sont transmises à un amplificateur, puis à l'ordinateur sur lequel vont apparaître les ondes recherchées. L'ordinateur gérant la stimulation envoie un signal à l'ordinateur de recueil à chaque stimulus, afin de permettre la synchronisation entre le début du stimulus et le stimulus de recueil. Ainsi, ne sont récupérés que les potentiels liés à la stimulation auditive. Enfin, dans le cas de ce montage, deux différences de potentiels sont enregistrées : M1 et M2, correspondant respectivement à la différence entre le potentiel de l'électrode de référence et des électrodes placés sur les mastoïdes (montage monopolaire).

7.1.3. Paramètres généraux de stimulation

7.1.3.1. Choix du stimulus

Pour les PEA-P, le choix du stimulus s'est porté sur un clic, de durée brève, à large spectre, permettant le recrutement d'un maximum de fibres nerveuses. Ainsi, il permet une mise en évidence des ondes caractéristiques des PEA-P : les ondes I à V, représentatives des activités nerveuses se propageant du ganglion spiral au colliculus inférieur. Bien que peu spécifique en fréquence, le clic permet d'obtenir des potentiels plus robustes et reproductibles que pour d'autres types de stimuli. De par sa brièveté, un clic stimule préférentiellement des zones cochléaires codant des fréquences comprises entre 2 et 4 kHz, fréquences pour lesquelles il est possible d'observer un démasquage (**Fig. 25**).

Pour les PEA-T, des enregistrements préliminaires avec une bouffée tonale (BT) de 500 Hz, ne se sont pas avérés reproductibles d'une mesure à l'autre. Ainsi, nous avons préféré utiliser une BT de fréquence de 1000 Hz, avec des temps de montée et de descente de 5 ms et un plateau de 90 ms. A la différence du clic, la BT présente une bonne spécificité fréquentielle

et le démasquage à cette fréquence est de l'ordre de 4 à 5 dB.

A l'image du test de psychoacoustique, nous avons utilisé un bruit blanc pour le bruit masquant. Son caractère stable limite les perturbations des potentiels recueillis ainsi que les difficultés d'interprétations.

7.1.3.2. Cadence et intensité de stimulation

La cadence de stimulation a un impact important sur les caractéristiques de latences et d'amplitudes des ondes recueillies. En effet, il est connu qu'une stimulation rapide, tend à réduire les amplitudes et à augmenter les latences (Fowler and Noffsinger 1983; Suzuki, Kobayashi et al. 1986), par conséquent il est souvent plus délicat d'analyser les ondes. Ainsi, nous avons préféré des cadences lentes évoluant de 11 à 17 Hz pour les PEA-P et de 1.98 Hz pour les PEA-T. Les cadences choisies ne sont pas des multiples de 50 Hz, afin de limiter les éventuelles perturbations liées au signal électrique.

De la même manière, l'intensité de stimulation a un effet non négligeable sur les caractéristiques d'amplitudes et de latences des ondes. Plus l'intensité du stimulus cible augmente, plus l'amplitude est importante et plus la latence est précoce (Pratt and Sohmer 1976), tendance observable sur la **figure 30**. Ainsi, une stimulation trop faible induirait des potentiels de très faibles amplitudes et donc peu exploitables. A l'inverse, une stimulation trop conséquente déclencherait le réflexe stapédien et biaiser les enregistrements. Le seuil de déclenchement du réflexe stapédien varie en fonction de la fréquence et du spectre du bruit. Pour un bruit blanc, il serait de l'ordre de 68,5 dB SPL, et pour des sons purs il se situerait aux alentours de 85 dB SPL (Deutsch 1972; Niemeyer and Sesterhenn 1974). Ainsi, nous avons utilisé un niveau d'intensité fixe de 80 dB SPL pour le clic et la bouffée tonale ; la brièveté de ces stimuli (\leq à 100 ms) limite également l'intervention du réflexe stapédien. Le niveau d'intensité du bruit blanc évoluait, quant à lui, de 45 à 55 dB SPL afin de limiter l'effet du réflexe stapédien et de conserver la visibilité des ondes recherchées.

7.1.3.3. Signal de synchronisation

Afin de recueillir l'activité nerveuse évoquée par un stimulus, il est indispensable de synchroniser le début de la stimulation et le début de l'acquisition. Pour cela, le dispositif de stimulation émet à chaque stimulation un signal impulsionnel vers l'ordinateur d'acquisition. Ce stimulus permet lors du pré- et/ou du post-traitement, de ne conserver que l'activité auditive. Dans le cas des PEA-P, le dispositif EEG utilisé, gérait à la fois la stimulation et la

synchronisation, puis le recueil de l'activité nerveuse. En revanche, pour les PEA-T, un ordinateur gérait la stimulation auditive et la synchronisation alors que le second assurait le recueil de l'activité nerveuse.

7.1.4. Paramètres généraux d'acquisition

7.1.4.1. Amplification

Les ondes recherchées en PEA-P et PEA-T sont de très faible amplitude, d'autant plus que leur détection se fait par le biais d'électrodes accolées au scalp, à distance des générateurs neuronaux. Ainsi, les potentiels correspondant aux structures sous-corticales, profondes, sont de l'ordre du nano-volt, alors que ceux des structures corticales, plus superficielles, sont de l'ordre du micro-volt. Par conséquent, le gain apporté par l'amplificateur EEG doit être suffisant, pour mettre en exergue cette activité électrique. Les deux systèmes EEG utilisés, disposaient d'amplificateurs adaptés à cette tâche.

7.1.4.2. Réjection et moyennage

Lorsque nous clignons des yeux ou contractons un muscle du cou, cela se traduit par un artefact électrique. Celui-ci, n'ayant pas une origine auditive, nuit à la qualité du recueil. C'est pourquoi, il est nécessaire en pré- puis post-traitement, de déterminer un filtre rejetant cette activité indésirable. Pour l'ensemble des PEA, la valeur à partir de laquelle l'activité est rejetée a été fixée à $\pm 40 \mu\text{V}$.

En complément du paramètre de réjection, le moyennage des activités permet d'éliminer une grande partie du bruit électrique physiologique, et par extension, de ne conserver que l'activité électrique liée aux stimuli auditifs émis. Ainsi, plus le nombre d'acquisitions est grand, plus le signal moyenné recueilli devrait être représentatif de l'activité nerveuse auditive. Cependant, pour les potentiels les plus tardifs, un trop grand nombre de stimulations se traduit par une forme d'adaptation provoquant une baisse conséquente des amplitudes. Par conséquent, pour les PEA-P, le nombre d'acquisitions/stimulations retenues par enregistrement a été de 1500. En revanche, nous avons limité ce nombre à 50 en PEA-T classiques et à 480 pour le protocole de PEA-MMN (Mismatch negativity).

7.1.4.3. Filtrage

Une fois que les signaux recueillis ont été moyennés entre eux, il reste une étape importante, le filtrage, permettant d'isoler les ondes recherchées. Différentes études se sont intéressées aux composantes spectrales prédominantes dans les PEA, permettant d'établir des paramètres de filtrages optimaux. Ainsi, les PEA comportent des composantes fréquentielles principales comprises entre 100 et 1500 Hz pour les PEA-P, et entre 1 et 20 Hz pour les PEA-T et PEA-MMN. Par conséquent, les paramètres de filtrage que nous avons choisis étaient compris entre 100 et 2000 Hz pour la mise en évidence des PEAP, et entre 1 et 25 Hz pour les PEA-T et PEA-MMN.

7.1.5. Tests EEG réalisés

L'hypothèse de départ découle de l'effet de l'intensité du stimulus, sur l'amplitude et sur la latence des ondes. En effet, les latences tendent à se raccourcir et les amplitudes à augmenter lorsque le niveau d'intensité du stimulus augmente ; la réciproque est également valable. Ainsi, dans les différentes conditions de bruit testées, les paramètres de latences et d'amplitudes ont été comparés, afin d'identifier d'éventuels effets sur la détection du son cible. Si la latence diminue et/ou l'amplitude augmente, c'est que le son est théoriquement perçu plus fort, témoignant d'une amélioration du seuil de détection. Ainsi, il est possible de déterminer si l'ajout d'un bruit controlatéral, corrélé ou non au bruit ipsilatéral, se traduit par un démasquage « électrophysiologique » et ce, à plusieurs niveaux des voies auditives.

7.1.6. Expérience 3 : Evaluation du démasquage binaural avec les potentiels évoqués auditifs à latences courtes ou précoces (PEA-P)

Par la réalisation d'un protocole de démasquage en PEA-P, nous souhaitons étudier les modifications de latences et d'amplitudes des ondes caractéristiques des PEA-P dans des conditions de bruit ipsilatéral ou bilatéral. Ainsi, d'éventuelles modifications pourraient suggérer un prétraitement sous-cortical du démasquage binaural.

7.1.6.1. Paramètres de stimulation et d'acquisition

Présentés dans le **Tableau 1**, les paramètres d'acquisitions et de stimulations ont été choisis afin de mettre en évidence les ondes caractéristiques I à V, représentatives de l'activation des différents relais nerveux sous-corticaux. Les paramètres de stimulation/acquisition étaient similaires pour les deux expériences 1) PEA-PC puis 2) PEA-

PNC. Seules les cadences de stimulations et les niveaux de bruits testés différaient. En effet, l'abaissement de la cadence (de 17 à 11 Hz), a permis d'obtenir des tracés plus reproductibles et une meilleure visualisation de l'onde I. De plus, lors de l'expérience PEA-PC, les données recueillies traduisaient des tendances plus robustes pour les niveaux de bruits de 50 et 55 dB SPL. En conséquence, nous avons choisi de ne conserver que ces deux niveaux pour l'expérience PEA-PNC.

Tableau 1.

Paramètres de stimulations et d'acquisitions pour les 4 tests EEG réalisés

Protocoles	PEA-PC	PEA-PNC	PEA-T	PEA-MMN
Stimulus cible	Clic		BT 1kHz	BT 1kHz (stimulus fréquent 80%) BT 1kHz modulé en fréquence (stimulus rare 20%)
Niveau d'intensité du stimulus cible (dB SPL)	80			
Cadence de stimulation (Hz)	17	11	1,98	
Nombre de stimuli	1500		50	400 (80%) 80 (20%)
Niveau d'intensité du bruit (dB SPL)	45, 50, 55	50, 55	45, 50, 55	55
Caractéristiques de filtrage (Hz)	100-1500		1-25	
Machine utilisée	Interacoutics Eclipse		Compumedics Neuroscan Synamps 2/RT	
Fenêtre d'analyse (ms)	0 à 10		-50 à 500	
Ondes recherchées	I, III, V		P1, N1, P2, N2	MMN
Nombre de sujets testés	36	17	18	21

7.1.6.2. Conditions de bruit testées

A l'image de la psychoacoustique, différentes conditions de bruits ont été réalisées. Pour les PEA-PC deux conditions de bruits ont été testées, 1) une condition de bruit ipsilatéral (I) dans laquelle le bruit est émis dans la même oreille que le stimulus et 2) une condition de bruit bilatéral corrélé (C) dans laquelle les bruits avaient une cohérence fréquentielle et temporelle (**Fig. 29-gauche**). Pour les PEA-PNC, deux conditions de bruits ont également été testées, 1) une condition de bruit ipsilatérale (I) et 2) une condition de bruit bilatéral non-

corrélé (NC), dans laquelle les bruits avaient une cohérence uniquement fréquentielle (**Fig. 29-droite**).

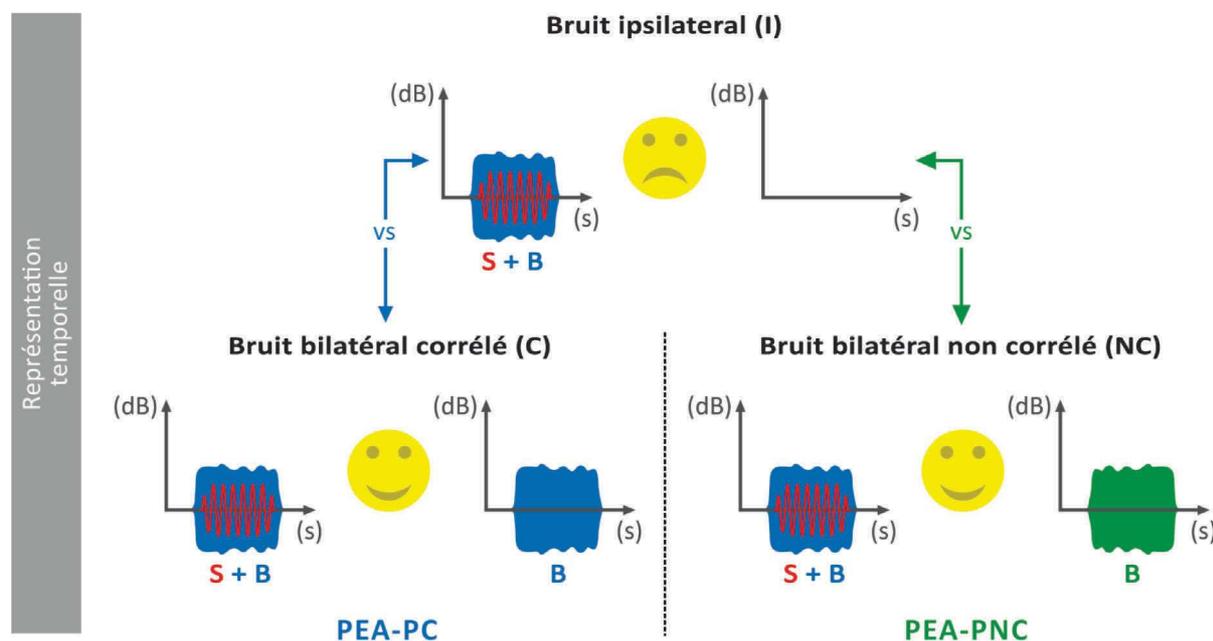


Figure 29 : Schématisation des conditions testées en PEA-P. A gauche, est représentée l'expérience *PEA-PC* lors de laquelle est testée une condition de bruit ipsilatéral versus une condition de bruit bilatéral corrélé ; les bruits partagent une cohérence temporelle et fréquentielle. A droite, est représentée l'expérience *PEA-PNC* lors de laquelle est testée une condition de bruit ipsilatéral versus une condition de bruit bilatéral non corrélé; seule une cohérence fréquentielle subsiste.

7.1.6.3. Passation

36 sujets ont été testés pour les PEA-PC, et 17 pour les PEA-PNC. Placés dans une pièce insonorisée, les sujets étaient préparés pour le protocole EEG.

Avant la pose des électrodes, la peau était rigoureusement nettoyée avec une pâte abrasive (Nuprep®). Conformément à la **figure 28**, quatre électrodes étaient disposées et leurs impédances (c'est-à-dire la résistance au courant électrique entre la peau et l'électrode), étaient évaluées. Pour l'ensemble des tests, les impédances étaient inférieures à 3 k Ω . Chaque condition de bruit a été réalisée deux fois afin de pouvoir moyenner deux essais et ainsi augmenter la fiabilité d'analyse.

L'ordre de passation de l'ensemble des conditions était randomisé afin de lisser les courbes, notamment lorsque leur tracé était perturbé par les effets de fatigue. La consigne donnée au sujet était de rester le plus calme et détendu possible, et ce, pendant toute la durée du test.

7.1.6.4. Recueil et traitement des données

La stimulation, le filtrage de l'activité recueillie, la réjection et le moyennage ont été réalisés, en pré-traitement, par le système EEG Eclipse d'Interscoutics®. Les tracés moyennés ont été extraits puis post-traités grâce à un programme Matlab®. Celui-ci permettait de supprimer les composantes continues, de moyenner les deux tracés d'une condition donnée, d'afficher les tracés puis de placer les ondes I à V. Ce placement a été réalisé "à l'aveugle" (c'est-à-dire sans que les opérateurs ne connaissent les conditions sur lesquelles ils travaillaient) pour une meilleure objectivité. De plus, dans le but de limiter les variabilités de placement des ondes, liées à l'interprétation de chaque opérateur, deux opérateurs différents ont placé les ondes. Enfin, les caractéristiques des ondes (latences et amplitudes) étaient stockées dans un fichier, pour être analysées par la suite.

7.1.7. Expérience 4 : évaluation du démasquage binaural avec les potentiels évoqués auditifs à latences courtes longues ou tardifs (PEA-T)

A l'image des PEA-P, nous avons souhaité étudier les modifications d'amplitude et de latence des ondes caractéristiques des PEA-T, dans des conditions de bruit ipsilatéral ou bilatéral. En effet, d'éventuelles modifications mettraient en exergue des formes de démasquage d'origine corticale.

7.1.7.1. Paramètres de stimulations et d'acquisitions

L'ensemble des paramètres de stimulations et d'acquisitions, présentés dans le **Tableau 1**, ont été choisis afin d'observer les ondes caractéristiques des PEA-T : les ondes P1, N1, P2, N2, représentatives de l'activation de générateurs neuronaux corticaux.

7.1.7.2. Conditions testées et passation

A l'image des deux premiers tests, trois conditions de bruit ont été testées, 1) la condition de bruit ipsilatéral (I), 2) la condition de bruit bilatéral corrélé (C) et 3) la condition de bruit bilatéral non corrélé (NC) (**Fig. 28**). Enfin, une condition a été réalisée en l'absence de bruit (Sil). Pour les 18 sujets testés, la passation était similaire à celle des PEA-P (§6.1.6.3.)

7.1.7.3. Recueil et traitement des données

Les PEA-T ont été enregistrés grâce au système d'EEG Neuroscan Synamps 2/RT de Compumedics®. Un pré-traitement (filtrage, réjection) était réalisé par le logiciel Curry®, afin

de s'assurer de la qualité des PEA-T. Cependant, toute l'activité électrique était recueillie sans interruption, pour faire l'objet d'un post-traitement.

Grâce à un programme réalisé sous Matlab[®], l'activité électrique globale a été découpée afin de ne conserver que les activités liées aux stimuli auditifs. Pour cela, les signaux de synchronisation, émis à chaque stimulation, établissaient le point de départ des découpages. De ce point de référence, l'activité était prélevée dans une fenêtre temporelle évoluant de -50 à 500 ms. Soumises à un filtre de réjection, les portions prélevées présentant des artefacts de stimulation, étaient supprimées. Puis, l'ensemble des portions restantes étaient moyennées, afin d'obtenir une courbe représentative de l'activité électrique liée à la stimulation auditive. Pour finir, d'éventuelles composantes continues étaient enlevées via la fonction « detrend » de Matlab[®] ; cela permettait de recentrer le signal autour de zéro.

A l'image des PEA-P, chaque condition était répétée deux fois. De ce fait, les deux PEA-T obtenus pour chaque condition étaient moyennés. La recherche des maxima et minima d'amplitudes marquant les ondes, était automatisée. Puis, le placement des ondes était contrôlé par une interface visuelle sur laquelle les tracés apparaissaient, accompagnés des ondes pré-placées. Si le placement s'avérait incohérent, nous procédions au déplacement de l'onde manuellement. Ainsi, nous obtenions pour chaque onde des PEA-T, les caractéristiques de latences et d'amplitudes qui ont fait l'objet d'une analyse statistique.

7.1.8. Expérience 5 : évaluation du démasquage binaural avec l'étude de la négativité de discordance (PEA-MMN)

L'objectif du protocole réalisé était d'étudier les aspects de discrimination de deux sons proches, lors d'une écoute passive, et ce, dans des conditions de bruit ipsilatéral ou bilatéral. La capacité de discrimination était évoquée par une onde de discordance (Mismatch Negativity, MMN), dont l'amplitude et la latence ont été étudiées par la suite. D'éventuelles améliorations de ces deux variables, liées à l'ajout d'un bruit contralatéral, témoigneraient d'une forme de démasquage cortical.

7.1.8.1. Paramètres de stimulations et d'acquisitions

Assez proche du protocole des PEA-T, le protocole de PEA-MMN se différencie par le type de stimulation. En effet, deux stimuli différents ont été utilisés : une bouffée tonale de 1 kHz, appelée stimulus fréquent, et une bouffée tonale de 1 kHz modulée en fréquence (100 Hz), appelée stimulus rare. La notion de fréquence (fréquent/rare) fait référence à la proportion

de répétition des deux stimuli. Le stimulus fréquent, présenté 80% du temps, induit un état électrophysiologique de base alors que le stimulus rare, présenté seulement 20% du temps, introduit une rupture de l'état de base, dont le témoin est une onde de discordance (MMN). Les paramètres de stimulations et d'acquisitions, présentés dans le **Tableau 1**, permettent d'observer l'onde MMN.

7.1.8.2. Conditions testées

Trois conditions de bruit ont été testées, 1) la condition de bruit ipsilatéral (I), 2) la condition de bruit bilatéral corrélé (C) et 3) la condition de bruit bilatéral non corrélé (NC) (**figure 20**). Enfin, une condition a été réalisée en l'absence de bruit (Sil).

7.1.8.3. Passation

La passation et la consigne étaient similaires à celle des PEA-P, hormis que les 21 sujets testés étaient placés devant une vidéo sans son, ou lisaient une revue simple.

7.1.8.4. Recueil et traitement des données

Le traitement des données a été réalisé de façon similaire à celui des PEA-T classiques. Cependant, le découpage de l'activité électrique globale a été différencié en fonction du stimulus, avec d'une part l'activité liée aux stimuli fréquents, et d'autre part, celle liée aux stimuli rares. La MMN a été obtenue en faisant la différence entre l'activité moyennée des stimuli rares et celle des stimuli fréquents. Là encore, le placement de la MMN était automatisé puis contrôlé et réajusté si nécessaire. Les latences et amplitudes des ondes ont ainsi été stockées pour une analyse ultérieure.

7.1.9. Population générale de cette étude EEG

Pour la réalisation des protocoles d'électroencéphalographie, 60 sujets normo-entendants, âgés de 21 à 38 ans ($27,25 \pm 3,24$ ans) ont été réunis. Pour chaque sujet, une audiométrie tonale a été réalisée afin d'estimer le seuil d'audition, correspondant à la moyenne des seuils de perception aux fréquences 500, 1000, 2000 et 4000 Hz. Les sujets ayant un seuil supérieur à 15 dB HL n'étaient pas retenus. Le seuil auditif moyen des 60 sujets était de 4,64 dB HL ($\pm 5,59$ dB HL). De plus, si le seuil auditif, pour une des 4 fréquences citées précédemment, était supérieur à 20 dB HL, le sujet était également exclu de l'étude.

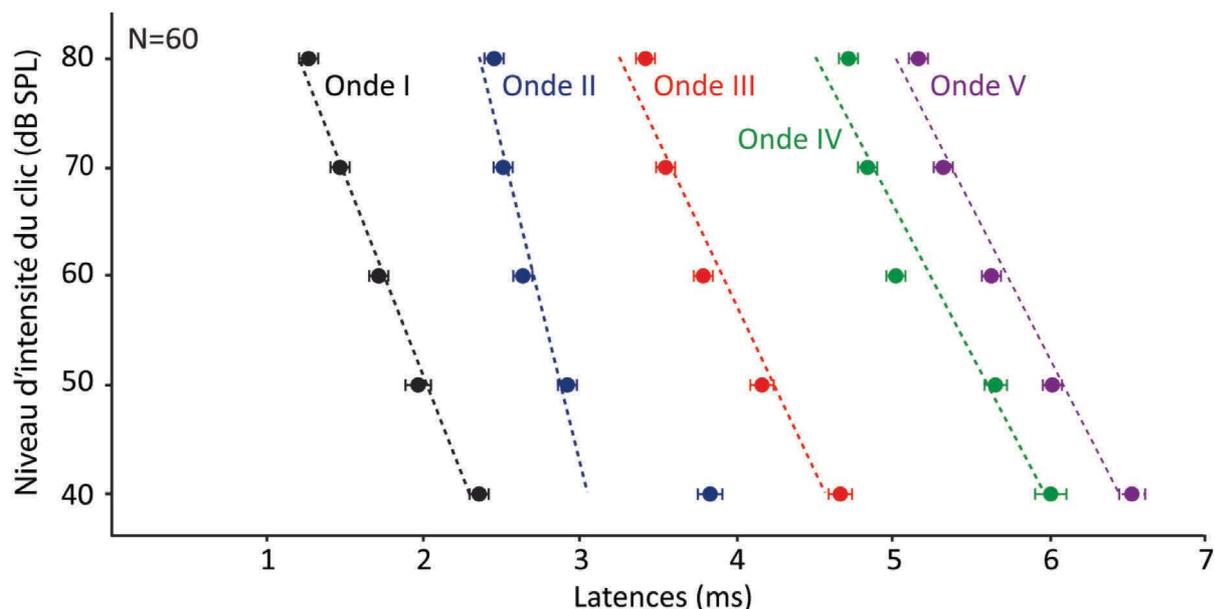


Figure 30 : Evolution des latences des ondes des PEAP en fonction du niveau d'intensité du stimulus, chez les 60 sujets normo-entendants de l'étude. Les ondes I à V sont différenciées par des nuances de couleurs. Les traits en pointillés représentent les droites polynomiales permettant de lier les différentes latences de chaque onde.

Enfin, pour l'ensemble des sujets, les PEA-P (classiquement réalisés en clinique), ont été enregistrés afin d'écartier d'éventuelles anomalies. Les résultats sont regroupés sous forme d'un graphe (**Fig. 30**) explicitant l'évolution des latences des ondes I à V (caractéristiques des PEA-P), en fonction du niveau d'intensité du son cible (clic émis à une fréquence de 17 Hz). Pour les 60 sujets, les latences des ondes obtenues sont normales.

7.1.10. Analyse statistique

Les latences et les amplitudes des ondes ont été analysées par l'intermédiaire du test de rangs signés de Wilcoxon pour échantillons appariés. Test non paramétrique, il permet de comparer deux mesures d'une variable quantitative, effectuées sur les mêmes sujets. L'hypothèse nulle H_0 est l'hypothèse selon laquelle les deux jeux de données quantitatives proviennent d'une même distribution, dont la médiane est zéro. Selon cette hypothèse, on considère que les données suivent une loi de probabilité symétrique. A chaque « p-value » (p), plus petit seuil de significativité pour lequel l'hypothèse nulle est vraie, nous avons attribué un nombre d'astérisques selon la règle suivante : si $p < 0,05(*)$, si $p < 0,01(**)$, si $p < 0.001(***)$.

7.2. Résultats de l'expérience 3 - PEA-PC et PEA-PNC

Sur la **figure 31.A**, sont représentés les PEA-P d'un sujet, obtenus pour deux rapports signal à bruit (RSB), dans la condition de bruit ipsilatéral (courbes noires) et dans la condition

de bruit bilatéral corrélé (courbes bleues). On observe que les latences des ondes I, III et V sont plus précoces dans la condition de bruit bilatéral corrélé.

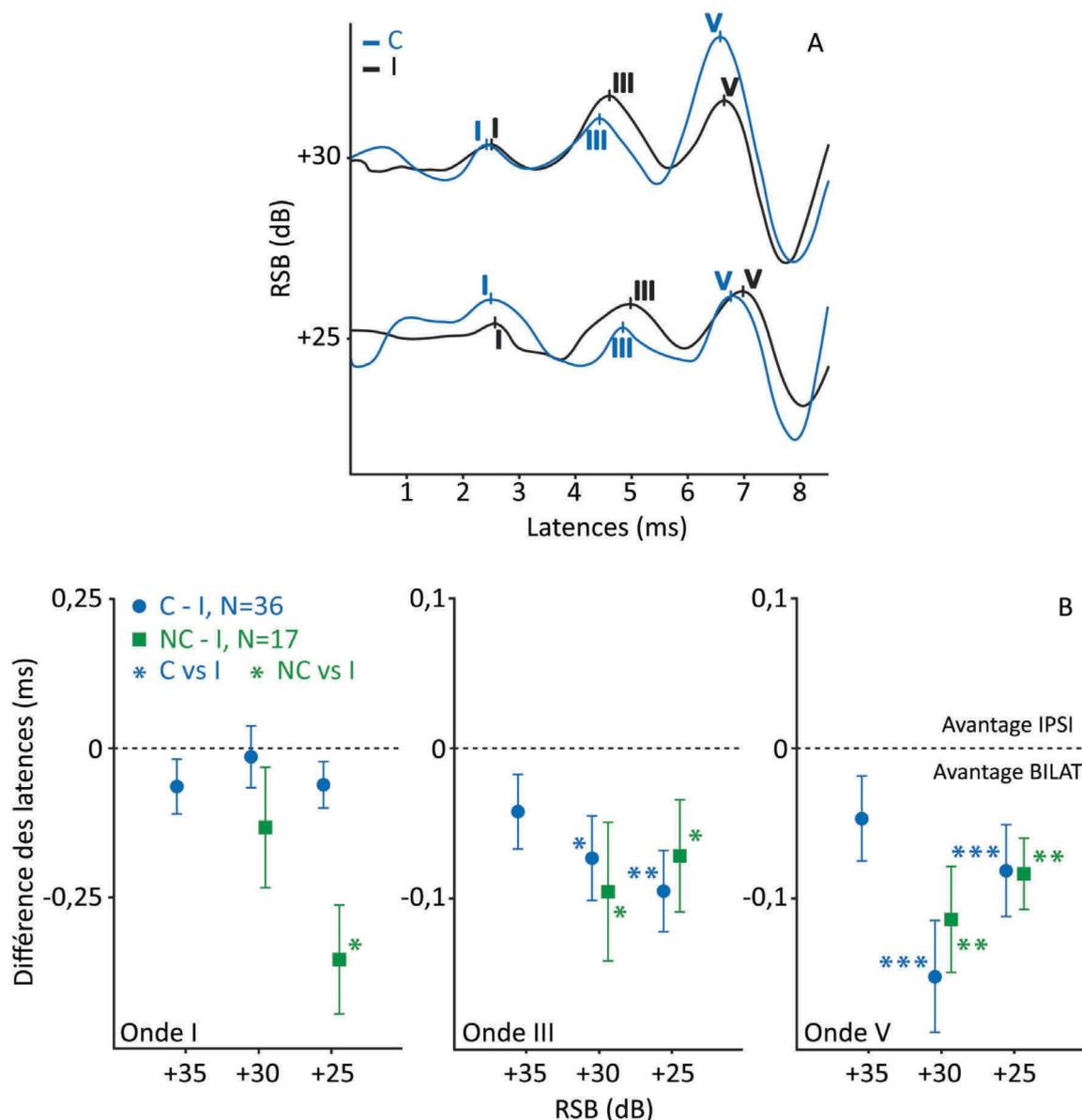


Figure 31 : Evolution des latences des ondes des PEA-P. A. PEA-P obtenus par un sujet, pour deux RSB, dans les conditions de bruit ipsilatéral (I, courbes noires) et de bruit bilatéral corrélé (C, courbes bleues). B. Les trois graphes représentent les différences de latences des ondes I, III et V obtenues 1) dans les conditions de bruit bilatéral corrélé versus bruit ipsilatéral (ronds bleus, 36 sujets) et 2) dans les conditions de bruit bilatéral non corrélé versus bruit ipsilatéral (carrés verts, 17 sujets). Chacun des 3 graphes traduit l'évolution des différences de latences pour trois RSB. Si les points sont inférieurs à zéro, il y a un avantage pour les conditions de bruit bilatéral, c'est-à-dire un raccourcissement des latences.

Les latences des ondes obtenues par l'ensemble des sujets dans les conditions de bruit bilatéral, ont été normalisées en fonction des latences obtenues dans la condition de bruit ipsilatéral. Sur les graphes de la **figure 31.B**, les ronds bleus traduisent les variations de latence des ondes obtenues dans la condition de bruit bilatéral corrélé, comparativement aux latences obtenues dans la condition de bruit ipsilatéral (PEA-PC). Les carrés verts traduisent les

variations de latence entre la condition de bruit bilatéral non corrélé et la condition de bruit ipsilatéral (PEA-PNC). Pour les ondes I, III et V, les différences de latence, inférieures à zéro, traduisent un raccourcissement des latences lorsque le bruit est bilatéral, corrélé ou non. Cette tendance est significative, essentiellement pour les ondes III et V et pour les deux RSB les plus défavorables ($p < 0,05$) ; l'amélioration de latence est de l'ordre de 0,1 ms. Pour l'onde I, cette tendance est moins évidente.

La variation des amplitudes a été étudiée par 1) l'étude des amplitudes brutes de chaque onde et 2) par l'étude de la valeur efficace (RMS) des tracés ; plus les ondes sont amples, plus la valeur efficace est élevée. L'étude des amplitudes normalisées révèle une augmentation des amplitudes dans les conditions de bruit bilatéral, mais la variabilité étant très importante, aucune significativité n'a pu être mise en évidence. De la même manière, l'étude de la RMS traduit la même tendance mais là encore, sans qu'une significativité statistique ne puisse être évoquée.

7.3. Résultats de l'expérience 4 - PEA-T

La **figure 32.A** montre le résultat de l'acquisition de PEA-T dans quatre conditions : 1) avec 50 bouffées tonales (BT) de 1000 Hz (violet), 2) avec 50 BT au sein d'un bruit ipsilatéral (en noir), 3) avec 50 BT au sein d'un bruit bilatéral non corrélé (en vert) et 4) avec 50 BT au sein d'un bruit bilatéral corrélé (en bleu).

Les zones hachurées délimitent les ondes caractéristiques des PEA-T : P1, N1, P2 et N2. Le graphe **32.B** traduit la moyenne des latences des ondes P1, N1, P2 et N2 de l'ensemble des sujets (N=18), dans le silence et dans 3 conditions de bruit (ipsilatéral, bilatéral non corrélé et bruit bilatéral corrélé). Dans le silence, les latences des ondes sont de l'ordre de 48 ms pour P1, 91 ms pour N1, 143 ms pour P2 et 205 ms pour N2. Lorsque le bruit augmente (c'est-à-dire lorsque le RSB diminue), les latences augmentent. On constate également que les latences des ondes P1 et N1 sont relativement concentrées quelles que soient les conditions de bruit. En revanche, pour P2 et N2, les latences deviennent plus diffuses. Visuellement, la latence des ondes dans la condition de bruit bilatéral corrélé (ronds bleus sur la **figure 32.B**) semble s'allonger, mais une évaluation statistique ne révèle aucune différence significative, du fait d'une importante variabilité qui peut s'expliquer par la largeur des ondes.

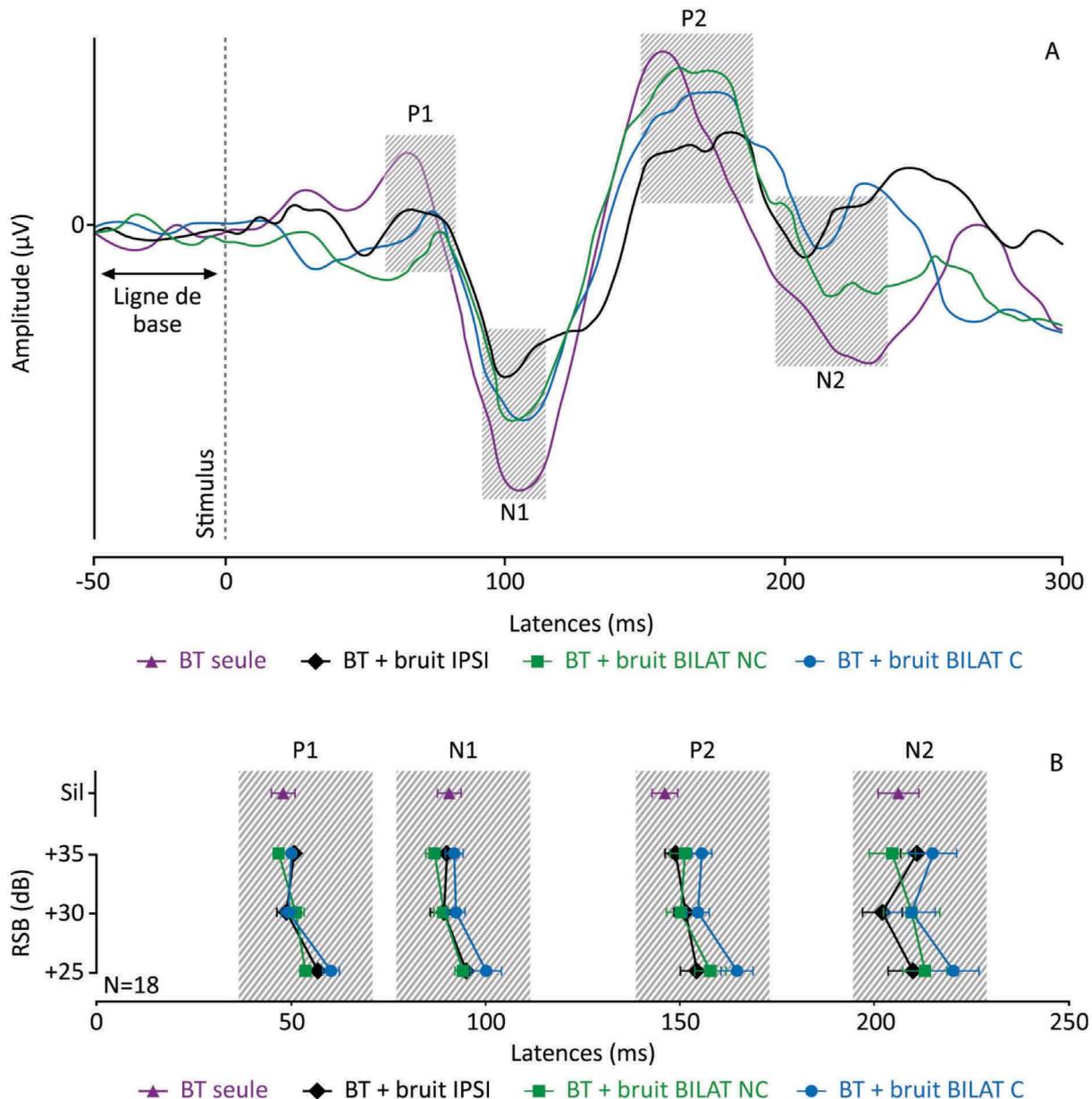


Figure 32 : Evolution des latences des ondes des PEA-T. A. Enregistrement de PEA-T chez un sujet dans le silence (Bouffée Tonale seule (BT), violet), dans un bruit ipsilatéral (noir), dans un bruit bilatéral non corrélé (vert), et dans un bruit bilatéral corrélé (bleu). Les zones hachurées délimitent les fenêtres temporelles dans lesquelles on observe les ondes caractéristiques des PEA-T : P1, N1, P2, N2. La ligne de base témoigne de l'activité électrique de base en l'absence de stimulus auditif. B. Evolution des latences des ondes P1, N1, P2 et N2 dans le silence et trois conditions de bruit (silence, bruit ipsilatéral, bruit bilatéral non corrélé, bruit bilatéral corrélé) pour l'ensemble des sujets, dans une condition de silence et 3RSB.

En effet, lorsque l'on regarde l'onde P2 de la condition ipsilatérale sur la figure 32.A, on peut voir que le pic est large. Par conséquent, il est difficile de placer avec précision le sommet du pic ; à l'inverse, l'amplitude est plus fiable.

Sur la figure 33, chaque amplitude a été normalisée par rapport à la moyenne de toutes les amplitudes de l'onde et du sujet considéré. Nous voulions normaliser par rapport à la

condition silence, mais nous sommes heurtés à deux problématiques : 1) si une onde n'avait pas pu être marquée dans la condition silence, il était impossible de normaliser l'ensemble des ondes et 2) si une onde avait une faible amplitude dû à un enregistrement imparfait, le résultat de la normalisation donnait des valeurs non représentatives (exemple : si l'onde de référence a une amplitude de 0,2 μV et que les autres ont une amplitudes de 3 μV , le rapport entre les deux est de 15 ce qui est erroné ; si on regarde l'ensemble des résultats, les rapports sont compris entre 0.5 et 2).

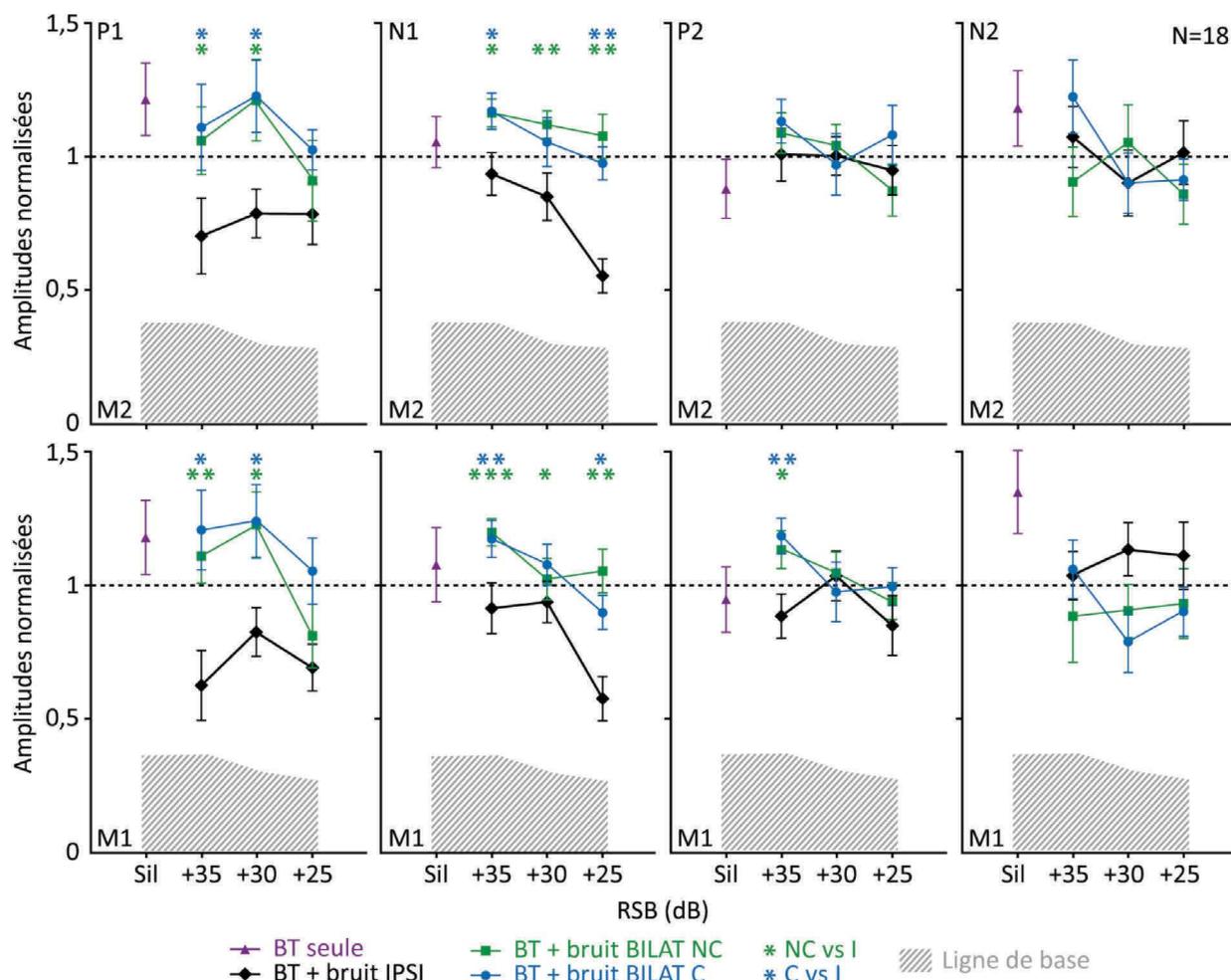


Figure 33 : Evolution des amplitudes des ondes des PEA-T dans le silence et dans le bruit. Chaque graphe représente les amplitudes normalisées des ondes P1, N1, P2, N2, dans le silence et dans 3 conditions de bruit (et pour 3 RSB), relevées sur le couple d'électrode M2 (en haut) et le couple M1 (en bas). Les triangles violets marquent l'amplitude des ondes dans le silence, les losanges noirs dans un bruit ipsilatéral (I), les carrés verts dans un bruit bilatéral non corrélé (NC) et les ronds bleus dans un bruit bilatéral corrélé (C). La zone hachurée traduit la ligne de base et les astérisques, les valeurs de significativités (NC vs I en vert et C vs I en bleu). La ligne horizontale en pointillés traduit l'amplitude moyenne de normalisation.

En revanche, l'analyse statistique a été faite sur les amplitudes brutes. La **figure 33** montre l'évolution des amplitudes des ondes P1, N1, P2 et N2 dans le silence et dans les 3

conditions de bruit (et pour 3 RSB). L'amplitude des ondes recueillies est supérieure à la ligne de base ($p < 0,001$), ainsi elles sont le reflet probable de l'activité liée aux bouffées tonales. Pour l'ensemble des ondes, les amplitudes diminuent lorsque le RSB diminue, c'est-à-dire lorsque le niveau de bruit augmente. Pour les ondes P2 et N2, il n'y a pas de différence significative entre les différentes conditions de bruit. En revanche, les amplitudes des ondes P1 et N1 obtenues dans les conditions de bruit bilatéral (corrélé ou non) sont significativement supérieures à celles obtenues dans la condition de bruit ipsilatéral ($p > 0,05$). Enfin, il n'y a pas de différence entre les conditions de bruit bilatéral corrélé et non corrélé.

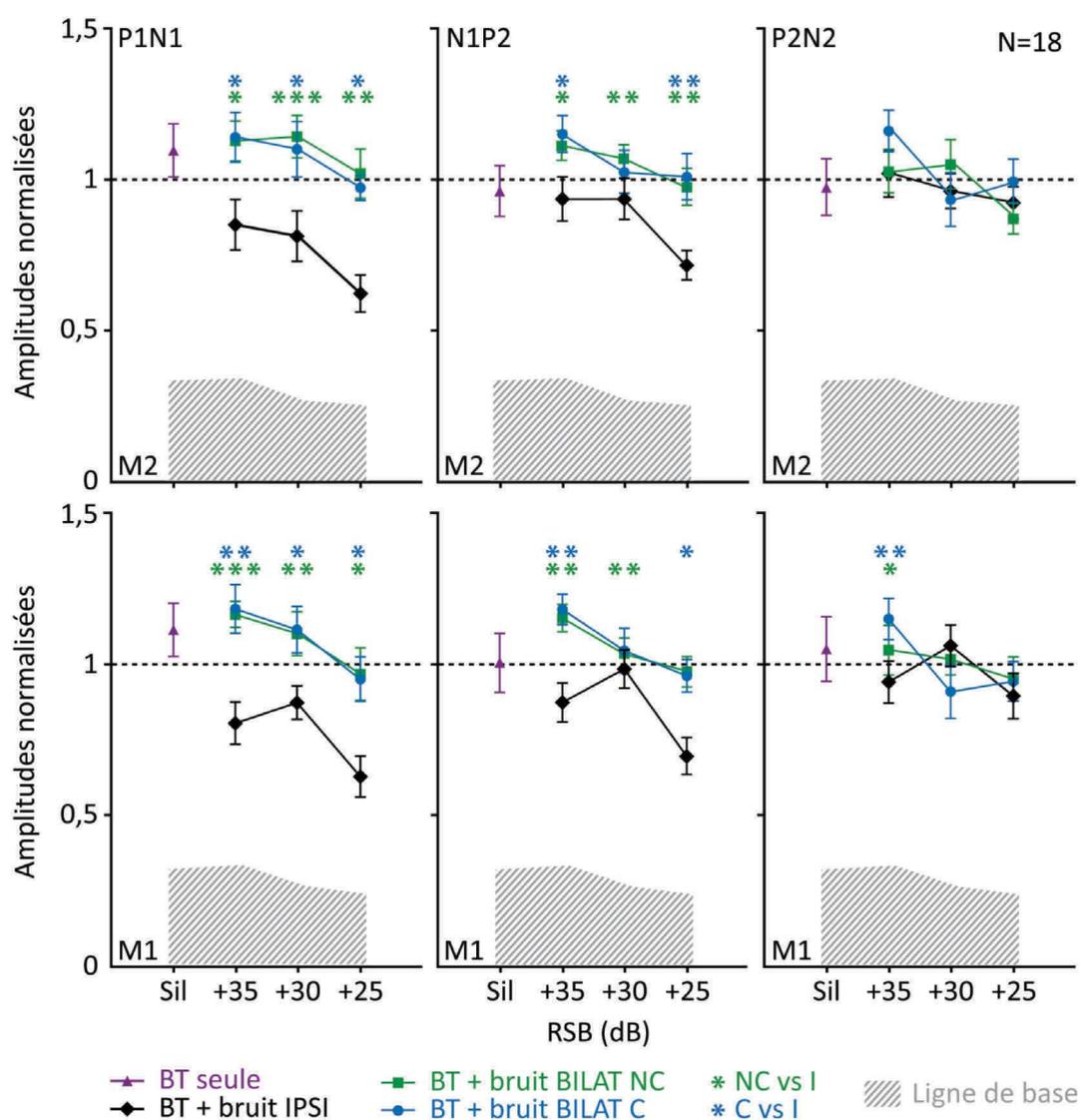


Figure 34 : Evolution des amplitudes des complexes P1N1, N1P2 et N2P2 des PEA-T dans le silence et dans le bruit. Chaque graphe représente les amplitudes normalisées des complexes N1P1, P1N2, N2P2 dans le silence et dans 3 conditions de bruit (et pour 3 RSB), relevées sur le couple d'électrode M2 (en haut) et le couple M1 (en bas). Les triangles violets marquent l'amplitude des complexes dans le silence, les losanges noirs dans un bruit ipsilatéral (I), les carrés verts dans un bruit bilatéral non corrélé (NC) et les ronds bleus dans un bruit bilatéral corrélé (C). La zone hachurée traduit la ligne de base et les astérisques, les valeurs de significativités (NC vs I en vert et C vs I en bleu). La ligne horizontale en pointillés traduit l'amplitude moyenne de normalisation.

Le **graphe 34** montre l'évolution des amplitudes des complexes P1N1, N1P2 et N2P2 dans le silence et dans les 3 conditions de bruit (3RSB), sur les deux couples d'électrodes M1 et M2. L'étude des complexes permet, notamment de palier le mauvais centrage des tracés autour de zéro qui tend à favoriser une onde plutôt qu'une autre.

Tout comme l'évolution de l'amplitude des ondes, l'amplitude des complexes diminue lorsque le niveau de bruit augmente. De plus, l'amplitude des complexes P1N1 et N1P2 est significativement plus importante dans les conditions de bruit bilatéral, corrélé ou non (courbes vertes et bleues), que celle obtenue dans la condition de bruit ipsilatéral (courbes noires). En revanche, il n'y a aucune différence au niveau du complexe N2P2 entre ces deux conditions de bruit (bilatéral et ipsilatéral). Enfin, il n'existe aucune différence entre les conditions de bruit bilatéral corrélé et non corrélé.

7.4. Résultats de l'expérience 5 - (PEA-MMN)

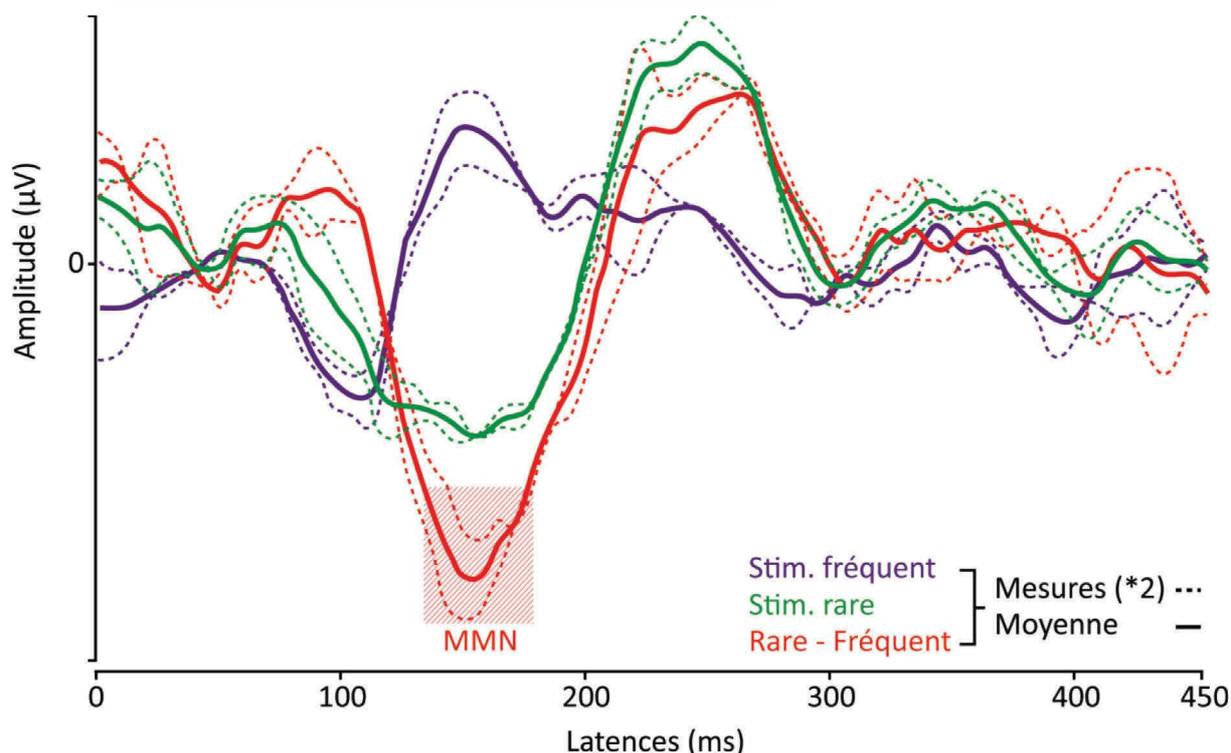


Figure 35 : Tracés de potentiels évoqués auditifs lors d'un protocole de MMN. Les courbes violettes correspondent à l'activité liée aux stimuli fréquents (présentés 80% du temps). Les courbes vertes évoquent l'activité liée aux stimuli rares (présentés 20% du temps). Les courbes rouges correspondent à la différence entre les activités liées aux stimuli rares et aux stimuli fréquents (rare – fréquent). La courbe rouge permet d'observer l'onde de discordance (MMN). Pour chaque condition, deux mesures ont été faites (pointillés) et la MMN a été placée sur la moyenne des deux essais (trait plein).

La **figure 35** montre un enregistrement obtenu lors d'un protocole de type MMN. Les

courbes violettes traduisent l'activité corticale liée aux stimuli fréquents (présentés 80% du temps), les vertes, l'activité liée aux stimuli rares (présentés 20% du temps) et les rouges la différences entre rares et fréquents (rare – fréquent). Sur cette dernière courbe, la MMN correspond à l'onde négative situé entre 100 et 250 ms après la stimulation.

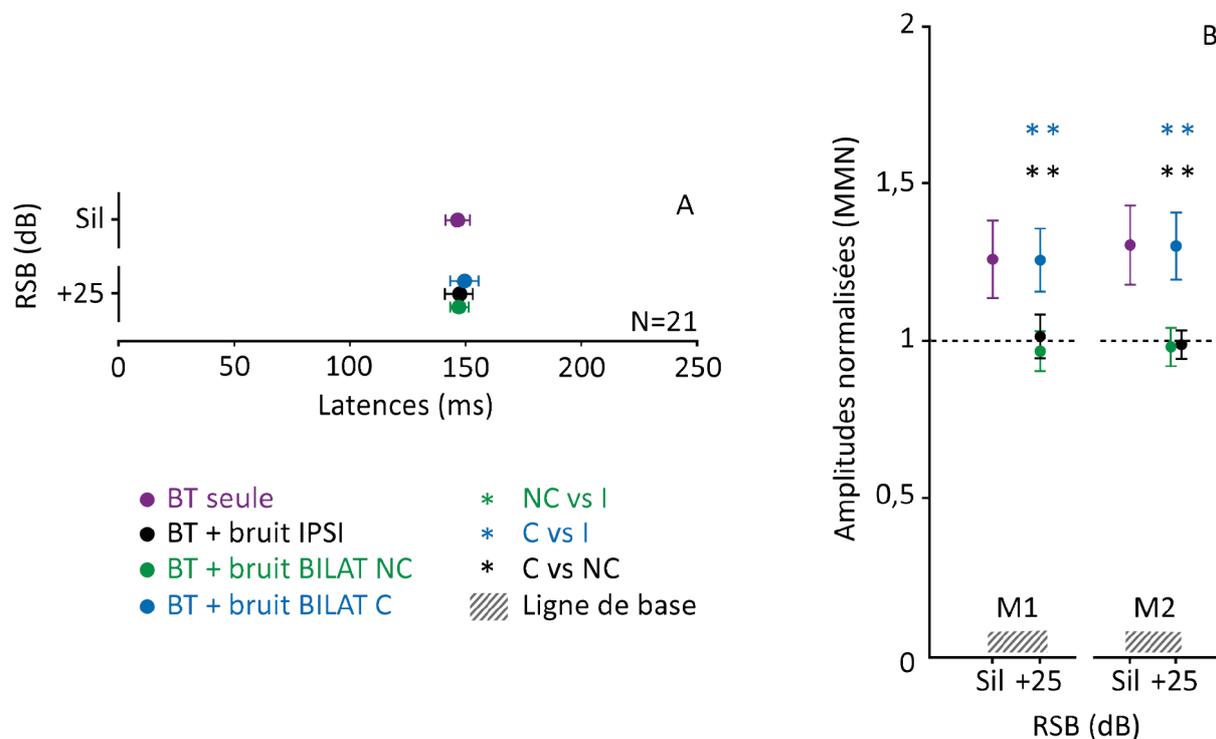


Figure 36 : Evolution des latences et des amplitudes de la MMN dans le silence et les 3 conditions de bruit. **A.** Latences moyennes de la MMN pour l'ensemble des sujets (N=21) 1) dans le silence (en violet), et dans les conditions de bruit 2) ipsilatéral (en noir), 3) bilatéral non corrélé (en vert) et 4) bilatéral corrélé (en bleu). Le RSB dans les conditions de bruit est fixé à +25 dB. **B.** Amplitudes normalisées de la MMN pour l'ensemble des sujets 1) dans le silence (en violet), et dans les conditions de bruit 2) ipsilatéral (en noir), 3) bilatéral non corrélé (en vert) et 4) bilatéral corrélé (en bleu). Le RSB dans les conditions de bruit est fixé à +25 dB. La zone hachurée correspond à la ligne de base sur les électrodes M1 à gauche, et M2 à droite.

La **figure 36.A** montre les latences de la MMN pour l'ensemble des sujets testés (N=21). Les latences dans le silence et dans les différentes conditions de bruit sont en moyenne de 147 ms. L'étude statistique des latences ne révèle aucune différence significative entre les latences de ces 4 conditions.

La **figure 36.B** traduit les amplitudes normalisées de la MMN dans 1) la condition de silence (en violet), 2) la condition de bruit ipsilatéral (en noir), 3) la condition de bruit bilatéral non corrélé (en vert) et 4) la condition de bruit bilatéral corrélé (en bleu); le RSB dans les conditions de bruit est égal à +25 dB. La normalisation a été faite, par sujet, par rapport à la moyenne des amplitudes obtenues dans toutes les conditions. Quelle que soit l'électrode considérée (M1 ou M2), les amplitudes de la MMN dans le silence et dans la condition de

bruit bilatéral corrélé, sont similaires. De plus, elles sont significativement supérieures à celles obtenues dans les conditions de bruit ipsilatéral et de bruit bilatéral non corrélé ($p < 0,01$, astérisques noirs et bleus). En revanche, aucune différence significative n'est observée entre ces deux dernières conditions.

7.5.Discussion

La **figure 31.B** traduit l'évolution des latences des ondes des potentiels auditifs précoces (< 10 ms), évoqués par un clic accompagné d'un bruit blanc ipsilatéral, lorsqu'un bruit controlatéral est ajouté. L'ajout de ce dernier engendre un raccourcissement des latences de l'onde I, et de manière plus significative de celles des ondes III et V. De plus, même si les statistiques ne l'ont pas validé, on observe une augmentation des amplitudes des ondes dans les conditions de bruit bilatéral (corrélé et non corrélé). Selon notre hypothèse de départ, le raccourcissement des latences et l'augmentation des amplitudes suggèrent une meilleure perception du son cible lorsqu'un bruit controlatéral est ajouté. Cependant, il semble que la corrélation des bruits bilatéraux n'apporte aucune amélioration (condition de bruit corrélé versus non corrélé).

Ces résultats évoquent une amélioration de la détection du signal au niveau du tronc cérébral, lorsqu'un bruit controlatéral est ajouté. Cependant, la similarité de l'amélioration, avec ou sans corrélation, ne permet pas de conclure à une forme de démasquage. À ce niveau du système auditif central, seul un processus d'antimasquage peut être évoqué.

De précédentes études se sont intéressées à l'effet d'un bruit bilatéral ou ipsilatéral sur les PEAP. L'étude d'Owen (1991) ne révèle pas de différences significatives pour des niveaux d'intensité de bruit faibles ou forts, que le bruit soit ipsilatéral ou bilatéral. En revanche, une nuance subsiste pour les niveaux intermédiaires. En effet, les latences de l'onde V semblent se raccourcir et les amplitudes augmenter lorsque le bruit est bilatéral et corrélé (Owen and Burkard 1991). Bien que les auteurs n'évoquent aucune modification significative, ces tendances pourraient être le témoin d'une amélioration de la détection du signal cible, similaire à celle de notre étude.

Polyakov (1998) s'est intéressé à l'impact de la corrélation des bruits sur la composante d'interaction binaurale (BIC). La BIC est l'onde obtenue en soustrayant la somme des PEA-P liés à une stimulation monaurale des oreilles droites et gauche, aux PEA-P liés à une stimulation binaurale. La BIC témoignerait des interactions binaurales présentes du complexe olivaire supérieur au colliculus inférieur. Les auteurs ont étudié les interactions binaurales 1)

par l'étude de la BIC obtenue sur des couples d'électrodes (montage bipolaire) et 2) par une analyse semblable à une analyse de dipôles, consistant à étudier les aspects spatio-temporels des potentiels recueillis sur 3 dipôles, placés orthogonalement les uns par rapport aux autres. Lorsque les auteurs ont comparé leurs conditions corrélées et non corrélées, ils ont observé une variation des amplitudes lorsque les bruits étaient corrélés. Les auteurs suggèrent l'existence d'unités neuronales sensibles à la corrélation, dès le tronc cérébral (Polyakov and Pratt 1998).

Wilson (2005) s'est intéressé à l'amplitude des potentiels auditifs évoqués par une stimulation soutenue (FFR), lors d'une tâche de BMLD (§ 3.2.2.). Contrairement aux réponses transitoires obtenues avec un clic, la FFR traduit la réponse neurale évoquée par une stimulation soutenue et de basse fréquence. Cette réponse serait le reflet du verrouillage de phase de certaines unités neuronales du tronc cérébral. Les auteurs ont étudié l'amplitude de la FFR, en réponse à un signal (S) de 500 Hz dans une condition de masquage (S0N0) et deux conditions de démasquage (S π N0, S0N π). Ils ont remarqué une baisse significative de l'amplitude de la FFR dans la condition de masquage (S0N0), comparativement aux deux autres conditions. D'après les auteurs, ces résultats suggèrent 1) un prétraitement sous-cortical du démasquage binaural et 2) un lien entre le verrouillage de phase de l'activité neurale au niveau du tronc cérébral, et le démasquage binaural (Wilson and Krishnan 2005).

Enfin, d'autres auteurs se sont intéressés au comportement des ASSR lors d'une tâche de BMLD. Pour cela, ils ont utilisés un son de 500 Hz modulé en amplitude par une fréquence de 80 Hz afin de recueillir les activités nerveuses sous-corticales. Les auteurs n'évoquent aucune modification significative à ce niveau et suggèrent un traitement plus cortical (Wong and Stapells 2004).

Dans notre étude, mais également celle d'Owen et Polyakov, les auteurs étudient les potentiels auditifs évoqués par un signal transitoire similaire, le clic. Or, celui-ci stimule préférentiellement les zones cochléaires comprises entre 2 et 4 kHz, fréquences pour lesquelles le démasquage est faible (de l'ordre de 2,5 dB, **Fig. 25**). Par conséquent, si le démasquage existe au niveau du tronc cérébral, il est difficilement observable avec des protocoles de PEA-P classiques. En outre, l'utilisation de la FFR se traduit par des observations tout à fait différentes. En utilisant un stimulus de 500 Hz, les auteurs ont fortement potentialisé leur chance d'observer une forme de démasquage ; en effet, à cette fréquence, le BMLD est de 10 à 15 dB. Cependant, l'étude de Wong et Stepells présente des résultats contradictoires. Il est donc difficile d'attribuer une origine sous-corticale au démasquage. Des études réalisées chez l'animal traduisent une sensibilité des neurones sous corticaux à des indices temporels, tels que

les différences interaurales de temps, et à la cohérence temporelle (ou intercorrélacion) des signaux indispensables au processus de démasquage. Ces résultats suggèrent, l'utilisation de la corrélation, et par extension une forme de démasquage, dès les premiers relais. En revanche, chez l'homme, les outils d'exploration ne permettent pas de faire ressortir cette tendance de manière évidente.

En outre, les résultats de notre étude évoquent une amélioration de la détection du son cible, lorsqu'un bruit contralatéral est ajouté. Bien que cette amélioration ne puisse être attribuée à un démasquage, elle pourrait refléter le processus d'antimasquage évoqué par Kawase et Liberman (Kawase, Delgutte et al. 1993; Kawase and Liberman 1993). Cependant, une nuance est à apporter, car les variations de latences et d'amplitudes de l'onde I ne confirment pas complètement cette théorie. En effet, elle est plus difficilement observable et donc difficile à exploiter. En revanche, nous avons observé une diminution des latences des ondes III et V qui tend à évoquer un antimasquage. Selon Kawase et Liberman, ce dernier proviendrait de l'action des efférences médianes sur les cellules ciliées externes. Ces efférences favoriseraient la perception d'un signal transitoire, phénomène qui s'exprimerait par la suite par un raccourcissement des latences et une augmentation des amplitudes de l'onde évoquée par ce nouveau stimulus. L'activité sous-corticale observée en PEA-P tend à valider cette hypothèse.

L'observation de PEA-P de qualité nécessite l'utilisation de stimuli brefs, de type clic. Ceux-ci ne sont probablement pas les plus appropriés pour l'étude du démasquage car, comme évoqué précédemment, le clic ne stimule qu'une partie de la cochlée peu sensible aux effets de la cohérence temporelle. A l'inverse, l'utilisation de la FFR est probablement plus adaptée car elle utilise un stimulus basse fréquence plus sensible à ce type de protocole.

La **figure 33** montre l'évolution des amplitudes des ondes P1, N1, P2 et N2 des potentiels auditifs tardifs (> 50 ms, PEA-T), évoqués par une bouffée tonale de 1000 Hz, 1) avec un bruit ipsilatéral, 2) avec un bruit bilatéral non corrélé et 3) avec un bruit bilatéral corrélé. Dans les deux conditions de bruit bilatéral, les amplitudes des ondes P1 et N1 augmentent de manière significative, en comparaison de celles obtenues dans la condition de bruit ipsilatéral. Cette tendance s'observe sur les deux couples d'électrodes M1 et M2, et quel que soit le RSB considéré. A l'image des PEAP, la corrélation n'apporte pas l'amélioration attendue ; les amplitudes dans les conditions de bruit, corrélé et non corrélé, sont similaires. L'étude des latences ne révèle pas de tendance significative (**Fig. 32**), car la largeur des ondes

rend le placement du pic difficile. **La figure 34** s'intéresse à l'amplitude des complexes P1N1, N1P2 et P2N2. Dans les conditions de bruit bilatéral, les complexes P1N1 et N1P2 sont plus amples que dans la condition ipsilatérale. Cela rejoint le comportement des ondes brutes P1 et N1. En effet, le complexe P1N1 est le résultat du comportement de P1 et N1, et le complexe N1P2, celui du comportement de N1 et P2. Pour ce dernier complexe, l'amélioration de l'amplitude semble davantage provenir du comportement de l'onde N1, que de ce celui de P2. Là encore, les complexes n'évoquent pas de différences liées à la corrélation.

L'augmentation des amplitudes des ondes P1 et N1, et des complexes P1N1 et N1P2 reflète une amélioration de la détection du signal cible, à un niveau cortical lorsqu'un bruit controlatéral est ajouté. Tout comme pour les PEA-P, ces observations ne suggèrent pas un démasquage mais un antimasquage, pour lequel aucune corrélation n'est nécessaire.

Chez l'Homme, plusieurs études se sont intéressées au comportement des activités nerveuses corticales lors de protocoles de démasquage, le plus souvent de type BMLD. Fowler (1996) a étudié le comportement de l'onde P2 (uniquement) dans les conditions SmNm (correspondant à la condition ipsilatérale de notre étude) et SmN0 (correspondant à la condition de bruit bilatéral corrélé de notre étude). Il a mis en évidence une augmentation de l'amplitude de l'onde P2 dans la condition de bruit bilatéral corrélé, observation que nous ne faisons pas dans notre étude. Cette différence pourrait provenir des paramètres de stimulation. En effet, il a utilisé un bruit d'une largeur de 50 Hz et émis à une intensité de 80 dB SPL. Ainsi, à la différence de notre étude, il a réalisé des conditions dans lesquelles le RSB était très défavorable (proche de 0 dB) et le niveau d'intensité du bruit très conséquent. Dans notre étude, les conditions sont peut-être trop favorables pour observer des variations sur l'onde P2 ; seules P1 et N1 semblent être influencées. De plus, Owen n'étudie pas l'impact de la corrélation. Ainsi, il est impossible de savoir si le comportement de l'onde P2 dans la condition de SmN0 est le résultat de la corrélation, ou simplement de l'ajout d'un bruit dans l'oreille controlatérale.

Franklin (1993) a étudié l'activité corticale liée à une bouffée tonale de 500 Hz, émise dans deux conditions : S0N0 et $S\pi N0$ du BMLD. Les auteurs évoquent une augmentation des amplitudes des ondes P1 et N1 des PEA-T, dans la condition où le signal est déphasé ($S\pi N0$ versus S0N0). En magnétoencéphalographie, l'amplitude des ondes N1m et P2m dans la condition $S\pi N0$ est plus conséquente que celle obtenue dans la condition S0N0 (Sasaki, Kawase et al. 2005). Une autre étude évoque une modification des seuils de détectabilité en

ASSR au niveau cortical dans la condition $S\pi N0$, en comparaison du seuil obtenu dans la condition $S0N0$ (Wong and Stapells 2004). Plusieurs autres études, semblent évoquer un traitement du BMLD à un niveau cortical, que ce soit en EEG (Wack, Cox et al. 2012), en IRMf (Epp, Yasin et al. 2013) ou encore en IRM de diffusion (Wack, Polak et al. 2014) (activation du cortex auditif).

Les études réalisant un protocole de BMLD s'intéressent essentiellement à une variation de phase, et non à une réelle variation de corrélation. Prenons le cas du couple $S0N0$ versus $S\pi N0$. Pour le premier couple, le signal S et le bruit N sont corrélés, c'est-à-dire que l'évolution des stimuli dans le temps et par fréquence est identique dans les deux oreilles.

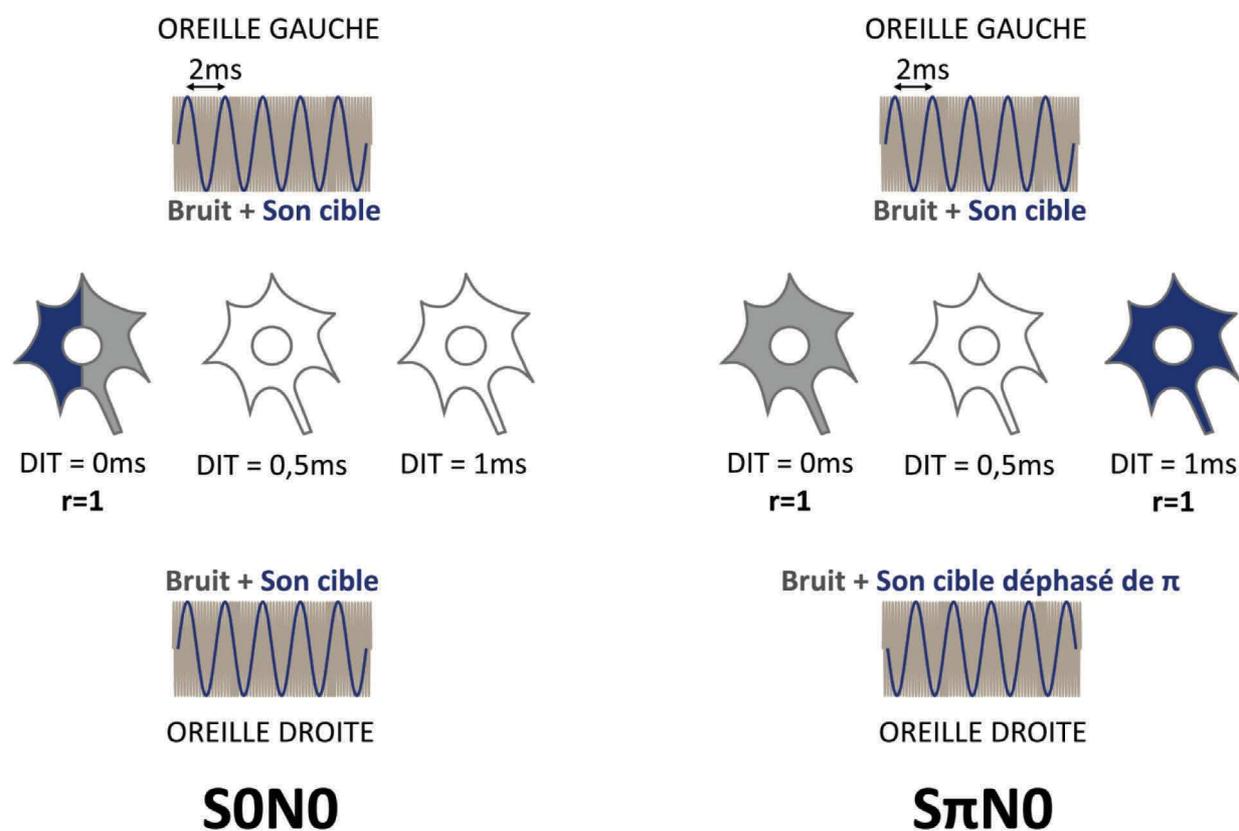


Figure 37 : Schématisation de l'analyse du BMLD selon le modèle de Jeffress (1948). Dans la condition $S0N0$, le bruit et le son cible émis dans chaque oreille, sont parfaitement corrélés ($r = 1$) et la différence interaurale de temps entre les deux oreilles est égale à zéro ($DIT = 0$) ; c'est pourquoi le neurone sensible à cette DIT est le seul à réagir. Dans la condition $S\pi N0$, le bruit arrive dans les deux oreilles avec une corrélation égale à 1 et une DIT égale à zéro ; le neurone sensible à la DIT = 0 réagit à ce stimulus. Le son cible, déphasé de π (1 ms dans le cas présent), entraîne la réponse du neurone sensible à cette DIT. Ce neurone remet d'une certaine manière les deux sons en phase, c'est pourquoi leur corrélation est parfaite ($r=1$).

Pour le couple $S\pi N0$, seul le bruit est identique dans chaque oreille. A l'inverse, le signal (souvent un son pur), est en opposition de phase (c'est-à-dire avec une corrélation de -1) entre les deux oreilles. Si on considère les expériences faites à un niveau neuronal, on sait que

certains neurones sont sensibles non seulement à une différence interaurale caractéristique mais également au niveau de corrélation des sons lui parvenant des deux oreilles (Palmer, Jiang et al. 1999). Ainsi, si un neurone est sensible à une différence interaurale d'une valeur de π , il va répondre à la condition $S\pi$. Puis, sa réponse est modulée en fonction de la corrélation des deux signaux S lui parvenant ; comme il s'agit d'un son pur, les signaux lui parvenant sont parfaitement corrélés (**Fig. 37**). Ainsi, les observations faites révèlent le comportement de l'activité nerveuse auditive, en réponse à des variations de phases plutôt que des variations de corrélations. A la différence des ces études, nous étudions la modification de corrélation c'est-à-dire l'impossibilité pour tous les neurones de s'appuyer sur une cohérence temporelle entre les signaux provenant des deux oreilles.

Nos résultats évoquent un comportement similaire à celui observé en PEA-P, c'est-à-dire une amélioration de la détectabilité du signal transitoire lorsqu'un bruit contralatéral est ajouté. Les modifications observées sur les ondes P1 et N1 suggèrent des modifications de l'activité nerveuse, au niveau du gyrus de Heschl, et plus postérieurement dans le planum temporal (Woods 1995; Korzyukov, Pflieger et al. 2007). Cependant, l'apport de la corrélation dans l'étude perceptive ne se retrouve pas au niveau du cortex auditif primaire. Ainsi, plusieurs hypothèses s'offrent à nous pour expliquer ce résultat : 1) les outils de mesures de surface ne sont peut-être pas assez précis pour mettre en évidence ce phénomène, 2) les conditions de bruits testées ne sont pas suffisamment difficiles pour que l'indice de corrélation soit mis en évidence, 3) l'utilisation de l'indice de corrélation se fait à un niveau supérieur ou requiert un processus attentionnel et 4) l'adaptation des neurones, liée à la répétitivité des stimuli, est plus importante dans la condition corrélée que dans la condition non corrélée. Ainsi, l'écart initial entre les deux conditions disparaît rapidement.

La **figure 36.A** montre la latence de l'onde MMN dans le silence et dans trois conditions de bruit 1) ipsilatéral, 2) bilatéral non corrélé et 3) bilatéral corrélé. La latence moyenne de l'onde dans les trois conditions ne varie pas de manière significative, et ce, quelle que soit la condition. En revanche, la **figure 36.B** évoque une augmentation des amplitudes entre la condition de bruit bilatéral corrélé et les conditions ipsilatéral et bilatéral non corrélées. De plus, les amplitudes moyennes dans la condition silence et la condition de bruit bilatéral corrélé, sont similaires. Ainsi, nous observons un phénomène de démasquage. La MMN obtenue lors d'un paradigme mettant en jeu deux stimuli auditifs, est le témoin d'un mécanisme de détection automatique des différences entre les deux stimuli. L'origine de cette

onde est encore discutée. Pour certains auteurs, elle provient de générateurs neuronaux localisés à un niveau supra-temporal et frontal. Elle serait le reflet d'un processus endogène, facilitant la mise en exergue automatique lors d'une modification de l'environnement. Une seconde hypothèse de l'origine de la MMN, proviendrait d'un mécanisme plus simple et connu des neurones : l'adaptation. En réponse à une stimulation identique prolongée, les neurones adaptent leurs réponses ; cela se traduit par une diminution de leurs décharges. Lorsqu'un nouveau stimulus arrive, il rompt cette adaptation générant un autre pattern de réponses. Ainsi, la différence d'activité liée aux deux stimuli introduirait une onde de discordance (MMN) (Garrido, Kilner et al. 2009; Naatanen, Kujala et al. 2012).

Dans notre étude, le comportement de la MMN évoque une capacité de discrimination accrue, lorsque les bruits bilatéraux sont corrélés. Ainsi, deux hypothèses pourraient être émises 1) il existe effectivement une composante endogène, automatique, sensible à l'indice de corrélation et/ou 2) l'adaptation des neurones serait plus importante lorsque les bruits sont corrélés, facilitant ainsi la détection d'un nouveau stimulus se présentant. Des études de MMN dans le bruit traduisent une augmentation de l'amplitude de la MMN lorsque le RSB diminue (Muller-Gass, Marcoux et al. 2001). Dans notre étude, le RSB choisi pour la stimulation est le même quelque soit les conditions de bruits. Pourtant, l'amplitude de la MMN dans la condition de bruit bilatéral corrélé est plus ample suggérant une amélioration de la perception du stimulus, probable reflet du processus de démasquage. Il est difficile d'expliquer l'absence d'amélioration de l'amplitude de la MMN lorsque les bruits bilatéraux sont décorrélés, par rapport à l'amplitude obtenue lorsque le bruit est ipsilatéral (augmentation que nous obtenions pourtant en PEA-T). Dans l'étude psychoacoustique, l'amélioration liée à l'ajout d'un bruit controlatéral non corrélé est sensible ($\approx 1,3\text{dB}$). Ainsi, la MMN n'est peut être pas assez sensible pour mettre en évidence cette amélioration. De plus, le protocole de PEA-T diffère profondément de celui de MMN sans qu'on ne puisse réellement comprendre les mécanismes qui varient d'un protocole à l'autre. Ces différences pourraient expliquer l'observation d'une forme d'antimasquage en PEA-T et pas en MMN.

8. Conclusion

Le démasquage binaural est un mécanisme complexe, indispensable à la perception d'un signal initialement masqué par un bruit. Comme le suggère l'étude de psychoacoustique, plusieurs composantes influencent ce processus. Lorsque la fréquence augmente, l'abaissement

de la qualité du démasquage évoque une limitation du codage temporel du système auditif que l'on pourrait attribuer aux probables limites de verrouillage de phase. La cohérence temporelle des signaux (ou inter-corrélation) provenant des deux oreilles, serait également un indice indispensable. Evoquée par Jeffress, puis mise en évidence par des enregistrements électrophysiologiques, l'analyse de cohérence découlerait de l'existence d'unités neuronales sensibles aux coïncidences de phase. Ainsi, des signaux dépourvus de toute cohérence ne pourraient pas être exploités par le système auditif. Enfin, malgré l'absence de corrélation, un mécanisme de faible amplitude subsisterait, à savoir l'antimasquage. Proposé par Kawase et Liberman, l'antimasquage serait lié à l'adaptation du système auditif lors d'une stimulation continue, afin de faciliter la perception d'un signal transitoire.

L'étude électroencéphalographique du tronc cérébral (PEA-P) évoque uniquement des comportements en faveur d'un antimasquage. En effet, la corrélation n'apporte aucune amélioration de détection. Même si cette dernière observation est à nuancer car les stimuli utilisés (des clics) pourraient manquer de sensibilité, les tendances observées en PEA-P restent en accord avec l'étude perceptive du démasquage et avec l'origine de l'antimasquage, présumée sous-corticale. L'activité du cortex auditif primaire, en réponse à des bouffées tonales de 1000 Hz, ne suscite qu'un effet d'antimasquage. A ce niveau, l'existence d'une adaptation des réponses des neurones à une stimulation identique et répétée, pourrait expliquer l'absence de distinction entre les conditions d'antimasquage et de démasquage. Cette hypothèse est partiellement corroborée par l'étude de l'onde de discordance (la MMN). Par ce protocole particulier, l'adaptation serait davantage neutralisée et les différences liées à la corrélation s'exprimeraient. En effet, à ce niveau, l'apport de la corrélation se traduit par une amélioration de la détection des stimuli. Pour conclure, ces résultats évoquent un processus sous-cortical, dépendant uniquement de la cohérence spectrale des bruits (l'antimasquage), ainsi qu'un processus plus cortical, utilisant notamment la cohérence temporelle des signaux (le réel démasquage).

En perspective, il serait intéressant d'utiliser des outils comme la FFR, permettant d'explorer l'activité du nerf auditif, en réponse à des stimuli continus et de basse fréquence. En effet, le démasquage étant plus sensible à ce type de stimuli, il pourrait s'exprimer au travers de la FFR s'il est représenté à un niveau sous-cortical. Ces études chez l'homme pourraient être complétées par des protocoles similaires chez l'animal et permettraient d'établir un lien entre les différentes observations. Enfin, l'étude de l'activité nerveuse corticale nécessiterait l'utilisation de protocoles tels que celui de la MMN, réduisant ainsi les processus d'adaptation observés.

9. Bibliographie

- Ahissar, M., E. Ahissar, et al. (1992). "Encoding of sound-source location and movement: activity of single neurons and interactions between adjacent neurons in the monkey auditory cortex." *J Neurophysiol* **67**(1): 203-15.
- Ahveninen, J., I. P. Jaaskelainen, et al. (2006). "Task-modulated "what" and "where" pathways in human auditory cortex." *Proc Natl Acad Sci U S A* **103**(39): 14608-13.
- Ahveninen, J., N. Kopco, et al. (2014). "Psychophysics and neuronal bases of sound localization in humans." *Hear Res* **307**: 86-97.
- Aitkin, L. M., D. J. Anderson, et al. (1970). "Tonotopic organization and discharge characteristics of single neurons in nuclei of the lateral lemniscus of the cat." *J Neurophysiol* **33**(3): 421-40.
- Aitkin, L. M. and S. C. Phillips (1984). "Is the inferior colliculus an obligatory relay in the cat auditory system?" *Neurosci Lett* **44**(3): 259-64.
- Aitkin, L. M., W. R. Webster, et al. (1975). "Inferior colliculus. I. Comparison of response properties of neurons in central, pericentral, and external nuclei of adult cat." *J Neurophysiol* **38**(5): 1196-1207.
- Alho, K., T. Rinne, et al. (2014). "Stimulus-dependent activations and attention-related modulations in the auditory cortex: a meta-analysis of fMRI studies." *Hear Res* **307**: 29-41.
- Andeol, G., A. Guillaume, et al. (2011). "Auditory Efferents Facilitate Sound Localization in Noise in Humans." *J Neurosci* **31**(18): 6759-6763.
- Androulidakis, A. G. and S. J. Jones (2006). "Detection of signals in modulated and unmodulated noise observed using auditory evoked potentials." *Clin Neurophysiol* **117**(8): 1783-93.
- Antunes, F. M. and M. S. Malmierca (2011). "Effect of auditory cortex deactivation on stimulus-specific adaptation in the medial geniculate body." *J Neurosci* **31**(47): 17306-16.
- Arsenault, M. D. and J. L. Punch (1999). "Nonsense-syllable recognition in noise using monaural and binaural listening strategies." *J Acoust Soc Am* **105**(3): 1821-30.
- Ashmead, D. H., D. L. Davis, et al. (1991). "Sound localization and sensitivity to interaural time differences in human infants." *Child Dev* **62**(6): 1211-26.
- Bajo, V. M. and A. J. King (2013). "Cortical modulation of auditory processing in the midbrain." *Front Neural Circuits* **6**: 114.
- Barton, B., J. H. Venezia, et al. (2012). "Orthogonal acoustic dimensions define auditory field maps in human cortex." *Proc Natl Acad Sci U S A* **109**(50): 20738-43.
- Batra, R., S. Kuwada, et al. (1997). "Sensitivity to interaural temporal disparities of low- and high-frequency neurons in the superior olivary complex. I. Heterogeneity of responses." *J Neurophysiol* **78**(3): 1222-36.
- Batra, R., S. Kuwada, et al. (1989). "Temporal coding of envelopes and their interaural delays in the inferior colliculus of the unanesthetized rabbit." *J Neurophysiol* **61**(2): 257-68.
- Baumann, V. J., S. Lehnert, et al. (2013). "Tonotopic organization of the hyperpolarization-activated current (I_h) in the mammalian medial superior olive." *Front Neural Circuits* **7**: 117.
- Berlin, C. I., L. J. Hood, et al. (1993). "Contralateral suppression of non-linear click-evoked otoacoustic emissions." *Hear Res* **71**(1-2): 1-11.
- Bidet-Caulet, A., C. Fischer, et al. (2007). "Effects of selective attention on the electrophysiological representation of concurrent sounds in the human auditory cortex." *J Neurosci* **27**(35): 9252-61.
- Bledsoe, S. C., Jr., S. Koehler, et al. (2009). "Ventral cochlear nucleus responses to contralateral sound are mediated by commissural and olivocochlear pathways." *J Neurophysiol* **102**(2): 886-900.
- Bocca, E. and A. R. Antonelli (1976). "Masking level difference: another tool for the evaluation of peripheral and cortical defects." *Audiology* **15**(6): 480-7.
- Boudreau, J. C. and C. Tsuchitani (1970). "Cat superior olive S-segment cell discharge to tonal stimulation." *Contrib Sens Physiol* **4**: 143-213.
- Branstetter, B. K. and J. J. Finneran (2008). "Comodulation masking release in bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*)." *J Acoust Soc Am* **124**(1): 625-33.
- Brawer, J. R. and D. K. Morest (1975). "Relations between auditory nerve endings and cell types in the cat's anteroventral cochlear nucleus seen with the Golgi method and Nomarski optics." *J Comp Neurol* **160**(4): 491-506.
- Bredberg, G. (1977). "The innervation of the organ of Corti. A scanning electron microscopic study." *Acta Otolaryngol* **83**(1-2): 71-8.
- Britt, R. H. (1976). "Intracellular study of synaptic events related to phase-locking responses of cat cochlear nucleus cells to low frequency tones." *Brain Res* **112**(2): 313-27.
- Bronkhorst, A. W. and R. Plomp (1988). "The effect of head-induced interaural time and level differences on speech intelligibility in noise." *J Acoust Soc Am* **83**(4): 1508-16.
- Brown, M. C. (1987). "Morphology of labeled efferent fibers in the guinea pig cochlea." *J Comp Neurol* **260**(4): 605-18.

- Brown, M. C. (1989). "Morphology and response properties of single olivocochlear fibers in the guinea pig." *Hear Res* **40**(1-2): 93-109.
- Brown, M. C. (2014). "Single-unit labeling of medial olivocochlear neurons: the cochlear frequency map for efferent axons." *J Neurophysiol* **111**(11): 2177-86.
- Brown, M. C. (2016). "Recording and labeling at a site along the cochlea shows alignment of medial olivocochlear and auditory nerve tonotopic mappings." *J Neurophysiol* **115**(3): 1644-53.
- Brown, M. C., A. M. Berglund, et al. (1988). "Central trajectories of type II spiral ganglion neurons." *J Comp Neurol* **278**(4): 581-90.
- Brown, M. C., S. G. Kujawa, et al. (1998). "Single olivocochlear neurons in the guinea pig. I. Binaural facilitation of responses to high-level noise." *J Neurophysiol* **79**(6): 3077-87.
- Brown, M. C. and J. L. Levine (2008). "Dendrites of medial olivocochlear neurons in mouse." *Neuroscience* **154**(1): 147-59.
- Brugge, J. F., D. J. Anderson, et al. (1970). "Responses of neurons in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of cat to binaural tonal stimulation." *J Neurophysiol* **33**(3): 441-58.
- Brunetti, M., P. Belardinelli, et al. (2005). "Human brain activation during passive listening to sounds from different locations: an fMRI and MEG study." *Hum Brain Mapp* **26**(4): 251-61.
- Buss, E. and J. W. Hall (2008). "Factors contributing to comodulation masking release with dichotic maskers." *J Acoust Soc Am* **124**(4): 1905-1908.
- Buss, E., J. W. hall, et al. (2007). "Individual differences in the masking level difference with a narrowband masker at 500 or 2000 Hz." *J Acoust Soc Am* **121**(1): 411-419.
- Caird, D. and R. Klinke (1983). "Processing of binaural stimuli by cat superior olivary complex neurons." *Exp Brain Res* **52**(3): 385-99.
- Caird, D. and R. Klinke (1987). "Processing of interaural time and intensity differences in the cat inferior colliculus." *Exp Brain Res* **68**(2): 379-92.
- Campbell, J. P. and M. M. Henson (1988). "Olivocochlear neurons in the brainstem of the mouse." *Hear Res* **35**(2-3): 271-4.
- Cant, N. B. and D. K. Morest (1978). "Axons from non-cochlear sources in the anteroventral cochlear nucleus of the cat. A study with the rapid Golgi method." *Neuroscience* **3**(11): 1003-29.
- Carhart, R. (1965). "Monaural and binaural discrimination against competing sentences." *J Acoust Soc Am* **37**(6): 5-10.
- Casseday, J. H. (1996). "A neuroethological theory of the operation of the inferior colliculus." *Brain Behav Evol* **47**(6): 323-336.
- Ciuman, R. R. (2010). "The efferent system or olivocochlear function bundle - fine regulator and protector of hearing perception." *Int J Biomed Sci* **6**(4): 276-88.
- Colburn, H. S. (1977). "Theory of binaural interaction based on auditory-nerve data. II. Detection of tones in noise." *J Acoust Soc Am* **61**(2): 525-33.
- Collet, L., D. T. Kemp, et al. (1990). "Effect of contralateral auditory stimuli on active cochlear micro-mechanical properties in human subjects." *Hear Res* **43**(2-3): 251-61.
- Coomes, D. L. and B. R. Schofield (2004). "Projections from the auditory cortex to the superior olivary complex in guinea pigs." *Eur J Neurosci* **19**(8): 2188-200.
- Culling, J. F., M. L. Hawley, et al. (2004). "The role of head-induced interaural time and level differences in the speech reception threshold for multiple interfering sound sources." *J Acoust Soc Am* **116**(2): 1057-65.
- de Araujo Lucas Rodrigues, P., J. R. Pereira Lauris, et al. (2014). "Efferent inhibitory effect observed in otoacoustic emissions and auditory brainstem response in the neonatal population." *Folia Phoniatri Logop* **65**(4): 208-13.
- Degerman, A., T. Rinne, et al. (2006). "Selective attention to sound location or pitch studied with fMRI." *Brain Res* **1077**(1): 123-34.
- Deutsch, L. J. (1972). "The threshold of the stapedius reflex for pure tone and noise stimuli." *Acta Otolaryngol* **74**(4): 248-51.
- Engell, A., M. Junghofer, et al. (2016). "Modulatory Effects of Attention on Lateral Inhibition in the Human Auditory Cortex." *PLoS One* **11**(2): e0149933.
- Epp, B., I. Yasin, et al. (2013). "Objective measures of binaural masking level differences and comodulation masking release based on late auditory evoked potentials." *Hear Res* **306**: 21-8.
- Ernst, S. M., S. Uppenkamp, et al. (2010). "Cortical representation of release from auditory masking." *Neuroimage* **49**(1): 835-42.
- Fekete, D. M., E. M. Rouiller, et al. (1984). "The central projections of intracellularly labeled auditory nerve fibers in cats." *J Comp Neurol* **229**(3): 432-50.
- Finlayson, P. G. and D. M. Caspary (1991). "Low-frequency neurons in the lateral superior olive exhibit phase-sensitive binaural inhibition." *J Neurophysiol* **65**(3): 598-605.
- Fowler, C. G. and C. M. Mikami (1992). "The late auditory evoked potential masking-level difference as a function of noise level." *J Speech Hear Res* **35**(1): 216-21.
- Fowler, C. G. and C. M. Mikami (1996). "Phase effects on the middle and late auditory evoked potentials." *J Am Acad Audiol* **7**(1): 23-30.

- Fowler, C. G. and D. Noffsinger (1983). "Effects of stimulus repetition rate and frequency on the auditory brainstem response in normal cochlear-impaired, and VIII nerve/brainstem-impaired subjects." *J Speech Hear Res* **26**(4): 560-7.
- Francis, N. A. and J. J. Guinan, Jr. (2010). "Acoustic stimulation of human medial olivocochlear efferents reduces stimulus-frequency and click-evoked otoacoustic emission delays: Implications for cochlear filter bandwidths." *Hear Res* **267**(1-2): 36-45.
- Galambos, R. (1956). "Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibers to cochlea." *J Neurophysiol* **19**(5): 424-37.
- Garrido, M. I., J. M. Kilner, et al. (2009). "The mismatch negativity: a review of underlying mechanisms." *Clin Neurophysiol* **120**(3): 453-63.
- Giard, M. H., L. Collet, et al. (1994). "Auditory selective attention in the human cochlea." *Brain Res* **633**(1-2): 353-6.
- Gilbert, H. J., T. M. Shackleton, et al. (2015). "The neural substrate for binaural masking level differences in the auditory cortex." *J Neurosci* **35**(1): 209-20.
- Glendenning, K. K., J. K. Brunso-Bechtold, et al. (1981). "Ascending auditory afferents to the nuclei of the lateral lemniscus." *J Comp Neurol* **197**(4): 673-703.
- Glendenning, K. K. and R. B. Masterton (1983). "Acoustic chiasm: efferent projections of the lateral superior olive." *J Neurosci* **3**(8): 1521-37.
- Glowatzki, E. and P. A. Fuchs (2002). "Transmitter release at the hair cell ribbon synapse." *Nat Neurosci* **5**(2): 147-54.
- Goldberg, J. M. and P. B. Brown (1969). "Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: some physiological mechanisms of sound localization." *J Neurophysiol* **32**(4): 613-36.
- Goldberg, J. M. and W. E. Brownell (1973). "Discharge characteristics of neurons in anteroventral and dorsal cochlear nuclei of cat." *Brain Res* **64**: 35-54.
- Grantham, D. W. and F. L. Wightman (1979). "Detectability of a pulsed tone in the presence of a masker with time-varying interaural correlation." *J Acoust Soc Am* **65**(6): 1509-17.
- Griffiths, T. D., G. Rees, et al. (1998). "Right parietal cortex is involved in the perception of sound movement in humans." *Nat Neurosci* **1**(1): 74-9.
- Groff, J. A. and M. C. Liberman (2003). "Modulation of cochlear afferent response by the lateral olivocochlear system: activation via electrical stimulation of the inferior colliculus." *J Neurophysiol* **90**(5): 3178-200.
- Grothe, B. and M. Pecka (2014). "The natural history of sound localization in mammals--a story of neuronal inhibition." *Front Neural Circuits* **8**: 116.
- Grothe, B., M. Pecka, et al. (2010). "Mechanisms of sound localization in mammals." *Physiol Rev* **90**(3): 983-1012.
- Guinan, J. J. (1972). "Single auditory units in the superior olivary complex I. responses to sound and classifications based on physiological properties." *Int J Neurosci* **4**(4): 101-120.
- Guinan, J. J. (1972). "Single auditory units in the superior olivary complex II. locations of unit categories and tonotopical organization." *Int J Neurosci* **4**(4): 147-166.
- Guinan, J. J., Jr. and M. L. Gifford (1988). "Effects of electrical stimulation of efferent olivocochlear neurons on cat auditory-nerve fibers. III. Tuning curves and thresholds at CF." *Hear Res* **37**(1): 29-45.
- Guinan, J. J., Jr., W. B. Warr, et al. (1983). "Differential olivocochlear projections from lateral versus medial zones of the superior olivary complex." *J Comp Neurol* **221**(3): 358-70.
- Hackney, C. M., K. K. Osen, et al. (1990). "Anatomy of the cochlear nuclear complex of guinea pig." *Anat Embryol (Berl)* **182**(2): 123-49.
- Hall, J. W., E. Buss, et al. (2006). "Binaural comodulation masking release: Effects of masker interaural correlation." *J Acoust Soc Am* **120**(6): 3878-3888.
- Hall, J. W., M. P. Haggard, et al. (1984). "Detection in noise by spectro-temporal pattern analysis." *J Acoust Soc Am* **76**(1): 50-6.
- Hawley, M. L., R. Y. Litovsky, et al. (2004). "The benefit of binaural hearing in a cocktail party: effect of location and type of interferer." *J Acoust Soc Am* **115**(2): 833-43.
- Hirsh, I. J. (1948). "the influence of interaural phase on interaural summation and inhibition." *J Acoust Soc Am* **20**(4): 536-544.
- Hood, L. J., C. I. Berlin, et al. (1996). "Contralateral suppression of transient-evoked otoacoustic emissions in humans: intensity effects." *Hear Res* **101**(1-2): 113-8.
- Housley, G. D. and J. F. Ashmore (1991). "Direct measurement of the action of acetylcholine on isolated outer hair cells of the guinea pig cochlea." *Proc Biol Sci* **244**(1310): 161-7.
- Huffman, R. F. and O. W. Henson, Jr. (1990). "The descending auditory pathway and acousticomotor systems: connections with the inferior colliculus." *Brain Res Brain Res Rev* **15**(3): 295-323.
- Hughes, L. E., J. B. Rowe, et al. (2014). "The binaural masking level difference: cortical correlates persist despite severe brain stem atrophy in progressive supranuclear palsy." *J Neurophysiol* **112**(12): 3086-94.
- Irving, S., R. Moore, et al. (2011). "Olivocochlear Efferent Control in Sound Localization and Experience-Dependent Learning." *J Neurosci* **31**(7): 2493-2501.

- Ivarsson, C., Y. De Ribaupierre, et al. (1988). "Influence of auditory localization cues on neuronal activity in the auditory thalamus of the cat." *J Neurophysiol* **59**(2): 586-606.
- Jacobson, M., S. Kim, et al. (2003). "Contralateral suppression of distortion-product otoacoustic emissions declines with age: a comparison of findings in CBA mice with human listeners." *Laryngoscope* **113**(10): 1707-13.
- Jancke, L., S. Mirzazade, et al. (1999). "Attention modulates activity in the primary and the secondary auditory cortex: a functional magnetic resonance imaging study in human subjects." *Neurosci Lett* **266**(2): 125-8.
- Jen, P. H., Q. C. Chen, et al. (1998). "Corticofugal regulation of auditory sensitivity in the bat inferior colliculus." *J Comp Physiol A* **183**(6): 683-97.
- Jenkins, W. M. and M. M. Merzenich (1984). "Role of cat primary auditory cortex for sound-localization behavior." *J Neurophysiol* **52**(5): 819-47.
- Jennings, S. G. and E. A. Strickland (2012). "Evaluating the effects of olivocochlear feedback on psychophysical measures of frequency selectivity." *J Acoust Soc Am* **132**(4): 2483-96.
- Johnson, D. H. (1980). "The relationship between spike rate and synchrony in responses of auditory-nerve fibers to single tones." *J Acoust Soc Am* **68**(4): 1115-22.
- Johnstone, B. M., K. J. Taylor, et al. (1970). "Mechanics of the guinea pig colea." *J Acoust Soc Am* **47**(2): 504-9.
- Jones, E. G. (2003). "Chemically defined parallel pathways in the monkey auditory system." *Ann N Y Acad Sci* **999**: 218-33.
- Joris, P. X. (1996). "Envelope coding in the lateral superior olive. II. Characteristic delays and comparison with responses in the medial superior olive." *J Neurophysiol* **76**(4): 2137-56.
- Joris, P. X., P. H. Smith, et al. (1998). "Coincidence detection in the auditory system: 50 years after Jeffress." *Neuron* **21**(6): 1235-8.
- Joris, P. X. and T. C. Yin (1995). "Envelope coding in the lateral superior olive. I. Sensitivity to interaural time differences." *J Neurophysiol* **73**(3): 1043-62.
- Kadner, A., R. J. Kulesza, Jr., et al. (2006). "Neurons in the medial nucleus of the trapezoid body and superior paraolivary nucleus of the rat may play a role in sound duration coding." *J Neurophysiol* **95**(3): 1499-508.
- Kane, E. S. (1977). "Descending inputs to the cat dorsal cochlear nucleus: an electron microscopic study." *J Neurocytol* **6**(5): 583-605.
- Kane, E. S. and J. W. Conlee (1979). "Descending inputs to the caudal cochlear nucleus of the cat: degeneration and autoradiographic studies." *J Comp Neurol* **187**(4): 759-83.
- Kawase, T., B. Delgutte, et al. (1993). "Antimasking effects of the olivocochlear reflex. II. Enhancement of auditory-nerve response to masked tones." *J Neurophysiol* **70**(6): 2533-49.
- Kawase, T. and M. C. Liberman (1993). "Antimasking effects of the olivocochlear reflex. I. Enhancement of compound action potentials to masked tones." *J Neurophysiol* **70**(6): 2519-32.
- Kiang, N. Y. (1965). "Stimulus Coding in the auditory Nerve and Cochlear Nucleus." *Acta Otolaryngol* **59**(2-6): 186-200.
- Kiang, N. Y., J. M. Rho, et al. (1982). "Hair-cell innervation by spiral ganglion cells in adult cats." *Science* **217**(4555): 175-7.
- Kidd, S. A. and J. B. Kelly (1996). "Contribution of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus to binaural responses in the inferior colliculus of the rat: interaural time delays." *J Neurosci* **16**(22): 7390-7.
- Komazec, Z., D. Filipovic, et al. (2003). "Contralateral acoustic suppression of transient evoked otoacoustic emissions--activation of the medial olivocochlear system." *Med Pregl* **56**(3-4): 124-30.
- Koppl, C. (1997). "Phase locking to high frequencies in the auditory nerve and cochlear nucleus magnocellularis of the barn owl, *Tyto alba*." *J Neurosci* **17**(9): 3312-21.
- Korzyukov, O., M. E. Pflieger, et al. (2007). "Generators of the intracranial P50 response in auditory sensory gating." *Neuroimage* **35**(2): 814-26.
- Krumbholz, K., M. Schonwiesner, et al. (2005). "Hierarchical processing of sound location and motion in the human brainstem and planum temporale." *Eur J Neurosci* **21**(1): 230-8.
- Kuwada, S., D. C. Fitzpatrick, et al. (2006). "Sensitivity to interaural time differences in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of the unanesthetized rabbit: comparison with other structures." *J Neurophysiol* **95**(3): 1309-22.
- Kuwada, S., T. C. Yin, et al. (1984). "Binaural interaction in low-frequency neurons in inferior colliculus of the cat. IV. Comparison of monaural and binaural response properties." *J Neurophysiol* **51**(6): 1306-25.
- Langemann, U. and G. M. Klump (2001). "Signal detection in amplitude-modulated maskers. I. Behavioural auditory thresholds in a songbird." *Eur J Neurosci* **13**(5): 1025-32.
- Las, L., E. A. Stem, et al. (2005). "Representation of Tone in Fluctuating Maskers in the Ascending Auditory System." *J Neurosci* **25**(6): 1503-1513.
- Le Prell, C. G., D. F. Dolan, et al. (2014). "Disruption of lateral olivocochlear neurons with a dopaminergic neurotoxin depresses spontaneous

- auditory nerve activity." *Neurosci Lett* **582**: 54-8.
- Le Prell, C. G., L. F. Hughes, et al. (2014). "Dynorphin release by the lateral olivocochlear efferents may inhibit auditory nerve activity: a cochlear drug delivery study." *Neurosci Lett* **571**: 17-22.
- Le Prell, C. G., S. E. Shore, et al. (2003). "Disruption of lateral efferent pathways: functional changes in auditory evoked responses." *J Assoc Res Otolaryngol* **4**(2): 276-90.
- Leake, P. A. and R. L. Snyder (1989). "Topographic organization of the central projections of the spiral ganglion in cats." *J Comp Neurol* **281**(4): 612-29.
- Leake, P. A., R. L. Snyder, et al. (1992). "Topographic organization of the cochlear spiral ganglion demonstrated by restricted lesions of the anteroventral cochlear nucleus." *J Comp Neurol* **320**(4): 468-78.
- Leaver, A. M. and J. P. Rauschecker (2016). "Functional Topography of Human Auditory Cortex." *J Neurosci* **36**(4): 1416-28.
- Leger, A. C., B. C. Moore, et al. (2012). "Temporal and spectral masking release in low- and mid-frequency regions for normal-hearing and hearing-impaired listeners." *J Acoust Soc Am* **131**(2): 1502-14.
- Levitt, H. (1971). "Transformed up-down methods in psychoacoustics." *J Acoust Soc Am* **49**(2): Suppl 2:467+.
- Lieberman, M. C. (1980). "Morphological differences among radial afferent fibers in the cat cochlea: an electron-microscopic study of serial sections." *Hear Res* **3**(1): 45-63.
- Lieberman, M. C. and M. C. Brown (1986). "Physiology and anatomy of single olivocochlear neurons in the cat." *Hear Res* **24**(1): 17-36.
- Lieberman, M. C. and N. Y. Kiang (1978). "Acoustic trauma in cats. Cochlear pathology and auditory-nerve activity." *Acta Otolaryngol Suppl* **358**: 1-63.
- Lichtenhan, J. T., U. S. Wilson, et al. (2016). "Medial olivocochlear efferent reflex inhibition of human cochlear nerve responses." *Hear Res* **333**: 216-24.
- MacLeod, K. M. and C. E. Carr (2007). "Beyond timing in the auditory brainstem: intensity coding in the avian cochlear nucleus angularis." *Prog Brain Res* **165**: 123-33.
- Maison, S. F. and M. C. Liberman (2000). "Predicting vulnerability to acoustic injury with a noninvasive assay of olivocochlear reflex strength." *J Neurosci* **20**(12): 4701-7.
- Maison, S. F., H. Usubuchi, et al. (2012). "Contralateral-noise effects on cochlear responses in anesthetized mice are dominated by feedback from an unknown pathway." *J Neurophysiol* **108**(2): 491-500.
- McEvoy, L., R. Hari, et al. (1993). "Human auditory cortical mechanisms of sound lateralization: II. Interaural time differences at sound onset." *Hear Res* **67**(1-2): 98-109.
- Middlebrooks, J. C. (2015). "Sound localization." *Handb Clin Neurol* **129**: 99-116.
- Middlebrooks, J. C. and D. M. Green (1991). "Sound localization by human listeners." *Annu Rev Psychol* **42**: 135-59.
- Mitani, A., M. Shimokouchi, et al. (1985). "Morphology and laminar organization of electrophysiologically identified neurons in the primary auditory cortex in the cat." *J Comp Neurol* **235**(4): 430-47.
- Moller, A. R. (1965). "An Experimental Study of the Acoustic Impedance of the Middle Ear and Its Transmission Properties." *Acta Otolaryngol* **60**: 129-49.
- Moore, D. R. (1991). "Anatomy and physiology of binaural hearing." *Audiology* **30**(3): 125-34.
- Moore, J. K. (2000). "Organization of the human superior olivary complex." *Microsc Res Tech* **51**(4): 403-12.
- Moser, T. and D. Beutner (2000). "Kinetics of exocytosis and endocytosis at the cochlear inner hair cell afferent synapse of the mouse." *Proc Natl Acad Sci U S A* **97**(2): 883-8.
- Mott, J. B., L. P. McDonald, et al. (1990). "Neural correlates of psychophysical release from masking." *J Acoust Soc Am* **88**(6): 2682-91.
- Moulin, A., L. Collet, et al. (1993). "Contralateral auditory stimulation alters acoustic distortion products in humans." *Hear Res* **65**(1-2): 193-210.
- Mulders, W. H., A. G. Paolini, et al. (2003). "Olivocochlear collaterals evoke excitatory effects in onset neurones of the rat cochlear nucleus." *Hear Res* **176**(1-2): 113-21.
- Mulders, W. H., A. G. Paolini, et al. (2009). "Synaptic responses in cochlear nucleus neurons evoked by activation of the olivocochlear system." *Hear Res* **256**(1-2): 85-92.
- Muller-Gass, A., A. Marcoux, et al. (2001). "The intensity of masking noise affects the mismatch negativity to speech sounds in human subjects." *Neurosci Lett* **299**(3): 197-200.
- Muller, M. (1990). "Quantitative comparison of frequency representation in the auditory brainstem nuclei of the gerbil, *Pachyuromys duprasi*." *Exp Brain Res* **81**(1): 140-9.
- Naatanen, R., T. Kujala, et al. (2012). "The mismatch negativity (MMN)--a unique window to disturbed central auditory processing in ageing and different clinical conditions." *Clin Neurophysiol* **123**(3): 424-58.

- Nager, W., C. Kohlmetz, et al. (2003). "Tracking of multiple sound sources defined by interaural time differences: brain potential evidence in humans." *Neurosci Lett* **344**(3): 181-4.
- Nelken, I., Y. Rotman, et al. (1999). "Responses of auditory-cortex neurons to structural features of natural sounds." *Nature* **397**(6715): 154-7.
- Neuert, V., J. L. Verhey, et al. (2004). "Responses of dorsal cochlear nucleus neurons to signals in the presence of modulated maskers." *J Neurosci* **24**(25): 5789-97.
- Niemeyer, W. and G. Sesterhenn (1974). "Calculating the hearing threshold from the stapedius reflex threshold for different sound stimuli." *Audiology* **13**(5): 421-7.
- Nordang, L., E. Cestreicher, et al. (2000). "Glutamate is the afferent neurotransmitter in the human cochlea." *Acta Otolaryngol* **120**(3): 359-62.
- Oertel, D. (1999). "The role of timing in the brain stem auditory nuclei of vertebrates." *Annu Rev Physiol* **61**: 497-519.
- Oliver, D. L. (2000). "Ascending efferent projections of the superior olivary complex." *Microsc Res Tech* **51**(4): 355-63.
- Olson, E. S., H. Duifhuis, et al. (2012). "Von Bekesy and cochlear mechanics." *Hear Res* **293**(1-2): 31-43.
- Osen, K. K. (1969). "Cytoarchitecture of the cochlear nuclei in the cat." *J Comp Neurol* **136**(4): 453-84.
- Owen, G. A. and R. Burkard (1991). "Ipsilateral, contralateral, and binaural masking effects on the human brain-stem auditory-evoked responses to click stimuli." *J Acoust Soc Am* **89**(4 Pt 1): 1760-7.
- Palmer, A. R., D. Jiang, et al. (1999). "Desynchronizing responses to correlated noise: A mechanism for binaural masking level differences at the inferior colliculus." *J Neurophysiol* **81**(2): 722-34.
- Palmer, A. R. and I. J. Russell (1986). "Phase-locking in the cochlear nerve of the guinea-pig and its relation to the receptor potential of inner hair-cells." *Hear Res* **24**(1): 1-15.
- Palomaki, K., P. Alku, et al. (2000). "Sound localization in the human brain: neuromagnetic observations." *Neuroreport* **11**(7): 1535-8.
- Petkov, C. I., C. Kayser, et al. (2006). "Functional imaging reveals numerous fields in the monkey auditory cortex." *PLoS Biol* **4**(7): e215.
- Phillips, D. P. and D. R. Irvine (1981). "Responses of single neurons in physiologically defined area AI of cat cerebral cortex: sensitivity to interaural intensity differences." *Hear Res* **4**(3-4): 299-307.
- Pickles, J. O. (2015). "Auditory pathways: anatomy and physiology." *Handb Clin Neurol* **129**: 3-25.
- Pieper, F. and U. Jurgens (2003). "Neuronal activity in the inferior colliculus and bordering structures during vocalization in the squirrel monkey." *Brain Res* **979**(1-2): 153-64.
- Polyakov, A. and H. Pratt (1998). "The effect of binaural masking noise disparity on human auditory brainstem binaural interaction components." *Audiology* **37**(1): 17-26.
- Pratt, H. and H. Sohmer (1976). "Intensity and rate functions of cochlear and brainstem evoked responses to click stimuli in man." *Arch Otorhinolaryngol* **212**(2): 85-92.
- Pressnitzer, D., R. Meddis, et al. (2001). "Physiological correlates of comodulation masking release in the mammalian ventral cochlear nucleus." *J Neurosci* **21**(16): 6377-86.
- Puel, J. L. (1995). "Chemical synaptic transmission in the cochlea." *Prog Neurobiol* **47**(6): 449-76.
- Puel, J. L., P. Bonfils, et al. (1988). "Selective attention modifies the active micromechanical properties of the cochlea." *Brain Res* **447**(2): 380-3.
- Puel, J. L. and G. Rebillard (1990). "Effect of contralateral sound stimulation on the distortion product 2F1-F2: evidence that the medial efferent system is involved." *J Acoust Soc Am* **87**(4): 1630-5.
- Pugh, K. R., B. A. offywitz, et al. (1996). "Auditory selective attention: an fMRI investigation." *Neuroimage* **4**(3 Pt 1): 159-73.
- Pujol, R. (1994). "Lateral and medial efferents: a double neurochemical mechanism to protect and regulate inner and outer hair cell function in the cochlea." *Br J Audiol* **28**(4-5): 185-91.
- Rajan, R. (1995). "Frequency and loss dependence of the protective effects of the olivocochlear pathways in cats." *J Neurophysiol* **74**(2): 598-615.
- Rauschecker, J. P. and U. Kniepert (1994). "Auditory localization behaviour in visually deprived cats." *Eur J Neurosci* **6**(1): 149-60.
- Rhode, W. S. and P. H. Smith (1986). "Encoding timing and intensity in the ventral cochlear nucleus of the cat." *J Neurophysiol* **56**(2): 261-86.
- Rinne, T., M. H. Balk, et al. (2008). "Auditory selective attention modulates activation of human inferior colliculus." *J Neurophysiol* **100**(6): 3323-7.
- Robertson, D. and M. Gummer (1985). "Physiological and morphological characterization of efferent neurones in the guinea pig cochlea." *Hear Res* **20**(1): 63-77.
- Rockel, A. J. and E. G. Jones (1973). "The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. I. The central nucleus." *J Comp Neurol* **147**(1): 11-59.
- Rockel, A. J. and E. G. Jones (1973). "The neuronal organization of the inferior colliculus of the adult cat. II. The pericentral nucleus." *J Comp Neurol* **149**(3): 301-34.

- Rose, J. E., J. F. Brugge, et al. (1967). "Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey." *J Neurophysiol* **30**(4): 769-93.
- Ruel, J., R. Nouvian, et al. (2001). "Dopamine inhibition of auditory nerve activity in the adult mammalian cochlea." *Eur J Neurosci* **14**(6): 977-86.
- Russell, I. J. and P. M. Sellick (1983). "Low-frequency characteristics of intracellularly recorded receptor potentials in guinea-pig cochlear hair cells." *J Physiol* **338**: 179-206.
- Ryan, A. F., E. M. Keithley, et al. (1990). "Collaterals from lateral and medial olivocochlear efferent neurons innervate different regions of the cochlear nucleus and adjacent brainstem." *J Comp Neurol* **300**(4): 572-82.
- Ryugo, D. K. and E. M. Rouiller (1988). "Central projections of intracellularly labeled auditory nerve fibers in cats: morphometric correlations with physiological properties." *J Comp Neurol* **271**(1): 130-42.
- Salminen, N. H., A. Altoe, et al. (2015). "Human cortical sensitivity to interaural time difference in high-frequency sounds." *Hear Res* **323**: 99-106.
- Sams, M., M. Hamalainen, et al. (1993). "Human auditory cortical mechanisms of sound lateralization: I. Interaural time differences within sound." *Hear Res* **67**(1-2): 89-97.
- Sasaki, T., T. Kawase, et al. (2005). "Neuromagnetic evaluation of binaural unmasking." *Neuroimage* **25**(3): 684-9.
- Schochat, E., C. G. Matas, et al. (2012). "From otoacoustic emission to late auditory potentials P300: the inhibitory effect." *Acta Neurobiol Exp (Wars)* **72**(3): 296-308.
- Schofield, B. R. and D. L. Coomes (2006). "Pathways from auditory cortex to the cochlear nucleus in guinea pigs." *Hear Res* **216-217**: 81-9.
- Schooneveldt, G. P. and B. C. Moore (1987). "Comodulation masking release (CMR): effects of signal frequency, flanking-band frequency, masker bandwidth, flanking-band level, and monotic versus dichotic presentation of the flanking band." *J Acoust Soc Am* **82**(6): 1944-56.
- Schooneveldt, G. P. and B. C. Moore (1989). "Comodulation masking release for various monaural and binaural combinations of the signal, on frequency, and flanking bands." *J Acoust Soc Am* **85**(1).
- Schreiner, C. E. and G. Langner (1988). "Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. II. Topographical organization." *J Neurophysiol* **60**(6): 1823-40.
- Schroger, E. and C. Wolff (1996). "Mismatch response of the human brain to changes in sound location." *Neuroreport* **7**(18): 3005-8.
- Shaw, E. A. and M. M. Vaillancourt (1985). "Transformation of sound-pressure level from the free field to the eardrum presented in numerical form." *J Acoust Soc Am* **78**(3): 1120-3.
- Simon, E., X. Perrot, et al. (2009). "[Functional anatomy of the cochlear nerve and the central auditory system]." *Neurochirurgie* **55**(2): 120-6.
- Smith, P. H., P. X. Joris, et al. (1993). "Projections of physiologically characterized spherical bushy cell axons from the cochlear nucleus of the cat: evidence for delay lines to the medial superior olive." *J Comp Neurol* **331**(2): 245-60.
- Smith, P. H., P. X. Joris, et al. (1998). "Anatomy and physiology of principal cells of the medial nucleus of the trapezoid body (MNTB) of the cat." *J Neurophysiol* **79**(6): 3127-42.
- Spoendlin, H. (1969). "Innervation patterns in the organ of corti of the cat." *Acta Otolaryngol* **67**(2): 239-54.
- Straka, M. M., R. Hughes, et al. (2015). "Descending and tonotopic projection patterns from the auditory cortex to the inferior colliculus." *Neuroscience* **300**: 325-37.
- Suga, N. and X. Ma (2003). "Multiparametric corticofugal modulation and plasticity in the auditory system." *Nat Rev Neurosci* **4**(10): 783-94.
- Sullivan, W. E. and M. Konishi (1984). "Segregation of stimulus phase and intensity coding in the cochlear nucleus of the barn owl." *J Neurosci* **4**(7): 1787-99.
- Summer, C. J. and A. R. Palmer (2012). "Auditory nerve fibre responses in the ferret." *Eur J Neurosci* **36**(4): 2428-39.
- Suzuki, T., K. Kobayashi, et al. (1986). "Effects of stimulus repetition rate on slow and fast components of auditory brain-stem responses." *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* **65**(2): 150-6.
- Thompson, A. M. and B. R. Schofield (2000). "Afferent projections of the superior olivary complex." *Microsc Res Tech* **51**(4): 330-54.
- Thompson, A. M. and G. C. Thompson (1993). "Relationship of descending inferior colliculus projections to olivocochlear neurons." *J Comp Neurol* **335**(3): 402-12.
- Tollin, D. J. and T. C. Yin (2005). "Interaural phase and level difference sensitivity in low-frequency neurons in the lateral superior olive." *J Neurosci* **25**(46): 10648-57.
- Tsuchitani, C. (1977). "Functional organization of lateral cell groups of cat superior olivary complex." *J Neurophysiol* **40**(2): 296-318.
- Van Wanrooij, M. M. and A. J. Van Opstal (2004). "Contribution of head shadow and pinna cues to chronic monaural sound localization." *J Neurosci* **24**(17): 4163-71.
- Verhey, J. L., D. Pressnitzer, et al. (2003). "The psychophysics and physiology of comodulation masking release." *Exp Brain Res* **153**(4): 405-

- Veuille, E., L. Collet, et al. (1991). "Effect of contralateral acoustic stimulation on active cochlear micromechanical properties in human subjects: dependence on stimulus variables." *J Neurophysiol* **65**(3): 724-35.
- Wack, D. S., J. L. Cox, et al. (2012). "Functional anatomy of the masking level difference, an fMRI study." *PLoS One* **7**(7): e41263.
- Wack, D. S., P. Polak, et al. (2014). "Masking level differences--a diffusion tensor imaging and functional MRI study." *PLoS One* **9**(2): e88466.
- Walsh, K. P., E. G. Pasanen, et al. (2015). "Changes in otoacoustic emissions during selective auditory and visual attention." *J Acoust Soc Am* **137**(5): 2737-57.
- Warr, W. B. (1975). "Olivocochlear and vestibular efferent neurons of the feline brain stem: their location, morphology and number determined by retrograde axonal transport and acetylcholinesterase histochemistry." *J Comp Neurol* **161**(2): 159-81.
- Warren, E. H., 3rd and M. C. Liberman (1989). "Effects of contralateral sound on auditory-nerve responses. I. Contributions of cochlear efferents." *Hear Res* **37**(2): 89-104.
- Warren, E. H., 3rd and M. C. Liberman (1989). "Effects of contralateral sound on auditory-nerve responses. II. Dependence on stimulus variables." *Hear Res* **37**(2): 105-21.
- Webster, W. R. (1951). "The influence of interaural phase on masked thresholds I. the role of interaural time deviation." *J Acoust Soc Am* **23**(4): 452-462.
- Wenthold, R. J. (1987). "Evidence for a glycinergic pathway connecting the two cochlear nuclei: an immunocytochemical and retrograde transport study." *Brain Res* **415**(1): 183-7.
- Wersinger, E. and P. A. Fuchs (2011). "Modulation of hair cell efferents." *Hear Res* **279**(1-2): 1-12.
- Whitley, J. M. and C. K. Henkel (1984). "Topographical organization of the inferior collicular projection and other connections of the ventral nucleus of the lateral lemniscus in the cat." *J Comp Neurol* **229**(2): 257-70.
- Wickesberg, R. E. and D. Oertel (1988). "Tonotopic projection from the dorsal to the anteroventral cochlear nucleus of mice." *J Comp Neurol* **268**(3): 389-99.
- Wiederhold, M. L. and N. Y. Kiang (1970). "Effects of electric stimulation of the crossed olivocochlear bundle on single auditory-nerve fibers in the cat." *J Acoust Soc Am* **48**(4): 950-65.
- Wightman, F. L. and D. J. Kistler (1997). "Monaural sound localization revisited." *J Acoust Soc Am* **101**(2): 1050-63.
- Wilson, J. R. and A. Krishnan (2005). "Human frequency-following responses to binaural masking level difference stimuli." *J Am Acad Audiol* **16**(3): 184-95.
- Wilson, R. H., D. W. Moncrieff, et al. (2003). "Development of a 500-Hz masking-level difference protocol for clinic use." *J Am Acad Audiol* **14**(1): 1-8.
- Winer, J. A. (2005). "Decoding the auditory corticofugal systems." *Hear Res* **207**(1-2): 1-9.
- Winer, J. A., L. M. Miller, et al. (2005). "Auditory thalamocortical transformation: structure and function." *Trends Neurosci* **28**(5): 255-63.
- Winer, J. A. and D. K. Morest (1983). "The neuronal architecture of the dorsal division of the medial geniculate body of the cat. A study with the rapid Golgi method." *J Comp Neurol* **221**(1): 1-30.
- Wittekindt, A., J. Kaiser, et al. (2014). "Attentional modulation of the inner ear: a combined otoacoustic emission and EEG study." *J Neurosci* **34**(30): 9995-10002.
- Wong, W. Y. and D. R. Stapells (2004). "Brain stem and cortical mechanisms underlying the binaural masking level difference in humans: an auditory steady-state response study." *Ear Hear* **25**(1): 57-67.
- Woods, D. L. (1995). "The component structure of the N1 wave of the human auditory evoked potential." *Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl* **44**: 102-9.
- Wouterlood, F. G. and E. Mugnaini (1984). "Cartwheel neurons of the dorsal cochlear nucleus: a Golgi-electron microscopic study in rat." *J Comp Neurol* **227**(1): 136-57.
- Wrege, K. S. and A. Starr (1981). "Binaural interaction in human auditory brainstem evoked potentials." *Arch Neurol* **38**(9): 572-80.
- Yan, J., Y. Zhang, et al. (2005). "Corticofugal shaping of frequency tuning curves in the central nucleus of the inferior colliculus of mice." *J Neurophysiol* **93**(1): 71-83.
- Yasin, I., V. Drga, et al. (2014). "Effect of human auditory efferent feedback on cochlear gain and compression." *J Neurosci* **34**(46): 15319-26.
- Yin, T. C. and J. C. Chan (1990). "Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat." *J Neurophysiol* **64**(2): 465-88.
- Yin, T. C., S. Kuwada, et al. (1984). "Interaural time sensitivity of high-frequency neurons in the inferior colliculus." *J Acoust Soc Am* **76**(5): 1401-10.
- Zheng, J., W. Shen, et al. (2000). "Prestin is the motor protein of cochlear outer hair cells." *Nature* **405**(6783): 149-55.

Résumé

Contexte : Le démasquage binaural est un processus indispensable pour la compréhension en environnement bruyant. Ce mécanisme ferait intervenir la comparaison d'indices temporels et fréquentiels tout au long des voies nerveuses auditives. Cependant, il n'existe pas de réel consensus évoquant un traitement du démasquage à un niveau sous-cortical et/ou cortical. L'objet de cette étude est d'étudier ces indices temporels et fréquentiels du démasquage par le biais d'une étude perceptive, puis d'une étude électroencéphalographique (EEG).

Matériels et méthodes : Une population normoentendante a été évaluée lors d'une étude perceptive visant à estimer l'importance du démasquage en fonction de 1) la largeur fréquentielle du bruit controlatéral (de 1 octave, 3 octaves ou à large bande), 2) la cohérence temporelle des bruits bilatéraux (corrélation égale à 0 ou 1) et 3) la fréquence des stimuli cibles (0,5, 1, 2 et 4 kHz). Puis, le démasquage a été évalué en EEG par l'étude 1) des latences précoces (<10 ms, PEA-P), 2) des latences tardives (<50 ms, PEA-T) et 3) de l'onde de discordance (PEA-MMN). Pour ces trois études EEG, l'influence de la cohérence temporelle des bruits bilatéraux a été explorée.

Résultats : L'étude perceptive traduit un démasquage croissant lorsque la largeur fréquentielle du bruit controlatéral augmente. L'ajout du bruit controlatéral non corrélé (corrélation=0) se traduit par une amélioration de détection de 1,28 dB, quelle que soit la fréquence des stimuli cibles (antimasquage), alors que l'ajout d'un bruit controlatéral corrélé (corrélation=1) évoque une amélioration de détection lorsque la fréquence des stimuli cibles diminue (démasquage) : 0,97 dB à 4 kHz et 9,25 dB à 0,5 kHz. En PEA-P, les latences des ondes III et V se raccourcissent lorsqu'un bruit controlatéral corrélé ou non corrélé est ajouté ($\approx 0,1$ ms). En PEA-T, les amplitudes des ondes P1, N1 et des complexes PIN1 et N1P2 augmentent lorsqu'un bruit controlatéral corrélé ou non corrélé est ajouté. Enfin, l'amplitude de la MMN est plus conséquente lorsque le bruit controlatéral ajouté est corrélé (versus non corrélé).

Conclusion : L'étude perceptive explicite l'importance des indices spectraux (antimasquage) et temporels (démasquage), pour améliorer la perception d'un signal initialement masqué. L'étude EEG, quant à elle, suggère un traitement sous-cortical influencé uniquement par les indices spectraux (antimasquage) et un traitement plus cortical influencé par les indices temporels (démasquage).

Summary

Background: Binaural unmasking is an essential process for understanding in noisy environments. This mechanism would involve the comparison of time and frequency cues throughout the hearing nerve pathways. However, there is no real consensus evoking a treatment of a binaural masking release at a subcortical and/or a cortical level. The purpose of this study is to investigate the time and frequency cues of the binaural unmasking through a perceptual study, and then through an electroencephalographic study (EEG).

Materials and Methods: Normal hearing people were evaluated with a perceptive study to estimate the importance of the binaural unmasking according to 1) the frequency width of the contralateral noise (1 octave, 3 octaves or broadband), 2) the temporal coherence of bilateral noises (correlation equal to 0 or 1) and 3) the frequency of the target stimuli (0.5, 1, 2 and 4 kHz). Binaural unmasking was then evaluated with EEG by studying 1) early latencies (<10 ms, PEA-P), 2) late latencies (<50 ms, PEA-T) and 3), the mismatch wave (PEA-MMN). For these three EEG studies, the influence of the temporal coherence of bilateral noise was investigated.

Results: The study shows a growing perceptive binaural unmasking when the frequency width of the contralateral noise increases. The addition of an uncorrelated contralateral noise (correlation = 0) results in a 1.28 dB detection enhancement, regardless of the frequency of the target stimuli (antimasking), while adding a contralateral correlated noise (correlation = 1) refers to a detection enhancement when the frequency of the target stimuli decreases (unmasking): 0.97 dB at 4 kHz and 9.25 dB at 0.5 kHz. The latencies of waves III and V are shortened when a contralateral correlated or uncorrelated noise is added ($\approx 0,1$ ms) in the PEA-P. The amplitudes of P1, N1 waves and PIN1 and N1P2 complex increase when contralateral correlated or uncorrelated noise is added in PEA-T. Finally, the amplitude of the MMN is higher when a contralateral correlated noise is added (versus an uncorrelated one).

Conclusion: The perceptual study shows the significance of spectral cues (antimasking) and temporal cues (unmasking), to improve the perception of an initially masked signal. The EEG study suggests a subcortical treatment which is only influenced by spectral cues (antimasking) and a cortical processing, influenced by temporal cues (unmasking).