

Structure du système auditif

Alain de Cheveigné

Révision: 19 Oct 2004

Ce document est dérivé d'un mémoire plus complet (de Cheveigné, 2000). Il se veut un essai de description du système auditif par "approximations successives", en partant d'une vision macroscopique (le système auditif comme interface entre l'organisme et son milieu) et en allant progressivement vers le détail de structure. Il s'agit d'une approche inhabituelle, et le résultat n'est pas une solution parfaite au problème que pose la description de ce système sophistiqué. Il pourra néanmoins être utile en complément (ou mieux: en préparation) de la lecture d'ouvrages qui font autorité, plus complets et de structure plus traditionnelle, par exemple Webster et al. (1992) pour l'anatomie, ou Popper and Fay (1992), Ehret et Romand (1997) ou Pickles (1988, un peu vieux) pour la physiologie.

Contents

1	Le système auditif	3
1.1	Le système auditif et son environnement	3
1.2	Systèmes périphérique et central	5
1.3	Système auditif périphérique	6
1.3.1	Innervation des cellules ciliées	12
1.3.2	Transduction	14
1.4	Le système auditif central	15
1.4.1	Une hiérarchie de niveaux	16
1.4.2	Subdivisions	17
1.4.3	Structure bilatérale	21
1.4.4	Parallélisme et sauts “trans-hiérarchiques”	23
1.4.5	Voies descendantes	25
1.4.6	Autres facteurs de complexité	29
1.5	Conclusion	31
2	Tonotopie et traitement temporel	34
2.1	La tonotopie dans le système auditif	34
2.1.1	Répartition de la tonotopie	36
2.1.2	Spéculations sur le sens de la tonotopie	40
2.2	L’information temporelle	41
2.2.1	Répartition dans le système auditif	41
2.2.2	Spécialisations en faveur du traitement temporel	46
2.2.3	Modèles	49
2.2.4	Vers des modèles plus complexes?	55
2.3	Conclusion	57
	Liste des sigles	58
	Bibliographie	61

1 Le système auditif

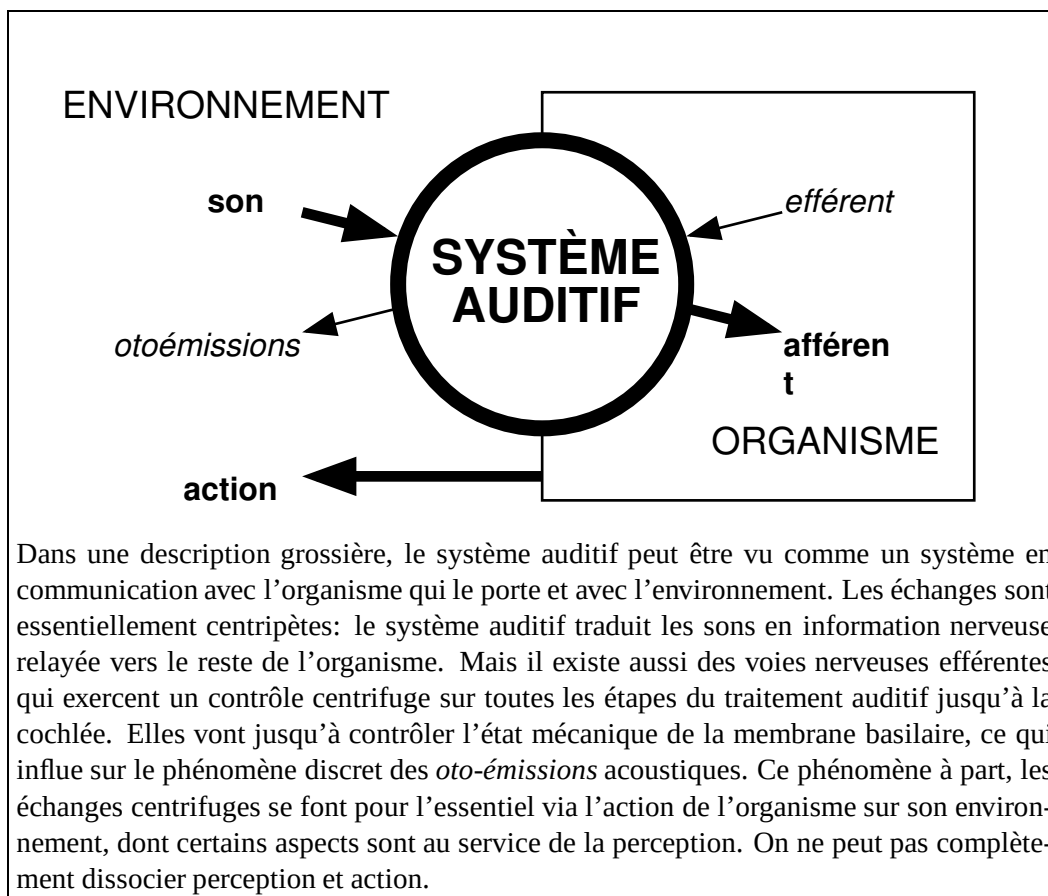
J'entreprends dans ce chapitre une description du système auditif. L'objectif est de fournir un contexte aux modèles "neuronaux" présentés plus loin, de diriger le lecteur vers les sources où il pourra satisfaire sa curiosité de détails plus approfondis, et de signaler quelques fronts d'évolution rapide de notre compréhension de ce système. Il s'agit d'un système d'une grande complexité, dont la compréhension est difficile quelle que soit manière qu'on s'y prenne pour la décrire. J'ai opté pour une démarche d'*approximation successive*, qui, partant d'une perspective macroscopique la moins détaillée possible, révèle l'un après l'autre des niveaux de détail progressivement plus complexes. Les chapitres suivants se focaliseront ensuite sur des détails plus précis.

1.1 Le système auditif et son environnement

Dans une description la moins détaillée possible, le système auditif peut être vu comme un ensemble insécable, une "boîte noire", qu'une première frontière sépare de l'organisme qui le porte, et une deuxième de l'environnement.

L'oreille est un organe de perception sensible aux vibrations transmises par l'air ou, dans certains cas, conduites à travers les tissus du corps. Sa sensibilité extraordinaire est décrite en détail dans des ouvrages de base comme Moore (1997), Buser et Imbert (1987), ou Hartmann (1997). Retenons que la gamme de fréquences perçues par l'homme est de 16 à 16000 Hz, soit environ 10 octaves, et que la sensibilité en pression au seuil est de $20 \mu Pa$. La petitesse de cette valeur est difficile à imaginer: elle représente environ 10^{-10} fois la pression atmosphérique, et correspond à une onde plane dans l'air qui transmettrait une puissance d'à peine $10^{-12} W/m^2$ (dont une fraction, à peine le dix-millième, entrerait dans le canal de l'oreille...). Le déplacement de l'air au seuil de perception est environ 10^{-11} m, soit moins que le rayon d'un atome d'hydrogène. La vitesse est de l'ordre de 5×10^{-8} m/s, soit 10^{10} fois moins que la vitesse cinétique des molécules de l'air à température ambiante (Hartmann, 1995). À souligner enfin, la gamme de fonctionnement (entre seuil de perception et seuil de douleur) d'environ 120 dB (un rapport de pression de 10^6 , ou de puissance de 10^{12}).

À côté du rôle passif qui lui est largement reconnu et décrit, on peut trouver à l'oreille un rôle *actif*. Passons sur l'usage de la motilité des pavillons chez certains animaux (dont quelques humains) comme moyen d'expression ou de communication visuelle (Darwin, 1872) ou pour chasser les mouches. La motilité des pavillons sert surtout à modifier les propriétés acoustiques de l'oreille pour améliorer la réception d'une source désirée, ou atténuer une source indésirée. Il s'agit d'une forme d'"écoute active", mais il en est d'autres: l'individu peut tourner la tête, déplacer son corps, tourner un bouton pour monter le son, chausser un stéthoscope,



voire tapoter une cloche pour "voir comment elle sonne". Pour peu qu'on admette ces exemples, la notion d'écoute active a des limites très larges.

Dans cette même logique active, mais sans aller si loin, le système auditif efférent modifie la tension des os de l'oreille moyenne en contractant les muscles stapédius et tensor tympani, ce qui atténue la transmission dans les basses fréquences et modifie quelque peu la réponse fréquentielle (Møller, 1983). Cette contraction (réflexe stapédien) peut être déclenchée par un bruit intense, mais sa latence de (25-35 ms) est malheureusement trop longue pour protéger l'oreille d'un bruit impulsif. Elle est aussi déclenchée par divers stimuli non-auditifs (Buser et Imbert, 1987) et lors de la phonation, atténuant ainsi la voix du sujet dans ses propres oreilles. À un niveau légèrement plus central, les cellules ciliées externes de l'oreille interne, qui participent à la mécanique cochléaire, sont sous contrôle nerveux efférent.

Ces considérations sur l'innervation efférente de l'oreille interne seraient déplacées dans une description de l'oreille comme une "boîte noire", si les mécanismes en question n'avaient pas des effets acoustiques mesurables, et parfois

même audibles, à l'extérieur de l'oreille. Depuis Kemp (1978) on sait que l'oreille peut émettre de l'énergie acoustique après un stimulus, sous la forme d'un "echo auditif" (oto-émission évoquée), dont la latence est trop grande pour qu'on puisse l'attribuer à une simple réflexion acoustique par les structures de l'oreille. Depuis Zurek (1981) on sait que l'émission peut aussi être spontanée (oto-émission spontanée), sous la forme d'un petit nombre de composantes à bande étroite. Leur niveau dans le conduit auditif externe est généralement très faible, mesurable uniquement à l'aide de techniques de moyennage, mais le cas a été rapporté d'une oreille dont le sifflement était audible à proximité (Klinke, 1986). L'émission est parfois perceptible par le sujet sous forme de tinnitus, mais le plus souvent elle n'est pas perceptible, et n'interfère avec l'audition que près du seuil (Zwicker, 1986). Inversement le tinnitus, ou "sifflement d'oreille", n'est pas nécessairement lié à une oto-émission évoquée (Moore, 1997). Son origine reste aussi mystérieux aujourd'hui qu'il y a trois siècles:

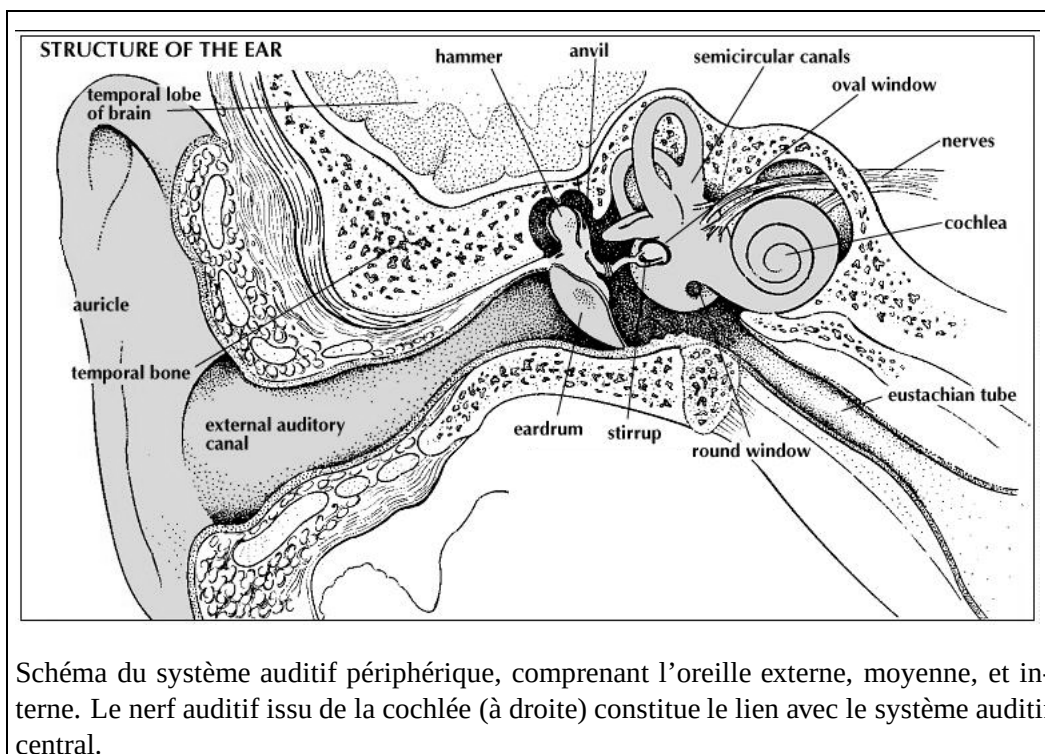
Le tintement des oreilles est un *fymptome* dont les *caufes* sont difficiles à expliquer. (Du Vernay, 1683, p192)

Une belle expérience a été rapportée par l'équipe de Montpellier (Puel et al., 1988), qui a montré que les oto-émissions évoquées sont modifiées au cours de tâches cognitives. Cela implique que l'état cognitif au niveau le plus central influe sur les propriétés mécaniques au niveau le plus périphérique, allant jusqu'à modifier l'environnement acoustique!

Pour résumer, le rôle le plus évident du système auditif est celui d'un récepteur acoustique d'une sensibilité exquise. Son rôle productif (oto-émissions) est plus discret, mais trahit les mécanismes actifs en jeu au niveau neuronal et sensitif, et sert à rappeler que la perception n'est pas entièrement passive, ni dissociable de l'activité de l'organisme.

1.2 Systèmes périphérique et central

Dans un premier pas vers la complexité, nous scindons le système auditif en *deux* boîtes noires. La première, périphérique, comprend l'oreille externe, moyenne et interne. La seconde, centrale, comprend l'ensemble du système nerveux auditif, du ganglion spiral jusqu'au cortex. L'accent ici est sur l'interface entre systèmes périphérique et central, et la nature des informations échangées entre les deux. Cependant, pour que la présentation soit compréhensible, il nous faut transgresser notre convention et regarder brièvement l'intérieur de la première boîte noire, le système périphérique. La description de la deuxième boîte, le système auditif central, sera développée dans les sections suivantes.

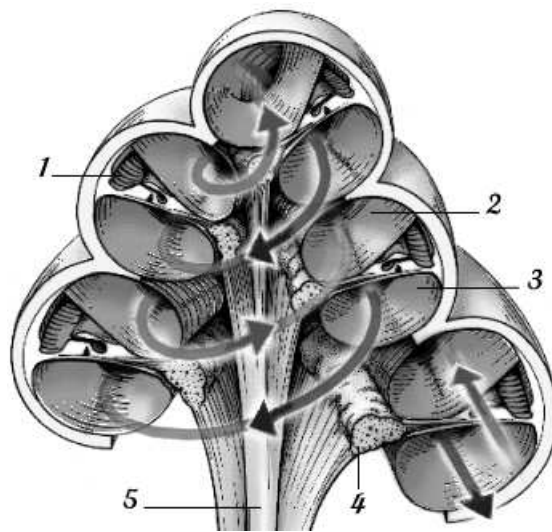


1.3 Système auditif périphérique

Le système auditif périphérique est décrit en détail dans de nombreux ouvrages de base (Kahle et al., 1981; Møller, 1983; Buser et Imbert, 1987; Pickles, 1988; Yates, 1995; Moore, 1997). Les ondes acoustiques incidentes sont légèrement filtrées par réfraction sur le torse, la tête et le pavillon de l'oreille externe, filtrage qui dépend de l'azimut et de l'élévation de la source. Les ondes sont transmises le long du conduit auditif externe vers le tympan, qui met en vibration la chaîne des osselets de l'oreille moyenne, dont le dernier (étrier, ou stapédus) s'insère dans la fenêtre ovale de la cochlée.

La cochlée est un tunnel de forme spirale creusé dans l'os temporal, composé de deux rampes, l'une montante (*rampe vestibulaire*) et l'autre descendante (*rampe tympanique*). Sur presque toute leur longueur les rampes sont séparées par la lame spirale (osseuse) que prolonge la *membrane basilaire* (fibreuse). Au sommet de la cochlée, lame spirale et membrane basilaire s'effacent et les deux rampes communiquent par un trou appelé *hélicotrème*. A la base, la rampe montante est fermée par la fenêtre ovale (sur laquelle s'insère le stapédus) et la rampe descendante par la fenêtre ronde. Toutes deux donnent sur l'oreille moyenne.

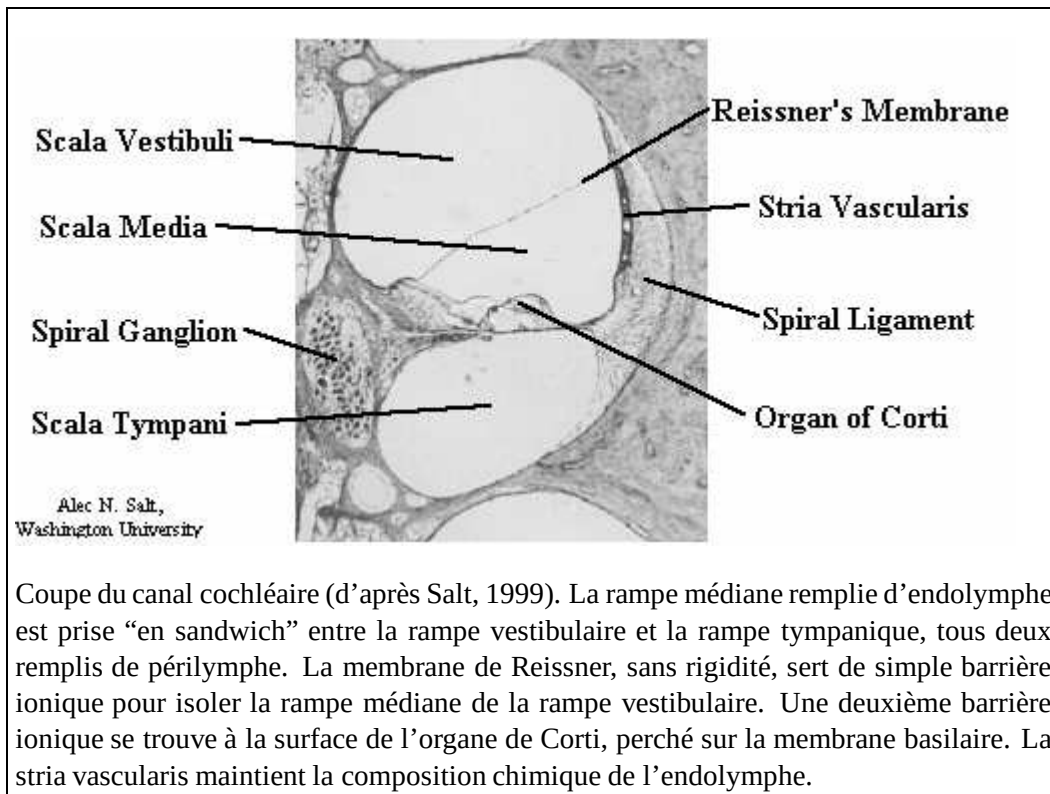
Les deux rampes sont remplies du même liquide, le *périplympe*, à l'exception d'une poche (*scala media*) qui occupe une partie de la rampe vestibulaire immé-



Section axiale de la cochlée (d'après Pujol et al., 1999). Le sens des flèches permet de distinguer la rampe vestibulaire (flèche montante) de la rampe tympanique (flèche descendante). Ces rampes communiquent au sommet par l'hélicotreème. (1) canal cochléaire, (2) rampe vestibulaire, (3) rampe tympanique, (4) ganglion spiral, (5) nerf cochléaire.

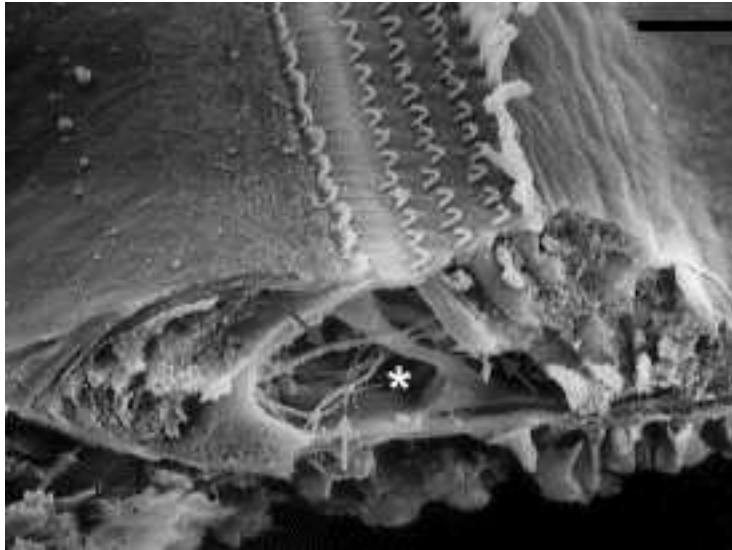
diatement supérieure à la membrane basilaire. Elle est remplie d'un liquide de nature chimique différente, l'*endolymphe*. Cette poche (de forme spirale comme le reste) est séparée de la rampe vestibulaire stricto-sensu par une membrane souple et fine, la membrane de Reissner. Cette membrane n'a pas de rôle mécanique, elle sert simplement de barrière ionique entre les deux liquides afin que la membrane basilaire soit baignée sur une face de périlymphe, et sur l'autre d'*endolymphe*. Le gradient électrochimique entre ces deux liquides est en effet la "pile" de l'oreille, la source d'énergie dans laquelle puisent les cellules sensibles de la cochlée, les *cellules ciliées*. Cette "pile" est rechargée par la stria vascularis, une bande de cellules fortement vascularisée qui maintient la composition chimique de l'*endolymphe*.

Les cellules ciliées sont insérées dans l'organe de Corti, sorte de promontoire fait de cellules de support, qui chevauche la membrane basilaire à proximité de l'axe de la cochlée. Elles forment deux groupes. Le groupe le plus proche de l'axe comprend les *cellules ciliées internes* (CCI) en une rangée unique. Le groupe le plus éloigné de l'axe comprend trois à cinq rangées de *cellules ciliées externes* (CCE). Ces deux sortes de cellules ciliées diffèrent par leur morphologie, leur innervation, et leur rôle présumé. Les CCI sont innervées de façon massivement afférente, et ont un rôle sensitif au sens propre. Les CCE sont innervés de façon efférente, et, aussi étrange que cela puisse paraître, leur rôle est *moteur*.



À leur extrémité ciliée, les CCI et CCE sont insérés dans la surface de l'organe de Corti. Ne dépassent de la surface que les cils. L'organe de Corti est renforcé intérieurement par deux rangées de piliers rigides, qui forment un tunnel de section triangulaire dont le sommet s'insère à la surface entre CCI et CCE, et dont la base s'appuie sur la membrane basilaire. Ce tunnel triangulaire (tunnel de Corti) donne une rigidité à l'ensemble, et rend la surface d'où émergent les cils strictement solidaire des mouvements de la membrane basilaire. Au dessus des cils flotte une membrane flasque, la membrane tectorielle, dans laquelle s'insèrent les cils des CCE. Les cils des cellules ciliées baignent dans l'endolymphe, et leur corps baigne dans la périlymphe, qui remplit le tunnel de Corti et les interstices entre cellules. Le potentiel intracellulaire est intermédiaire entre les potentiels des deux liquides. Une déformation mécanique provoque l'ouverture de sortes de "trappes" sur la surface des cils, et laisse passer des ions entre l'endolymphe et le milieu intracellulaire. Il en résulte une modification du potentiel intracellulaire qui, dans le cas de la CCI, déclenche la sécrétion de neurotransmetteur qui excite les fibres nerveuses innervant la cellule.

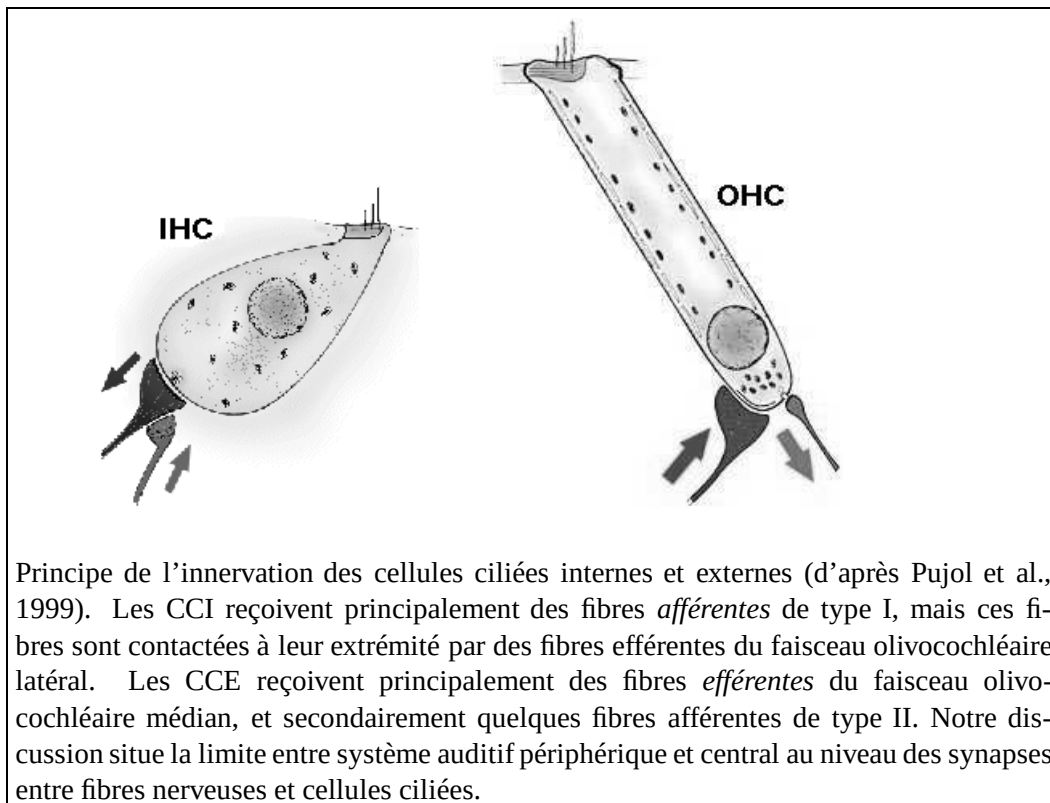
Une surpression statique de l'air extérieur est transmise par les osselets du tympan à la fenêtre ovale, qui se déforme vers l'intérieur de la cochlée (rampe vestibulaire). Les rampes communiquant au sommet par l'hélicotrème, la colonne



Organe de Corti au microscope électronique à balayage (d'après Pujol et al., 1999). La barre représente 20 μm . Dans la partie supérieure on distingue les cils d'une rangée de CCI (à gauche) et de trois rangées de CCE (à droite), qui émergent de la surface de l'organe de Corti. Dans la partie inférieure l'organe de Corti est visible en coupe, avec la membrane basilaire en bas, et le tunnel de Corti (astérisque) entouré de piliers et traversé des fibres nerveuses qui desservent les CCE. On ne distingue en revanche ni le corps des CCI, ni les fibres qui les innervent. La membrane tectoriale, qui dans une cochlée normale vient se poser au dessus de organe de Corti et recouvrir les cils, est ici absente.

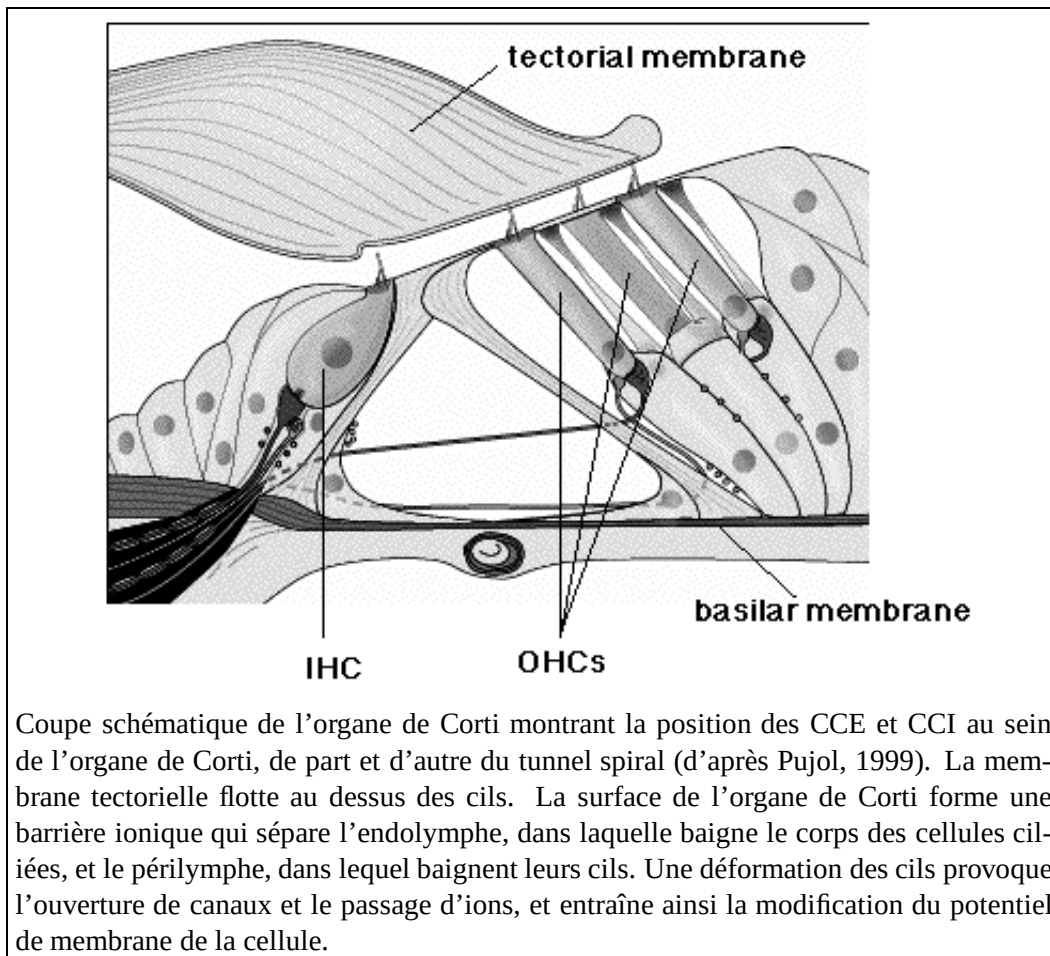
de liquide monte dans la rampe vestibulaire et descend dans la rampe tympanique. La poussée du liquide déforme la fenêtre ronde vers l'extérieur. La membrane basilaire, elle, ne se déforme pas puisque l'hélicotreme égalise les pressions sur ses deux faces. Cela est vrai pour une poussée *statique*. Pour une poussée *variable* dans le temps, l'inertie du liquide tendra à s'opposer à son déplacement, et la membrane basilaire aura tendance à céder sous la pression. La position à laquelle elle se déforme dépend de la vitesse de variation de pression: près de l'apex si la variation est lente (pour une variation sinusoïdale: si la fréquence est basse), et près de la base pour des variations rapides (fréquences élevées). Cette dépendance fréquentielle des lieux de déformation maximale de la membrane est à l'origine de la sélectivité fréquentielle de l'oreille.

Le son est transmis du tympan à la cochlée par un enchaînement improbable d'osselets qui servent à adapter l'impédance acoustique du milieu extérieur (air) à celui du milieu liquide de la cochlée. Les *pressions* sont multipliées par un facteur considérable. Certains auteurs emploient le terme d'amplification pour



qualifier cette multiplication de la pression: le terme d'atténuation conviendrait aussi bien, puisque la contrainte de conservation d'énergie exige que l'amplitude des *déplacements* soit diminuée dans un rapport au moins égal à l'augmentation de pression. Le terme d'amplification ne convient donc pas à l'oreille moyenne, mécaniquement passive. En revanche il peut s'appliquer à l'oreille interne pour laquelle les CCE constituent une source d'énergie. La découverte du rôle actif des CCE (ou plus exactement la lente et encore incomplète acceptation de cette idée sous la pression d'un faisceau de preuves) a bouleversé les modèles de mécanique cochléaire et sélectivité fréquentielle, et aussi les modèles d'audition plus généraux dans la mesure où l'innervation des CCE, massivement efférente, met logiquement cette source d'énergie sous contrôle du système nerveux central.

Les mécanismes actifs confèrent à la réponse mécanique de la membrane basilaire une grande sélectivité fréquentielle. Les mesures récentes montrent qu'elle suffit à expliquer celle constatée au niveau du nerf auditif, et rendent inutile l'hypothèse d'un "second filtre" au delà la membrane basilaire (Evans, 1974). Les courbes d'accord (seuil de réponse d'une fibre en fonction de la fréquence) ont la forme d'une vallée étroite, dont le flanc droit (vers les hautes fréquences) est extrêmement raide, avec une pente de l'ordre de 200 à 250 dB/octave. La distribu-



Coupe schématique de l'organe de Corti montrant la position des CCE et CCI au sein de l'organe de Corti, de part et d'autre du tunnel spiral (d'après Pujol, 1999). La membrane tectorielle flotte au dessus des cils. La surface de l'organe de Corti forme une barrière ionique qui sépare l'endolymphe, dans laquelle baigne le corps des cellules ciliées, et le périlymphe, dans lequel baignent leurs cils. Une déformation des cils provoque l'ouverture de canaux et le passage d'ions, et entraîne ainsi la modification du potentiel de membrane de la cellule.

tion d'activité évoquée par un ton pur a donc une frontière apicale très nette, et n'empiète pas sur les zones plus proches de l'apex (de fréquence caractéristique plus basse). En revanche le flanc gauche des courbes d'accord est plus doux, ce qui fait que la distribution d'activité d'un ton pur peut facilement déborder sur les zones plus proches de la base. Cette asymétrie des patterns d'excitation se comprend dans la mesure où, avant d'atteindre son lieu de sensibilité maximale, une onde sinusoïdale doit se propager à travers des zones plus basales sensibles à des fréquences plus élevées.

Cette asymétrie vaut pour les filtres de fréquence caractéristique (CF) élevées, au delà de 1 kHz. Pour les CF plus bas les courbes d'accord sont plus symétriques. La profondeur de la courbe d'accord et son asymétrie diminuent lorsque l'état physiologique de l'animal se dégrade, lorsqu'on administre des poisons spécifiques des CCE, ou lorsqu'on stimule électriquement le système éfférent olivo-cochléaire, ce qui suggère que la forte sélectivité fréquentielle est bien le fruit de

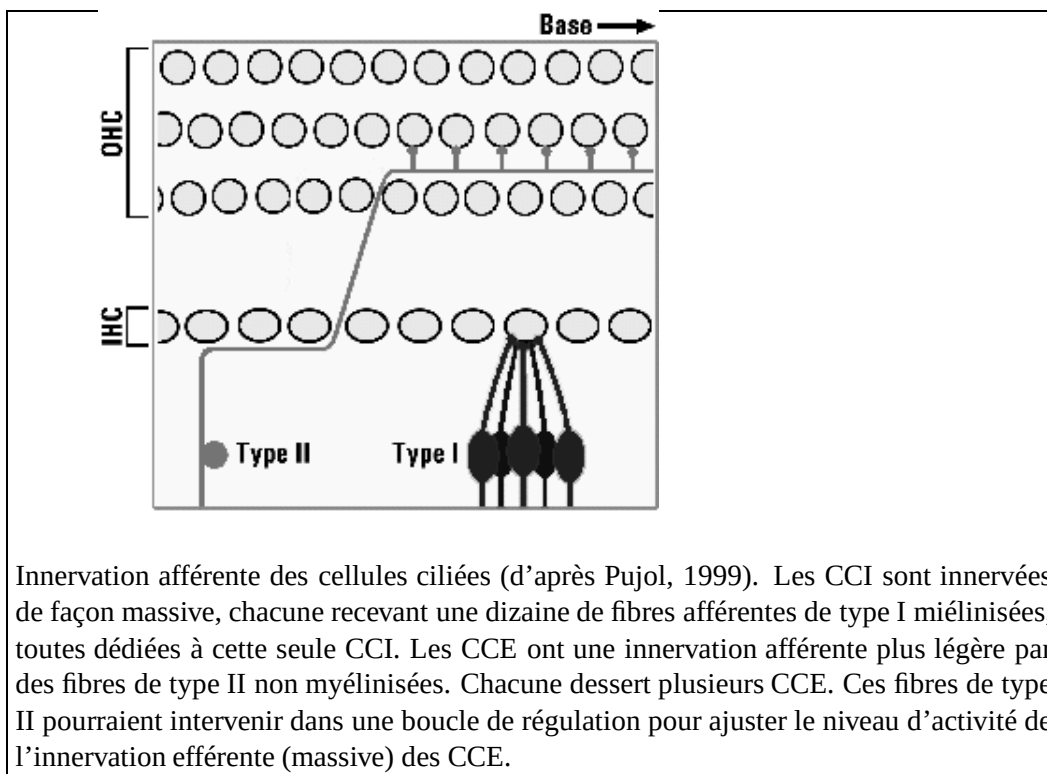
l'activité motrice des CCE.

Sélectivité et asymétrie diminuent avec l'amplitude. Il en résulte que, pour des tons près de la fréquence caractéristique, la réponse de la membrane basilaire n'est pas linéaire. Cette non-linéarité se trahit aussi par la production de certains produits de distortion (en particulier le terme $2f_1 - f_2$). La non-linéarité implique que l'on ne peut pas strictement prédire la réponse à une somme de tons purs par superposition des réponses à ces tons isolés. Du coup, la notion de *fonction de transfert* (rapport entre les transformées de Fourier de la sortie et de l'entrée du filtre) perd de son sens. Le pouvoir séparateur d'un canal (exclusion des composantes de fréquence autre que sa fréquence caractéristique) n'est pas aussi bon que laisseraient prévoir les courbes d'accord. Il se dégrade à amplitude élevée, et la dégradation se traduit par le "recrutement" progressif par une composante intense des canaux de CF voisine. Malgré ces divers aspects non-linéaires, l'hypothèse de linéarité des réponses mécaniques est utile en première approximation.

Quelques évolutions récentes concernant le filtrage périphérique Une approximation linéaire très utilisée pour la modélisation est celle du filtre "gammatone". Elle a été proposée par Johannesma (1972), et Carney et Yin (1988) ont montré qu'elle représente bien la forme des réponses impulsionnelles mesurées par la méthode revcor (corrélation entre un stimulus bruit blanc et la réponse d'une fibre nerveuse). Sur le plan pratique, plusieurs implémentations logicielles sont disponibles (Holdsworth et al., 1988; O'Mard, Hewitt et Meddis, 1997; Slaney, 1993). Une évolution récente est l'apparition de versions non-linéaires du filtre gammatone (Lyon, 1997; Irino, 1997; Meddis, O'Mard et Poveda, 1999). Sur le plan psychoacoustique, Rosen (1998) a démontré que la non-linéarité dépend du niveau à la sortie des filtres, plutôt qu'à leur entrée. Cette constatation permet de simplifier la description des effets de la non-linéarité sur la sélectivité (si ce n'est que des décennies d'expériences se sont appuyées sur l'hypothèse inverse de contrôle par niveau à l'entrée du filtre). Les conséquences de la non-linéarité, des phénomènes actifs, et surtout de leur contrôle par le système efferent n'ont pas fini d'être explorées.

1.3.1 Innervation des cellules ciliées

Les cellules ciliées internes sont innervées par les dendrites de neurones du ganglion spiral. Chaque neurone dessert une seule CCI, mais chaque CCI reçoit des synapses de 10 à 30 neurones. L'information produite par une cellule est ainsi codée par une population de 10 à 30 neurones, qui envoient chacun un axone vers les niveaux centraux via le nerf auditif. Cette population n'est pas tout à fait homogène: on distingue les fibres à taux spontané élevé ($> 18/s$), dont le seuil est



faible, des fibres à taux spontané faible, dont le seuil est plus élevé. Les neurones correspondants diffèrent aussi par leur morphologie et les détails de leur connectivité (Ruggero, 1992; Ryugo, 1992).

Le faisceau de 30000 à 50000 fibres afférentes provenant des CCI s'enroule autour de son axe pour former le nerf auditif. Les cellules sont ordonnées en fonction de leur fréquence caractéristique (CF), ce que l'on appelle *tonotopie*. L'ordonnancement tonotopique des CCI de l'apex (basses fréquences) à la base (hautes fréquences) est conservé dans le nerf (HF au centre, BF à la périphérie), et restitué plus centralement à de multiples étapes.

À côté des fibres provenant des CCI (fibres de type I) qui constituent l'essentiel des fibres afférentes, il y existe une deuxième population (fibres de type II), dont les terminaisons se trouvent sur les fibres efférentes qui desservent les CCE. Les enregistrements faits dans le nerf auditif proviennent des fibres de type I, qui sont pour la plupart myélinisées (Ryugo, 1992). Personne n'a réussi à enregistrer à partir des fibres de type II, non myélinisées, qui représentent 5 à 10% de la population efférente. Il pourrait s'agir de la partie afférente d'une boucle de contrôle du système de commande des CCE (Ryugo, 1992).

Outre ces fibres afférentes, il existe deux populations de fibres *efférentes*: la voie olivo-cochléaire médiane (MOC) qui dessert les CCE, et la voie olivo-

cochléaire latérale (LOC) qui se termine sur les CCI (ou sur les dendrites afférentes qui les desservent). Cette dernière pourrait avoir un rôle d'ajustement de la sensibilité des fibres afférentes de type I.

1.3.2 Transduction

Le mouvement de la membrane basilaire déforme les cils des CCI et provoque l'émission de neurotransmetteurs qui modulent la probabilité de décharge des fibres afférentes. La transduction est asymétrique: une déformation positive (dans le sens rampe tympanique - rampe vestibulaire) accroît la probabilité de décharge. La déformation inverse produit une dépression par rapport au taux de décharge spontané, limitée par le fait qu'une probabilité ne peut devenir négative. Le *taux moyen* de décharge augmente avec l'amplitude, mais sature assez rapidement. Néanmoins, grâce à un effet de "contrôle automatique de gain", le *taux instantané* suit assez fidèlement le déplacement de la membrane dans son alternance positive. Ces propriétés - redressement simple alternance et contrôle automatique de gain - sont bien représentées par le modèle de cellule ciliée de Meddis (1988).

La déformation de la membrane détermine, via la cellule ciliée, la *probabilité* de décharge de la fibre de type I qui l'innervent. Les décharges elles-mêmes se produisent au hasard, selon un processus stochastique qui est bien représentée par un processus de Poisson. Le processus est dit *inhomogène*, car son taux est modulé par la CCI, et à *effets réfractaires* car un deuxième facteur contrôle la probabilité de décharge à un instant donné: l'histoire des décharges précédentes. En pratique, cette histoire peut être réduite à la durée de l'intervalle depuis la décharge précédente. Cette dépendance peut se représenter par une fonction $r(t - t_0)$. Cette fonction est nulle pendant la *période réfractaire absolue* (d'environ 0.7 ms), puis elle croît rapidement pendant la *période réfractaire relative*, avant d'attendre sa valeur asymptotique.

Les deux facteurs se combinent de façon multiplicative:

$$p(t) = s(t)r(t - t_0) \quad (1)$$

ou $p(t)$ est le taux du processus, $s(t)$ est la fonction de probabilité produite par la CCI, t_0 est l'instant de la décharge précédente, et $r(t - t_0)$ s'appelle fonction de récupération (Johnson et Swami, 1983).

En l'absence de stimulus, le taux moyen de décharge prend une valeur constante appelée *taux spontané*. Comme noté plus haut, le taux spontané varie selon la fibre. On distingue trois populations de fibres: à faible, moyen ou fort taux spontané (de 0 à $0.5s^{-1}$, de 0.5 à $18s^{-1}$, et de 18 et $140s^{-1}$). La première se distingue des deux autres par la morphologie des fibres, la position de leurs synapses sur la CCI, et la position de leur projection dans le noyau cochléaire (Ruggero,

1992). Pour un stimulus soutenu, le taux moyen sature à une valeur de l'ordre de 100 à 300 /s, mais à une échelle plus fine le taux instantané peut être plus élevé.

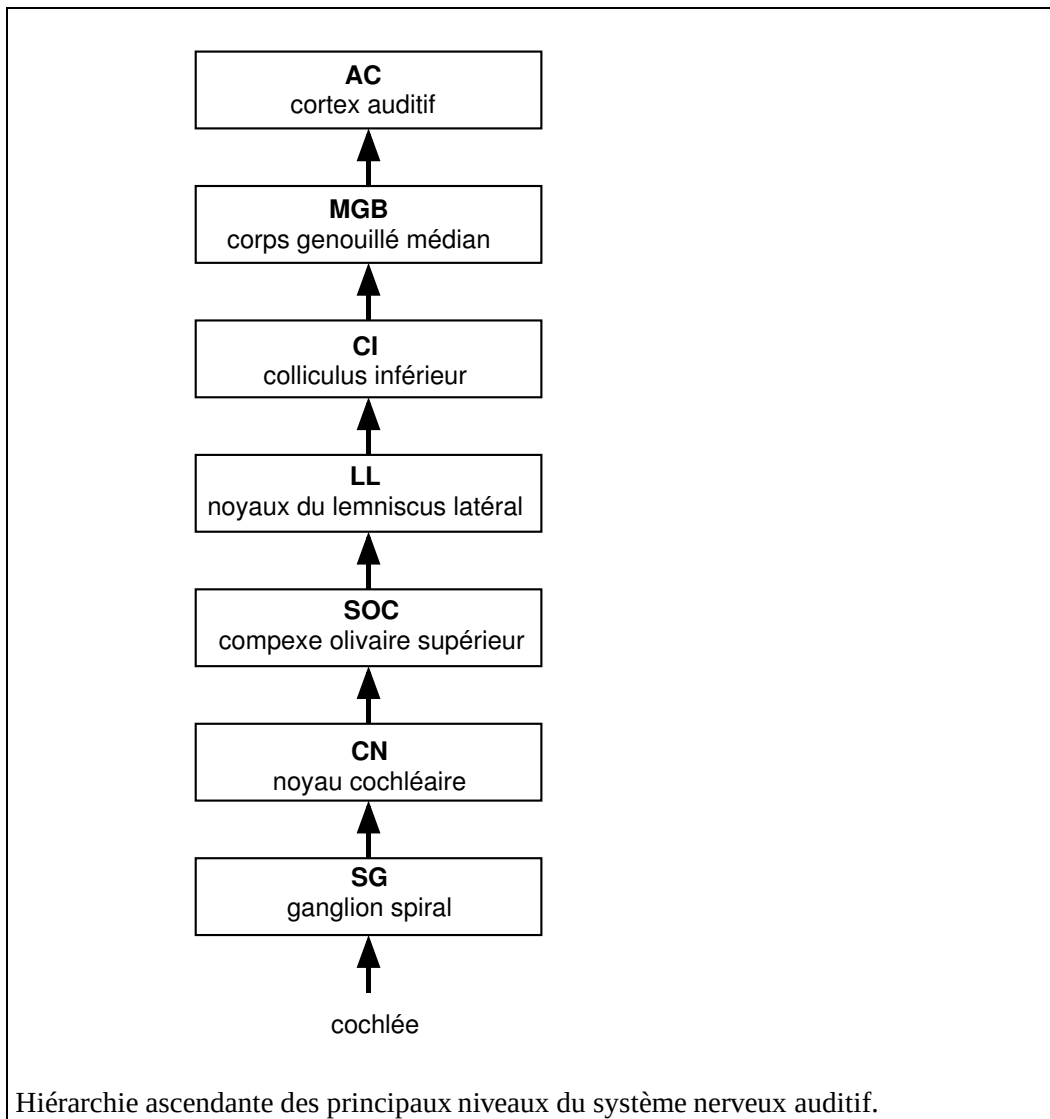
Pour des stimuli de fréquence suffisamment basse, le taux instantané suit la forme d'onde des vibrations: la décharge est *synchronisée*. Pour des fréquences supérieures à 1 kHz, la qualité de la synchronisation diminue. Elle disparaît au delà de 5 kHz pour le chat, ou 9-10 kHz pour la chouette. Cette perte de synchronisation a plusieurs causes. Elle peut s'expliquer en partie par un "bruit" temporel (imprécision de définition de l'instant de décharge), dont une partie pourrait être d'origine instrumentale, liée aux contraintes techniques de l'enregistrement des décharges. Mais elle a aussi une origine plus profonde, dans la caractéristique passe-bas de la cellule ciliée due à la capacité de membrane (Ruggero, 1992).

Au vu de ces données, on peut envisager deux types de codage de l'information. Un premier codage serait *temporel*, porté par un faisceau parallèle de fibres qui chacune porte une part de l'information dans la statistique temporelle de ses décharges. Un deuxième serait de type *spectral*, représenté par le taux de décharge d'une fibre ou neurone en fonction de sa position sur un axe tonotopique.

Pour résumer: La cochlée se comporte comme un banc de filtres dont la sélectivité, extrêmement fine, est le résultat d'interactions entre les propriétés mécaniques passives de la membrane basilaire et des fluides qui l'entourent, et les propriétés actives des cellules ciliées externes. Les vibrations sont traduites en un ensemble de décharges de la population de fibres du nerf auditif. La population est organisée tonotopiquement, et la probabilité de décharge de chaque fibre varie dans le temps. La décharge d'ensemble peut donc se concevoir, soit comme une succession de spectres à court terme, soit comme un ensemble parallèle de signaux temporels qui diffèrent par le filtrage qu'ils ont subi. L'échange d'information entre périphérie et centre n'est pas à sens unique: le système nerveux central contrôle, via les CCE, l'état mécanique du système périphérique. Les propriétés et effets de ce système de contrôle sont mal connus.

1.4 Le système auditif central

La section précédente décrivait la partie périphérique et son interface avec le nerf auditif, en insistant sur la nature tant efférente qu'afférente de cette interface. Cette section aborde une description du système auditif central, toujours par approximations successives, en allant du simple vers le complexe. Dans le chapitre suivant la discussion se concentrera sur des questions particulières, en particulier les indices d'une organisation *tonotopique* et de circuits spécialisés dans le *traitement temporel*.

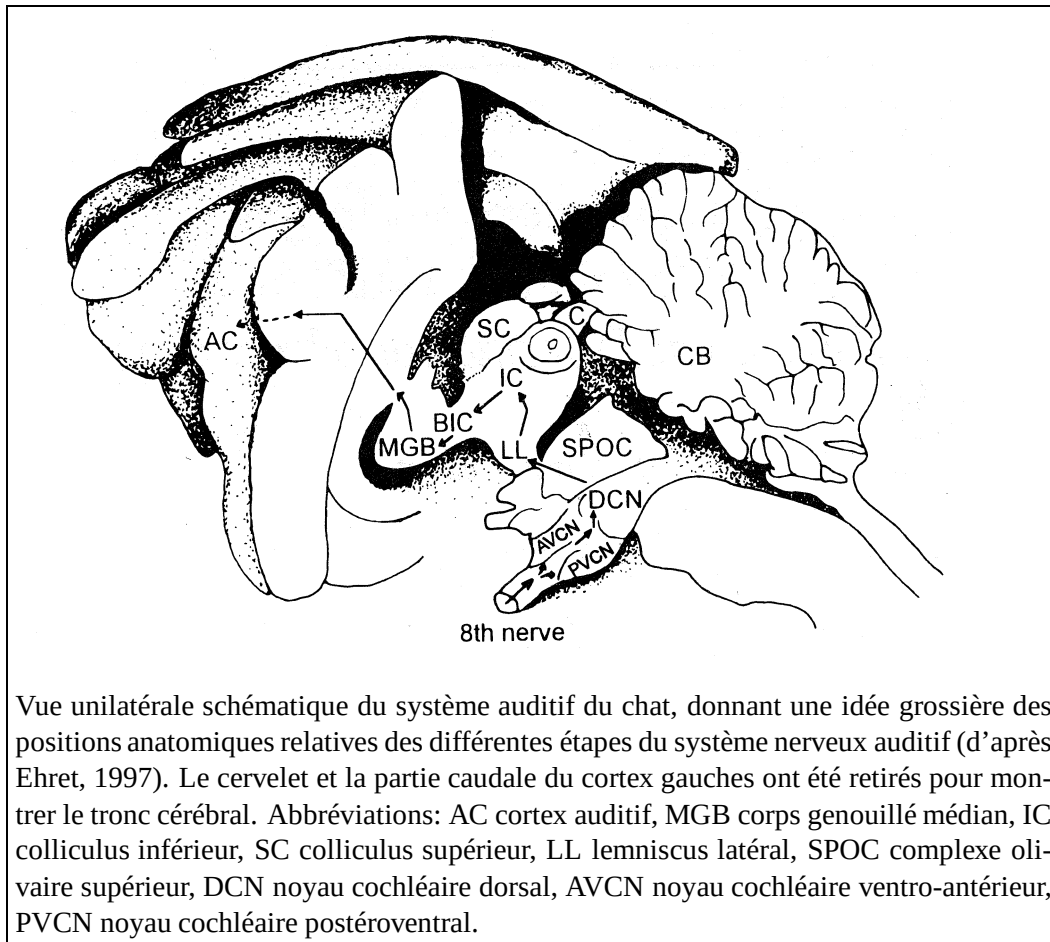


1.4.1 Une hiérarchie de niveaux

Le système auditif central peut se décrire comme une hiérarchie ascendante de noyaux ou niveaux de traitement, allant du ganglion spiral jusqu'au cortex auditif.

Les fibres afférentes du nerf auditif sont les axones des neurones du *ganglion spiral* (SG), dont les dendrites font synapse avec les cellules ciliées. Les étapes suivantes sont le *noyau cochléaire* (CN), le *complexe olivaire supérieur* (SOC), les *noyaux du lemniscus latéral* (LL), le *colliculus inférieur* (IC), le thalamus et en particulier le *corps genouillé médian* (MGB), et enfin le *cortex auditif* (AC).

Le ganglion spiral est logé dans une cavité osseuse près de l'axe de la cochlée. Noyau cochléaire et complexe olivaire se trouvent dans le *tronc cérébral*. Le



colliculus occupe le *mésencéphale*, le thalamus le *diencéphale*, et le cortex auditif le *télencéphale*. Les noyaux du lemniscus latéral sont intermédiaires entre tronc cérébral et mésencéphale.

Les étapes les plus périphériques (CN, SOC, LL) sont pour l'essentiel spécialisées dans le traitement auditif, mais il existe néanmoins des apports non-auditifs dès le CN (Romand et Avan, 1997) qui se renforcent au fur et à mesure qu'on monte dans la hiérarchie (IC, MGB, cortex). La variété et la complexité des réponses aux sons augmente de la périphérie vers le centre, et on peut parler de *hiérarchie* des structures et des traitements.

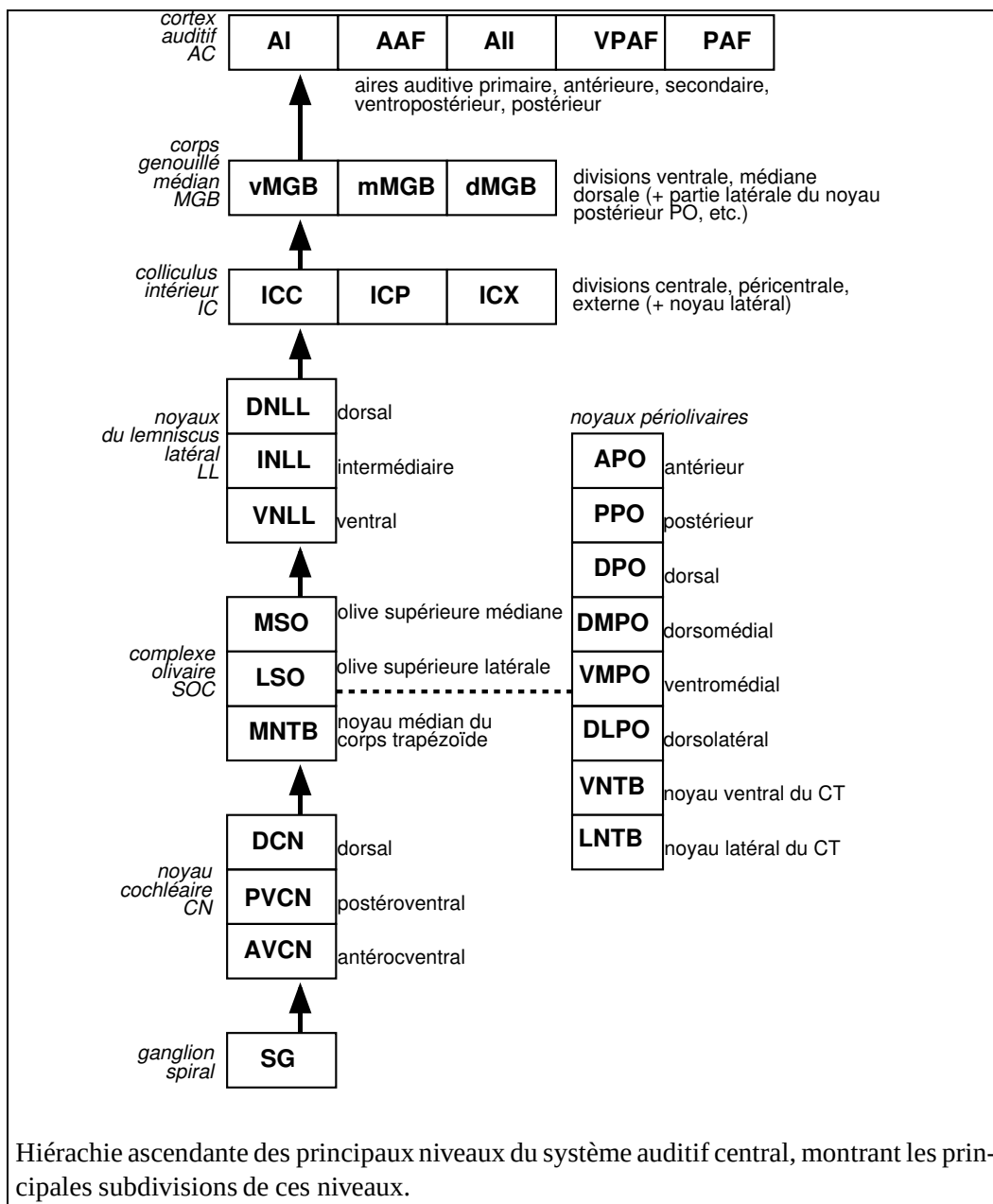
1.4.2 Subdivisions

La description précédente était extrêmement simplifiée. Un premier pas vers une description plus fidèle est de considérer que chaque "étape" de la hiérarchie possède elle-même sa structure, faite de distinctions tant macroscopiques (divisions

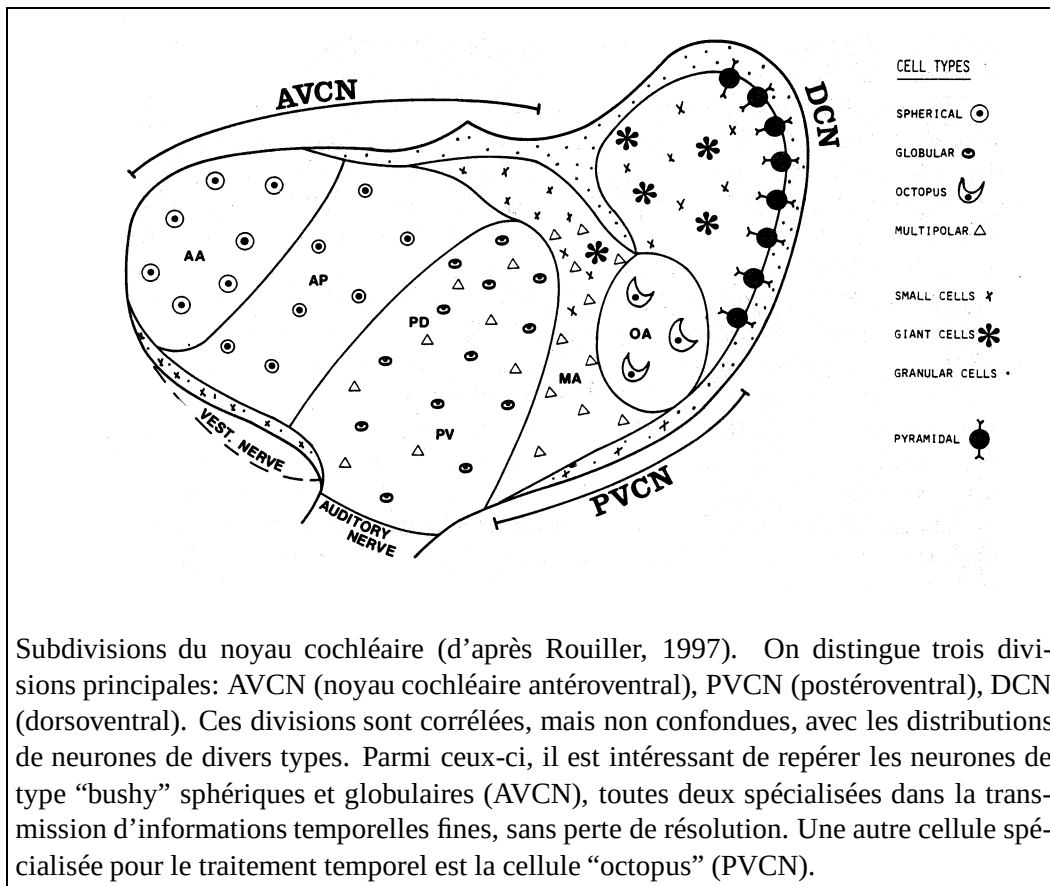
anatomiques) que microscopiques (distinctions de morphologie et connectivité neuronale, neurotransmetteurs, etc.). On a coutume de distinguer les divisions suivantes (Rouiller, 1977):

- Le noyau cochléaire (CN) comprend une division antéroventrale (AVCN), postéroventrale (PVCN) et dorsale (DCN).
- Le complexe olivaire supérieur (SOC) comprend trois noyaux principaux: le noyau latéral (LSO), le noyau médian (MSO), et le noyau médian du corps trapézoïde (MNTB). Outre ces noyaux principaux bien définis, on compte une demi-douzaine de noyaux périphériques dont les contours sont plus ou moins nets selon les espèces (Helfert et Aschoff, 1997).
- Le noyau du lemniscus latéral peut être divisé en deux zones principales: une zone dorsale (DNLL) et une zone ventrale (VNLL), et on distingue aussi un noyau intermédiaire (INLL) (Helfert et Aschoff, 1977).
- Le colliculus inférieur (IC) comprend une division centrale (ICC) à la structure laminaire très marquée, entourée d'un noyau dorsomédian, d'un cortex dorsal, et d'un noyau latéral.
- Dans le thalamus auditif, le corps genouillé médian (MGB) comprend une division ventrale (vMGB), une division médiane, et une division dorsale. On peut lui associer deux autres noyaux: la partie latérale du groupe postérieur des noyaux thalamiques, et la partie auditive du noyau réticulaire du thalamus (de Ribaupierre, 1997).
- Le cortex auditif (AC) a une structure qu'on peut concevoir comme le produit cartésien d'une division en *couches* et d'une division en *aires*. La structure en couches (numérotées de I à VI depuis la surface) du cortex auditif ressemble à celle d'autres parties du cortex, avec des spécificités dans l'importance relative de certaines couches. Orthogonalement à cette structure en couches, les aires se répartissent selon des critères anatomiques (cortex auditif primaire, secondaire, tertiaire, etc.) ou électrophysiologiques. On distingue ainsi quatre champs auditifs (organisés tonotopiquement chez l'animal anesthésié): le champ antérieur (AAF), primaire (AI), postérieur (PAF) et ventropostérieur (VPAF). Ils sont entourés de champs dont l'organisation est moins nette ou moins bien étudiée aires ventral, temporal ou dorso-postérieur (de Ribaupierre, 1997).

Des divisions plus fines peuvent bien entendu être faites, et selon les auteurs, les critères, et/ou l'espèce étudiée, les frontières de divisions et leur noms peuvent changer. À côté d'une organisation selon des lignes anatomiques, la population



de neurones de chaque noyau peut être classée selon des critères morphologiques (taille et forme des soma et arborescences axonales et dendritiques), de connectivité, électrophysiologiques (forme des réponses), ou neuropharmacologiques (nature des neurotransmetteurs). Les frontières de ces classes peuvent être cohérentes avec les divisions anatomiques, voire les sous-tendre lorsqu'une division est définie par le type de cellules qu'elle contient. Mais le plus souvent un type de



Subdivisions du noyau cochléaire (d'après Rouiller, 1997). On distingue trois divisions principales: AVCN (noyau cochléaire antéroventral), PVCN (postéroventral), DCN (dorsoventral). Ces divisions sont corrélées, mais non confondues, avec les distributions de neurones de divers types. Parmi ceux-ci, il est intéressant de repérer les neurones de type "bushy" sphériques et globulaires (AVCN), toutes deux spécialisées dans la transmission d'informations temporelles fines, sans perte de résolution. Une autre cellule spécialisée pour le traitement temporel est la cellule "octopus" (PVCN).

cellule est distribué sur plusieurs divisions anatomiques, et une division contient plusieurs types cellulaires.

La variété de cellules croît de la périphérie vers le centre. Dans le ganglion spiral on ne distingue que trois types de neurones. Les neurones de type II sont petites, à axones non-miélinisés, et leurs dendrites contactent les fibres efferentes qui contrôlent les CCE. Les neurones de type I sont plus grosses, leurs axones sont souvent miélinisés (selon l'espèce), et ils desservent chacun une CCI. Les neurones de type I existent en deux variétés qui se distinguent par leur taux de décharge spontané et par des détails morphologiques et de connectivité.

En revanche au niveau cortical Winer (1992) distingue un total de 47 sortes de neurones (dont certaines, il est vrai, sont communes à plusieurs divisions). À la variété des neurones, on peut ajouter celle des synapses, qui diffèrent par leur morphologie, les neurotransmetteurs qu'elles emploient, les propriétés de membrane, etc..

Parmi les types cellulaires, il sera intéressant pour la suite de distinguer les cellules qui sont spécialisées dans la transmission avec une résolution temporelle

fine. Ce sont par exemple les cellules de type "bushy" de la division antéro-ventrale du noyau cochléaire (AVCN), qui relaient les informations du nerf auditif avec une grande fidélité vers les niveaux supérieurs, ou les cellules de type "octopus" de PVCN qui répondent avec des impulsions isolées précisément synchronisées avec l'attaque ou la période d'un stimulus.

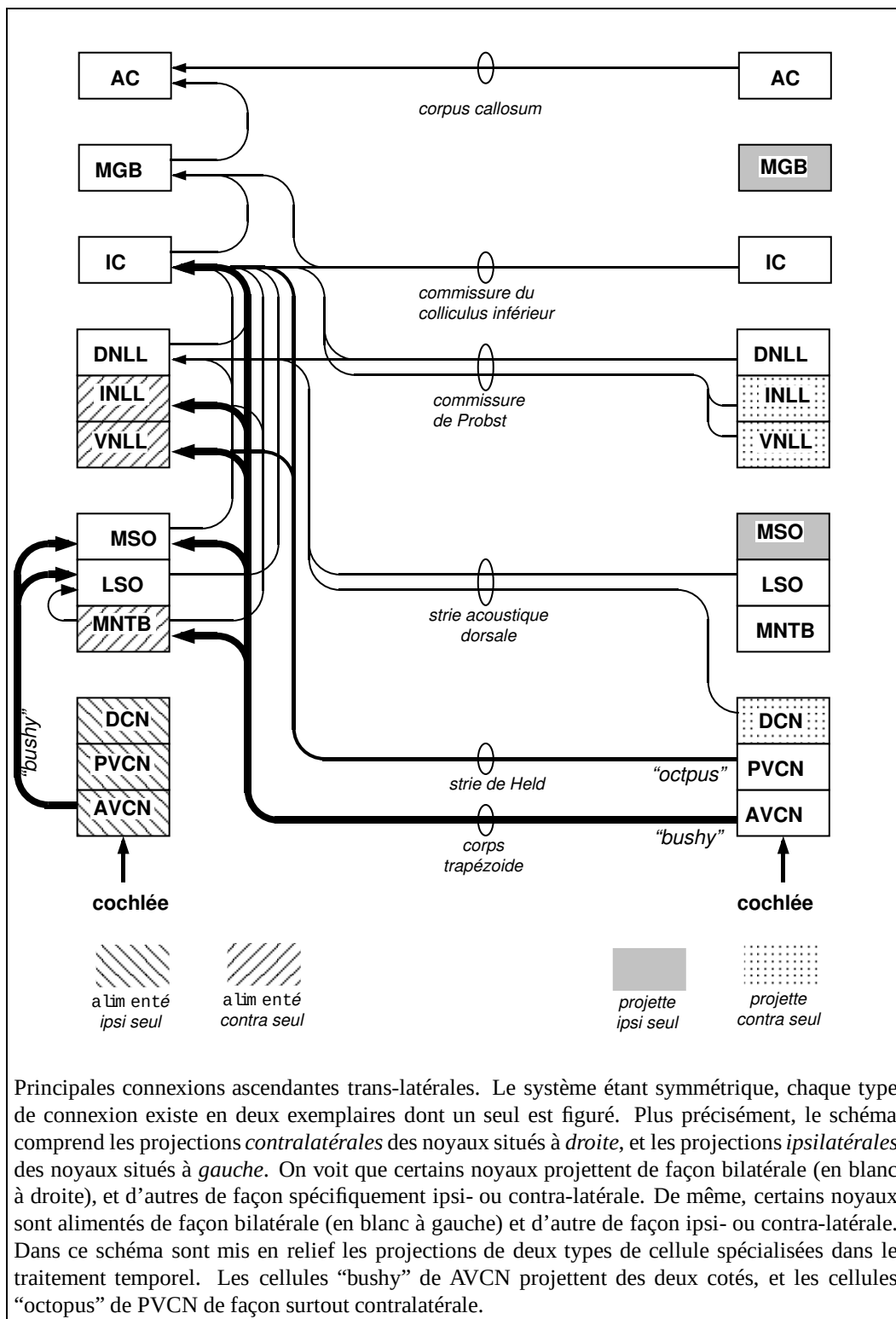
Pour résumer, chaque niveau de la structure hiérarchique (SG -> CN -> SOC -> LL -> MGB -> cortex) peut être subdivisé à son tour, de façon diverse selon les critères adoptés. Une stratification fine produit une description plus proche de la réalité, mais plus difficile à retenir et plus lourde à manier.

1.4.3 Structure bilatérale

Jusqu'ici la discussion a ignoré le fait que chaque niveau existe en *deux exemplaires*, depuis les oreilles jusqu'au cortex. Une symétrie règne entre les côtés gauches et droits, du moins aux niveaux les plus périphériques (oreille, SG, CN, SOC, LL, IC) et sauf spécialisation exceptionnelle, tels les pavillons asymétriques de la chouette effraie (*Tyto alba*, en anglais *barn owl*). Le cortex en revanche montre des signes de spécialisation hémisphérique, et il serait logique qu'il en soit de même de MGB qui lui est étroitement associé. L'hémisphère droit est censé, chez la plupart des individus, traiter la parole et le langage, et l'hémisphère gauche les aspects intonatifs ou musicaux (de Ribaupierre, 1997).

Des connexions croisées gauche-droite existent à plusieurs niveaux. Le premier niveau important d'intégration binaurale est le complexe olivaire supérieur (SOC), dont deux noyaux (LSO et MSO) sont réputés spécialisés respectivement dans le traitement des disparités binaurales d'intensité et de temps d'arrivée. Des projections depuis le côté opposé existent cependant dès le noyau cochléaire (CN), voire même dès la cochlée, puisque les voies olivo-cochléaires latérale et médiane ont chacune une composante ipsilatérale et contralatérale. Aux niveaux plus centraux que SOC, des échanges gauche-droite ont lieu à de multiples niveaux. La projection de LSO sur IC est ipsilatérale pour les fréquences basses, et contralatérale pour les fréquences hautes (pour cette raison elle a été comparé au chiasma optique, Rouiller, 1997). Des connexions croisées massives existent à la sortie de LL (via la commissure de Probst) et de IC (via la commissure du colliculus inférieur), et au niveau du cortex auditif via le corps calleux qui relie les deux hémisphères. C'est dire que les connexions bilatérales existent à la sortie de pratiquement tous les niveaux principaux supérieurs SOC, sauf un: MGB (Ehret, 1997).

Malgré ce brassage bilatéral massif, chaque niveau garde un certain caractère monaural de par la connectivité qui le relie de façon plus dense à une oreille, et de par sa sensibilité plus grande aux sons venant d'un côté plutôt que de l'autre. Ce qui complique un peu cette image, c'est que la dominance est tantôt ipsilatérale,



tantôt contralatérale, selon le niveau. Ainsi l'oreille droite alimente exclusivement le CN droit, et préférentiellement le LSO droit et les MNTB, LL, et IC gauches. Au niveau du thalamus (MGB) et du cortex les neurones à sensibilité monaurale sont plus rares, mais on note cependant une certaine dominance contralatérale (de Ribaupierre, 1997). Le MSO est alimenté de façon assez équilibrée par les deux oreilles. Il en est de même du LSO, mais la source contralatérale, via le MNTB, est surtout inhibitrice.

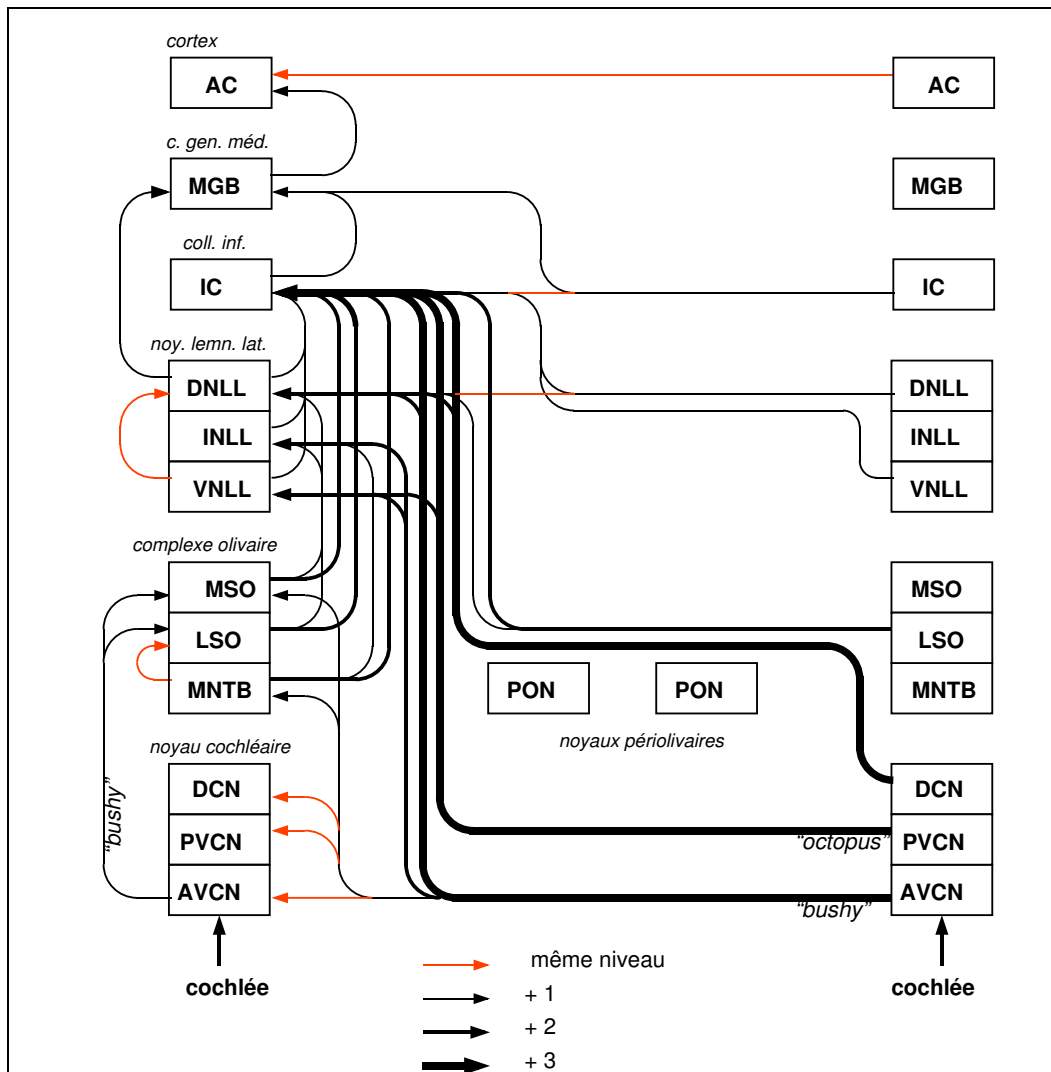
En résumé, des échanges translatéraux existent à de nombreux niveaux. Certains s'expliquent par les traitements binauraux nécessaires pour la localisation et la séparation des sources, mais il est peu probable que ce soit le cas de toutes les convergences bilatérales. Il semble plutôt qu'il s'agisse d'un aspect du parallélisme de la connectivité entre niveaux (voir section suivante). La multiplication des circuits possibles qui résulte de ce parallélisme pourrait contribuer à la sophistication des traitements, qu'ils soient ou non binauraux. Elle pourrait aussi contribuer à la robustesse, grâce à la redondance des circuits.

1.4.4 Parallélisme et sauts "trans-hiérarchiques"

Jusqu'ici la discussion a présenté la succession de niveaux comme s'il s'agissait d'une hiérarchie stricte, chaque niveau alimentant le niveau immédiatement supérieur. En fait, il existe de nombreuses voies parallèles ascendantes, dont certaines sautent des étapes dans leur progression vers le centre. C'est un facteur de complexité en ce sens qu'il interdit la récapitulation au niveau de chaque étape. Il faut souligner que l'abstraction et l'encapsulation de détails ("data hiding"), qui sont des techniques familières de maîtrise de la complexité en ingénierie informatique, nécessitent que soit respectée une hiérarchie stricte. Elles ne peuvent s'appliquer à un système qui comporte des sauts de niveau.

Des exemples de sauts de niveau sont les connexions de CN vers LL et IC (sans passer par SOC), de SOC vers IC (sans passer par LL), et de LL vers MGB (sans passer par IC), etc.. La combinatoire est cependant limitée par le fait que certains noyaux sont des étapes obligées. Ce sont le *noyau cochléaire* où se terminent toutes les fibres ascendantes du nerf auditif, et le *colliculus inférieur* qui reçoit des fibres de presque tous les noyaux de niveau inférieur (des deux côtés) et que ne contournent que quelques fibres destinées au MGB en provenance du noyau de la voie acoustique centrale (NCAT) (Schwartz, 1992) ou de VNLL (Schofield et Cant, 1997). Une troisième étape obligée est le *thalamus* (essentiellement MGB) qui filtre toute information ascendante vers le cortex auditif (AC). Outre les voies qui montent en sautant une ou plusieurs étapes, on note bien sûr de nombreuses et parallèles voies d'un niveau vers le niveau supérieur, ainsi qu'à l'intérieur de chaque niveau.

Pour résumer, le parallélisme des liaisons ascendantes est un élément supplé-



Principales connexions ascendantes classées selon le nombre de niveaux hiérarchiques qu’elles sautent. Les fibres des cellules du CN qui desservent directement le IC contralatéral contournent les *deux* niveaux intermédiaires de SOC et NLL (qu’elles desservent aussi). A noter parmi ces fibres des axones de cellules “bushy” de AVCN et de cellules “octopus” de PVCN, toutes deux spécialisées dans le transport d’informations temporelles précises). Parmi les connexions qui évitent *un* niveau intermédiaire, on compte les projections contralatérales de CN sur NLL (qui contournent SOC), et celles bilatérales de LSO sur IC et ipsilatérales de MSO et MNTB sur IC (qui contournent NLL). Hormis ces exemples de connexions “transhiérarchiques”, de nombreuses connexions afférentes se font, comme on s’y attend, d’un niveau au niveau immédiatement supérieur. Il existe aussi de nombreuses connexions intrinsèques à chaque niveau hiérarchique (dont seules quelques unes sont signalées), et un important réseau descendant qui est l’objet d’un schéma ultérieur. Il est intéressant de noter que quelques étapes sont obligées: CN relaie toutes les fibres du nerf auditif, et MGB reçoit toute l’information ascendante vers le cortex. IC est aussi une étape quasi-obligée pour les informations ascendantes. Par souci de simplification, les connexions impliquant les noyaux périolivaires ne figurent pas sur ce schéma.

mentaire de complexité, auquel il faut ajouter les liaisons *intrinsèques* à un noyau ou niveau donné, et les connexions *descendantes* qui sont décrites dans la section suivante.

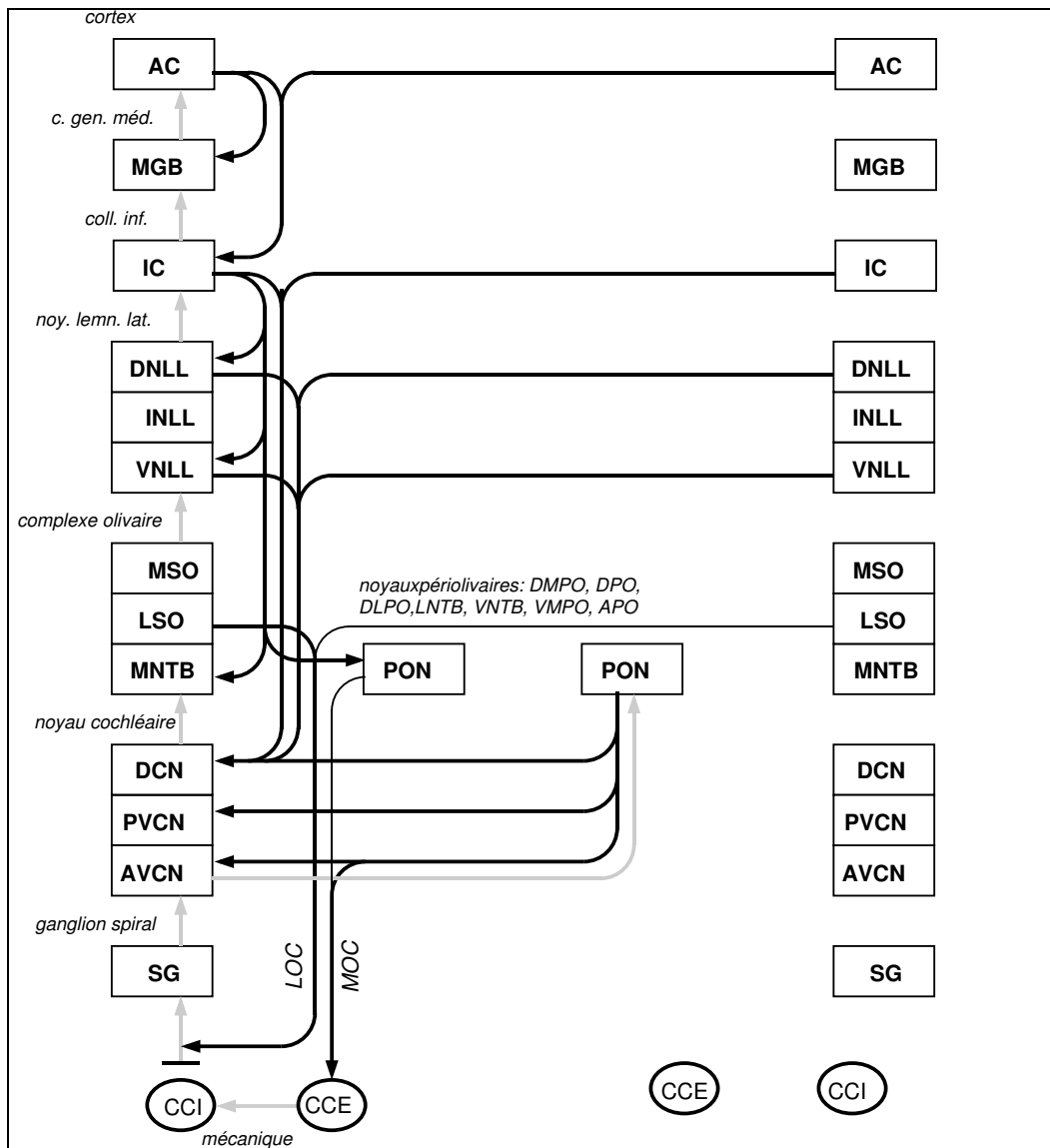
1.4.5 Voies descendantes

L'existence de voies descendantes est un cauchemar pour la caractérisation fonctionnelle d'un système. Les chemins possibles pour aller d'un niveau à un autre se démultiplient à l'infini (à la manière des miroirs en vis-à-vis que l'on trouve dans certains restaurants). On ne peut donc préciser le niveau hiérarchique dans un échange d'information, ni même compter le nombre d'"étapes" menant d'un niveau à un autre. La rétroaction laisse craindre un risque d'instabilité, qui est difficile à apprécier car le système est non-linéaire et non-invariant dans le temps (du fait de changements d'état, contexte, éveil, etc.). Les voies descendantes sont pourtant nombreuses, presque autant que les voies ascendantes, et dans certains cas aussi massives. Notre seule consolation est de noter les quelques cas où elles sont absentes ou particulièrement simples (boucle réciproque).

Ni le ganglion spiral ni le noyau cochléaire n'ont de projections efférentes. Du complexe olivaire supérieur, deux voies distinctes se projettent vers la cochlée. La première est la voie olivocochléaire latérale (LOC) qui part des cellules marginales de LSO et aboutit sur des synapses au contact des fibres afférentes des CCI. Elle suit une organisation tonotopique précise: une fibre efférente contacte le lieu cochléaire d'où parvient la fibre qui nourrit, via une cellule multipolaire de AVCN, son neurone d'origine dans le SOC. Il pourrait s'agir d'une boucle réciproque à trois neurones très simple, dont le but serait d'ajuster la sensibilité des fibres afférentes.

La deuxième voie olivocochléaire est le faisceau médian (MOC) qui assure, via des fibres myélinisées, une innervation efférente massive des CCE. Elle trouve son origine dans le MNTB et les noyaux périolivaires du SOC contralatéral (Warr, 1992; Schwartz, 1992). La plupart des cellules d'origine sont situées dans le corps trapézoïdal, zone où passent de nombreuses fibres issues de SOC, ainsi que des fibres descendantes de IC. Cela fait dire à Warr (1992) que les neurones d'origine du MOC sont "les neurones les mieux informés du tronc cérébral". Ils sont alimentés de façon dominante par des fibres venant du CN contralatérale, c'est à dire du côté où ils projettent. On penserait à une simple boucle réciproque (à laquelle participeraient les neurones de type II du SG; Ryugo, 1992), si n'était la présence massive d'autres apports, notamment descendant de niveaux supérieurs.

Le MOC contrôle les CCE, et donc les propriétés mécaniques actives de la cochlée. L'hypothèse d'un traitement sophistiqué avec modifications dynamiques du filtrage en temps réel est attrayant, mais il est difficile d'en faire la preuve. Les hypothèses avancées sont généralement moins ambitieuses: contrôle automa-



Principales connexions descendantes. Il est intéressant de noter les lacunes: aucune connexion efférente n'aboutit au ganglion spiral, aucune n'est issue du ganglion ni du noyau cochléaire, et aucune ne contourne le colliculus inférieur (à quelques exceptions près), ce qui fait que IC est une étape quasi-obligée des voies descendantes comme ascendantes. Parmi les voies efférentes vers la cochlée, la voie olivocochléaire latérale (LOC) issue de LSO se termine par des synapses sur les dendrites des fibres afférentes de type I (à proximité de leur synapse sur la CCI dans la cochlée). Il pourrait s'agir d'une boucle de rétroaction chargée d'ajuster la sensibilité des fibres afférentes. La voie olivocochléaire médiane (MOC) projette sur les CCE motrices de la cochlée en provenance des noyaux périolivaires contralatéraux. Ces derniers sont alimentés depuis le CN ipsilatéral: le MOC contrôle donc de la cochlée qui l'alimente. Il peut s'agir ici encore d'une boucle de rétroaction, dont le but serait d'ajuster le point de fonctionnement mécanique de la cochlée.

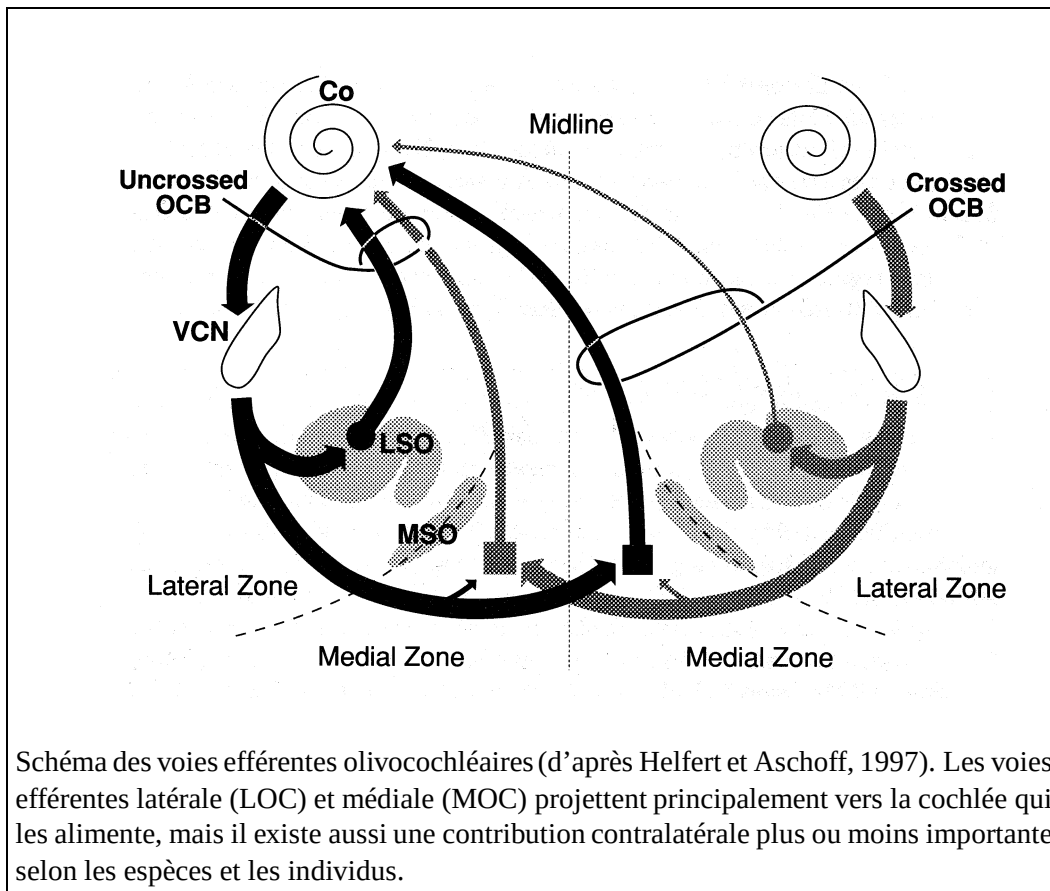
tique de gain, ajustement (mécanique) du point de fonctionnement de la CCI, etc.. Il est intéressant de noter que l'innervation efférente est phylogénétiquement aussi ancienne que les cellules ciliées elles-mêmes, et précéderait la différenciation des vertébrés amniotes en une lignée menant aux mammifères, et d'autres lignées menant aux tortues, reptiles ou oiseaux, il y a environ 300 millions d'années (Manley et Köppl, 1998).

Une hypothèse hautement spéculative est celle d'une interaction sur la membrane basilaire entre sons venus de l'environnement et *vibrations endogènes*, produites par la transduction de signaux nerveux à structure temporelle fine (synthétisés centralement, ou provenant de l'oreille opposée). Ce qui rend l'hypothèse attrayante c'est qu'elle mettrait à profit la relative linéarité de la membrane basilaire, "dernière étape linéaire avant le système auditif central" (Møller, 1983). Certains indices sont en sa faveur, dont le fait que les fibres efférentes du MOC sont myélinisées, et que certains des neurones qui leur donnent naissance reçoivent des synapses d'un type s'apparentant aux calyces de Held (Warr, 1992). Autre donnée en sa faveur, une expérience psychoacoustique a mis en évidence des battements binauraux entre un stimulus supraliminaire d'un côté, et *subliminaire* (de 10 à 20 dB) de l'autre (Ayres et Clack, 1984). Il est difficile d'imaginer qu'un stimulus subliminaire soit suffisamment bien représenté centralement pour produire des battements. En revanche les battements pourraient s'expliquer si on admettait l'idée d'une interaction mécanique entre stimulus subliminaire et vibrations transmises d'une oreille à l'autre via un codage nerveux.

Malheureusement pour cette hypothèse, (a) ces données psychoacoustiques n'ont pas été confirmées par des expériences plus récentes (Gu, Wright et Green, 1995), et (b) les enregistrements dans les fibres du MOC n'ont révélé que des réponses régulières du type "chopper", et non une structure temporelle corrélée avec le stimulus. Cette hypothèse attrayante est donc à écarter.

La majorité des fibres du système olivocochléaire proviennent de neurones alimentés depuis le côté qu'ils desservent. Une minorité dessert l'autre oreille. Le nombre de neurones impliqués et les proportions (LOC vs MOC, ipsilatéral vs contralatéral) est très variable d'une espèce à l'autre, et d'un individu à l'autre (Warr, 1992). Certaines fibres olivocochléaires desservent aussi CN, et il existe aussi des efférences SOC->CN propres (Schwartz, 1992). La cochlée ne reçoit pas de connexions descendantes directes depuis des niveaux supérieurs à SOC.

En ce qui concerne les noyaux de niveau supérieur au complexe olivaire, la plupart des projections de LL sont ascendantes, mais il existe néanmoins des efférences du noyau dorsal (DNLL) vers le CN. Le colliculus inférieur (IC) projette bilatéralement vers le noyau dorsal du CN (DCN), et ipsilatéralement vers les noyaux périolivaires et vers LL (Ehret, 1997). Le MGB n'a apparemment pas de projections descendantes (Winer, 1992). Le cortex auditif (AC) en revanche projette vers MGB et IC. Les connexions entre cortex et MGB sont massives et



ordonnées, et sauf exception chaque division de MGB est connectée avec une aire particulière du cortex par une projection réciproque. Le cortex ne semble pas projeter directement vers LL, SOC (Schwartz, 1992), ou CN (Cant, 1992), ni bien sûr vers SG ou la cochlée). Une exception, citée par Romand et Avan (1997), est une projection directe du cortex vers CN.

En résumé, les voies descendantes sont nombreuses. Tous les noyaux importants du système auditif (sauf le ganglion spiral, SG) sont, soit la source, soit l'aboutissement d'une voie centrifuge. L'absence de certaines combinaisons n'en est que plus remarquable. Le thalamus (MGB) n'a aucune projection descendante, et la plupart de celles du cortex ne dépassent pas IC. Le colliculus inférieur joue ainsi un rôle de "verrou" pour les voies descendantes, semblable à celui qu'il joue pour les voies ascendantes. Ce rôle (et peut-être aussi la régularité structurelle de son noyau central?) lui a valu d'être qualifié de "gare de triage" du traitement de l'information (Ehret, 1997). IC projette à tous les niveaux qui lui sont inférieurs sauf la cochlée (SG et cellules ciliées). Les cellules ciliées quand à elles

ne reçoivent d'efférences que du complexe olivaire. L'absence d'une projection directe entre deux niveaux donnés n'interdit bien sûr pas une influence *indirecte*. Ainsi, il suffit de trois étapes pour passer du cortex à la cochlée (via IC et SOC). On peut expliquer ainsi l'effet, cité plus haut, que peut avoir une tâche cognitive sur les oto-émissions évoquées (Puel et al., 1988).

1.4.6 Autres facteurs de complexité

Nous avons parlé jusqu'ici des connexions ascendantes ou descendantes, mais il en existe aussi qui sont intrinsèques à un niveau hiérarchique. Elles sont nombreuses, et d'autant plus importantes qu'une deuxième hiérarchie de traitements semble exister à chaque niveau. Par exemple dans le noyau cochléaire on peut établir une hiérarchie AVCN → PVCN → DCN, les circuits et traitements au niveau de DCN étant plus complexes que ceux de VCN. Autre exemple, la distinction au sein de l'ensemble thalamus-cortex entre un système tonotopique (relativement "simple"), un système diffus, et un système multimodal, (Winer, 1992, Rouiller, 1997)].

Autre facteur de complexité, les échanges avec d'autres modalités sensorielles ou motrices, voire avec l'ensemble du système nerveux. Ils sont nombreux dès le colliculus inférieur (en relation étroite avec le colliculus supérieur), et massifs dans le thalamus et le cortex.

Des facteurs méthodologiques contribuent à brouiller notre compréhension du système. Ce sont par exemple les effets des anesthésiques utilisées dans les études physiologiques, la diversité des modèles animaux, et bien sûr l'impossibilité de faire certaines expériences chez l'espèce qui nous intéresse le plus, l'homme. Certains aspects sont constants chez tous les animaux étudiés (ou à l'intérieur de groupes plus restreints tels que les animaux à sang chaud, les mammifères, les carnivores, ou les primates). D'autres sont d'une grande variabilité, parfois entre individus d'une même espèce. Ainsi, chez l'homme le LSO, spécialisé dans le traitement des disparités binaurales d'intensité (et de temps d'attaque, Joris, 1998) serait-il peu développé, et les noyaux périolivaires seraient diffus (Kahle et al., 1979; Schwartz, 1992) [mais Covey, Vater et Casseday (1991) assurent que LSO est au contraire d'une grande stabilité phylogénétique...].

Un dernier facteur important de la complexité du système est le nombre d'éléments microscopiques en jeu à chaque étape. De Ribaupierre (1997) donne les chiffres suivants pour le néocortex: 40000 neurones/mm², 20000 synapses par neurone, dont 2000 inhibitrices, 9000 excitatrices locales, et 9000 excitatrices lointaines. À noter que la complexité des connexions ne se mesure pas seulement au nombre de synapses: il faut aussi tenir compte du fait qu'elles ont été choisies parmi un nombre plus important encore de connexions *possibles*. On tend parfois à voir dans chaque élément neuronal un élément de circuit au comportement assez sim-

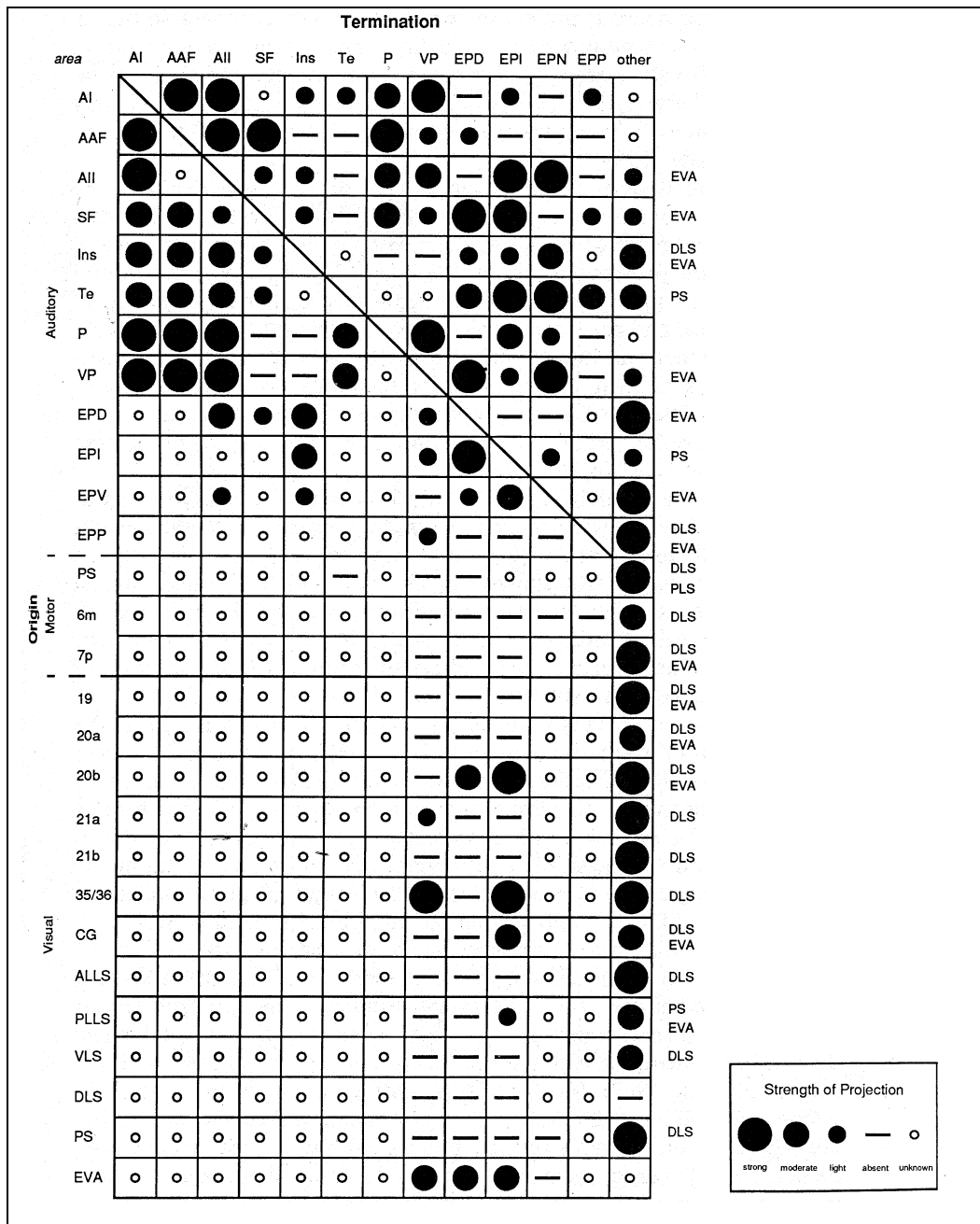
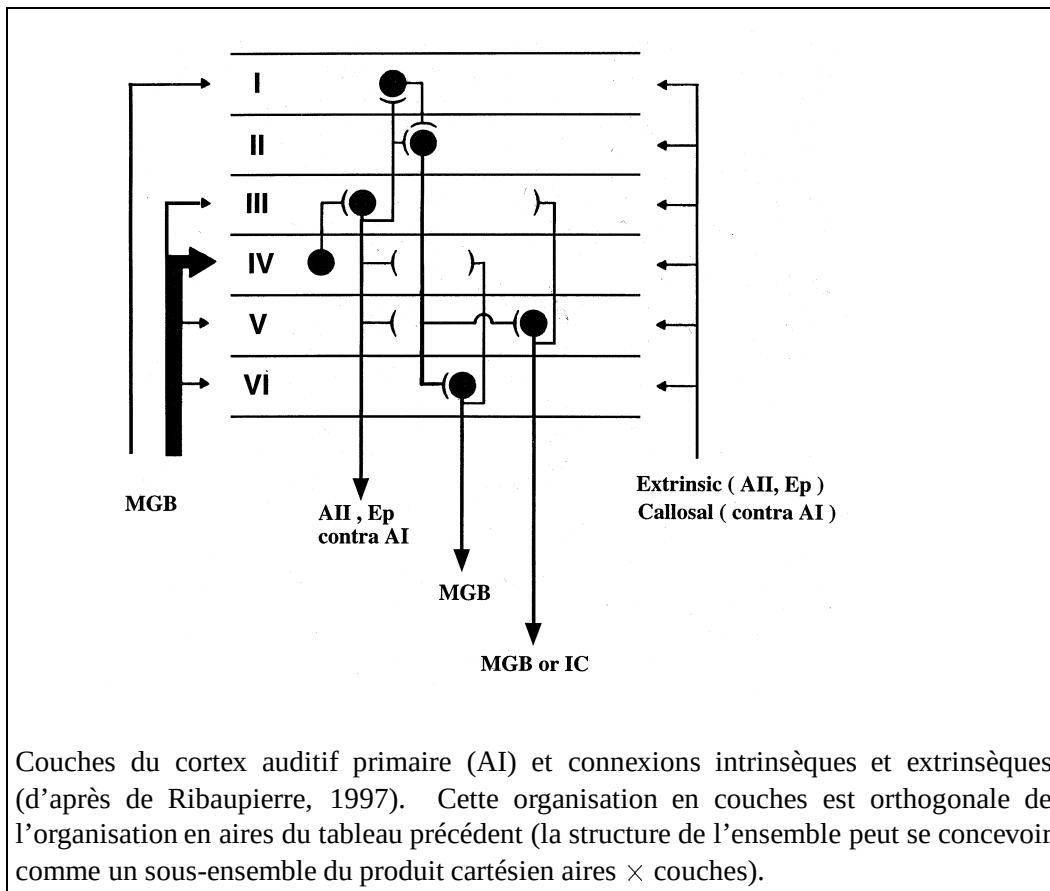


Tableau des connexions cortico-corticales aboutissant sur des aires auditives (d'après Winer, 1992). Ce tableau ne comprend que les connexions ipsilatérales (sont exclues les connexions commissurales). La forme et la taille des symboles indique l'existence et la densité des projections. Ce tableau est reproduit pour illustrer plusieurs points: (1) La complexité structurelle de ce niveau. (2) La multiplicité des connexions entre subdivisions. (3) Le fait que cette connectivité n'en est pas pour autant complète. (4) L'existence d'apports provenant d'autres zones ou modalités. Voir la référence d'origine pour l'explication des symboles.



ple. Cependant si on les considère selon une perspective évolutionnaire, comme les descendants des organismes unicellulaires qui, à un stade de l'évolution, ont convenu de se grouper, puis de se spécialiser pour assurer un rôle particulier au service du groupe (Gould, 1985), on peut s'attendre à un comportement sophistiqué de chaque élément. Une partie de la sophistication de comportement de leurs ancêtres unicellulaires, individus autonomes puis coopérateurs, a pu être conservé par les neurones, notamment lors de leur croissance.

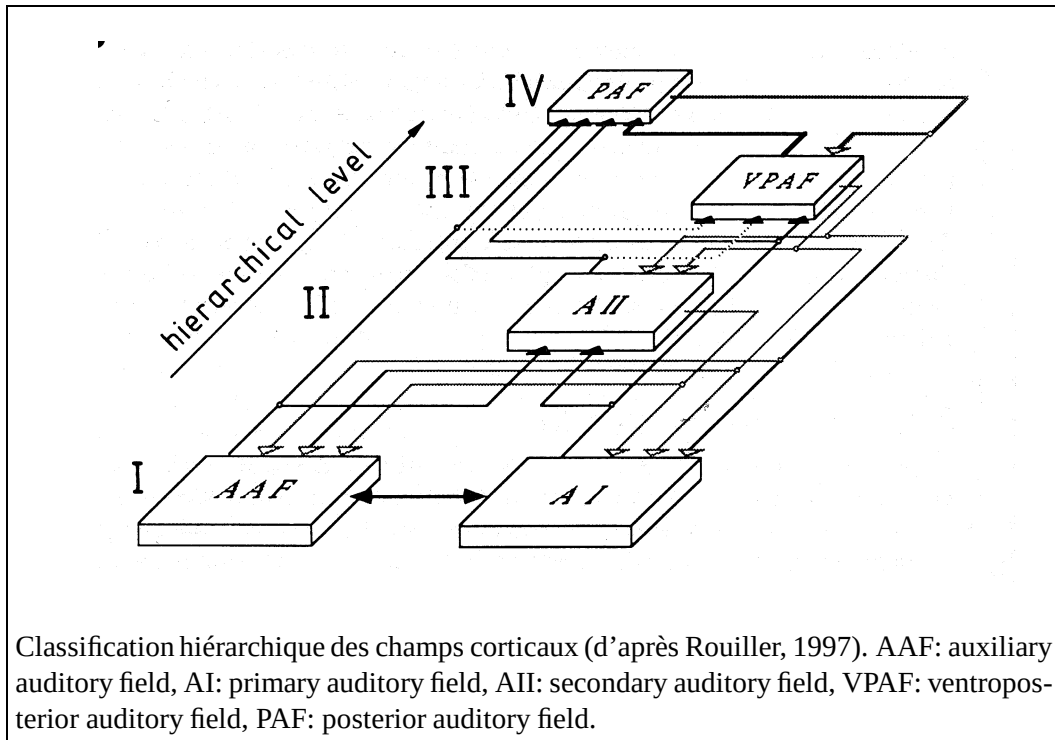
1.5 Conclusion

Pour résumer, les étapes successives de notre description ont révélé une complexité considérable à chaque niveau de description. De nombreuses régularités existent, mais elles ont chacune de nombreuses exceptions, dont le recensement fait obstacle à la compréhension du système. Il faut rendre hommage aux biologistes d'avoir mis au point des techniques d'exploration et de description capables d'appréhender une telle complexité. Dans les sections suivantes je reviens

		Cortical Areas							thalamocortical
		AI	AAF	AII	Ins	Te	EP*	SF	other
Medial Geniculate Body	VENTRAL DIVISION								
	V	1 2 4 6	1 5 6	6	4		1 6		3 7
	Ov								
	Pol								3
	DORSAL DIVISION								
	DS				7				
	D								8
	DD								
	Sg							9 10	8
	VL								
	PL								11
	MEDIAL DIVISION								
	M								12 13

Tableau des connexions entre MGB et cortex (d'après Winer, 1992). Le tableau montre les connexions ascendantes (coin nord-ouest grisé) et descendantes (coin sud-est grisé) entre les divisions de MGB et celles du cortex (dont cortex auditif primaire AI, accessoire AAF, et secondaire AII). Ce tableau est reproduit pour illustrer: (1) la multiplicité des connexions entre cortex et thalamus, (2) leur nature fortement réciproque, du moins en ce qui concerne les aires primaires et accessoires, (3) le fait que cette connectivité n'est pas pour autant complète. Voir la référence d'origine pour l'explication des symboles. Winer (1992) donne deux autres tableaux intéressants: un tableau de la connectivité corticale d'une hémisphère à l'autre (commissurale), et un tableau des projections corticofuges. Ensemble, ils tracent un schéma complexe de la connectique du système auditif au niveau du cortex et du thalamus.

sur certains aspects de cette structure, à la recherche d'éléments qui confortent, ou au contraire affaiblissent, les hypothèses qui sous-tendent mes modèles. Je suis spécifiquement à la recherche d'indices de l'existence de mécanismes *temporels* de traitement du signal, en particulier utilisant l'inhibition. Je commencerai néanmoins par examiner les indices en faveur d'un traitement dans le domaine spectral, pour deux raisons. La première est que les modèles spectraux représen-



tent une alternative qu'il faut garder présente à l'esprit. La deuxième est que, si l'essentiel du traitement se fait dans le domaine temps, il faut trouver une explication à l'ubiquité des représentations tonotopiques.

2 Tonotopie et traitement temporel

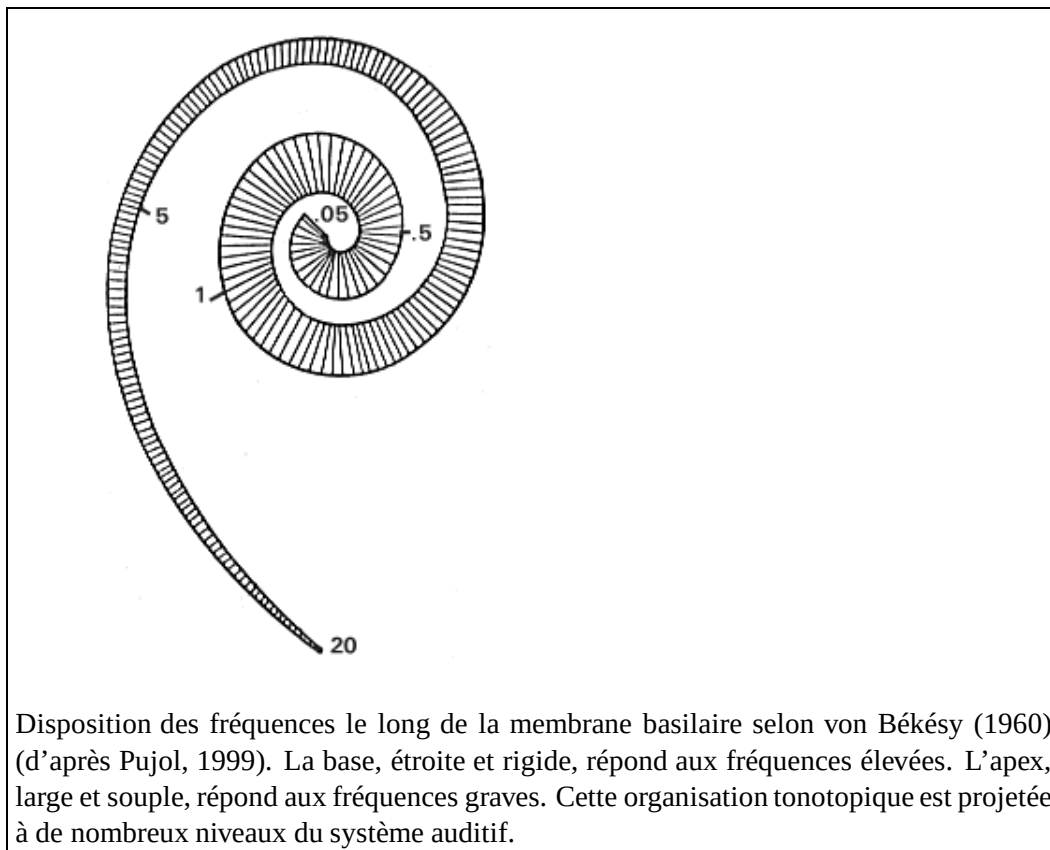
Le chapitre précédent décrivait le système auditif en allant du simple vers le complexe. Le présent chapitre recherche plus particulièrement les indices révélateurs de la nature des traitements auditif. Deux classes d'hypothèse sont en lice: traitements dans le domaine *fréquence*, s'appuyant sur une représentation tonotopique, et traitements dans le domaine *temps*, s'appuyant sur la structure temporelle des trains de décharges nerveuses.

2.1 La tonotopie dans le système auditif

L'idée de *tonotopie* (répartition spatiale des fréquences dans la cochlée, et reproduction de cette organisation à des niveaux centraux) est souvent attribuée à Helmholtz. Elle remonte en fait au moins à Du Vernay (1683):

Enfin cette lame [*la lame spirale osseuse de la cochlee, à laquelle Du Vernay attribuoit les qualités résonnantes qu'on attribue aujourd'hui à la membrane basilaire*] n'est pas seulement capable de recevoir les tremblemens de l'air, mais sa structure doit faire penser qu'elle peut répondre à tous leurs caractères differens ; car étant plus large au commencement de la premiere revolution qu'à l'extremité de la derniere, où elle finit comme en pointe, & ses autres parties diminuant proportionnellement de la largeur, on peut dire que les parties les plus larges pouvant être ébranlées sans que les autres le fissent, ne sont capables que de fremiffemens plus lents qui répondent par conséquent aux tons graves ; & qu'au contraire ses parties les plus étroites étant frappées, leurs fremiffemens sont plus viftes, & répondent par conséquent aux tons aigus , de même les parties les plus larges d'un ressort d'acier font des fremiffemens plus lents, & répondent aux tons graves , et que les plus étroites en font de plus frequens & de plus viftes, & répondent par conséquent aux tons aigus ; de sorte qu'enfin selon les differens ébranlemens de la lame spirale , les esprits du nerf , qui se répand dans la substance reçoivent différentes impressions qui représentent dans le cerveau les diverses apparences des tons.

Les cellules ciliées répondent à des fréquences différentes en fonction de leur position le long de la cochlée. Cette organisation tonotopique est reproduite à tous les niveaux du système auditif central jusqu'au cortex avec un degré variable de précision. Pour qu'il y ait tonotopie, deux conditions doivent être remplies: (a) chaque cellule doit avoir une fréquence caractéristique bien définie, et (b) ces cellules doivent être disposées régulièrement dans l'espace en fonction de cette fréquence. La première condition est nécessaire pour que la seconde ait un sens, mais on peut parfaitement imaginer un ensemble désordonné de cellules sélectives en fréquence, pour lequel le terme de tonotopie ne s'appliquerait pas.



La tonotopie est de qualité variable selon les niveaux, et il est intéressant de considérer de quelles façons cette qualité se dégrade. Une première façon est par élargissement de la courbe d'accord, par exemple par convergence (via une ou plusieurs étapes synaptiques) des activités d'une population de neurones de fréquences caractéristiques diverses. La convergence peut être justifiée par un traitement nécessitant une intégration large-bande, mais elle pourrait aussi être le résultat de simples imperfections de la connectique. Dans les cas extrêmes on observe des courbes d'accord à plusieurs vallées, voire de forme non-fonctionnelle (en forme de courbe fermée, etc.). Dans ces cas la notion de fréquence caractéristique n'a pas de sens univoque. Une deuxième forme de dégradation de la tonotopie est par perte de l'ordonnancement linéaire, sans perte de sélectivité des cellules individuelles. La perte d'ordonnancement linéaire ne signifie pas forcément perte de tout ordre spatial. Licklider (1959) souligne qu'un ensemble de cellules désordonné peut être remis en correspondance avec une dimension linéaire par auto-organisation Hebbienne. À noter que la perte d'ordre spatial au niveau N risque d'accentuer la perte de *sélectivité* au niveau $N + 1$, pour peu que la projection de N à $N + 1$ fasse intervenir une sommation de neurones proches.

D'autres facteurs peuvent affecter la qualité de la tonotopie. Aux niveaux supérieurs, la représentation de la fréquence entre en concurrence avec les représentations émergentes d'autres paramètres (intensité, disparités binaurales, etc.), et le degré de sélectivité observé peut différer selon la valeur de ces paramètres. Il dépend de la présence d'anesthésie, et chez les animaux non-anesthésiés il dépend de l'état de veille (Clarey, 1992). Ainsi, la tonotopie régulière observée dans les MGB et cortex de l'animal anesthésié n'est plus évidente chez l'animal éveillé (de Ribaupierre, 1997).

La simple tonotopie ne suffit pas à la représentation précise d'un spectre. Il faut encore que l'activité puisse représenter l'*amplitude* précise du spectre à chaque fréquence. On a beaucoup glosé sur le fait que les réponses des fibres du nerf auditif ont une dynamique réduite, et saturent aux amplitudes élevées (Sachs et Young, 1979). Néanmoins, l'existence de populations de fibres avec des taux spontanés élevés et une dynamique large, associée à la redondance d'information offerte par le nombre élevé de fibres, pourrait permettre le codage précis de l'amplitude de chaque canal fréquentiel par le nerf auditif sur une large plage de niveaux (Delgutte, 1987). L'information spectrale pourrait alors être extraite à un niveau plus central. Au niveau du noyau cochléaire un type particulier de cellules, les cellules-étoile (stellate), semble spécialisé dans le codage précis de l'amplitude. Leur réponse, de type "chopper", a la forme de trains d'impulsions séparées par des intervalles de durée constante et indépendante de la structure temporelle du stimulus. Cela permet le codage précis (par inverse de la durée de l'intervalle) d'une valeur scalaire, par exemple la valeur du spectre en un point. Ces cellules projettent de façon contralatérale sur VNLL, sur VNTB, LNTB et autres noyaux périolivaires, et sur IC (Oertel, 1999).

2.1.1 Répartition de la tonotopie

La cochlée est organisée tonotopiquement avec fréquences élevées à la base et basses à l'apex. Le nerf auditif a une structure qu'on peut interpréter comme résultant de l'enroulement sur lui-même d'un ruban de fibres organisé tonotopiquement. Les fibres de basse fréquence (provenant de l'apex de la cochlée) sont au centre, celles de haute fréquence (provenant de la base) à la périphérie.

L'organisation tonotopique se retrouve dans la projection du nerf auditif dans le noyau cochléaire (CN): fréquences basses représentées ventralement, et hautes dorsalement (Cant, 1992). Ceci vaut tant pour les nombreuses fibres de type I en provenance des CCI, que pour les quelques fibres de type II en provenance des CCE (Ryugo, 1992). La tonotopie est nette dans toutes les divisions de CN (AVCN, PVCN, DCN), quoique dans le DCN la complexité des traitements, et la complexité des courbes d'accord qui en résultent, rendent la définition d'une fréquence caractéristique plus difficile.

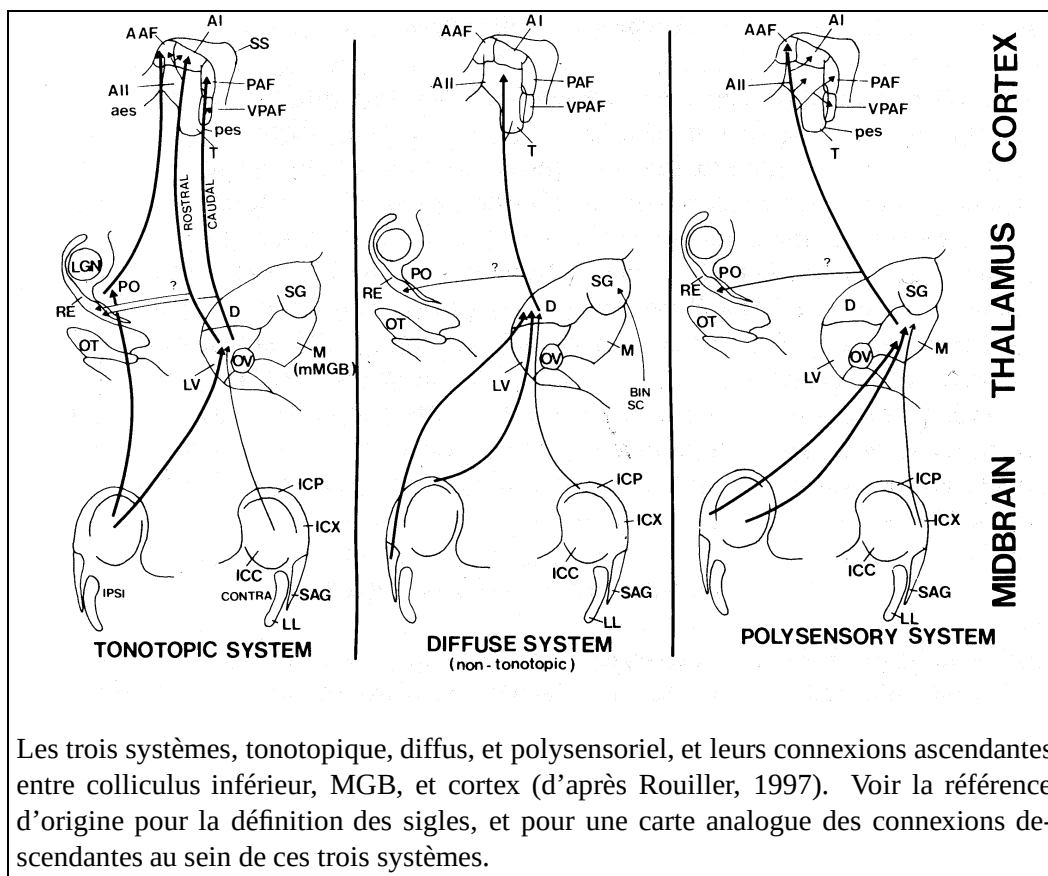
Au niveau du complexe olivaire supérieur, MNTB, LSO et MSO sont tous trois organisés tonotopiquement. Les hautes fréquences sont relativement mieux représentées dans MNTB et LSO (réputés spécialisés dans l'exploitation de différences binaurales d'intensité), et les basses fréquences mieux représentées dans MSO (spécialisé dans les disparités binaurales de temps d'arrivée). L'importance relative de ces différents noyaux varie d'ailleurs selon les espèces, en particulier selon que la taille de la tête favorise l'utilisation de l'un ou l'autre type de disparité binaurale (Heffner et Heffner, 1992).

Parmi les noyaux périolivaires, VNTB et DMPO sont organisés tonotopiquement (Helfert et Aschoff, 1997), et il en est de même des voies olivocochléaires éfférentes médiane (MOC) et latérale (LOC), aussi bien en ce qui concerne leur projection vers la cochlée que celle vers CN. La tonotopie est absente ou inconnue dans les autres noyaux périolivaires.

Au niveau du lemniscus latéral (LL), le noyau dorsal (DNLL) est tonotopiquement organisé, mais non les noyaux ventraux (VNLL) et intermédiaires (INLL) dont les cellules ont des courbes d'accord larges (Helfert et Aschoff, 1997) (voir cependant Malmierca, 1998).

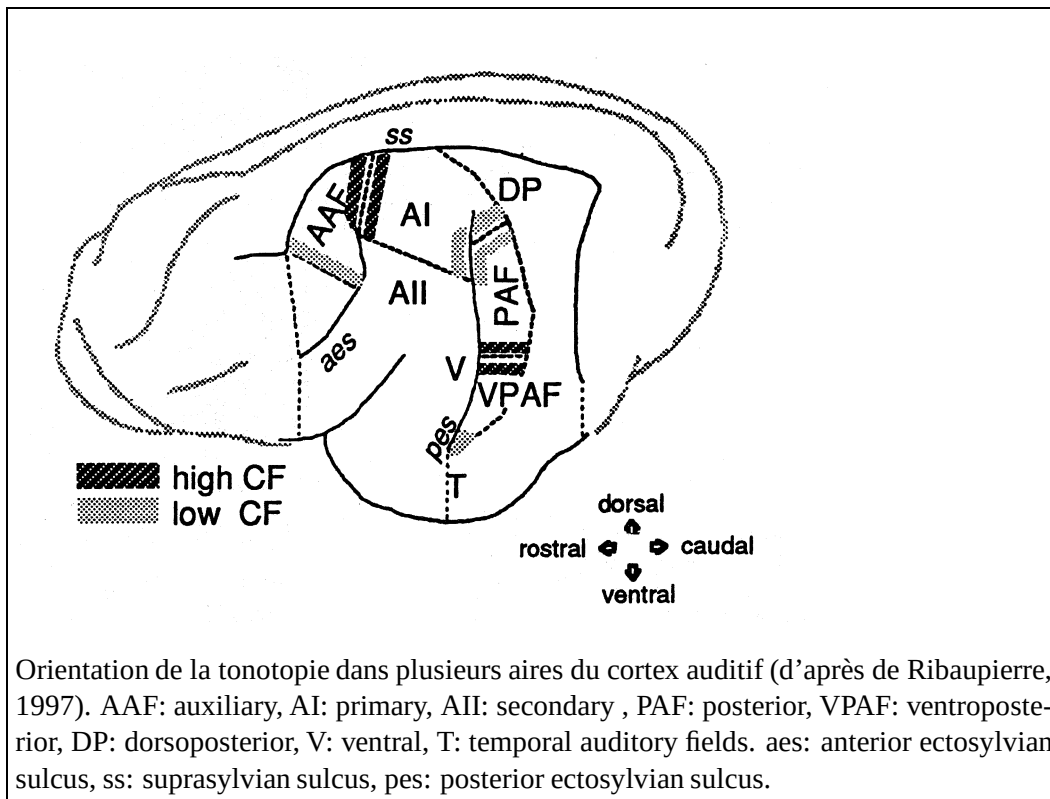
Au niveau du colliculus inférieur, le noyau central (ICC) est organisé tonotopiquement, avec une structure laminaire faite de lames isofréquence superposées, avec les fréquences basses situées de façon dorsolatérale, et les fréquences élevées de façon ventromédiane. Dans le plan d'une lame les cellules ont la même fréquence caractéristique, mais leur sélectivité serait meilleure au centre et progressivement moins bonne dans les zones concentriques qui l'entourent. Les lames étant trop épaisses pour permettre une représentation fréquentielle fine, il a été proposé qu'il existe en outre un gradient tonotopique fin dans le plan de chaque lame. La disposition en zig-zag des fréquences dans cet ensemble rappellerait le balayage d'un tube cathodique. Si cela est le cas, cette représentation tonotopique fine est en concurrence avec celle d'autres dimensions censées être codées selon des axes perpendiculaires à l'axe tonotopique: temps de latence, sensibilité, fréquence de modulation préférentielle (BMF), disparités binaurales, durée (Ehrlich et al, 1997), modulation de fréquence (Casseday et al., 1997), variations temporelles de disparité binaurale (Spitzer et Semple, 1998), etc., ce qui implique soit des corrélations entre ces dimensions, soit une sorte de "multiplexage" des représentations dont on comprend mal la nature (Irvine, 1992). Outre le noyau central ICC, le cortex dorsal du colliculus inférieur et la projection depuis le cortex auditif AC qui l'alimentent seraient organisés tonotopiquement (Oliver et Huerta, 1992). La tonotopie est absente (ou inconnue) dans les autres noyaux du colliculus inférieur.

Au niveau du thalamus et du cortex, Rouiller (1997) et de Ribaupierre (1997) distinguent trois systèmes: tonotopique, diffus, et polysensoriel. Il y a une ségrégation assez nette entre les trois: les connexions réciproques entre cortex et thalamus, ou commissurales d'un hémisphère cortical à l'autre, se font de préférence



à l'intérieur du même système. Le premier système comprend, comme son nom l'indique, des zones organisées tonotopiquement dans le thalamus: la division ventrale du corps genouillé médian (vMGB) et la partie latérale du noyau postérieur (PO). Dans le cortex auditif il comprend les champs antérieur (AAF), primaire (AI) et postérieur (PAF). Chez l'animal anesthésié, l'organisation tonotopique est relativement stricte pour PO et la moitié antérieure de vMGB dans le thalamus, ainsi que pour AAF et AI dans le cortex. Elle est moins stricte pour PAF et la moitié postérieure de vMGB. Chez l'animal éveillé les courbes d'accord sont plus complexes et la disposition plus désordonnée. Le système diffus, par définition, n'est pas tonotopique, mais dans le système polysensoriel on distingue une organisation tonotopique dans la partie antérieure de la division médiane du MGB (mMGB).

Au niveau du cortex on rencontre des "cartes tonotopiques" multiples. Leur nombre varie selon l'espèce, et aussi peut-être selon l'acharnement des chercheurs à les trouver (Clarey, 1992). Une particularité est que des cartes voisines sont généralement aboutées par la même extrémité de l'échelle des fréquences, de façon à ce que la fréquence varie continuellement lorsqu'on passe d'une carte à



l'autre, en changement simplement de sens de variation.

Lorsqu'on progresse de la périphérie au centre on rencontre donc des marques d'une organisation tonotopique de façon répétée. Dans certains cas la tonotopie est sous-tendue par une structure laminaire. Par exemple, dans ICC le champ dendritique des cellules principales est en forme de disque orienté parallèlement à la lame qui contient les cellules de même fréquence caractéristique. L'épaisseur de la lame (70 à 150 μm) fait que l'ICC (épaisseur 4 mm) ne peut contenir qu'un nombre limité de lames. Ehret (1997) établit un parallèle entre les lames de ICC et les bandes critiques de la psychoacoustique, mais Brugge (1992) met en garde contre une interprétation aussi simpliste. La structure laminaire révèle des bandes contiguës distinctes, ce qui ne correspond pas à la phénoménologie de la bande critique en psychoacoustique.

La tonotopie existe à de nombreux niveaux, de la cochlée au cortex. Cette ubiquité doit néanmoins être relativisée. Un, il existe de nombreuses zones non-tonotopiques, surtout aux niveaux supérieurs. Deux, une zone donnée peut comprendre divers types de cellules, dont certaines seulement sont organisées tonotopiquement (selon leurs degrés d'activité relatifs, ou la facilité d'enregistrement des différentes cellules, la zone pourrait apparaître comme strictement tonotopique

ou au contraire dénuée de toute tonotopie). Trois, le degré de tonotopie dépend des critères adoptés, et peut varier selon les conditions expérimentales (amplitude des stimuli, anesthésie, etc.). Le chercheur est soumis à une pression qui l'encourage à constater la présence d'une tonotopie. Il explorera patiemment - c'est tout à son honneur - l'espace des paramètres jusqu'à en trouver les indices.

2.1.2 Spéculations sur le sens de la tonotopie

La multiplicité des cartes tonotopiques à travers le système auditif peut s'interpréter en faveur d'une théorie spectrale du traitement auditif. On peut aussi au contraire s'étonner de la répétition de cette représentation à des niveaux multiples: n'y a-t-il donc pas progrès d'une étape à l'autre, de récapitulation? On ne s'attend pas à ce que cette représentation relativement primitive persiste jusqu'au cortex, au lieu de céder la place à des représentations plus abstraites. Il est intéressant de rechercher d'autres explications à l'ubiquité de la tonotopie dans le système nerveux auditif.

Une première hypothèse est que l'organisation tonotopique est un épiphénomène, manifestation remarquable d'un principe banal, par exemple le résultat de contraintes de croissance (Thompson, 1917). La tonotopie périphérique est liée à l'analyse fréquentielle de la cochlée, mais celle des niveaux supérieurs existerait simplement parcequ'il "eut été plus compliqué qu'il en soit autrement", et seul un Bernardin de Saint Pierre y chercherait un sens plus profond.¹ Cet argument est symétrique de celui de Whitfield (1978) pour qui c'est la structure *temporelle* des décharges nerveuses qui est épiphénomène.

Une deuxième hypothèse est que la tonotopie est utilisée pour guider l'organisation lors de l'ontogénèse, ou la réorganisation après un traumatisme (Clarey, 1992). On sait par exemple que la qualité de la tonotopie s'affine avec le développement (Sanes et Rubel, 1988). La régularité spectrale de nombreux sons, associée à la résolution spectrale limitée de la cochlée, entraînent une corrélation de l'activité de canaux voisins qui pourrait faciliter le repérage des défauts d'ordre. Selon cette hypothèse, la tonotopie serait l'analogue de l'étiquetage des lignes dans un central téléphonique, ou de l'ordre alphabétique d'un dictionnaire. Une fois le câblage fait, le fonctionnement du système suivrait d'autres principes, mais la tonotopie pourrait subsister dans certains états particuliers. Cela pourrait expliquer par exemple la labilité de la tonotopie de vMGB chez l'animal éveillé.

Une troisième hypothèse est que le système auditif traite essentiellement la *structure temporelle* de l'activité nerveuse issue de la cochlée, mais qu'il opère ce traitement en parallèle sur différents canaux fréquentiels. L'avantage, dans une optique de ségrégation de sources, est que les divers canaux diffèrent dans leur

¹Bernardin de Saint Pierre voyait dans les marques sur la peau des melons, pratiques pour les partager en quartiers, la preuve de l'existence d'un Dieu bienveillant

sensibilité à des bruits parasites (supposés concentrés dans une partie restreinte du spectre). Chaque canal peut alors être pondéré selon le degré de bruit qui l'affecte, c'est à dire selon la fiabilité des informations qu'il porte. La sélectivité observée jusqu'au cortex serait le support de ce mécanisme de ségrégation. Cette hypothèse n'implique pas forcément une disposition *régulière* (tonotopie), mais celle-ci pourrait s'expliquer soit comme épiphénomène (conséquence d'une croissance régulière), soit par l'utilité qu'il y aurait à pouvoir grouper des canaux de fréquence voisine à l'issue des traitements intra-canal.

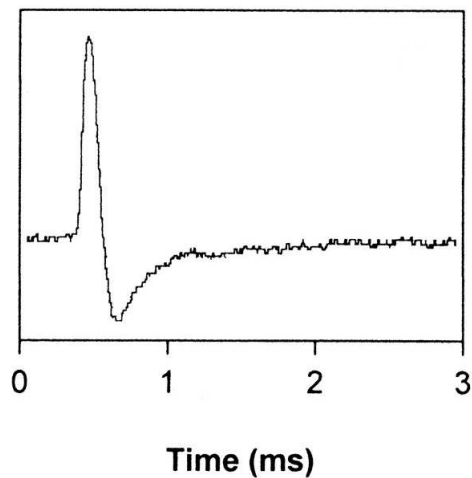
Pour résumer, la tonotopie s'observe à tous les niveaux du système auditif, mais il n'est pas obligatoire d'y voir forcément la preuve d'une représentation purement spectrale de l'information auditive. Elle peut s'expliquer aussi comme servant à la ségrégation des informations provenant de sources concurrentes par la pondération différentielle de différents canaux fréquentiels. Néanmoins, l'hypothèse selon laquelle le traitement auditif opère sur des représentations spectrales reste largement acceptée.

2.2 L'information temporelle

2.2.1 Répartition dans le système auditif

Les décharges naissent dans les dendrites qui innervent les cellules ciliées internes, et se propagent le long des axones qui constituent le nerf auditif. Chaque impulsion a une durée totale de l'ordre de la milliseconde, mais sa forme est stéréotypée et son instant d'apparition peut être défini (sinon mesuré) avec une résolution bien plus fine, de l'ordre de la dizaine de microsecondes. La probabilité de décharge suit approximativement une version redressée (simple alternance) des mouvements de la membrane basilaire, ce qui imprime à la statistique des trains d'impulsions une structure temporelle qui reflète celle du son.

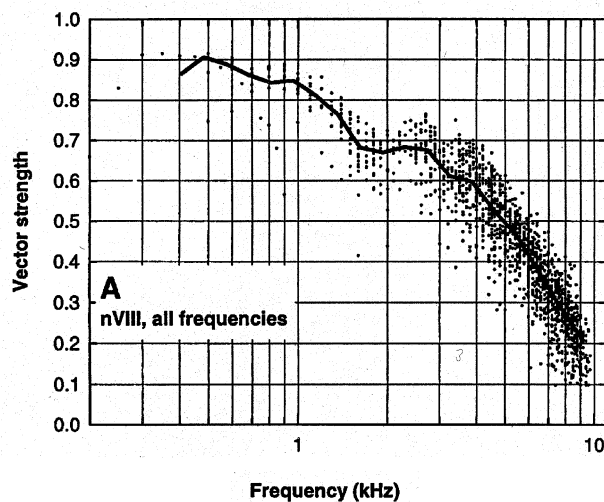
Chaque CCI est innervé par 10 à 20 fibres. Chez le mammifère la population n'est pas homogène (60-65% ont un taux de décharge spontané élevé, un seuil faible et une dynamique réduite, et les 35-40% qui restent un taux de décharge spontané moyen ou faible, un seuil élevé, et une dynamique large). On peut considérer que le mouvement en chaque point de la membrane est traduit de façon assez précise par un codage d'ensemble, version stochastique du codage "en volées" imaginé par Wever et Bray (1930a,b). Pour autant qu'on puisse imaginer ou mesurer (Johnson et Kiang, 1976), les processus stochastiques de fibres différents sont statistiquement indépendants, la seule corrélation étant celle résultant d'une excitation mécanique commune. On ne peut pas (ou difficilement) enregistrer ces fibres simultanément, mais on peut enregistrer la réponse d'une seule fibre à des présentations répétées du stimulus. Moyennant une hypothèse raisonnable



Tension électrique enregistrée par une microélectrode placée dans une fibre du du nerf auditif de la chouette effraie (*Tyto Alba*) lors de la décharge de la fibre (d'après Köppl, 1997a). Chez cette espèce la synchronisation des décharges persiste à une fréquence particulièrement élevée (stimulis sinusoïdaux de 9 kHz).

d'indépendance statistique entre présentations, et celle d'homogénéité de la population de fibres, le résultat obtenu devrait être le même selon qu'on enregistre (a) une population de N fibres ou (b) la même fibre avec N répétitions du stimulus (Delgutte, 1996). La réponse d'une fibre à plusieurs stimuli répétés mesurée par le physiologiste remplace celle, quasi-impossible à mesurer, de plusieurs fibres semblables à un stimulus unique.

La précision temporelle peut s'apprécier de plusieurs façons. La mesure la plus courante est le *coefficient de synchronisation* en réponse à une sinusoïde, mesuré à partir de l'histogramme de période. C'est le coefficient fondamental de la série de Fourier normalisé par division par le taux moyen. Il vaut 0.0 si l'histogramme est plat, et 1.0 s'il a la forme d'une impulsion. Dans le nerf auditif, le coefficient est élevé (0.8) pour les fréquences inférieures à 1 kHz. À partir de 1 ou 2 kHz le coefficient diminue, et tend vers zéro au delà de 4 à 6 kHz (Johnson, 1980). La perte de synchronie a plusieurs origines. Une première est une imprécision temporelle dans la production des décharges ("jitter"), ou leur transport (variation de vitesse de conduction). L'imprécision peut aussi avoir une composante instrumentale (variations de l'instant de déclenchement). Néanmoins l'origine la plus importante semble être le filtrage passe-bas opéré dans la cellule ciliée du fait de la capacité de membrane (Russel et Palmer, 1986). Ce filtrage diminue l'amplitude de la composante alternative du potentiel intracellulaire relativement à la composante continue, ce qui diminue la composante variable de la



Coefficient de synchronisation en fonction de la fréquence mesurée chez la chouette effraie (d'après Köppl, 1997b). On observe un "plateau" entre 2 et 3 kHz qui est spécifique de cette espèce, et pourrait refléter les effets d'une spécialisation pour la synchronie aux fréquences élevées. On ne voit pas de plateau analogue dans les données pour les mammifères tels que le chat, pour lesquels la synchronie n'est pas mesurable au delà de 4-6 kHz. (Johnson, 1980).

probabilité de décharge, relative à sa composante constante.

De la perte de synchronie au delà de 4-6 kHz, il résulte que les fibres dont la CF est plus élevée ne répondent pas de façon *synchronisée* aux fréquences auxquelles elles sont le plus sensibles. Elles peuvent néanmoins se synchroniser à des tons de fréquence plus basse, moyennant un niveau sonore plus élevé. Elles peuvent aussi se synchroniser à des *modulations d'amplitude* d'une porteuse dépassant les 4-6 kHz. La fréquence limite de réponse à ce type de modulation est néanmoins plus faible (d'environ 0.8 octave) que pour la synchronie à un son pur.

La perte de synchronie au delà de 4-5 kHz pose un problème aux modèles temporels. Si pour traiter des fréquences supérieures il faut faire appel à des mécanismes spectraux, l'hypothèse temporelle perd une partie de son intérêt. À cette critique on peut opposer deux sortes de réponse. La première est que le codage temporel est utilisable de 16 à 4000 Hz, soit huit octaves sur les dix que nous pouvons entendre. Ne manquent que deux octaves: le problème n'est pas si grave. Précisément, on observe en psychoacoustique une transition vers 4-5 kHz pour les phénomènes liés à la hauteur tonale (Demany, 1986). Au delà de cette limite, les seuils de discrimination s'élèvent et la perception du chroma se dégrade. D'autres phénomènes ont des limites plus basses. Hartmann (1990) a ainsi observé que la détection d'inharmonicité d'un partiel se dégrade rapidement entre 2 et 3.5 kHz.

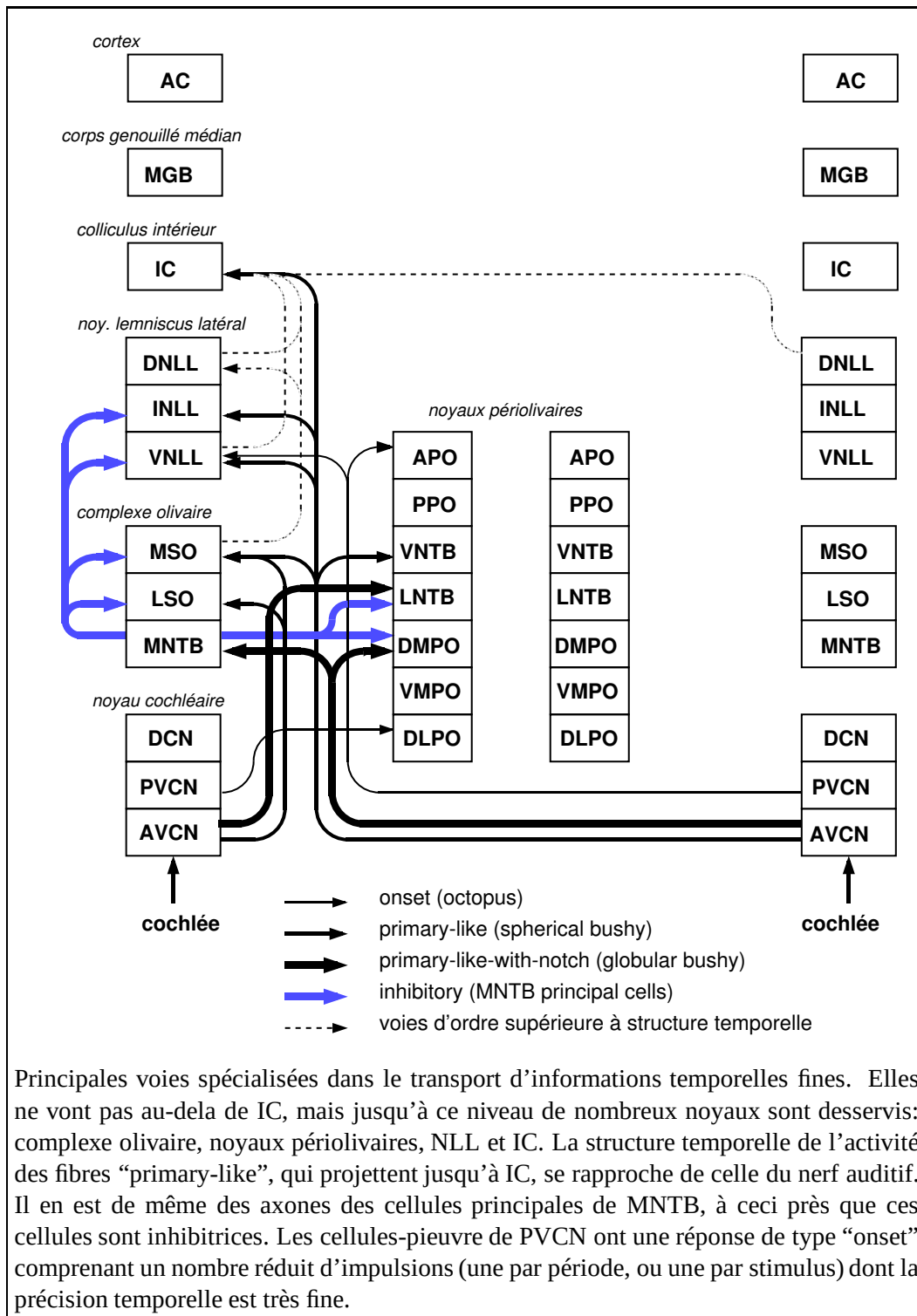
Quant aux phénomènes d'interaction binaurale, tels que le démasquage binaural (BMLD) ou les phénomènes de hauteur binaurale, ils ont une limite de l'ordre de 1 à 1.5 kHz (Haft et Trahiotis, 1997).

La deuxième réponse fait valoir que la perte de synchronie au delà de 5 kHz n'entraîne pas nécessairement que la période correspondante (200 μ s) soit la limite de résolution temporelle. L'écart-type de la latence de réponse de certaines cellules de type "onset" du noyau cochléaire est inférieure à 100 μ s (Rhode et Greenberg, 1992). Chez l'homme, le seuil de disparité temporelle binaurale de 6 μ s (Irvine, 1992) laisse à penser que la limite de synchronie pourrait être due, non pas à une imprécision temporelle, mais à une difficulté de concilier précision et répétition régulière. On pourrait aussi spéculer que la synchronie s'affine par un mécanisme d'adaptation active (par exemple par contrôle efférent des CCE), qui pourrait ne pas être opérationnelle chez l'animal anesthésié. On observe chez certains oiseaux une limite de synchronie plus élevée, par exemple 9 kHz chez la chouette effraie (Carr et Konishi, 1990, Köppl, 1997a,b).

La limite de synchronie s'abaisse lorsqu'on s'élève dans le système auditif. Dans le noyau cochléaire, la limite est d'environ 3 kHz pour les cellules "prima-rylike" et "onset", et 1-2 kHz pour les "onset choppers" (Romand et Avan, 1997).

Les cellules-pieuvre du PVCN ont une réponse de type "onset" qui a la forme simplifiée d'une impulsion unique par période. Cela se traduit par des coefficients de synchronisation proches de 1.0, plus élevés que dans le nerf auditif. On en déduit parfois qu'il y a "amélioration de la synchronie", mais il s'agit là d'une illusion, étant donné qu'elle s'accompagne d'un appauvrissement de la structure temporelle fine intra-période. Les cellules-pieuvre du PVCN projettent via des axones myélinisés et synapses de type "calyce de Held" sur le VNLL contraléral, et noyaux périolivaires (Oertel, 1999). La projection se fait sur une sous-région de VNLL qui est particulièrement bien représentée chez l'homme. Les cellules cibles présumées (cellules globulaires) y représentent 38 % des cellules de VNLL, contre 4% chez le chat (Adams, 1997).

La synchronie des cellules du complexe olivaire (MNTB, LSO, MSO) est semblable à celle de leurs afférents du noyau cochléaire (cellules de type "bushy" du AVCN). Ces cellules opèrent un traitement de signal de nature instantanée, dont le résultat conserve généralement une structure temporelle fine. MNTB sert de simple relais qui transforme le signal excitateur des cellules "bushy" globulaires de AVCN en signal inhibiteur. MSO opère une détection de coïncidence (à base d'excitation), et LSO une détection d'anticoincidence (à base d'inhibition). Le résultat de ces traitements est lissé lorsqu'il est relayé dans le colliculus inférieur, où on constate la même forme de sensibilité à des stimuli binauraux qu'au niveau de SOC, mais sans la synchronie fine (Joris et Yin, 1998; Joris, 1996; Batra et al., 1989, 1997a,b). Dans le meilleur des cas, la synchronie qu'on observe ne dépasse pas 1.2 kHz dans le colliculus inférieur, et 1 kHz dans le thalamus (Rouiller,



1997). Dans le cortex la limite est plus basse, de l'ordre de 100 Hz (Clarey, 1992). Comme pour la tonotopie, les limites de synchronie dépendent des critères employés. Ceci est particulièrement vrai des niveaux supérieurs où les réponses sont complexes, diverses, labiles, et sensibles aux anesthésiques (Kuwada et al., 1989).

Comme pour la tonotopie, il existe une pression professionnelle pour "trouver de la synchronie" qui peut conduire à un biais en sa faveur. Inversement, plusieurs facteurs peuvent avoir conduit à une sous-représentation de la synchronie:

- L'anesthésie utilisée dans la plupart des expériences modifie les réponses temporelles, et peut masquer les effets d'inhibition, soit en l'augmentant comme dans IC (Kuwada et al., 1989; Batra et al., 1997), soit en la diminuant comme dans CN (Romand et Avan, 1997).
- La facilité d'enregistrement varie selon l'emplacement, la morphologie et les caractéristiques électriques des neurones ou fibres. La présence de grosses cellules sans synchronie peut masquer la présence de petites cellules ou fibres synchronisées dans une étude de population, ou lors d'un enregistrement de fibres multiples avec la même électrode. Dans certains cas des champs électriques parasites sont un obstacle, par exemple dans MSO ou CN (Yin et Chan, 1988; Joris et al., 1994).
- La synchronie présente à un niveau peut être projetée (donc présente) au niveau suivant sans forcément y être visible. Cela sera le cas par exemple si cette projection se fait via des fibres fines. On en conclue que la synchronie est *potentiellement disponible* aux étages immédiatement supérieurs à celui où elle est *constatée*.

En résumé, le système nerveux auditif comprend des voies spécialisées dans la transmission fiable de la structure temporelle fine. Ces voies desservent de nombreux niveaux entre la cochlée et le colliculus inférieur. La synchronie de la réponse à un son périodique est limitée à 4-6 kHz dans le nerf auditif, et cette limite diminue lorsqu'on s'élève dans le système. Cependant la période correspondante (200 μ s pour le nerf auditif) ne définit pas forcément la limite de résolution temporelle d'événements non-répétitifs. La section suivante détaille certaines spécialisations qui semblent motivées par la nécessité d'un transport ou traitement précis des informations temporelles.

2.2.2 Spécialisations en faveur du traitement temporel

Sur le plan anatomique, certains traits semblent être associés à une spécialisation pour la transmission temporelle. Les *calyces de Held* et synapses assimilées as-

surent une transmission sûre et temporellement précise de chaque impulsion. Ces synapses sont observées dans AVCN entre fibres du nerf auditif et cellules de type "bushy", et entre les fibres issues de ces cellules et les cellules-relais du MNTB (Joris, 1996). Les cellules de MSO et LSO reçoivent des synapses sèches de ces fibres, et les cellules de LSO reçoivent en outre des synapses sèches des cellules de MNTB (Schwartz, 1992). Cette spécialisation synaptique pour le traitement temporel permet aux noyaux du complexe olivaire supérieur d'exploiter les disparités temporelles binaurales.

Des synapses de type calyce sont signalées aussi dans le noyau ventral du lemnius latéral (VNLL), à l'extrémité des fibres provenant des cellules "pieuvre" (octopus cells) du noyau cochléaire (PVCN) et des cellules-relais du MNTB (Schwartz, 1992). Des cellules spécialisées dans la transmission temporelle fine (morphologie semblable aux cellules "bushy", innervation par une synapse de grande surface) sont aussi signalées dans le sous-noyau posteroventral du noyau latéral du corps trapezoidal (pvLNTB) (Rowland et Spirou, 1998; Helfert et Aschoff, 1997).

Les axones myélinisés et de fort diamètre transportent les impulsions avec un temps de latence court (et donc sans doute peu variable). C'est le cas d'au moins quatre groupes de fibres:

- Les fibres de type I du nerf auditif projettent sur les cellules de type "bushy" du noyau cochléaire.
- Les fibres issues des cellules de type "bushy" projettent vers MSO, LSO, et surtout MNTB (Joris, 1996), comme noté ci-dessus. Après branchement ces mêmes fibres projettent sur certains noyaux périolivaires (LNTB, VNTB, NCAT) (Schwartz, 1992, Romand et Avan, 1997), le noyau ventral du lemnius latéral (VNLL), et le noyau central du colliculus inférieur (ICC).
- Les cellules principales de MNTB projettent sur LSO, comme noté ci-dessus, et aussi sur VNLL et les noyaux périolivaires DMPO, VMPO (Schwartz, 1992), LNTB, VNTB, et MSO (Helfert et Aschoff, 1997). La voie efférente olivocochléaire médiane qui part de MNTB vers le CN et la cochlée emprunte aussi des fibres myélinisées (Warr, 1992).
- Les fibres issues des cellules "pieuvre" du PVCN qui projettent dans VNLL sont myélinisées (Schwartz, 1992). Elles projettent aussi dans les noyaux périolivaires APO, DMPO et DLPO (Helfert et Aschoff, 1997).

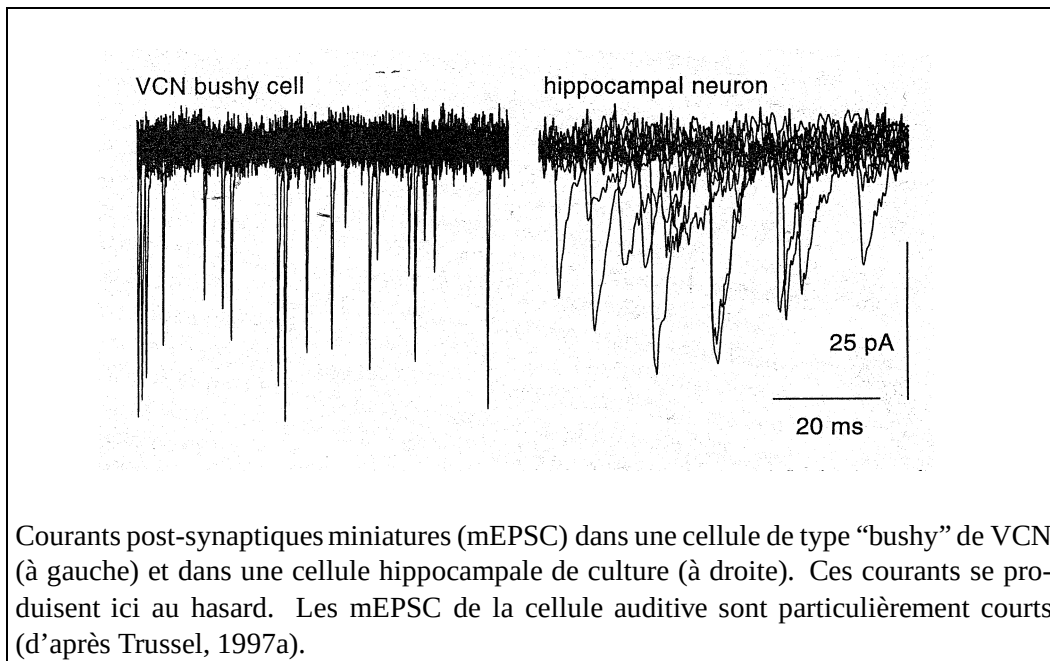
La transmission précise d'informations temporelles fait intervenir des mécanismes membranaires post-synaptiques spécialisés qui (a) limitent dans le temps la durée d'un EPSP supraliminaire de façon qu'il ne produise qu'une seule et unique

décharge, (b) stabilisent le temps de latence entre l'événement pré-synaptique et la décharge, pour éviter l'estompage des patterns temporels, et (c) raccourcissent le temps de récupération de la cellule pour que des décharges puissent se succéder à une cadence rapide (Brew and Forsythe, 1995, Sabatini et Regehr, 1999).

Ces mécanismes membranaires s'appuient sur des canaux à potassium (K^+) spécialisés. Des canaux vulnérables au 4-aminopyridine (4-AP) assurent à la membrane des propriétés non-linéaires dont notamment une forte augmentation de la conductivité en réponse à une dépolarisation. Ces canaux sont de deux sortes au moins, qui se distinguent par leur cinétique et leur sensibilité à des toxines spécifiques (Brew and Forsythe, 1995; Smith, 1995; Banks et Smith, 1992). Les fortes conductivités assurent des constantes de temps réduites, mais il en découle que des courants élevés sont nécessaires pour que soit atteint le seuil (en potentiel) de décharge. Cela expliquerait la taille exceptionnelle des synapses spécialisées du type calyce de Held, capables de lâcher une dose massive de neurotransmetteur (Oertel, 1983). Ces caractéristiques membranaires spécialisées se rencontrent dans les cellules de type "bushy" et "octopus" du noyau cochléaire (Wu et Kelly, 1992), dans les cellules principales de MNTB (Brew and Forsythe, 1985) et de MSO (Smith, 1995), et dans les cellules globulaires de VNLL (Wu, 1999).

Banks et Smith (1992) rapportent que, dans les cellules principales de MNTB, les constantes de temps varient avec le potentiel de repos: une dépolarisation raccourcit l'événement post-synaptique, tout en rapprochant la membrane de son seuil de décharge. Le potentiel de repos dépend de l'équilibre des afférences. Hormis les calyces de Held, le corps et les dendrites des cellules principales de MNTB reçoivent d'autres synapses excitateurs et inhibiteurs. On pourrait spéculer que la résolution temporelle est affinée par un mécanisme qui ajuste le potentiel de membrane à la limite de la décharge spontanée, dans la zone où la cinétique est la plus rapide (Köppl, 1997b; Yang et al., 1999). La sensibilité éventuelle de ce mécanisme à l'anesthésie diminuerait les chances d'observer des patterns de coïncidence normaux.

Outre les caractéristiques post-synaptiques, la cinétique des canaux à calcium dans la cellule présynaptique est importante pour une transmission synaptique rapide et temporellement précise (Sabatini et Regehr, 1999). Le neurotransmetteur des synapses excitatrices rapides est probablement le glutamate, et les récepteurs correspondants de type AMPA (α -amino3-hydroxy-5-methyl-4-isoazolepropionate), en particulier l'isoforme D ($\text{GluR-D}_{\text{flip}}$), la plus rapide (Trussel, 1997a,b). Le neurotransmetteur des synapses inhibitrices rapides est probablement la glycine (Trussel, 1997b). Le neurotransmetteur est lâché sous forme de vésicules élémentaires, qui produisent chacune un potentiel postsynaptique "miniature" (mEPSP). Dans la limite d'une approximation de sommation linéaire, l'EPSP peut se concevoir comme la convolution du mEPSP avec un train d'impulsions décrivant les temps d'arrivée des vésicules sur la membrane post-synaptique (Sabatini et



Regehr, 1997; Trussel, 1997a). Pour que le EPSP soit temporellement précis, il faut que le mEPSP soit court *et* que les vésicules arrivent en groupe serré.

En résumé, au traitement et le transport d’informations temporelles précises sont associées des propriétés particulières des cellules, axones et synapses. La rapidité et la fiabilité de transmission synaptique fait intervenir des propriétés particulières des membranes pré- et post-synaptiques. Ces propriétés se rencontrent à des niveaux multiples dans le tronc cérébral, et débordent largement les limites traditionnellement assignées au traitement temporel binaural (circuit AVCN-MSO du modèle de Jeffress). Malgré la présence massive de ces structures spécialisées, le neurophysiologiste hésite sur le sens à accorder à l’information temporelle dans le système auditif. Il est tributaire pour cela de l’existence de *modèles*. La prochaine section recense plusieurs modèles qui exploitent la structure temporelle, ainsi que les données anatomo-physiologiques éventuelles qui les confortent.

2.2.3 Modèles

Coincidence et traitement corrélatif Deux modèles se distinguent dans l’histoire des modèles de traitement auditif temporel: le modèle de localisation de Jeffress (1948) et le modèle de hauteur tonale de Licklider (1951, 1956, 1959, 1961). Tous deux s’appuient sur le calcul de *fonctions de corrélation*, à l’aide de réseaux de lignes à retard et détecteurs de coincidence. Le premier de ces deux modèles cal-

cule la fonction de corrélation binaurale, le second la fonction d'autocorrélation monaurale. Chacun a donné naissance à une famille de modèles dérivés, enrichis plus tard de modèles de *ségrégation de sources* binaurale (Lyon, 1983) ou monaurale (Weintraub, 1985, Meddis et Hewitt, 1992) qui ont inspiré à leur tour des modèles récents d'"analyse de scène auditive computationnelle" (CASA) (Cooke, 1991; Brown, 1992; de Cheveigné, 2002). Il a aussi été proposé que l'autocorrélation serve de support à la reconnaissance des timbres de voyelles (Meddis et Hewitt, 1992; de Cheveigné, 1997). La corrélation est donc un mécanisme d'une grande importance théorique.

Le modèle de Jeffress (1948) a été largement conforté par les découvertes de l'anatomie et de la physiologie. Sur le plan de l'anatomie, un réseau régulier de "lignes à retard" alimentant des "compteurs de coïncidence" a été mis en évidence dans le nucléus laminaris (homologue du MSO) de plusieurs espèces de hibou (Konishi et al., 1988; Carr et Konishi, 1990; Irvine, 1992; Volman et Konishi, 1989), ainsi que dans le MSO du chat (Schwartz, 1992; Yin et Chan, 1990; Smith, Joris et Yin, 1993). Sur le plan physiologique, des enregistrements faits dans MSO ont révélé des réponses tout à fait conformes à celles d'un compteur de coïncidences (Goldberg et Brown, 1992; Yin et Chan, 1990; Irvine, 1992; Batra et al., 1997).

Les cellules principales de MSO reçoivent bilatéralement des fibres en provenance des SBC des noyaux cochléaires. Chez le chat, la voie contralatérale est disposée de façon à introduire un gradient de retard, croissant selon l'axe rostral-caudal, le retard ipsilatéral étant fixe (Smith, Joris et Yin, 1993). La différence de retard interaurale suit donc un axe anatomique qu'on peut assimiler à la variable τ de la fonction de corrélation croisée du modèle de Jeffress:

$$CCF(\tau) = \int_{-\infty}^{+\infty} i(t)c(t - \tau)dt \quad (2)$$

La réponse des cellules principales de MSO présente une structure temporelle fine (Goldberg et Brown, 1969; Spitzer et Semple, 1998) qui reflète la valeur instantanée du produit $i(t)c(t - \tau)$ des probabilités de décharge des voies afférentes ipsilatérale $i(t)$ et contralatérale $c(t - \tau)$. L'étape d'intégration temporelle qui suit ce produit (l'intégrale dans Eq. 2) n'est pas complète au niveau de MSO, mais intervient semble-t-il au niveau de IC où les cellules principales de MSO projettent. Le modèle de Jeffress a été confirmé chez de nombreuses espèces, directement au niveau de MSO (Goldberg et Brown, 1969; Yin et Chan, 1990; Smith, Joris et Yin, 1993) ou indirectement au niveau de IC (Yin, Kuwada et Sujaku, 1984; Chan, Yin et Musicant, 1987; Yin, Chan et Carney, 1987; Konishi et al., 1988; Yin et Chan, 1988; Kuwada, Batra et Stanford, 1989; Carney et Yin, 1989; Volman et Konishi, 1989; Carr et Konishi, 1990; Kuwada et al., 1990).

Il faut cependant noter quelques aspects qui s'éloignent du modèle de Jeffress. L'innervation bilatérale en provenance des SBC du noyau cochléaire se complète

d'une innervation inhibitrice, bilatérale elle aussi, via MNTB (alimenté par les GBC contralatéraux) et LNTB (alimenté par les GBC ipsilatéraux). Quoique de nombreuses cellules répondent de manière conforme au modèle de Jeffress, d'autres reflètent des contributions inhibitrices (Grothe, 1994; Grothe et Park, 1998).

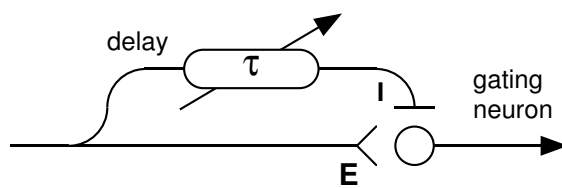
Contrairement au modèle de Jeffress, le modèle de Licklider a reçu peu de confirmation directe. Il serait cependant prématuré de le rejeter pour les raisons suivantes: (a) Il n'existe pas d'autre modèle qui soit aussi plausible physiologiquement. (b) Phénoménologiquement, il rend compte d'une large classe de phénomènes (Meddis et Hewitt, 1990a,b; Cariani et Delgutte, 1996; Yost, 1996; de Cheveigné, 1998). (c) Les difficultés d'exploration du système auditif font qu'il ne faut pas exagérer le poids de l'*absence* d'indices en faveur d'un modèle, surtout si on admet ce dernier puisse prendre dans son implémentation une forme inattendue (par exemple remplacement de la coïncidence par l'anticoïncidence, de Cheveigné, 1998). Casheday et al. (1995) soulignent que chez la chauve-souris les structures de VNLL ressemblent à celles requises par le modèle de Licklider.

Anticoïncidence et inhibition L'inhibition se manifeste partout dans le système auditif. On lui attribue souvent un rôle diffus d'ajustement de seuils (Yang et al, 1999), de renforcement de contraste spectral ou temporel, de suppression de réponse, bref un rôle de "faire-valoir" d'un signal excitatif. Il n'est pas courant de voir attribuer à une activité inhibitrice un rôle de signal, et à ses effets (suppression d'activité) un rôle de pattern précis dans le temps ou l'espace. Des mesures physiologiques in vitro et in vivo montrent que l'interaction entre excitation et inhibition au sein d'une cellule peut être très rapide (Joris et al., 1995; Joris, 1996; Batra et al., 1997; Zacksenhouse et al., 1995; Finlayson et Caspary, 1991; Wu et Kelly, 1991, 1992; Sanes, 1990, Tsuchitani, 1997). Les propriétés de membrane assurent une dépendance fine de l'intégration d'impulsions excitatives et inhibitrices sur leur timing relatif (Sanes, 1990; Wu et Kelly, 1991; Zacksenhouse et al., 1995; Batra et al., 1997).

Dans de Cheveigné (1998) je propose un modèle de hauteur tonale à base d'annulation, version "en négatif" du modèle de de Licklider. La coïncidence est remplacée par l'*anticoïncidence*, et les maxima cèdent la place aux *minima* dans le rôle d'indice de la périodicité. Les deux modèles sont formellement identiques en première approximation (en deuxième approximation le modèle annulation offre certains avantages).

Le modèle précédent est construit à partir d'un "filtre d'annulation neuronal", qui s'est révélé efficace pour expliquer la ségrégation des sons sur la base de leur structure harmonique (de Cheveigné, 1993, 1997).

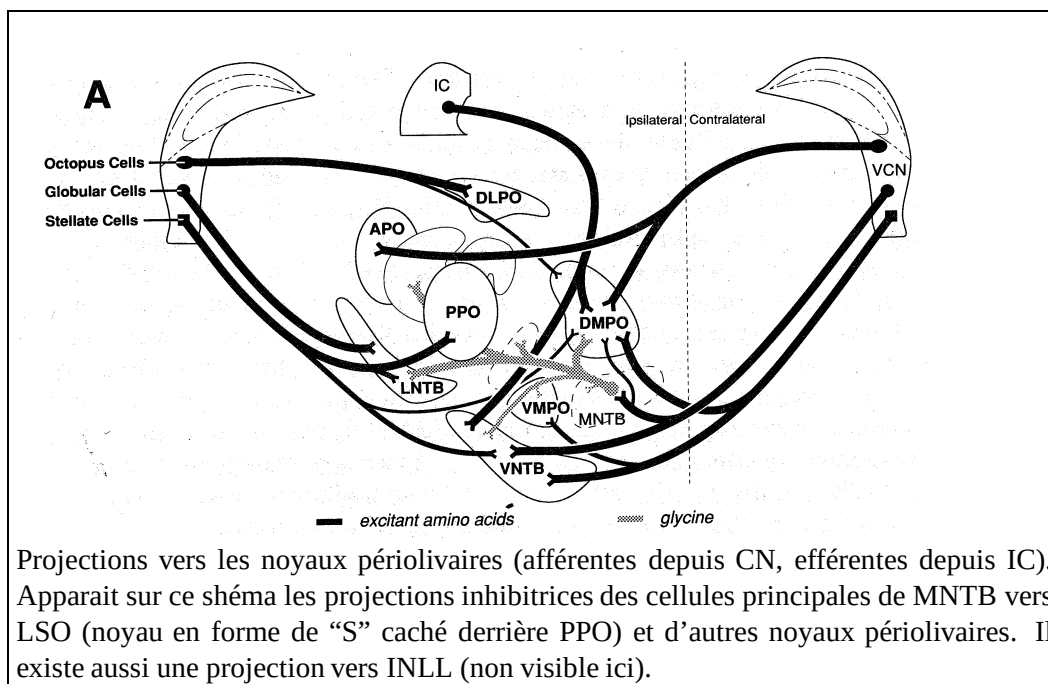
L'inhibition peut aussi être invoquée pour les interactions binaurales. Le rôle



Filtre d'annulation neuronal. Le neurone laisse passer toutes les impulsions qui arrivent selon la voie directe, sauf si une impulsion arrive selon la voie retardée. La statistique des intervalles s'en trouve modifiée dans un sens qui diminue la probabilité d'intervalles de durée τ .

de LSO dans l'exploitation des disparités binaurales d'amplitude est bien connu. A priori on imaginerait que ce mécanisme puisse se contenter d'une interaction lente, mais paradoxalement, comme noté plus haut, les circuits qui alimentent LSO (via AVCN et MNTB) sont spécialisés pour une transmission temporelle fiable, avec fibres myélinisées épaisses et calyces de Held (Joris et al., 1994a,b, 1995; Schwartz, 1992). Cette spécialisation temporelle peut s'expliquer si on étend les compétences de LSO à la détection de disparités interaurales d'*instant d'attaque* (Goldberg et Brown, 1969; Joris et Yin, 1998), qu'on peut interpréter comme une disparité d'intensité pendant un temps très court. Cette hypothèse explique la spécialisation temporelle du circuit qui alimente LSO, tout en préservant son rôle classique dans la comparaison d'intensités. Certaines cellules de type IE de LSO (et aussi MSO: Goldberg et Brown, 1969; Finlayson et Caspary, 1991; Joris et al. 1995; Joris, 1996; Batra et al., 1997; Sanes et Rubel, 1988) sont sensible à des disparités de *phase*. On peut attribuer cette sensibilité à un mécanisme qui calculerait une sorte de "fonction d'anticorrélation", version en négatif du modèle de Jeffress, avec des creux à la place des pics. On peut formuler un tel modèle de façon à ce qu'il soit formellement équivalent à celui de Jeffress, en remplaçant l'opération de multiplication par une opération de soustraction (comme je l'ai fait pour le modèle de Licklider, de Cheveigné, 1998). Il est cependant difficile d'expliquer la présence de deux mécanismes, l'un "positif" dans MSO, et l'autre "négatif" dans LSO, formellement équivalents et dont la fonction serait la même.

Autre modèle classique, le modèle "Equalization and Cancellation" de Durlach (1963) explique la réduction de masquage binaurale (BMLD) par une interaction soustractive. Dans ce modèle, les signaux provenant des deux oreilles sont *égalisées* en appliquant un retard et un facteur multiplicatif, puis *annulés* par soustraction. La présence éventuelle d'un résidu d'annulation traduit alors la présence d'une cible. Le LSO a été proposé comme site de cette interaction (Itoh et al., 1982; Itoh, 1983, 1984). Dans le modèle EC de Durlach, les paramètres



d'égalisation sont déterminés globalement, et appliqués de façon uniforme à tous les canaux fréquentiels. Un progrès récent est la démonstration par Culling et Summerfield (1995; Culling et al., 1998a,b) que le système auditif peut déterminer et appliquer les paramètres de façon *indépendante dans chaque canal fréquentiel*.

Le principe d'anticorrélation est d'un grand attrait théorique et il est intéressant de lui chercher un corrélat physiologique associant les ingrédients retard, coincidence et inhibition.

Sources d'inhibition temporellement fine Le MNTB semble spécialisé dans la production d'un signal inhibiteur d'une grande précision temporelle. Il est exploité par LSO dans le mécanisme binaural cité plus haut, mais cela ne lui interdit pas d'autres rôles du même type, par exemple dans un mécanisme monaural tel que le filtre d'annulation (de Cheveigné, 1993, 1997). Joris et Yin (1995) notent que chez le chat dans MNTB les cellules de basse fréquence caractéristique existent, mais la densité de leur projection sur LSO est faible, ce qui suppose qu'elles sont utilisées ailleurs. Comme nous l'avons noté plus haut, MNTB projette sur de nombreux noyaux. Dans le complexe olivaire, outre LSO et lui-même, il projette sur MSO, DMPO, VMPO, VNTB et LNTB (Helfert et Aschoff, 1997). Centralement il projette sur INLL et VNLL, et périphériquement sur VCN et les cellules ciliées externes de la cochlée, via la voie éfférente médiane (MOC) (Spangler, Warr et Henkel, 1985). L'existence de projections vers la cochlée justifie une

conjecture attrayante mais improbable: que l'interaction soustractive se fasse mécaniquement dans la cochlée. Attrayante par la relative linéarité, et surtout la dynamique pratiquement illimitée d'une interaction mécanique. Improbable, car, comme noté plus haut, les enregistrements faits dans les fibres du système MOC n'ont jusqu'à présent révélé que des décharges de type "chopper", avec des ISI réguliers, et non une structure temporelle liée au signal (Rouiller, 1998, Brown et al., 1998).

Comme MNTB, LNTB semble être un relais source d'inhibition. Alors que MNTB est desservi par les cellules globulaires (GBC) du VCN contralatéral, LNTB est desservi par ceux du noyau ipsilatéral. Tous deux desservent le MSO homolatéral, qui reçoit donc, en plus de l'innervation bilatérale excitatrice postulée par le modèle de Jeffress, une innervation inhibitrice elle aussi bilatérale (Smith, 1995; Grothe, Park et Schuller, 1997; Grothe et Park, 1998).

Pour ces derniers auteurs, une innervation mixte inhibitrice-excitatrice (IE) provenant de la même oreille aurait pour "fonction" de conférer à la cellule une caractéristique "passe-bas" en réponse aux modulations d'amplitude. Ce comportement serait le résultat de la coïncidence de deux apports synchronisés avec la modulation: l'une excitatrice, et l'autre inhibitrice retardée. En réponse à un stimulus modulé en fréquence, la coïncidence des apports inhibiteurs et excitateurs annulerait l'activité du neurone lorsque la période est égale au retard, seule survivant la première impulsion. En principe, un tel mécanisme devrait produire une succession de zéros aux multiples de l'inverse du retard, plutôt qu'une simple caractéristique passe-bas. La suppression de réponses au-delà du premier zéro serait le résultat d'une persistance des effets inhibiteurs (Grothe, 1994, Covey et al., 1991). Le même principe a été invoqué pour expliquer les propriétés semblables observées dans DNLL (Yang et Pollak, 1997), ou (avec moins de succès) IC (Burger et Pollak, 1998).

Les noyaux du lemniscus latéral, DNLL (binaural) et VNLL et INLL (monauraux, collectivement connus sous la désignation de VCLL, ventral complex of the lateral lemniscus) sont à prédominance inhibitrice. Comme MNTB, ils constituent une source d'inhibition à structure temporelle fine qui projette sur IC (Yang et Pollak, 1997).

Autre source d'inhibition à la structure temporelle fine, les cellules onset-chopper (O_c) du noyau cochléaire, qui desservent les DCN ipsi- et contralatéraux (via la strie acoustique dorsale) (Joris et Smith, 1998). Les neurotransmetteurs les plus souvent cités pour cette inhibition rapide sont la glycine (cellules O_c du CN, principales de MNTB, LNTB) et dans une moindre mesure l'acide gamma-aminobutyrique (GABA).

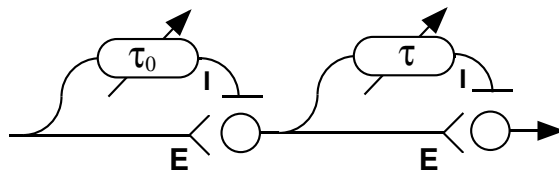
Sites d'inhibition temporelle fine LSO est connu pour être le site d'une interaction binaurale inhibitrice, sensible à la structure temporelle fine des apports excitateurs et inhibiteurs. Parmi les sites possibles pour une interaction *monaurale*, on peut citer les suivants.

1. VNLL est systématiquement desservi par les fibres ascendantes des SBC et GBC contralatéraux, ainsi que par celles du MNTB homolatéral (Smith, Joris et Yin, 1993, 1998). Il reçoit aussi des fibres miélinisées en provenance des cellules-pieuvre du CN contralatéral, via des synapses de type calyce de Held (Schwartz, 1992). L'essentiel de cette information provient de l'oreille contralatérale, ce qui suppose que VNLL a un rôle monaural (voir cependant Batra et Fitzpatrick, 1997).
2. Le noyau périolivaire dorso-médian (DMPO) chez le chat, ou le noyau paraolivaire supérieur (SPN) chez le rat reçoivent aussi une innervation excitatrice et inhibitrice essentiellement contralatérale (Smith, Joris et Yin, 1993; Banks et Smith, 1992; Kuwada et Batra, 1999).
3. Dans DCN on note une interaction entre afférences excitatrices du nerf auditif, et inhibitrices via des cellules de type onset-chopper (O_c).
4. Si la vocation binaurale de MSO et LSO n'est pas exclusive, on peut les inclure parmi les sites possibles d'interaction monaurale.
5. IC reçoit de nombreuses projections à structure temporelle fine, excitatrices depuis AVCN et inhibitrices depuis VNLL (Schofield et Cant, 1997). L'activité dans IC n'a pas une synchronisation précise, mais il se peut qu'elle dépende de l'interaction temporelle des afférences qui projettent sur les dendrites de ses cellules.

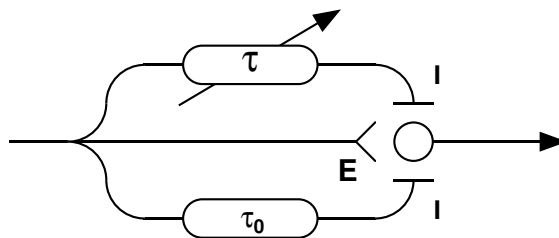
En résumé, l'interaction inhibitrice rapide requise par des modèles d'annulation binaurale ou monaurale est présente à plusieurs niveaux du système auditif. Le MNTB se distingue comme apte à jouer un rôle de "source d'inhibition". Ses nombreuses projections laissent un grand choix pour rechercher le site d'interaction requis par les modèles. Pour l'instant le seul exemple qui ait été mis en évidence de façon claire l'interaction binaurale dans LSO.

2.2.4 Vers des modèles plus complexes?

Une chose frappante est le décalage entre la complexité du système nerveux auditif, et la *simplicité* relative des modèles. Les modèles de Jeffress ou de Licklider supposent, certes, des réseaux de nombreux neurones opérant en parallèle avec des paramètres différents. Cependant, chaque élément de ces circuits est d'une



Cascade de deux filtres d'annulation neuronaux. Une telle cascade permettrait d'estimer les périodes (et donc les hauteurs) de deux sons musicaux simultanés (de Cheveigné et Kawahara, 1999).



Filtre d'annulation modifié. Ce circuit permet l'estimation de la période d'un partiel désaccordé d'un son complexe harmonique. La branche τ_0 sert à atténuer la périodicité du son complexe, et la branche τ à estimer la période du partiel. Ce modèle permet d'expliquer les décalages systématiques de hauteur des partiels désaccordés observés par Hartmann et Doty (1996). La cascade de filtres de la figure précédente ne le permettrait pas (de Cheveigné, 1993).

grande simplicité: un neurone muni de deux synapses. L'anatomie est bien plus complexe.

Le “filtre d'annulation” neuronal que je propose (de Cheveigné, 1993, 1997) est un pas dans la direction de topologies de traitement plus complexes, puisqu'il est censé préparer à d'autres traitements. On peut imaginer des filtres multiples mis en cascade, comme je l'ai proposé pour l'estimation des hauteurs de sons multiples (de Cheveigné et Kawahara, 1999). J'ai pu montrer, en modélisant les données psychoacoustiques de Hartmann et Doty (1996), la présence plausible d'une version un peu plus complexe du “filtre d'annulation”, comprenant deux voies inhibitrices au lieu d'une.

On peut imaginer des combinaisons plus complexes faisant intervenir de multiples lignes à retard et synapses excitateurs ou inhibiteurs. Ces circuits pourraient intervenir dans les interactions binaurales, l'élimination de bruit, l'estimation de la périodicité (hauteur) ou du timbre.

Des modèles temporels relativement complexes ont été proposés pour la dis-

crimination chez la chauve-souris des durées d'écho ou de modulation de fréquences (Casseday et al., 1995), ou la caractérisation par effet doppler des vitesses de cible (Suga, 1994).

Maas (1997a,b) a suggéré que par combinaison additive de potentiels post-synaptiques excitateurs et inhibiteurs (EPSP et IPSP) on peut synthétiser des filtres de réponse impulsionnelle arbitraire. Plus généralement, il a montré que des réseaux de neurones formels traitant des informations codées par *instant* de décharge sont aussi puissants que les réseaux classiques "sigmoïdes", qui supposent que l'information est codée par les taux moyens de décharge dans les différents neurones. Dans certains cas ils sont même plus puissants, dans le sens où certaines opérations peuvent se faire avec un nombre de neurones bien moindre qu'avec des réseaux classiques. Le codage temporel a été suggéré pour des systèmes autres que auditif, par exemple le système visuel (Thorpe, 1996; Usrey et Reid, 1999).

2.3 Conclusion

On trouve des indices d'organisation tonotopique à tous les niveaux du système auditif, de la cochlée au cortex. Il est habituel d'y voir autant de représentations spectrales, servant de substrat à des traitement auditifs dans le domaine fréquentiel. C'est ce que supposent la plupart des modèles classiques de traitement auditif. Parallèlement, on trouve des indices de structure temporelle fine, et de spécialisations cellulaires et synaptiques pour son transport et traitement. Leur présence s'explique en partie par les besoins de comparaison des temps d'arrivée binaurale, selon le modèle classique de Jeffress (1948), mais leur répartition est bien plus large que ne le requiert ce modèle. On les retrouve en particulier dans VNLL et divers noyaux périolivaires qui ne sont pas habituellement impliqués dans le traitement binaural. On trouve aussi une présence massive de circuits *inhibiteurs* spécialisés dans le traitement de la structure temporelle fine. Le manque de modèles nécessitant ces éléments est un obstacle à la compréhension des données anatomiques et physiologiques, et aussi à leur récolte. Faute de modèle qui leur donne un sens, la description des propriétés temporelles est parfois omise, parfois incomplète.

Sigles employés

AAF - Anterior Auditory Field - *Champ auditif antérieur*

AC - Auditory Cortex - *Cortex auditif*

ACF - AutoCorrelation Function - *Fonction d'autocorrélation*

AI - Primary Auditory Field - *Champ auditif primaire*

AII - Secondary Auditory Field - *Champ auditif secondaire*

aes - Anterior Ectosylvian Sulcus

AMDF - Average Magnitude Difference Function - *Fonction utilisée dans l'estimation de la F_0*

AMPA - α -amino-3-hydroxy-5-methyl-4-isoxazole propionic acid

APO - Anterior Periolivary Nucleus - *Noyau périolivaire antérieur*

AVCN - Anteroventral Cochlear Nucleus - *Noyau cochléaire antéroventral*

BIC - Brachium of the Inferior Colliculus

BF - Best frequency - *Fréquence de réponse optimale*

BMF - Best modulation frequency - *Fréquence de modulation optimale*

BMLD - Binaural masking level difference - *Taux de démasquage binaural*

CASA - Computation Auditory Scene Analysis - *Analyse de scènes auditives computationnelle*

CCI - Cellule Ciliée Interne

CCE - Cellule Ciliée Externe

CF - Characteristic frequency - *Fréquence caractéristique*

CN - Cochlear Nucleus - *Noyau cochléaire*

DCN - Dorsal cochlear nucleus - *Noyau cochléaire dorsal*

DLPO - Dorso-lateral periolivary nucleus - *Noyau périolivaire dorsolatéral*

dMGB - Dorsal division of the MGB

DMPO - Dorso-medial periolivary nucleus - *Noyau périolivaire dorsomédian*

DNLL - Dorsal Nucleus of the Lateral Lemniscus - *Noyau dorsal du lemniscus latéral*

DPO - Dorsal periolivary nucleus - *Noyau périolivaire dorsal*

EE - Excitatory-excitatory - *Excitateur/excitateur (interaction binaurale)*

EI - Excitatory-inhibitory - *Excitateur/inhibiteur (interaction binaurale)*

Ep - Posterior ectosylvian field

EPSP/EPSC - Excitatory post-synaptic potential/current

F_0 - Fundamental Frequency - *Fréquence fondamentale*

GABA - Gamma-aminobutyric acid - *Acide γ -aminobutyrique*

GBC - Globular bushy cells - *Cellules globulaires (du CN)*

IC - Inferior Colliculus - *Colliculus Inférieur*

ICA - Independent Component Analysis - *Analyse en composantes indépendantes*

ICC - Central nucleus of th Inferior Colliculus - *Noyau centrale du colliculus Inférieur*

ICP - Posterior nucleus of th Inferior Colliculus - *Noyau postérieur du colliculus Inférieur*

ICX - External nucleus of th Inferior Colliculus - *Noyau externe du colliculus Inférieur*

IE - Inhibitory-excitatory - *Inhibiteur/excitateur (interaction binaurale)*

IHC - Inner Hair Cell - *Cellule ciliée interne*

INLL - Intermediate nucleus of the Lateral Lemniscus - *Noyau intermédiaire du lemniscus latéral*

IPSP/IPSC - Inhibitory post-synaptic potential/current

ISI Interspike Interval

LL - Lateral lemniscus - *Lemniscus latéral*

LPC - Linear Predictive Coding - *Codage prédictif linéaire*

LNTB - Lateral nucleus of the Trapezoidal body - *Noyau latéral du corps trapézoïde*

LOC - Lateral olivocochlear bundle - *Faisceau croisé olivocochléaire latéral*

LTI - Linear Time Invariant (System) - *Système linéaire et invariant dans le temps*

mEPSP/mEPSC - miniature EPSP/EPSC

mMGB - Medial division of the MGB - *Division médiane du corps genouillé médian*

MGB - Medial Geniculate Body - *Corps genouillé médian*

MOC - Medial olivocochlear bundle - *Faisceau croisé olivocochléaire médian*

MNTB - Medial Nucleus of the Trapezoidal Body - *Noyau médian du corps trapézoïde*

MSO - Medial Superior Olive - *Olive supérieure médiane*

MDT - Missing Data Theory - *Théorie des Données Manquantes*

NCAT - Nucleus of the Central Acoustic Tract - *Noyau du tractus acoustique central*

NMDA - N-methyl-D-aspartate

OCB - Olivocochlear bundle - *Faisceau olivocochléaire*

O_c - Onset chopper

OHC - Outer Hair Cell - *Cellule ciliée externe*

PAF - Posterior Auditory Field - *Champ auditif postérieur*

pes - Posterior Ectosylvian field

PO - Posterior nucleus of the MGB - *Noyau postérieur du corps genouillé médian*

PON - Periolivary nuclei - *Noyaux périolivaires*

PPO - Posterior Periolivary Nucleus - *Noyau périolivaires postérieur*

PVCN - Posteroventral cochlear nucleus - *Noyau cochléaire postéroventral*

pvLNTB - Posterior division of the LNTB - *Division postérieure du noyau latéral du corps trapézoïde*

SBC - Spherical Bushy Cells - *Cellules sphériques (du CN)*

SC - Superior Colliculus - *Colliculus supérieur*

SG - Spiral Ganglion - *Ganglion spiral*

SOC - Superior Olivary Complex - *Complexe olivaire supérieur*

SPO - Superior periolivary nucleus - *Noyau supérieur périolivaire*

SPN - Superior paraolivary nucleus

VCLL - Ventral complex of the Lateral Lemniscus - *Complexe ventral du lemniscus latéral*

VCN - Ventral cochlear nucleus - *Noyau cochléaire ventral*

vMGB - Ventral division of the Medial Geniculate Body - *Division ventrale du corps genouillé médian*

VMPO - Ventro-medial periolivary nucleus - *Noyau périolivaire dorsoventral*

VNLL - Ventral Nucleus of the Lateral Lemniscus - *Noyau ventral du lemniscus latéral*

VNTB - Ventral Nucleus of the Trapezoidal Body - *Noyau ventral du noyau trapézoïde médian*

VPAF - Posteroventral Auditory Field - *Champ auditif postéroventral*

Bibliographie

Cette liste provient d'un document plus complet (de Cheveigné, 2000) et n'a pas encore été révisée. Beaucoup d'entrées sont inutiles pour ce document.

- Ayres, T. J., and Clack, T. D. (1984). "Detection of interaural phase shift between a subaudible and an audible tone," *J. Acoust. Soc. Am.* 76, 411-413.
- Adams, J. C. (1996). "Neural circuits in the human auditory brainstem.", *Proc. Workshop on the auditory basis of speech perception*, Keele, 39-44.
- Adams, J. C. (1997). "Projections from octopus cells of the posteroventral cochlear nucleus to the ventral nucleus of the lateral lemniscus in cat and human," *Aud. Neurosci.* 3, 335-350.
- Assmann, P. F., and Summerfield, Q. (1988). "Pitch-pulse asynchrony and the perceptual segregation of competing voices.", *Proc. Speech 88 Conference (7th FASE)*, Edinburgh, 531-538.
- Assmann, P. F., and Summerfield, Q. (1989). "Modeling the perception of concurrent vowels: Vowels with the same fundamental frequency," *J. Acoust. Soc. AM* 85, 327-338.
- Assmann, P. F., and Summerfield, Q. (1990). "Modeling the perception of concurrent vowels: Vowels with different fundamental frequencies," *J. Acoust. Soc. AM* 88, 680-697.
- Assmann, P. F., and Summerfield, Q. (1994). "The contribution of waveform interactions to the perception of concurrent vowels," *J. Acoust. Soc. AM* 95, 471-484.
- Assmann, P. F., and Paschall, D. D. (1998). "Pitches of concurrent vowels," *J. Acoust. Soc. AM* 103, 1150-1160.
- Assmann, P. F. (1999). "Fundamental Frequency and the Intelligibility of Competing Voices.", *Proc. ICPhS*, .
- Bachem, A. (1950). "Tone height and tone chroma as two different pitch qualities," *Acta psychologica* 7, 80-88.
- Banks, M. I., and Smith, P. H. (1992). "Intracellular recordings from neurobiotin-labeled cells in brain slices of the rat medial nucleus of the trapezoid body," *J. Neurosci.* 12, 2819-2837.
- Batra, R., and Fitzpatrick, D. C. (1997). "Neurons sensitive to interaural temporal disparities in the medial part of the ventral nucleus of the lateral lemniscus," *J. Neurophysiol.* 78, 511-515.
- Batra, R., Kuwada, S., and Fitzpatrick, D. C. (1997). "Sensitivity to interaural temporal disparities of low- and high-frequency neurons in the superior olivary complex. II. Coincidence detection," *J. Neurophysiol.* 78, 1237-1247.
- Batra, R., Kuwada, S., and Fitzpatrick, D. C. (1997). "Sensitivity to interaural temporal disparities of low- and high-frequency neurons in the superior olivary complex. I. Heterogeneity of responses," *J. Neurophysiol.* 78, 1222-1236.

- Bregman, A. S. (1977). "Perception and behavior as compositions of ideals," *Cognitive Psychology* 9, 250-292.
- Bregman, A. S. (1990). "Auditory scene analysis," Cambridge, Mass., MIT Press.
- Brew, H. M., and Forsythe, I. D. (1995). "Two voltage-dependent K⁺ conductances with complementary functions in postsynaptic integration at a central auditory synapse," *J. Neurosci.* 15, 8011-8022.
- Broadbent, D. E., and Ladefoged, P. (1957). "On the fusion of sounds reaching different sense organs," *J. Acoust. Soc. AM* 29, 708-710.
- Brokx, J. P. L., and Nooteboom, S. G. (1982). "Intonation and the perceptual separation of simultaneous voices," *Journal of Phonetics* 10, 23-36.
- Brown, J. C., and Puckette, M. S. (1989). "Calculation of a "narrowed" autocorrelation function," *J. Acoust. Soc. AM* 85, 1595-1601.
- Brown, G. J. (1992), "Computational auditory scene analysis: a representational approach," Sheffield, Department of Computer Science unpublished doctoral dissertation.
- Brown, M. C., Kujawa, S. G., and Duca, M. L. (1998). "Single olivocochlear neurons in the guinea pig. I. Binaural facilitation of responses to high-level noise," *J. Neurophysiol.* 79, 3077-3087.
- Brugge, J. F., Anderson, D. J., Hind, J. E., and Rose, J. E. (1969). "Time structures of discharges in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey in response to complex periodic sounds," *J. Neurophysiol.* 32, 386-401.
- Brugge, J. F. (1992). "Central auditory processing," in "The mammalian auditory pathway: neurophysiology," Edited by A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer-Verlag, 1-33.
- Brunstrom, J. M., and Roberts, B. (1998). "Profiling the perceptual suppression of partials in periodic complex tones: further evidence for a harmonic template," *J. Acoust. Soc. AM* 104, 3511-3519.
- Burger, R. M., and Pollak, G. D. (1998). "Analysis of the role of inhibition in shaping responses to sinusoidally amplitude-modulated signals in the inferior colliculus," *J. Neurophysiol.* 80, 1686-1701.
- Buser, P., and Imbert, M. (1982). "Neurophysiologie fonctionnelle II: Psychophysiologie fonctionnelle," Paris, Hermann.
- Buser, P., and Imbert, M. (1987). "Neurophysiologie fonctionnelle III: Audition," Paris, Hermann.
- Cant, N. B. (1992). "The cochlear nucleus: neuronal types and their synaptic organization," in "The mammalian auditory pathway," Edited by D. B. Webster, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 66-116.
- Cariani, P. A., and Delgutte, B. (1996). "Neural correlates of the pitch of complex tones. I. Pitch and pitch salience," *J. Neurophysiol.* 76, 1698-1716.

- Cariani, P. A., and Delgutte, B. (1996). "Neural correlates of the pitch of complex tones. II. Pitch shift, pitch ambiguity, phase-invariance, pitch circularity, rate-pitch and the dominance region for pitch," *J. Neurophysiol.* 76, 1717-1734.
- Carlyon, R. P., and Shackleton, T. M. (1994). "Comparing the fundamental frequencies of resolved and unresolved harmonics: evidence for two pitch mechanisms?," *J. Acoust. Soc. AM* 95, 3541-3554.
- Carlyon, R. P. (1998). "Comments on "A unitary model of pitch perception" [*J. Acoust. Soc. Am.* 102, 1811-1820 (1997)]," *J. Acoust. Soc. AM* 104, 1118-1121.
- Carney, H., and Yin, T. C. T. (1988). "Temporal coding of resonances by low-frequency auditory nerve fibers: single fiber responses and a population model," *J. Neurophysiol.* 60, 1653-1677.
- Carney, L. H., and Yin, T. C. T. (1989). "Responses of low-frequency cells in the inferior colliculus to interaural time differences of clicks: excitatory and inhibitory components," *J. Neurophysiol.* 62, 144-161.
- Carney, L. (1990). "Sensitivities of cells in anteroventral cochlear nucleus of cat to spatiotemporal discharge patterns across primary afferents," *J. Neurophysiol.* 64, 437-456.
- Carney, L. H. (1993). "A model for the responses of low-frequency auditory-nerve fibers in cat," *J. Acoust. Soc. AM* 93, 401-417.
- Carr, C. E., and Konishi, M. (1990). "A circuit for detection of interaural time differences in the brain stem of the barn owl," *J. Neuroscience* 10, 3227-3246.
- Casseday, H., and Covey, E. (1995). "Mechanisms for analysis of auditory temporal patterns in the brainstem of echolocating bats," in "Neural representation of temporal patterns," Edited by E. Covey, H. L. Hawkins and R. F. Port, New York, Plenum, 25-51.
- Casseday, J. H., Covey, E., and Grothe, B. (1997). "Neural selectivity and tuning for sinusoidal frequency modulations in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*," *J. Neurophysiol.* 77, 1595-1604.
- Chan, J. C. K., Yin, T. C. T., and Musicant, A. D. (1987). "Effects of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus. II. Responses to band-pass filtered noises," *J. Neurophysiol.* 58, 543-561.
- Cherry, E. C. (1953). "Some experiments on the recognition of speech with one, and with two ears," *J. Acoust. Soc. AM* 25, 975-979.
- Clarey, J. C., Barone, P., and Imig, T. J. (1992). "Physiology of the thalamus and cortex," in "The mammalian auditory pathway: neurophysiology," Edited by A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 232-334.
- Clément, S. (1996), "Modélisation de la perception auditive des modulations de fréquence," Université Bordeaux 2, FRANCE unpublished doctoral dissertation.

- Colburn, H. S., and Durlach, N. I. (1978). "Models of binaural interaction," in "Handbook of perception," Edited by E. C. Carterette and M. P. Friedman, New York, Academic Press, IV, 467-518.
- Colburn, H. S., Han, Y., and Culotta, C. P. (1990). "Coincidence model of MSO responses," *Hearing Research* 49, 335-346.
- Colburn, H. S. (1995). "Computational models of binaural processing," in "Auditory Computation," Edited by H. Hawkins, T. McMullin, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer-Verlag, 332-400.
- Cooke, M. P. (1991), "Modeling auditory processing and organisation," Sheffield, Department of Computer Science unpublished doctoral dissertation.
- Cooke, M., and Brown, G. (1994). "Separating simultaneous sound sources: issues, challenges and models," in "Fundamentals of speech synthesis and speech recognition," Edited by E. Keller, John Wiley & Sons, 295-312.
- Cooke, M., Morris, A., and Green, P. (1996). "Recognising occluded speech.", *Proc. Workshop on the Auditory basis of Speech Perception*, Keele, 297-300.
- Cooke, M., Morris, A., and Green, P. (1997). "Missing data techniques for robust speech recognition.", *Proc. ICASSP*, 863-866.
- Covey, E., Vater, M., and Casseday, J. H. (1991). "Binaural properties of single units in the superior olivary complex of the mustache bat," *J. Neurophysiol.* 66, 1080-1094.
- Covey, E., and Casseday, J. H. (1999). "Timing in the auditory system of the bat," *Ann. Rev. Physiol.* 61, 457-476.
- Clarey, J. C., Barone, P., and Imig, T. J. (1992). "Physiology of the thalamus and cortex," in "The mammalian auditory pathway: neurophysiology," Edited by A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 232-334.
- Culling, J. F. (1990). "Exploring the conditions for the perceptual segregation of concurrent voices using F0 differences," *Proc. of the Institute of Acoustics* 12, 559-566.
- Culling, J. F., and Darwin, C. J. (1993). "Perceptual separation of simultaneous vowels: Within and across-formant grouping by F0," *J. Acoust. Soc. AM* 93, 3454-3467.
- Culling, J. F., and Darwin, C. J. (1994). "Perceptual and computational separation of simultaneous vowels: Cues arising from low frequency beating," *J. Acoust. Soc. AM* 95, 1559-1569.
- Culling, J. F., Summerfield, Q., and Marshall, D. H. (1994). "Effects of simulated reverberation on the use of binaural cues and fundamental frequency differences for separating concurrent vowels," *Speech Comm.* 14, 71-95.
- Culling, J. F., and Summerfield, Q. (1995). "The role of frequency modulation in the perceptual segregation of concurrent vowels," *J. Acoust. Soc. AM* 98, 837-846.

- Culling, J. F., and Summerfield, Q. (1995). "Perceptual segregation of concurrent speech sounds: absence of across-frequency grouping by common interaural delay," *J. Acoust. Soc. AM* 98, 785-797.
- Culling, J. F. (1996). "Signal processing software for teaching and research in psycholinguistics under UNIX and X-windows," *Behavior Research Methods, Instruments, and Computers* 28, 376-382.
- Culling, J. F., and Summerfield, Q. (1997). "Measurement of the binaural temporal window using a detection task," *J. Acoust. Soc. AM* in preparation,
- Culling, J. F., Marshall, D., and Summerfield, Q. (1998). "Dichotic pitches as illusions of binaural unmasking II: the Fourcin pitch and the Dichotic Repetition Pitch," *J. Acoust. Soc. AM* 103, 3525-3539.
- Culling, J. F., Summerfield, Q., and Marshall, D. H. (1998). "Dichotic pitches as illusions of binaural unmasking I: Huggin's pitch and the "Binaural Edge Pitch"," *J. Acoust. Soc. AM* 103, 3509-3526.
- Darwin, C. (1872). "The expression of emotions in man and animals," New York, Oxford University Press (1998 edition).
- Darwin, C. J. (1981). "Perceptual grouping of speech components differing in fundamental frequency and onset-time," *QJEP A* 33, 185-207.
- Darwin, C. J., and Sutherland, N. S. (1984). "Grouping frequency components of vowels: when is a harmonic not a harmonic," *QJEP* 36A, 193-208.
- Darwin, C. J., and Gardner, R. B. (1985). "Which harmonics contribute to the estimation of first formant frequency?," *Speech Comm.* 4, 231-235.
- Darwin, C. J., and Gardner, R. B. (1986). "Mistuning of a harmonic of a vowel: Grouping and phase effects on vowel quality," *J. Acoust. Soc. AM* 79, 838-845.
- Darwin, C. J., and Gardner, R. B. (1987). "Perceptual separation of speech from concurrent sounds," in "The psychophysics of speech perception," Edited by M. E. H. Schouten, Dordrecht, Martinus Nijhoff, 112-124.
- Darwin, C. J., McKeown, J. D., and Kirby, D. (1989). "Perceptual compensation for transmission channel and speaker effects on vowel quality," *Speech Comm.* 8, 221-234.
- Darwin, C. J. (1992). "Listening to two things at once," in "The auditory processing of speech," Edited by M. E. H. Schouten, Berlin, Mouton de Gruyter, 133-147.
- Darwin, C. J., Buffa, A., Williams, D., and Ciocca, W. (1992). "Pitch of dichotic complex tones with a mistuned frequency component," in "Auditory physiology and perception," Edited by L. D. Y. Cazals, K. Horner, Oxford, Pergamon press, 223-229.
- Darwin, C. J., and Ciocca, V. (1992). "Grouping in pitch perception: effects of onset asynchrony and ear of presentation of a mistuned component," *J. Acoust. Soc. AM* 91, 3381-3390.

- Darwin, C. J., and Sandell, G. J. (1995). "Absence of effect of coherent frequency modulation on grouping a mistuned harmonic with a vowel," *J. Acoust. Soc. AM* 97, 3135-3138.
- Darwin, C. J., and Hukin, R. W. (1999). "Auditory objects of attention: the role of interaural time differences," *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance* 25, 1-13.
- de Boer, E. (1976). "On the "residue" and auditory pitch perception," in "Handbook of sensory physiology," Edited by W. D. Keidel and W. D. Neff, Berlin, Springer-Verlag, 479-583.
- de Boer, E. (1977). "Pitch theories unified," in "Psychophysics and physiology of hearing," Edited by E. F. Evans and J. P. Wilson, London, Academic, 323-334.
- de Cheveigné, A. (2000), "Modèles de traitement auditif dans le domaine temps," Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches (Neurosciences), Université Paris 6. [<http://www.ircam.fr/pcm/cheveign/pss/>]
- de Cheveigné, A. (2002). "L'analyse de scènes auditives computationnelle," in "La parole, des modèles cognitifs aux machines communicantes - Analyse, synthèse et codage de la parole," Edited by J. Mariani, Paris, Hermès, 175-196.
- Delgutte, B. (1984). "Speech coding in the auditory nerve: II. Processing schemes for vowel-like sounds," *J. Acoust. Soc. AM* 75, 879-886.
- Delgutte, B. (1987). "Peripheral auditory processing of speech information: implications from a physiological study of intensity discrimination," in "The psychophysics of speech perception," Edited by M. E. H. Schouten, Dordrecht, Martinus Nijhoff, 333-353.
- Delgutte, B. (1996). "Physiological models for basic auditory percepts," in "Auditory computation," Edited by H. L. Hawkins, T. A. McMullen, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer-Verlag, 157-220.
- Demany, L. (1986), "La perception de la hauteur tonale," Paris 6 - Pierre et Marie Curie unpublished doctoral dissertation.
- Demany, L., and Armand, F. (1984). "The perceptual reality of tone chroma in early infancy," *J. Acoust. Soc. Am.* 76, 57-66.
- Demany, L., and Semal, C. (1988), "Identification perceptive de voyelles isolées: l'effet d'une modulation de la fréquence fondamentale," Convention CNET technical report, .
- Demany, L., and Semal, C. (1989). "Detection thresholds for sinusoidal frequency modulation," *J. Acoust. Soc. AM* 85, 1295-1301.
- Demany, L., and Semal, C. (1990). "The effect of vibrato on the recognition of masked vowels," *Percept. & Psychophys.* 48, 436-444.
- Demany, L., and McAnally, K. I. (1994). "The perception of frequency peaks and troughs in wide frequency modulations," *J. Acoust. Soc. AM* 96, 706-715.
- Demany, L., and Clément, S. (1995). "The perception of frequency peaks and troughs in wide frequency modulations. II Effects of frequency register, stimulus uncertainty, and intensity," *J. Acoust. Soc. AM* 97, 2454-2459.

- Demany, L., and Clément, S. (1995). "The perception of frequency peaks and troughs in wide frequency modulations. III. Complex carriers," J. Acoust. Soc. AM 98, 2515-2523.
- Demany, L. (1997). "Asymétrie pics/creux: effet de la durée," .
- Demany, L., and Clément, S. (1997). "The perception of frequency peaks and troughs in wide frequency modulations. IV. Effects of modulation waveform," J. Acoust. Soc. Am. 102, 2935-2944.
- Demany, L., and Clément, S. (1998). "The perceptual asymmetry of frequency modulation," in ""Psychophysical and Physiological Advances in Hearing," Edited by A. R. Palmer, A. Rees, A. Q. Summerfield and R. Meddis., London, Whurr, .
- de Ribaupierre, F. (1997). "Acoustical information processing in the auditory thalamus and cerebral cortex," in "The central auditory system," Edited by G. Ehret and R. Romand, New York, 1997, 317-397.
- Duifhuis, H., Willems, L. F., and Sluyter, R. J. (1982). "Measurement of pitch in speech: an implementation of Goldstein's theory of pitch perception," J. Acoust. Soc. AM 71, 1568-1580.
- Duquesnoy, A. J. (1983). "Effect of a single interfering noise or speech source upon the binaural sentence intelligibility of aged persons," J. Acoust. Soc. Am. 74, 739-743.
- Durlach, N. I. (1963). "Equalization and cancellation theory of binaural masking-level differences," J. Acoust. Soc. AM 35, 1206-1218.
- Du Vernay, J. G. (1683). "Traité de l'organe de l'ouïe, contenant la structure, les usages et les maladies de toutes les parties de l'oreille," Paris, .
- Eco, U. (1995). "Come si fa una tesi di laurea (Japanese translation)," Tokyo, Jiritsu Shobokan.
- Ehret, G., and Romand, R. (1997). "The central auditory system," New York, Oxford University Press.
- Ehret, G. (1997). "The auditory midbrain, a "shunting yard" of acoustical information processing," in "The central auditory system," Edited by G. Ehret and R. Romand, New York, Oxford University Press, 259-316.
- Ehrlich, D., Casseday, J. H., and Covey, E. (1997). "Neural tuning to sound duration in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*," J. Neurophysiol. 77, 1360-2372.
- Ellis, D. (1996), "Prediction-driven computational auditory scene analysis," MIT unpublished doctoral dissertation.
- Evans, E. F. (1974). "Auditory frequency selectivity and the auditory nerve," in "Facts and models in hearing," Edited by E. Zwicker and E. Terhardt, Berlin, Springer-Verlag, 118-129.
- Evans, E. F. (1977). "Frequency selectivity at high signal levels of single units in cochlear nerve and cochlear nucleus," in "Psychophysics and physiology of hearing," Edited by E. F. Evans and J. P. Wilson, London, Academic Press, 185-196.

- Evans, E. F. (1978). "Place and time coding of frequency in the peripheral auditory system: Some physiological pros and cons," *Audiology* 17, 369-420.
- Evans, E. F. (1982). "Representation of complex sounds at cochlear nerve and cochlear nucleus levels," in "The representation of speech in the peripheral auditory system.," Edited by R. Carlson and B. Granström, Amsterdam, Elsevier, 27-42.
- Evans, E. F. (1983). "Pitch and cochlear nerve fibre temporal discharge patterns," in "Hearing-Physiological bases and psychophysics," Edited by R. Klinke and R. Hartmann, Berlin, Springer-Verlag, 140-146.
- Evans, E. F. (1986). "Pitch and cochlear nerve fiber discharge patterns," in "Auditory frequency selectivity," Edited by B. C. J. Moore and R. D. Patterson, Plenum Press, 253-264.
- Finlayson, P. G., and Caspary, D. M. (1991). "Low-frequency neurons in the lateral superior olive exhibit phase-sensitive binaural inhibition," *J. Neurophysiol.* 65, 598-605.
- Fourcin, A. J. (1970). "Central pitch and auditory lateralization," in "Frequency analysis and periodicity detection in hearing," Edited by R. Plomp and G. F. Smoorenberg, Sijthoff, 319-328.
- Goldberg, J. M., and Brown, P. B. (1969). "Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: some physiological mechanisms of sound localization," *J. Neurophysiol.* 22, 613-636.
- Goldstein, J. L. (1973). "An optimum processor theory for the central formation of the pitch of complex tones," *J. Acoust. Soc. AM* 54, 1496-1516.
- Goldstein, J. L., and Srulovicz, P. (1977). "Auditory-nerve spike intervals as an adequate basis for aural frequency measurement," in "Psychophysics and physiology of hearing," Edited by E. F. Evans and J. P. Wilson, London, Academic Press, 337-347.
- Goldstein, J. L., Gerson, A., Srulovicz, P., and Furst, M. (1978). "Verification of the optimal probabilistic basis of aural processing in pitch of complex tones," *J. Acoust. Soc. AM* 63, 486-497.
- Gould, S. J. (1985). "A most ingenious paradox," in "The flamingo's smile," Edited by S. J. Gould, London, Penguin, 78-95.
- Greenberg (1997). "Understanding speech understanding: towards a unified theory of speech perception.," *Proc. ESCA Workshop on the auditory basis of speech perception*, Keele, 1-8.
- Greenwood, D. D. (1990). "A cochlear frequency-position function for several species - 29 years later," *J. Acoust. Soc. Am.* 87, 2592-2605.
- Grothe, B. (1994). "Interaction of excitation and inhibition in processing of pure tone and amplitude-modulated stimuli in the medial superior olive of the mustache bat.," *J. Neurophysiol.* 71, 706-721.
- Grothe, B., Park, T., and Schuller, G. (1997). "Medial superior olive in the free-tailed bat: response to pure tones and amplitude-modulated tones," *J. Neurophysiol.* 77, 1553-1565.

- Grothe, B., and Park, T. J. (1998). "Sensitivity to interaural time differences in the medial superior olive of a small mammal, the mexican free-tailed bat," *J. Neurosci.* 15, 6608-6622.
- Gu, X., and Wright, B. A., Green, D.M. (1995). "Failure to hear binaural beats below threshold," *J. Acoust. Soc. Am* 97, 701-703.
- Guiguère, C., and Woodland, P. C. (1993). "A wave digital filter model of the entire auditory periphery," *Proc. IEEE-ICASSP*, 708-711.
- Guinan, J. J. (1996). "Physiology of olivocochlear efferents," in "The cochlea," Edited by P.Dallos, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 435-502.
- Haftner, E. R., and Trahiotis, C. (1997). "Functions of the binaural system," in "Encyclopedia of Acoustics," Edited by M. J. Crocker, John Wiley and sons, 1461-1479.
- Hartmann, W. M., McAdams, S., and Smith, B. K. (1986), "Matching the pitch of a mistuned harmonic in a complex tone," IRCAM technical report, .
- Hartmann, W. M. (1988). "Pitch perception and the segregation and integration of auditory entities," in "Auditory function - neurological bases of hearing," Edited by G. M. Edelman, W. E. Gall and W. M. Cowan, New York, Wiley, 623-645.
- Hartmann, W. M., McAdams, S., and Smith, B. K. (1990). "Hearing a mistuned harmonic in an otherwise periodic complex tone," *J. Acoust. Soc. Am* 88, 1712-1724.
- Hartmann, W. H. M. (1991). "On the integration and segregation of musical tones," *Proc. International workshop on recent trends in speech, music and allied signal processing (IWSMSP-91)*, New Delhi, India, 1-10.
- Hartmann, W. M. (1992). "Pitch and the segregation and integration of tones," *Proc. International conference on music perception and cognition*, 1-8.
- Hartmann, W. M. (1993). "On the origin of the enlarged melodic octave," *J. Acoust. Soc. Am.* 93, 3400-3409.
- Hartmann, W. H. (1995). "The physical description of signals," in "Hearing," Edited by B. C. J. Moore, San Diego, Academic Press, 1-40.
- Hartmann, W. M. (1996). "Pitch, periodicity, and auditory organization," *J. Acoust. Soc. Am.* 100, 3491-3502.
- Hartmann, W. M., and Doty, S. L. (1996). "On the pitches of the components of a complex tone," *J. Acoust. Soc. Am.* 99, 567-578.
- Hartmann, W. M. (1997). "Signals, sound and sensation," Woodbury, N.Y., AIP.
- Hebb, D. O. (1949). "The organization of behavior," New York, Wiley.
- Heffner, R. S., and Heffner, H. E. (1992). "Evolution of sound localization in mammals," in "The evolutionary biology of hearing," Edited by D. B. Webster, R. R. Fay and A. N. Popper, New York, Springer-Verlag, 691-715.

- Helfert, R. H., and Aschoff, A. (1997). "Superior olivary complex and nuclei of the lateral lemniscus," in "The central auditory system," Edited by G. Ehret and R. Romand, New York, Oxford University Press, 193-258.
- Helmholtz, H. v. (1877). "On the sensations of tone (English translation A.J. Ellis, 1954)," New York, Dover.
- Hermansky, H., Hanson, B., and Wakita, H. (1985). "Low-dimensional representation of vowels based on all-pole modeling in the psychophysical domain," *Speech Comm* 4, 181-187.
- Hermansky, H., and Morgan, N. (1994). "RASTA processing of speech," *IEEE trans Speech and Audio Process.* 2, 578-589.
- Hess, W. (1983). "Pitch determination of speech signals," Berlin, Springer-Verlag.
- Hind, J. E., Anderson, D. J., Brugge, J. F., and Rose, J. E. (1967). "Coding of information pertaining to paired low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey," *J. Neurophysiol.* 30, 794-816.
- Hirahara, T., and Kato, H. (1992). "The effect of F0 on vowel identification," in "Speech perception, production and linguistic structure," Edited by Y. Tohkura, E. Vatikiotis-Bateson and Y. Sagisaka, Tokyo, Ohmsha, 89-112.
- Hirahara, T. (1993). "On the role of relative harmonics level around the F1 of high vowel identification.", *Proc. ARO abstracts* (ISSN 0742-3152), abstract #258, 65.
- Hirahara, T., Cariani, P., and Delgutte, B. (1996). "Representation of low-frequency vowel formants in the auditory nerve.", *Proc. ESCA Workshop on the auditory basis of speech perception*, 83-86.
- Holdsworth, J., Nimmo-Smith, I., Patterson, R. D., and Rice, P. (1988), "Implementing a GammaTone filter bank," *MRC Applied Psychology Unit technical report, SVOS final report, annex C.*
- Horst, J. W., Javel, E., and Farley, G. R. (1986). "Coding of spectral fine structure in the auditory nerve. I. Fourier analysis of period and interspike interval histograms," *J. Acoust. Soc. Am.* 79, 398-416.
- Horst, J. W., Wit, H. P., and Segenhout, H. M. (1988). "Single fiber responses to complex sounds in the pigeon," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 235-243.
- Horst, J. W., Javel, E., and Farley, G. R. (1992). "Coding of fundamental frequency in auditory nerve fibers: effects of signal level and phase spectrum," in "The auditory processing of speech - From sounds to words," Edited by M. E. H. Schouten, Berlin, Mouton de Gruyter, 29-36.
- Houtsma, A. J. M. (1995). "Pitch perception," in "Hearing," Edited by B. C. J. Moore, London, Academic Press, 267-295.
- Huggins, W. H. (1953). "A theory of hearing," in "Communication theory," Edited by W. Jackson, London, Butterworth, 363-380.

- Hukin, R. W., and Darwin, C. J. (1995). "Effects of contralateral presentation and of interaural time differences in segregating a harmonic from a vowel," *J. Acoust. Soc. Am.* 98, 1380-1387.
- Hukin, R. W., and Darwin, C. J. (1995). "Comparison of the effect of onset asynchrony on auditory grouping in pitch matching and vowel identification," *Perception & Psychophysics* 57, 191-196.
- Irino, T. (1997). "Time-domain, level dependent auditory filter: the gammachirp," *J. Acoust. Soc. Am.* 101, 412-419.
- Itoh, K., and Kikkawa, S. (1982). "Temporal factors in dominance for sound image space - A neural model of binaural interaction," *Ann. Bull. RILP* 16, 125-142.
- Itoh, K. (1983). "A neuro-synaptic model of the bilateral auditory nervous system - image lateralization and binaural unmasking," *Ann. Bull. RILP* 17, 129-146.
- Itoh, K. (1984). "A neuro-synaptic model of the masking and unmasking process in the bilateral auditory system," *Ann. Bull. RILP* 18, 91-105.
- Irvine, D. R. F. (1992). "Physiology of the auditory brainstem," in "The mammalian auditory pathway: neurophysiology," Edited by A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 153-231.
- Javel, J. B., Mott, J. B., Rush, N. L., and Smith, D. W. (1988). "Frequency discrimination: evaluation of rate and temporal codes," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 224-234.
- Jeffress, L. A. (1948). "A place theory of sound localization," *J. Comp. Physiol. Psychol.* 41, 35-39.
- Johannesma, P. I. M. (1972). "The pre-response stimulus ensemble of neurons in the cochlear nucleus," *Proc. Symposium on hearing theory, IPO Eindhoven*, .
- Johnson, D. H., and Kiang, N. Y.-S. (1976). "Analysis of discharges recorded simultaneously from pairs of auditory nerve fibers," *Biophysical Journal* 16, 719-734.
- 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, 1115-1122.
- Johnson, D. H., and Swami, A. (1983). "The transmission of signals by auditory-nerve fiber discharge patterns," *J. Acoust. Soc. AM* 74, 493-501.
- Joris, P. X., Carney, L. H., Smith, P. H., and Yin, T. C. T. (1994). "Enhancement of neural synchronization in the anteroventral cochlear nucleus. I. Responses to tones at the characteristic frequency," *J. Neurophysiol.* 71, 1022-1036.
- Joris, P. X., Carney, L. H., Smith, P. H., and Yin, T. C. T. (1994). "Enhancement of neural synchronization in the anteroventral cochlear nucleus. II. Responses in the tuning curve," *J. Neurophysiol.* 71, 1037-1051.

- Joris, P. X. (1995). "Envelope coding in the lateral superior olive. I. Sensitivity to interaural time differences," *J. Neurophysiol.* 73, 1043-1062.
- 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, 2137-2156.
- Joris, P. X., and Smith, P. H. (1998). "Temporal and binaural properties in dorsal cochlear nucleus and its output tract," *J. Neuroscience* 18, 10157-10170.
- Joris, P. X., Smith, P. H., and Yin, T. C. T. (1998). "Coincidence detection in the auditory system: 50 years after Jeffress," *Neuron* 21, 1235-1238.
- Joris, P. X., and Yin, T. C. T. (1998). "Envelope coding in the lateral superior olive. III. Comparison with afferent pathways," *J. Neurophysiol.* 79, 253-269.
- Joseph, A. W., and Hyson, R. L. (1993). "Coincidence detection by binaural neurons in the chick brain stem," *J. Neurophysiol.* 69, 1197-1211.
- Kahle, W., Leonhardt, H., and Platzer, W. (1979). "Anatomie. III. Système nerveux et organes des sens," Paris, Flammarion.
- Kanadera, N., Hermansky, H., and Arai, T. (1998). "On properties of the modulation spectrum for robust automatic speech recognition.," *Proc. IEEE-ICASSP*, 613-616.
- Kaernbach, C., and Demany, L. (1998). "Psychophysical evidence against the autocorrelation theory of pitch perception," *J. Acoust. Soc. Am.* 104, 2298-2306.
- Kashino, M., and Hirahara, T. (1995). "How many concurrent talkers can we hear out?," *Proc. ASJ Autumn meeting (in Japanese)*, 467-468.
- Kashino, M., and Nishida, S. (1996). "Auditory localization aftereffects," *J. Acoust. Soc. Am.* 99, 2596.
- Kashino, M., and Nishida, S. (1997). "Adaptation in the processing of interaural time differences revealed by the auditory localization aftereffect," *J. Acoust. Soc. Am.*, submitted
- Kawahara, H. (1997). "Speech representation and transformation using adaptive interpolation of weighted spectrum: vocoder revisited.," *Proc. ICASSP*, 1303-1306.
- Kemp, D. T. (1978). "Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system," *J. Acoust. Soc. AM* 64, 1386-1391.
- Kemp, D. T., and Souter, M. (1988). "The dynamics of cochlear perturbations following brief acoustic and efferent stimulation - otoacoustic and CM data," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 116-123.
- Kidd, S., and Kelly, J. B. (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.* 15, 7390-7397.

- Kiang, N. Y.-S. (1965), "Discharge patterns of single fibers in the cat's auditory nerve," MIT technical report, MIT Research Monograph 35.
- Kim, D. O., Rhode, W. S., and Greenberg, S. R. (1986). "Responses of cochlear nucleus neurons to speech signals: neural encoding of pitch, intensity and other parameters," in "Auditory frequency selectivity," Edited by B. C. J. Moore and R. D. Patterson, New York, Plenum Press, 281-282.
- Kim, D. O., and Leonard, G. (1988). "Pitch-period following response of cat cochlear nucleus neurons to speech sounds," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 252-260.
- Klatt, D. H. (1982). "Speech processing strategies based on auditory models," in "The representation of speech in the peripheral auditory system," Edited by R. Carlson and B. Granström, Amsterdam, Elsevier, 181-196.
- Kohlrausch, A. (1988). "Masking patterns of harmonic complex tone maskers and the role of the inner ear transfer function," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 339-350.
- Kohlrausch, A., and Sander, A. (1995). "Phase effects in masking related to dispersion in the inner ear. II Masking period patterns of short targets," *J. Acoust. Soc. Am.* 97, 1817-1829.
- Konishi, M., Takahashi, T. T., Wagner, H., Sullivan, W. E., and Carr, C. E. (1988). "Neurophysiological and anatomical substrates of sound localization in the owl," in "Auditory function - neurobiological bases of hearing," Edited by G. M. Edelman, W. E. Gall and W. M. Cowan, New York, Wiley, 721-745.
- Köppl, C. (1997). "Frequency tuning and spontaneous activity in the auditory nerve and cochlear nucleus magnocellularis of the barn owl *Tyto alba*," *J. Neurophysiol.* 77, 364-377.
- Köppl, C. (1997). "Phase locking to high frequencies in the auditory nerve and cochlear nucleus magnocellularis of the barn owl *Tyto alba*," *J. Neuroscience* 17, 3312-3321.
- Krimphoff, J., McAdams, S., and Winsberg, S. (1994). "Caractérisation du timbre des sons complexes. II Analyses acoustiques et quantification psychoacoustique," *Journal de Physique IV* C5-625-628.
- Kubovy, M. (1979). "Concurrent pitch-segregation and the theory of indispensable attributes," in "Perceptual organization," Edited by M. Kubovy and J. Pomeranz, Hillsdale, N.J., Lawrence Erlbaum, .
- Kuwada, S., Yin, T. C. T., Haberly, L. B., and Wickesberg, R. E. (1980). "Binaural interaction in the cat inferior colliculus: physiology and anatomy," in "Psychophysical, physiological and behavioral studies in hearing," Edited by G. v. d. Brink and F. A. Bilsen, Delft University Press, 401-411.
- Kuwada, S., Batra, R., and Stanford, T. R. (1989). "Monaural and binaural response properties of neurons in the inferior colliculus of the rabbit: effects of sodium pentobarbital," *J. Neurophysiol.* 61, 269-282.

- Kuwada, S., and Batra, R. (1999). "Coding of sound envelopes by inhibitory rebound in neurons of the superior olivary complex in the unanesthetized rabbit," *J. Neurosci.* 19, 2273-2287.
- Klinke, R. (1986), commentaire à Zwicker, 1986 (p. 57)
- Lamoré, P. J. J. (1977). "Pitch and masked thresholds in octave complexes in relation to interaction phenomena in two-tone stimuli in general," *Acustica* 37, 250- 257.
- Langner, G. (1981). "Neuronal mechanisms for pitch analysis in the time domain," *Exp. Brain Res.* 44, 450-454.
- Langner, G. (1983). "Neuronal mechanisms for a periodicity analysis in the time domain," in "Hearing-Physiological bases and psychophysics," Edited by R. Klinke and R. Hartmann, Berlin, Springer-Verlag, 334-341.
- Langner, G. (1983). "Evidence for neuronal periodicity detection in the auditory system of the guinea fowl: implications for pitch analysis in the time domain," *Exp. Brain Res.* 52, 333-355.
- Langner, G., and Schreiner, C. E. (1988). "Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. I. Neuronal mechanisms," *J. Neurophysiol.* 60, 1799-1822.
- Langner, G. (1992). "Periodicity coding in the auditory system," *Hearing Research* 60, 115-142.
- Lazzaro, J., and Mead, C. (1989). "Silicon modeling of pitch perception," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86, 9597-9601.
- Lea, A. (1992), "Auditory models of vowel perception," Nottingham unpublished doctoral dissertation.
- Levitt, H., and Rabiner, L. R. (1967). "Binaural release from masking for speech and gain in intelligibility," *J. Acoust. Soc. Am.* 42, 601-608.
- Licklider, J. C. R. (1951). "A duplex theory of pitch perception," *Experientia* 7, 128-134.
- Licklider, J. C. R. (1956). "Auditory frequency analysis," in "Information theory," Edited by C. Cherry, London, Butterworth, 253-268.
- Licklider, J. C. R. (1959). "Three auditory theories," in "Psychology, a study of a science," Edited by S. Koch, New York, McGraw-Hill, I, 41-144.
- Licklider, J. C. R. (1962). "Periodicity pitch and related auditory process models," *International Audiology* 1, 11-36.
- Lin, J. L., and Hartmann, W. M. (1997). "The pitch of mistuned harmonics: evidence for a template model," *J. Acoust. Soc. AM* 103, 2608-2617.
- Lippmann, R. P., and Carlson, B. A. (1997). "Using missing feature theory to actively select features for robust speech recognition with interruptions, filtering, and noise," *Proc. ESCA Eurospeech*, KN-37-40.
- Litowsky, R. Y., and Yin, T. C. T. (1998). "Physiological studies of the precedence effect in the inferior colliculus of the cat. II. Neural mechanisms," *J. Neurophysiol.* 80, 1302-1316.

- Loeb, G. E., White, M. W., and Merzenich, M. M. (1983). "Spatial cross-correlation - A proposed mechanism for acoustic pitch perception," *Biol. Cybern.* 47, 149-163.
- Lyon, R. F. (1983-1988). "A computational model of binaural localization and separation," in "Natural computation," Edited by W. Richards, Cambridge, Mass, MIT Press, 319-327.
- Lyon, R. (1984). "Computational models of neural auditory processing," *Proc. IEEE ICASSP*, 36.1.(1-4).
- Lyon, R. (1991). "Automatic gain control in cochlear mechanics," in "Mechanics and biophysics of hearing," Edited by P. Dallos, C.D.Geisler, J. W. Mathews, M. A. Ruggero and C.R.Steele, New York, Springer-Verlag, .
- Lyon, R. F. (1997). "All-pole models of auditory filtering," in "Diversity in auditory mechanics," Edited by L. e. al., Singapore, World scientific publishing, 205-211.
- Maas, W. (1997). "Networks of spiking neurons: the third generation of neural network models," *Neural Networks* 10, 1659-1671.
- Maas, W. (1997). "Fast sigmoidal networks via spiking neurons," *Neural Computation* 9, 279-304.
- Malmierca, M. S., Leergard, T. B., Bajo, V. M., Bjaale, J. G., and Merchan, M. A. (1998). "Anatomic evidence of a three-dimensional mosaic pattern of tonotopic organization in the ventral complex of the lateral lemniscus in cat," *J. Neurosci.* 18, 10603-10618.
- Manley, G. A., and Köppl, C. (1998). "Phylogenetic development of the cochlea and its innervation," *Current Opinion in Neurobiology* 8, 468-479.
- Marr, D. (1982). "Representing and computing visual information," in "Artificial Intelligence: an MIT perspective," Edited by P. H. Winston and R. H. Brown, Cambridge, Mass, MIT Press, 2, 17-82.
- Massaro, D. W. (1987). "Speech perception by ear and by eye: a paradigm for psychological inquiry," Hillsdale NJ, Erlbaum.
- Massaro, D. W. (1990). "Models of integration given multiple sources of information," *Psychological review* 97, 225-252.
- Marin, C., and McAdams, S. (1991). "Segregation of concurrent sounds. II: Effects of spectral envelope tracing, frequency modulation coherence, and frequency modulation width," *J. Acoust. Soc. Am.* 89, 341-351.
- Marin, C., and McAdams, S. (1996). "The role of auditory beats induced by frequency modulation and polyperiodicity in the perception of spectrally embedded target sounds," *J. Acoust. Soc. Am.* 100, 1736-1753.
- McAdams, S. (1982). "Spectral fusion and the creation of auditory images," in "Music, mind and brain," Edited by M. Clynes, Plenum Press, 279-298.

- McAdams, S., and X., R. (1988). "The role of FM-induced AM in dynamic spectral profile analysis," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. Horst and H. Wit, London, Academic Press, 359-369.
- McAdams, S. (1989). "Segregation of concurrent sounds. I: Effects of frequency modulation coherence," *J. Acoust. Soc. Am.* 86, 2148-2159.
- McAdams, S., Winsberg, S., Donnadieu, S., De Soete, G., and Krimphoff, J. (1995). "Perceptual scaling of synthesized musical timbres: common dimensions, specificities, and latent subject classes," *Psychological Research* 58, 177-192.
- McFadden, D. (1973). ""Precedence effects and auditory cells with long characteristic delays," *J. Acoust. Soc. Am.* 54, 528-530.
- McKeown, J. D., and Darwin, C. J. (1991). "Effects of phase changes in low-numbered harmonics on the internal representation of complex sounds," *The quarterly journal of experimental psychology* 43A, 401-421.
- McKeown, J. D. (1992). "Perception of concurrent vowels: The effect of varying their relative level," *Speech Communication* 11, 1-13.
- McKeown, J. D., and Patterson, R. D. (1996). "The time course of auditory segregation: Concurrent vowels that vary in duration," *J. Acoust. Soc. Am.* 98, 1866-1877.
- Meddis, R. (1988). "Simulation of auditory-neural transduction: further studies," *J. Acoust. Soc. AM* 83, 1056-1063.
- Meddis, R., and Hewitt, M. J. (1991). "Virtual pitch and phase sensitivity of a computer model of the auditory periphery. I: Pitch identification," *J. Acoust. Soc. AM* 89, 2866-2882.
- Meddis, R., and Hewitt, M. J. (1991). "Virtual pitch and phase sensitivity of a computer model of the auditory periphery. II: phase sensitivity," *J. Acoust. Soc. AM* 89, 2883-2894.
- Meddis, R., and Hewitt, M. J. (1992). "Modeling the identification of concurrent vowels with different fundamental frequencies," *J. Acoust. Soc. AM* 91, 233-245.
- Meddis, R., and O'Mard, L. (1997). "A unitary model of pitch perception," *J. Acoust. Soc. Am.* 102, 1811-1820.
- Meddis, R., O'Mard, L. P., and Lopez-Poveda, E. A. (1999). "A computational algorithm for computing non-linear auditory frequency selectivity," *JASA* (submitted)
- Mellinger, D. K. (1991), "Event formation and separation in musical sound," Stanford Center for computer research in music and acoustics unpublished doctoral dissertation.
- Møller, A. R. (1983). "Auditory physiology," New York, Academic Press.
- Moore, B. C. J. (1977, 1982, 1989, 1996, 1997). "An introduction to the psychology of hearing," London, Academic Press.
- Moore, B. C. J. (1980). "Neural interspike intervals and pitch," *Audiology* 19, 363-365.

- Moore, B. C. J., Glasberg, B. R., and Shailer, M. J. (1984). "Frequency and intensity difference limens for harmonics within complex tones," *J. Acoust. Soc. Am.* 75, 550-561.
- Moore, B. C. J., Peters, R. W., and Glasberg, B. R. (1985). "Thresholds for the detection of inharmonicity in complex tones," *J. Acoust. Soc. Am.* 77, 1861-1867.
- Moore, B. C. J., Peters, R. W., and Glasberg, B. R. (1986). "Thresholds for hearing mistuned partials as separate tones in harmonic complexes," *J. Acoust. Soc. Am.* 80, 479-483.
- Moore, B. C. J. (1987). "The perception of inharmonic complex tones," in "Auditory processing of complex sounds," Edited by Y. a. Watson, Hillsdale, Laurence Erlbaum Associates, 180-189.
- Nordmark, J. (1963). "Some analogies between pitch and lateralization phenomena," *J. Acoust. Soc. Am.* 35, 1544-1547.
- Nordmark, J. O. (1978). "Frequency and periodicity analysis," in "Handbook of perception, vol. IV - Hearing," Edited by E. C. Carterette and P. P. Friedman, New York, Academic Press, 243-282.
- Oertel, D. A. (1983). "Synaptic responses and electrical properties of cells in brain slices of the mouse anteroventral cochlear nucleus," *J. Neurosci.* 3, 2043-2053.
- Oertel, D. (1999). "The role of timing in the brain stem auditory nuclei of vertebrates," *Ann. Rev. Physiol.* 61, 497-519.
- Oliver, D. L., and Huerta, M. F. (1992). "Anatomy of the colliculi," in "The mammalian auditory pathway: neuroanatomy," Edited by D. B. Webster, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 168-221.
- O'Mard, L., Hewitt, M. J., and Meddis, R. (1997), "Luteal manual"
- Palmer, A. R., Winter, I. M., and Darwin, C. J. (1986). "The representation of steady-state vowel sounds in the temporal discharge patterns of the guinea pig cochlear nerve and primarylike cochlear nucleus neurons," *J. Acoust. Soc. Am.* 79, 100-113.
- Palmer, A. R., Winter, I. M., Gardner, R. B., and Darwin, C. J. (1987). "Changes in the phonemic quality and neural representation of a vowel by alteration of the relative phase of harmonics near F1," in "The psychophysics of speech perception," Edited by M. E. H. Schouten, Dordrecht, Martinus Nijhoff, 371-376.
- Palmer, A. R. (1988). "The representation of concurrent vowels in the temporal discharge patterns of auditory nerve fibers," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 244-251.
- Palmer, A. R. (1990). "The representation of the spectra and fundamental frequencies of steady-state single- and double-vowel sounds in the temporal discharge patterns of guinea pig cochlear-nerve fibers," *J. Acoust. Soc. Am.* 88, 1412-1426.
- Palmer, A. R. (1992). "Segregation of the responses to paired vowels in the auditory nerve of the guinea-pig using autocorrelation," in "Audition speech and language," Edited by M. E. H. Schouten, Berlin, Mouton-DeGruyter, 115-124.

- Palmer, A. R., and Winter, I. M. (1992). "Cochlear nerve and cochlear nucleus responses to the fundamental frequency of voiced speech sounds and harmonic complex tones," in "Auditory physiology and perception," Edited by Y. Cazals, L. Demany and K. Horner, Oxford, Pergamon Press, 231-239.
- Park, T. J., Grothe, B., Pollak, G. D., Schuller, G., and Koch, U. (1996). "Neural delays shape selectivity to interaural intensity differences in the lateral superior olive," *J. Neurosci.* 15, 6554-6566.
- Parsons, T. W. (1976). "Separation of speech from interfering speech by means of harmonic selection," *J. Acoust. Soc. Am.* 60, 911-918.
- Patterson, R. D. (1986). "Spiral detection of periodicity and the spiral form of musical scales," *Psychology of music* 14, 44-61.
- Patterson, R. D. (1987). "A pulse-ribbon model of monaural phase perception," *J. Acoust. Soc. Am.* 82, 1560-1586.
- Patterson, R. D., Robinson, K., Holdsworth, J., McKeown, D., Zhang, C., and Allerhand, M. (1992). "Complex sounds and auditory images," in "Auditory physiology and perception," Edited by Y. Cazals, K. Horner and L. Demany, Oxford, Pergamon Press, 429-446.
- Patterson, R. D. (1994). "The sound of a sinusoid: time-domain models," *J. Acoust. Soc. Am.* 94, 1419-1428.
- Patterson, R. D. (1994). "The sound of a sinusoid: spectral models," *J. Acoust. Soc. Am.* 96, 1409-1418.
- Patterson, R. D., Allerhand, M., and Guiguère, C. (1995). "Time-domain modeling of peripheral auditory processing: a modular architecture and a software platform," *J. Acoust. Soc. Am.* 98, 1890-1894.
- Patterson, R., Anderson, T. R., and Francis, K. (1996). "Binaural auditory images and a noise-resistant, binaural auditory spectrogram for speech recognition," *Proc. Workshop on the auditory basis of speech perception*, Keele, 245-252.
- Peters, R. W., Moore, B. C. J., and Glasberg, B. R. (1983). "Pitch of components of complex tones," *J. Acoust. Soc. Am.* 73, 924-924.
- Perec, G. (1991). "Experimental demonstration of the tonotopic organization in the soprano (*Cantatrix sopranica* L.)," in "*Cantatrix sopranica* L.," Edited by G. Perec, Paris, Seuil, 11-33.
- Plomp, R. (1967). "Beats of mistuned consonances," *J. Acoust. Soc. Am.* 42, 462-474.
- Plomp, R. (1967). "Pitch of complex tones," *J. Acoust. Soc. Am.* 41, 1526-1533.
- Pickles, J. O. (1988). "An introduction to the physiology of hearing," London, Academic Press.
- Popper, A. N., and Fay, R. R. (1992). "The mammalian auditory pathway: neurophysiology," New York, Springer Verlag.

- Puel, J.-L., Bonfils, P., and Pujol, R. (1988). "Selective attention modifies the active micromechanical properties of the cochlea," *Brain Research* 447, 380-383.
- Pujol, R., Blatrix, S., Pujol, T. (1999) Promenade autour de la cochlée, <http://www.iurc.montp.inserm.fr/cric/audition/index.htm>
- Rhode, W. S., and Greenberg, S. (1992). "Physiology of the cochlear nuclei," in "The mammalian auditory pathway: physiology," Edited by A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 94-152.
- Rhode, W. S. (1995). "Interspike intervals as a correlate of periodicity pitch in cat cochlear nucleus," *J. Acoust. Soc. Am.* 97, 2414-2429.
- Ritsma, R. J. (1968). "Pitch: result of an autocorrelation process.," *Proc. 6th ICA, Tokyo*, A101-A104.
- Roberts, B., and Brunstrom, J. M. (1998). "Perceptual segregation and pitch shifts of mistuned components in harmonic complexes and in regular inharmonic complexes," *J. Acoust. Soc. AM* 104, 2326-2338.
- Robinson, K., and Patterson, R. D. (1995). "The stimulus duration required to identify vowels, their octave, and their pitch chroma," *J. Acoust. Soc. Am.* 98, 1858-1865.
- Robinson, K., and Patterson, R. D. (1995). "The duration required to identify the instrument, the octave, or the pitch chroma of a musical note," *Music Perception* 13, 1-15.
- Romand, R., and Avan, P. (1997). "Anatomical and functional aspects of the cochlear nucleus," in "The central auditory system," Edited by G. Ehret and R. Romand, New York, Oxford University Press, 97-191.
- Rose, J. E., Gross, N. B., Geisler, C. D., and Hind, J. E. (1966). "Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source," *J. Neurophysiol.* 29., 288-314.
- Rose, J. E., Brugge, J. F., Anderson, D. J., and Hind, J. E. (1967). "Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey," *J. Neurophysiol.* 30, 769-793.
- Rose, J. E., Brugge, J. F., Anderson, D. J., and Hind, J. E. (1968). "Patterns of activity in single auditory nerve fibres of the squirrel monkey," in "Hearing mechanisms in vertebrates," Edited by A. V. S. De Reuk and J. Knight, London, Churchill, 144-168.
- Rose, J. E., Brugge, J. F., Anderson, D. J., and Hind, J. E. (1969). "Some possible neural correlates of combination tones," *J. Neurophysiol.* 32, 402-423.
- Rose, J. E., Kitzes, L. M., Gibson, M. M., and Hind, J. E. (1974). "Observations on phase-sensitive neurons of anteroventral cochlear nucleus of the cat: nonlinearity of cochlear output," *J. Neurophysiol.* 37, 218-253.
- Rosen, S., Baker, R. J., and Kramer, S. (1991). "Characterising changes in filter bandwidth as a function of level.," *Proc. Carcans meeting*, ???

- Rosenblith, W. A., Miller, G. A., Egan, J. P., Hirsh, I. J., and Thomas, G. J. (1947). "An auditory afterimage?," *Science* 103, 333-335.
- Rosen, S., Baker, R. J., and Darling, A. (1998). "Auditory nonlinearity at 2 kHz in normal hearing listeners," *J. Acoust. Soc. Am.* 103, 2539-2550.
- Ross, M. J., Shaffer, H. L., Cohen, A., Freudberg, R., and Manley, H. J. (1974). "Average magnitude difference function pitch extractor," *IEEE Trans. ASSP* 22, 353-362.
- Rouiller, E. M. (1997). "Functional organization of the auditory pathways," in "The central auditory system," Edited by G. Ehret and R. Romand, New York, Oxford University Press, 3-96.
- Rowland, K. C., and Spirou, G. A. (1998). "The adherens organelle, a specialized structure of large nerve terminals in the auditory brainstem.", *Proc. ARO abstract #852*, .
- Ruggero, M. A. (1992). "Physiology of the auditory nerve," in "The mammalian auditory pathway: neurophysiology," Edited by A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 34-93.
- Russel, I., and Palmer, A. (1986). "Filtering due to the inner hair-cell membrane properties and its relation to the phase-locking limit in cochlear nerve cells," in "Auditory frequency selectivity," Edited by B. C. J. Moore and R. D. Patterson, New York, Plenum Press, 199-207.
- Ryugo, D. K. (1992). "The auditory nerve," in "The mammalian auditory pathway: neuroanatomy," Edited by D. B. Webster, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer-Verlag, 23-65.
- Sabatini, B. L., and Regehr, W. G. (1999). "Timing of synaptic transmission," *Ann. Rev. Physiol.* 61, 521-542.
- Salt, A.N. (1999) Cochlear Fluids Research Laboratory,
<http://oto.wustl.edu/cochlea/>
- Sachs, M. B., and Young, E. D. (1979). "Encoding of steady-state vowels in the auditory nerve: representation in terms of discharge rate," *J. Acoust. Soc. AM* 66, 470-479.
- Sanes, D. H. (1990). "An in vitro analysis of sound localization mechanisms in gerbil lateral superior olive," *J. Neuroscience* 10, 3494-3506.
- Scheffers, M. T. M. (1983), "Sifting vowels," Gröningen unpublished doctoral dissertation.
- Schofield, B. R., and Cant, N. B. (1997). "Ventral nucleus of the lateral lemniscus in guinea pigs: cytoarchitecture and inputs from the cochlear nucleus," *J. Comp. Neurol.* 379-385, 363-385.
- Schouten, J. F., Ritsma, R. J., and Cardozo, B. L. (1962). "Pitch of the residue," *J. Acoust. Soc. AM* 34, 1418-1424.
- Schouten, J. F. (1970). "The residue revisited," in "Frequency analysis and periodicity detection in hearing," Edited by R. Plomp and G. F. Smoorenburg, Sijthoff, 41-58.

- Schroeder, M. R. (1968). "Period histogram and product spectrum: new methods for fundamental-frequency measurement," *J. Acoust. Soc. Am.* 43, 829-834.
- Schroeder, M. R., and Hall, J. L. (1974). "Model for the mechanical to neural transduction in the auditory receptor," *J. Acoust. Soc. Am.* 55, 1055-1060.
- Schreiner, C. E., and Langner, G. (1988). "Coding of temporal patterns in the central auditory nervous system," in "Auditory function - Neurobiological bases of hearing," Edited by G. M. Edelman, W. E. Gall and W. M. Cowan, New York, Wiley, 337-361.
- Schreiner, C. E., and Langner, G. (1988). "Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. II. Topographical organization," *J. Neurophysiol.* 60, 1823-1840.
- Schwartz, I. R. (1992). "The superior olivary complex and lateral lemniscal nuclei," in "The mammalian auditory pathway: neuroanatomy," Edited by D. B. Webster, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer-Verlag, 117-167.
- Servière, J. (1986), "La tonotopie du colliculus inférieur chez trois espèces de mammifères (chat, cobaye, singe). Étude anatomo-fonctionnelle par le 14C-2-desoxyglucose," Paris 6 unpublished doctoral dissertation.
- Sethares, W. A. (1997). "Tuning, timbre, spectrum, scale," London, Springer-Verlag.
- Shamma, S. A. (1985). "Speech processing in the auditory system I: The representation of speech sounds in the responses of the auditory nerve," *J. Acoust. Soc. Am.* 78, 1612-1621.
- Shamma, S. A. (1985). "Speech processing in the auditory system II: Lateral inhibition and the central processing of speech evoked activity in the auditory nerve," *J. Acoust. Soc. Am.* 78, 1622-1632.
- Shamma, S. (1988). "The acoustic features of speech sounds in a model of auditory processing: vowels and voiceless fricatives," *J. of Phonetics* 16, 77-91.
- Shamma, S., N., S., and Gopalaswamy, P. (1988). "Binaural processing without neural delays," in "Basic issues in hearing," Edited by H. Duifhuis, J. W. Horst and H. P. Wit, London, Academic Press, 135-143.
- Shamma, S. A., Shen, N., and Gopalaswamy, P. (1989). "Stereoausis: binaural processing without neural delays," *J. Acoust. Soc. Am.* 86, 989-1006.
- Shackleton, T. M., and Meddis, R. (1992). "The role of interaural time differences and fundamental frequency differences in the identification of concurrent vowel pairs," *J. Acoust. Soc. Am.* 91, 3579-3581.
- Shackleton, T. M., and Carlyon, R. P. (1994). "The role of resolved and unresolved harmonics in pitch perception and frequency modulation discrimination," *J. Acoust. Soc. Am.* 95, 3529-3540.
- Shackleton, T. M., Meddis, R., and Hewitt, M. J. (1994). "The role of binaural and fundamental frequency difference cues in the identification of concurrently presented vowels," *QJEP A* 47, 545-563.

- Shepard, R. N. (1964). "Circularity in judgments of relative pitch," *J. Acoust. Soc. Am.* 36, 2346-2353.
- Shepard, R. N. (1982). "Structural representations of musical pitch," in "The psychology of music," Edited by D. Deutsch, Orlando, Academic Press, 343-390.
- Siebert, W. M. (1970). "Frequency discrimination in the auditory system: place or periodicity mechanisms," *Proc. IEEE* 58, 723-730.
- Shofner, W. P. (1991). "Temporal representation of rippled noise in the anteroventral cochlear nucleus of the chinchilla," *J. Acoust. Soc. Am.* 90, 2450-2466.
- Shofner, W. P. (1998). "Evidence that primarylike units are the major CN subsystem which encodes pitch related information in their temporal discharge.", *Proc. ARO abstract #382*, .
- Slaney, M. (1990). "A perceptual pitch detector.", *Proc. ICASSP-90*, 357-360.
- Slaney, M. (1993), "An efficient implementation of the Patterson-Holdsworth auditory filter bank," *Apple Computer technical report*, 35.
- Smith, P. H., Joris, P. X., and Yin, T. C. T. (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, 245-260.
- Smith, P. H. (1995). "Structural and functional differences distinguish principal from nonprincipal cells in the guinea pig MSO slice," *J. Neurophysiol.* 73, 1653-1667.
- Smith, P. H., Joris, P. X., and Yin, T. C. T. (1998). "Anatomy and physiology of principal cells of the medial nucleus of the trapezoid body (MNTB) of the cat," *J. Neurophysiol.* 79, 3127-3142.
- Spangler, K. M., Warr, B., and Henkel, C. K. (1985). "The projections of principal cells of the medial nucleus of the trapezoid body in the cat," *J. Comp. Neurol.* 238, 249-262.
- Spirou, G. A., Rice, J. J., and Young, E. D. (1992). "Interneurons of the dorsal cochlear nucleus shape the responses of principal cells to complex sounds," in "Auditory physiology and perception," Edited by Y. Cazals, L. Demany and K. Horner, Oxford, Pergamon Press, 389-396.
- Spitzer, M. W., and Semple, M. N. (1998). "Transformation of binaural response properties in the ascending auditory pathway: influence of time-varying interaural phase disparity," *J. Neurophysiol.* 80, 3062-3076.
- Srulovicz, P., and Goldstein, J. L. (1983). "A central spectrum model: a synthesis of auditory-nerve timing and place cues in monaural communication of frequency spectrum," *J. Acoust. Soc. Am.* 73, 1266-1276.
- Stubbs, R. J., and Summerfield, Q. (1988). "Evaluation of two voice-separation algorithms using normal-hearing and hearing-impaired listeners," *J. Acoust. Soc. Am.* 84, 1236-1249.

- Stubbs, R. J., and Summerfield, Q. (1990). "Algorithms for separating the speech of interfering talkers: Evaluations with voiced sentences, and normal-hearing and hearing-impaired listeners," *J. Acoust. Soc. Am.* 87, 359-372.
- Suga, N. (1990). "Cortical computational maps for auditory imaging," *Neural Networks* 3, 3-21.
- Suga, N. (1994). "Processing of auditory information carried by species-specific complex sounds," in "The cognitive neurosciences," Edited by M. S. Gazzaniga, Cambridge, Mass., MIT Press, 295-313.
- Summerfield, Q., Lea, A., and Marshall, D. (1990). "Modelling auditory scene analysis: strategies for source segregation using autocorrelograms," *Proc. Institute of Acoustics* 12, 507-514.
- Summerfield, Q., and Assmann, P. F. (1991). "Perception of concurrent vowels: Effects of harmonic misalignment and pitch-period asynchrony," *J. Acoust. Soc. Am.* 89, 1364-1377.
- Summerfield, Q. (1992). "Roles of harmonicity and coherent frequency modulation in auditory grouping," in "The auditory processing of speech: from sounds to words," Edited by M. E. H. Schouten, Berlin, Mouton de Gruyter, 157-166.
- Summerfield, Q., and Culling, J. F. (1992). "Periodicity of maskers not targets determines ease of perceptual segregation using differences in fundamental frequency," *Proc. 124th meeting of the ASA*, 2317(A).
- Summerfield, Q., and Culling, J. F. (1992). "Auditory segregation of competing voices: absence of effects of FM or AM coherence," *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 336, 357-366.
- Szentágothai, J., and Arbib, M. A. (1975). "Conceptual Models of Neural Organization," Cambridge, MA., The MIT Press.
- Terhardt, E. (1974). "Pitch, consonance and harmony," *J. Acoust. Soc. AM* 55, 1061-1069.
- Terhardt, E. (1979). "Calculating virtual pitch," *Hearing Research* 1, 155-182.
- Terhardt, E., Stoll, G., and Seewann, M. (1982). "Algorithm for extraction of pitch and pitch salience from complex tonal signals," *J. Acoust. Soc. AM* 71, 679-688.
- Thompson, D. A. (1917, reedited 1961). "On growth and form," Cambridge, Cambridge University Press.
- Thorpe, S., Fize, F., and Marlot, C. (1996). "Speed of processing in the human visual system," *Nature* 381, 520-522.
- Trussel, L. O. (1997). "Cellular mechanisms for preservation of timing in central auditory pathways," *Curr. Opin. Neurobiol.* 7, 487-492.
- Trussel, L. O. (1999). "Synaptic mechanisms for coding timing in auditory neurons," *Ann. Rev. Physiol.* 61, 477-496.
- Tsuchitani, C. (1997). "Input from the medial nucleus of the trapezoid body to an interaural level detector," *HR* 105, 211-224.

- Ueda, K., and Ohgushi, K. (1984). "Spatial representations of two components of pitch using multidimensional scaling technique [in Japanese].", Proc. ASJ special interest group in hearing, 798-804.
- Usrey, W. M., and Reid, R. C. (1999). "Synchronous activity in the visual system," *Ann. Rev. Physiol.* 61, 435-456.
- van Noorden, L. (1982). "Two channel pitch perception," in "Music, mind, and brain," Edited by M. Clynes, London, Plenum press, 251-269.
- Volman, S. F., and Konishi, M. (1989). "Spatial selectivity and binaural responses in the inferior colliculus of the great horned owl," *J. Neurophysiol.* 9, 3083-3096.
- von Békésy, G. (1960). "Experiments in hearing (translated and edited by E.G. Wever)," McGraw-Hill.
- Warr, W. B. (1992). "Organization of olivocochlear efferent systems in mammals," in "The mammalian auditory pathway: neuroanatomy," Edited by D. B. Webster, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer Verlag, 410-448.
- Webster, D. B., Popper, A. N., and Fay, R. R. (1992). "The mammalian auditory pathway: neuroanatomy," New York, Springer-Verlag.
- Weintraub, M. (1985), "A theory and computational model of auditory monaural sound separation," Stanford unpublished doctoral dissertation.
- Wever, E. G., and Bray, C. W. (1930). "Present possibilities for auditory theory," *The psychological review* 37, 365-380.
- Wever, E. G., and Bray, C. W. (1930). "The nature of acoustic response: the relation between sound frequency and frequency of impulses in the auditory nerve," *Journal of experimental psychology* 13, 373-387.
- Whitfield, I. C. (1978). "The neural code," in "Handbook of perception, vol IV," Edited by E. C. Carterette and M. P. Friedman, New York, Academic Press, 163-183.
- Whitfield, I. C. (1979). "Periodicity, pulse interval and pitch," *Audiology* 18, 507-512.
- Whitfield, I. C. (1980). "Theory and experiment in so-called pulse-interval pitch," *Audiology* 20, 86-88.
- Wickesberg, R. E., and Oertel, D. (1988). "Tonotopic projection from the dorsal to the anteroventral cochlear nucleus of mice," *J. Comp. Neurol.* 268, 389-399.
- Wickesberg, R. E., and Oertel, D. (1990). "Delayed, frequency-specific inhibition in the cochlear nuclei of mice: a mechanism for monaural echo suppression.," *J. Neuroscience* 10, 1762-1768.
- Wightman, F. L. (1971). "A model of perceived pitch based on weighted autocorrelation.," Proc. 7th ICA, Budapest, 361-364.

- Wightman, F. L. (1973). "The pattern-transformation model of pitch," *J. Acoust. Soc. AM* 54, 407-416.
- Wightman, F. L. (1973). "Pitch and stimulus fine structure," *J. Acoust. Soc. AM* 54, 397-406.
- Winer, J. A. (1992). "Auditory forebrain functional anatomy," in "The mammalian auditory pathway: neuroanatomy," Edited by D. R. Webster, A. N. Popper and R. R. Fay, New York, Springer-Verlag, 222-409.
- Winter, I. W., and Palmer, A. R. (1990). "Temporal responses of primarylike anteroventral cochlear nucleus units to the steady-state vowel /i/," *J. Acoust. Soc. Am.* 88, 1437-1441.
- Wu, S. H., and Kelly, J. B. (1991). "Physiological properties of neurons in the mouse superior olive: membrane characteristics and postsynaptic responses studied in vitro," *J. Neurophysiol.* 65, 230-246.
- Wu, S. H., and Kelly, J. B. (1992). "Binaural interaction in the cat superior olive: time difference sensitivity studied in mouse brain slice," *J. Neurophysiol.* 68, 1151-1159.
- Wu, S. H. (1997). "Physiological properties of neurons in the ventral nucleus of the lateral lemniscus of the rat: intrinsic membrane properties and synaptic responses," *J. Neurophysiol.* 81, 2862-2874.
- Yang, L., and Pollak, G. D. (1997). "Differential response properties to amplitude modulated signals in the dorsal nucleus of the lateral lemniscus of the mustache bat and the roles of GABAergic inhibition," *J. Neurophysiol.* 77, 324-340.
- Yang, L., Monsivais, P., and Rubel, E. W. (1999). "The superior olivary nucleus and its influence on nucleus laminaris: a source of inhibitory feedback for coincidence detection in the avian auditory brainstem," *J. Neuroscience* 15, 2313-2325.
- Yates (1995). "Cochlear structure and function," in "Hearing," Edited by B. C. J. Moore, San Diego, Academic Press, 41-74.
- Yin, T. C. T., Kuwada, S., and Sujaku, Y. (1984). "Interaural time sensitivity of high-frequency neurons in the inferior colliculus," *J. Acoust. Soc. AM* 76, 1401-1410.
- Yin, T. C. T., Chan, J. C. K., and Carney, L. H. (1987). "Effects of interaural time delays of noise stimuli on low-frequency cells in the cat's inferior colliculus. III. Evidence for cross-correlation," *J. Neurophysiol.* 58, 562-583.
- Yin, T. C. T., and Chan, J. C. K. (1988). "Neural mechanisms underlying interaural time sensitivity to tones and noise," in "Auditory function - Neurological bases of hearing," Edited by G. M. Edelman, W. E. Gall and W. M. Cowan, New York, Wiley, 385-430.
- Yin, T. C. T., and Chan, J. C. K. (1990). "Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat," *J. Neurophysiol.* 64, 465-488.
- Yost, W. A. (1996). "Pitch of iterated rippled noise," *J. Acoust. Soc. AM* 100, 511-518.
- Yost, W. A. (1996). "Pitch strength of iterated rippled noise," *J. Acoust. Soc. AM* 100, 3329-3335.

- Yost, W. A., Patterson, R., and Scheft, S. (1996). "A time domain description for the pitch strength of iterated rippled noise," *J. Acoust. Soc. AM* 99, 1066-1078.
- Zackenhause, M., Johnson, D. H., and Tsuchitani, C. (1995). "Transient effects during the chopping response of LSO neurons," *J. Acoust. Soc. AM* 98, 1410-1422.
- Zurek, P. M. (1981). "Spontaneous narrowband acoustic signal emitted by human ears," *J. Acoust. Soc. AM* 69, 514-423.
- Zwicker, E. (1986). "Spontaneous oto-acoustic emissions, threshold in quiet, and just noticeable amplitude modulation at low levels," in "Auditory frequency selectivity," Edited by B.C.J. Moore and R. D. Patterson, New York, Plenum Press, 49-59.
- Zwicker, U. T. (1984). "Auditory recognition of diotic and dichotic vowel pairs," *Speech Communication* 3, 256-277.