

in "Agir dans l'Espace", C. Thinus-Blanc, J. Bullier (Eds), à paraître.

[version révisée 1 Aout 2004]

Audition, action, espace

Alain de Cheveigné, CNRS

Introduction

Perception et action sont étroitement liés dans la vie d'un organisme, mais en psychologie et physiologie il est d'usage d'étudier la perception comme si elle était affranchie de l'action. Boring (1942) fait remonter ce divorce à la découverte à l'aube du 19e siècle par Bell et Magendie de voies sensibles et motrices distinctes issues de la moelle épinière. Cette focalisation réductrice a permis une compréhension approfondie des mécanismes, mais il est utile de temps à autre de prendre un champ plus large et de situer à nouveau la perception dans le contexte de l'action. Ce chapitre tente cet exercice pour la perception auditive de l'espace. Il se divise en quatre parties. La première rappelle les racines "actives" de la perception,

encore apparentes chez des organismes primitifs. La seconde passe en revue les aspects actifs de l'audition, aussi bien dans sa structure et sa physiologie qu'en ce qui concerne les stratégies actives. La troisième se concentre sur les aspects spatiaux de la perception auditive, et la quatrième s'interroge sur la séparation entre perception et action. Ce chapitre est issu d'un travail mené dans le cadre de programme Cognitique du Ministère de la Recherche et Technologie, sur le rôle des indices acoustiques dans la perception de la structure spatiale des scènes sonores complexes.

I Perception et action

Pour illustrer les liens entre perception et action, Szentágothai et Arbib (1975) ont pris l'exemple d'un organisme hypothétique muni de deux nageoires et de deux yeux. L'oeil gauche est relié à la nageoire droite par un neurone, et l'oeil droit à la nageoire gauche. Lorsqu'une proie apparaît dans le champ visuel à droite, l'ordre est transmis à la nageoire opposée de se mouvoir (Fig. 1). L'organisme s'oriente alors vers la proie et l'atteint au terme d'une trajectoire déterminée par l'équilibre d'activation des deux nageoires. La *perception* chez cet organisme primitif n'est pas distincte de son *action*. Szentágothai et Arbib suggèrent que cela reste vrai pour des organismes plus évolués, à ceci près que des niveaux multiples d'inhibition permettent chez eux un comportement plus sophistiqué.

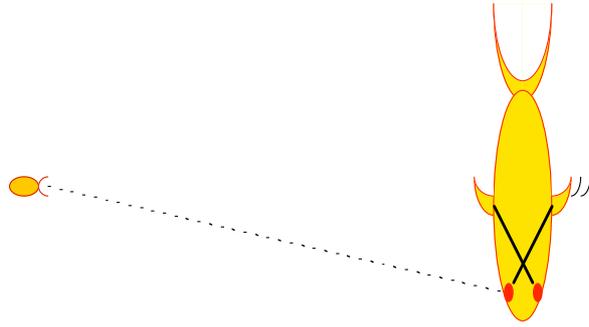


Figure 1. Organisme primitif chez qui la perception de la proie *équivaut* à un ordre donné à la nageoire contralatérale de s'activer. L'activation unilatérale oriente l'organisme vers la proie, après quoi l'équilibre bilatérale d'activation assure une trajectoire qui la rejoint.

Un mécanisme analogue (sans croisement) permettrait l'*évitement* d'un prédateur. Pour prendre un exemple dans le domaine acoustique, certains papillons de nuit (Notodontidae) sont munis d'oreilles dotées chacune d'un neurone unique qui déclenche la chute du papillon à l'approche d'une chauve-souris (Fullard, 1998; Pollack, 1998). Un mécanisme très simple suffit donc à assurer un comportement approprié en présence d'une proie ou d'un prédateur.

Les choses se compliquent lorsque l'environnement contient prédateurs *et* proies. Selon qu'il rencontre l'un ou l'autre, l'organisme doit *choisir* l'une ou l'autre action, rejoindre la cible ou s'en éloigner. Cela suppose un répertoire de comportements plus riche et une compétence de *discrimination*. Certains grillons

réagissent ainsi à deux types de stimuli sonores, l'un qui les attire (phonotaxie positive) et l'autre qui les fait fuir (phonotaxie négative) (Pollack 1998).

La difficulté croît encore si l'environnement contient des objets multiples: proies, prédateurs ou obstacles. En présence de plusieurs objets, l'algorithme simple de la Figure 1 sera mis en défaut, et il risque d'en être de même de mécanismes plus évolués de discrimination. Un prédateur qui rencontre plusieurs proies risque de n'en reconnaître aucune, ou d'adopter une trajectoire moyenne et de les rater. Dans cette situation, l'organisme doit être capable de *ségrégation* perceptive. L'importance de cette question n'a été reconnue que récemment, avec le développement de l'Analyse de Scène Auditive (ASA) par Bregman (1990). Il est probable que la structure sophistiquée de notre système auditif résulte d'une pression sélective pour faire cette analyse de façon efficace (de Cheveigné 2001c).

Revenons à l'organisme de la Figure 1. L'information dont il dispose est rudimentaire (deux "bits" d'information: présence vs absence, gauche vs droite), mais elle suffit à l'accomplissement d'une tâche complexe qui aboutit à la détermination précise de la *localisation spatiale* de la cible. L'orientation vers la proie détermine son azimut, et le déplacement détermine (à posteriori) sa distance. Par son *action*, l'organisme traduit des indices spatiaux rudimentaires (gauche-droite) en coordonnées spatiales précises. Ce mode de connaissance a un coût: l'organisme doit se rendre à un objet pour le localiser. Il ne peut pas *choisir* de s'y rendre en fonction de sa localisation, ni se rappeler s'il s'y est rendu déjà. En

agissant il s'expose. Chez un organisme plus évolué, le lien entre perception et action n'est pas immédiat, et cela lui permet de construire des *modèles* du monde, d'élaborer des plans moteurs, et de choisir parmi plusieurs actions possibles. Cette dissociation de la perception par rapport à l'action justifie qu'on étudie l'une indépendamment de l'autre, dans la tradition de la psychologie physiologique héritée de Bell et Magendie (Boring 1942). La question de leurs rapports reste néanmoins importante, en particulier en ce qui concerne l'audition.

II Audition active

Platon et Euclide croyaient que l'oeil projette des rayons ou particules vers les objets pour les percevoir (extramission). Pythagore pensait de même de l'oreille (von Békésy et Rosenblith 1948). L'idée d'une oreille active et exploratrice est abandonnée, mais plusieurs aspects de la perception auditive la rappellent encore: l'organisation en partie *efférente* (descendante, centrifuge) du système nerveux auditif, le phénomène curieux des *oto-émissions*, et bien sûr les stratégies d'*écholocation* qu'utilisent certaines espèces. Le paragraphe suivant offre une description du système auditif qui s'attache aux aspects efférents et actifs.

II.1. Anatomie et physiologie

Le système auditif est souvent décrit comme ayant une structure ascendante (afférente, centripète). Les ondes sonores provenant d'une source externe se propagent (dans l'air ou l'eau) jusqu'au tympan, après avoir subi diverses réflexions et réfractions sur le torse, la tête, le pavillon et le conduit auditif. Les déplacements du tympan, transmis par la chaîne des osselets de l'oreille moyenne à l'oreille interne et la cochlée, mettent en vibration la membrane basilaire dont les déplacements provoquent la déformation (par cisaillement entre organe de Corti et membrane tectoriale) des cils d'une population de cellules sensibles, les *cellules ciliées internes* (CCI). Ces cellules sont en quelque sorte les "microphones" de l'oreille. Leur dépolarisation provoque la libération de neurotransmetteurs qui entraînent la production de décharges dans le nerf auditif. L'information portée par le nerf auditif est transmise au cortex auditif par une succession de relais: *noyau cochléaire*, noyaux du *complexe olivaire supérieur* et du *lemniscus latéral*, *colliculus inférieur*, et *corps genouillé médian* (Popper et Fay 1992; Webster, Popper et Fay 1992; Ehret et Romand 1997). Cette structure est schématisée dans la Figure 2 qui privilégie, parmi les voies ascendantes, celles qui permettent le transfert d'informations d'un côté vers l'autre (et donc les interactions binaurales qui jouent un rôle dans la perception de l'espace).

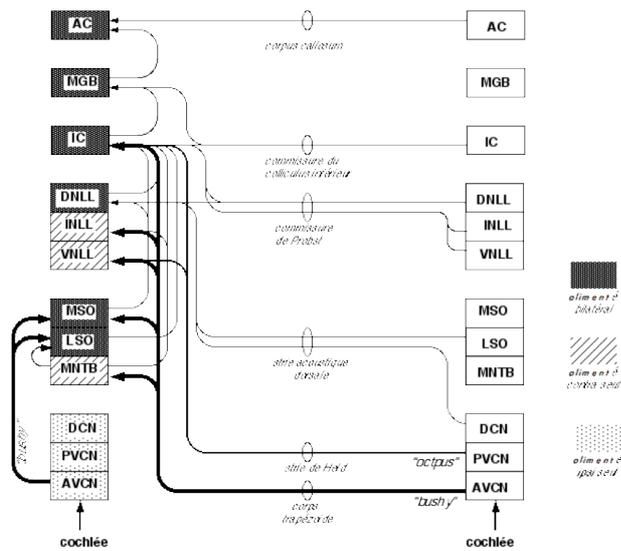


Figure 2. Représentation schématique des principaux relais auditifs et voies ascendantes. Le *noyau cochléaire* se subdivise en parties étiquetées DCN, PVCN et AVCN (dorsale, postéroventrale et antéroventrale), le *complexe olivaire supérieur* en parties étiquetées MSO, LSO et MNTB (olives supérieures médiane et latérale et noyau médian du corps trapézoïdal), et les *noyaux du lemniscus latéral* en parties étiquetées DNLL, INLL et VNLL (dorsal, intermédiaire et ventral). Le *colliculus inférieur* est étiqueté IC, le *corpus genouillé médian* MGB, le *cortex auditif* AC (repris de Cheveigné 2003)

Outre ces voies ascendantes, dont le rôle est relativement facile à imaginer, il existe de nombreuses voies *descendantes* dont la présence est massive (Fig. 3) mais le rôle obscur. Pourquoi transmettre de l'information du centre vers la périphérie dans un système dont le rôle est d'écouter l'environnement? Dans quelques cas, on

peut parler de simple *réverbération* entre relais (cortex et thalamus), ou de *boucle de rétroaction*. Dans d'autres le fonctionnement et la fonctionnalité restent à déterminer.

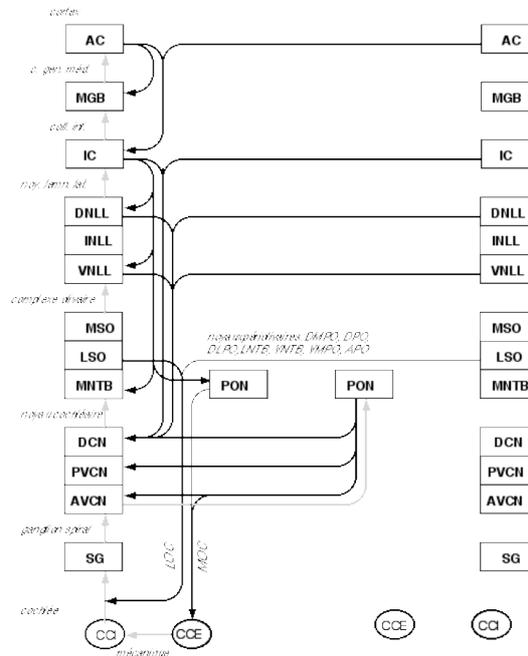


Figure 3. Voies descendantes. Outre les relais indiqués dans la Figure 2, figurent les *noyaux périolivaires* (PON), les *cellules ciliées externes* (CCE), le *ganglion spiral*. La voie olivo-cochléaire médiane (MOC) pourrait participer à une boucle d'ajustement des paramètres mécaniques de la cochlée (en gris).

Parmi les nombreuses voies efférentes, il faut citer celles qui aboutissent sur les *cellules ciliées externes* (CCE). Après de nombreuses années de spéculation sur un

rôle sensitif des cellules ciliées externes (et les raisons de l'existence de deux populations de cellules sensibles), il est finalement apparu qu'elles jouent un rôle *moteur*. Il semble que leur rôle soit d'injecter assez d'énergie dans le système mécanique cochléaire pour compenser les pertes et éviter un amortissement trop important. . En temps normal, leur "point de fonctionnement" est ajusté en deçà de la limite d'oscillation spontanée sous le contrôle du système efférent (Warr 1992; Guinan 1996; Sahey et al. 1997). Cependant cette limite est parfois franchie et l'oreille *produit* alors un son appelé oto-émission (Kemp 1978; Probst et al. 1990). Puel et al. (1989) ont montré que l'oto-émission peut varier au cours d'une tâche visuelle, démontrant ainsi que les effets du contrôle central s'étendent jusqu'à la périphérie, voire au-delà. Outre la curiosité et l'étonnement qu'ils suscitent, ces phénomènes trahissent les mécanismes *actifs* internes au système auditif. Le son émis ne suffit pas (et n'a probablement jamais suffi au cours de l'évolution) pour "éclairer" acoustiquement un objet, mais l'existence des oto-émissions donne tout de même en partie raison à Pythagore.

Il a été proposé que le contrôle efférent permet d'ajuster la sensibilité de l'oreille aux différences interaurales d'intensité, qui sont un indice de localisation spatiale (Sahey et al. 1997). Les cellules ciliées externes, et le système efférent qui les contrôle, sont phylogénétiquement anciens puisqu'on les retrouve chez tous les vertébrés ainsi que chez certains invertébrés (Warr, 1992; Guinan, 1996; Carr et Code, 2000; Sahey et al. 1997). Les muscles de l'oreille moyenne, aussi sous

contrôle efférent, servent probablement à atténuer des bruits intenses prévisibles, tels que ceux qui sont produits par la voix (Du Verney 1636 pensait qu'ils accordaient la résonance du tympan). Certains oiseaux possèdent des "caches" amovibles à l'entrée de leurs conduits auditifs (Klump 2000) dont le rôle pourrait être d'ajuster la sensibilité aux indices spatiaux. Enfin, de nombreux animaux sont doués de pavillons motiles qui ajustent la directivité des oreilles. Chez certaines chauves-souris, les pavillons bougent (l'un vers l'arrière, l'autre vers l'avant) à chaque impulsion émise (Popper et Fay 1995).

II. 2. Stratégies actives

L'écholocation est pratiquée par la chauve-souris et les mammifères marins (Popper et Fay 1995; Au et al. 2000). L'écholocation met en oeuvre des mécanismes spécialisés de *production* pour obtenir un niveau élevé de puissance acoustique et la focaliser dans le temps, le spectre et l'espace, et de *perception* pour capter et décoder les échos. La nature des signaux est elle aussi spécialisée, et fait appel à une large gamme de fréquences (jusqu'à 150 kHz) et à divers types de modulation pour exploiter le retard de l'écho (qui renseigne sur la distance de la cible), l'effet Doppler (qui renseigne sur sa vitesse, les battements d'aile), les propriétés statistiques (qui renseignent sur la texture), etc. L'écholocation permet de localiser les proies et de les caractériser, et aussi d'éviter les obstacles et sonder la structure spatiale d'un lieu (par exemple une grotte).

L'écholocation est utilisée aussi par certains oiseaux cavernicoles (Klump, 1998). Truax (1984) rapporte le cas de marins qui utilisent des sifflets pour se diriger à l'écho à l'entrée du port, dans la brume ou l'obscurité. Les aveugles se servent du bruit de leur canne, de leurs pas, ou de clics produits par leur bouche pour caractériser les espaces et s'orienter. Reznikoff (1987) a même émis l'hypothèse selon laquelle l'homme préhistorique se dirigeait à la voix dans les cavernes, en utilisant comme points de repère des résonances particulières liées à la géométrie des lieux. A la différence des "clics" utilisés par les aveugles, qui sont des stimuli adaptés pour jauger la distance de parois proches, la voix possède une puissance, directivité et propriétés spectrales contrôlables qui conviendraient à exciter les modes de résonance de cavités et volumes éloignés. Il serait intéressant d'explorer cette hypothèse expérimentalement.

La portée de l'écholocation est limitée par l'atténuation du double chemin d'aller et retour (surtout dans un environnement absorbant ou bruyant), et par la faiblesse et la nature aléatoire de la réflexion. La portée est grandement étendue si, à la place de l'écho, l'organisme utilise la *réponse* d'un autre organisme. Un tel échange acoustique sert, soit à rejoindre un conspécifique (partenaire, parent ou petit), soit à s'en éloigner ou le maintenir à distance (rival) (Hyman 2003), soit encore à se situer spatialement par rapport à un troupeau ou une nuée. Un exemple remarquable est la localisation par les pingouins de leurs petits parmi des milliers d'autres (Aubin et Jouventin 1998). La pression sélective s'exerce aussi sur les cibles: certaines fleurs

ont pris la forme de catadioptrés acoustiques pour faciliter leur repérage par les chauves-souris. À l'inverse, certains papillons de nuit ont développé des réponses acoustiques aux signaux d'écholocation pour décourager les chauves-souris qui les émettent, mécanisme qui aurait ensuite été détourné en mécanisme de *communication* entre partenaires (Conner 1999). Pourrait-on voir là une origine lointaine du langage ?... Pour résumer, des mécanismes actifs sont à l'oeuvre dans le système auditif, et des stratégies actives sont utilisées par plusieurs espèces, notamment pour sonder l'espace.

III Audition spatiale

L'audition joue un rôle important dans la perception de l'espace. Certes, la résolution angulaire de l'audition est moins bonne que celle de la vision: 1 à 3° en azimut et 10 à 20° en élévation chez l'homme (Blauert 1997; Heffner et Heffner 1992) contre 5 secondes d'arc pour la vision (Barlow et Mollon 1989). Cependant l'audition offre un temps de réaction plus court, fonctionne dans l'obscurité, et renseigne sur les sources situées en dehors du champ de vision. Les sons de basse fréquence contournent les obstacles et se propagent dans certaines conditions sur de longues distances. Certains milieux sont ainsi plus transparents au son qu'à la lumière.

Alors que les rétines offrent une information visuelle "multicanal" spatialement riche, le système auditif ne dispose que des deux échantillons du champ acoustique, prélevés par les oreilles. Les indices de la localisation d'une source sont principalement la différence interaurale d'intensité (IID) et la différence interaurale de temps d'arrivée (ITD) (Thompson, 1882; Blauert, 1997). Le son provenant d'une source située hors du plan médian parvient à l'oreille opposée avec retard (du fait d'un chemin acoustique plus long) et atténuation (par l'effet d'ombre de la tête). Chez la plupart des animaux dont l'homme (Heffner et Heffner, 1992), les différences interaurales de temps d'arrivée et d'intensité déterminent conjointement *l'azimut*. Les premières sont plus utiles aux fréquences basses, les secondes aux fréquences élevées. La perception de *l'élévation*, moins fiable, s'appuie alors surtout sur la variation, selon l'angle d'élévation, des propriétés de filtrage fréquentiel des pavillons, de la tête et du torse. La perception de la *distance*, plus aléatoire encore, utilise des indices comme l'intensité (pour les sources dont la puissance est connue), le rapport d'intensité entre fréquences hautes et basses (puisque les premières sont plus atténuées que les secondes par la propagation dans l'air), le rapport entre son direct et son réverbéré dans un espace clos, etc. Chacun de ces indices nécessite, pour être exploitable, une certaine familiarité avec la situation. Il s'agit donc *d'inférences* sur la base d'apports multiples dont seuls certains sont acoustiques. Il serait juste de parler de la construction d'un *modèle* de la scène qui, une fois construit, permet de faire des inférences qui dépassent de loin la simple localisation.

La chouette effraie (*Tyto Alba*), dont les oreilles sont asymétriques, utilise les différences interaurales d'intensité pour déterminer l'élévation, plutôt que l'azimut comme chez d'autres espèces. Elle forme ainsi une carte bidimensionnelle précise de la direction d'incidence d'une source (ce qui équivaut, pour un oiseau perché ou en vol, à la position d'une proie sur le sol). Son acuité auditive exceptionnelle s'accompagne d'une excellente vision, et l'on trouve dans son colliculus supérieur une carte spatiale commune aux deux modalités.

Le traitement des indices binauraux par le système nerveux auditif n'est pas sans rappeler l'organisme de la Figure 1. Les différences d'intensité sont mesurées dans un relais du tronc cérébral, l'olive supérieure latérale (LSO) (Fig. 2). La mesure se fait par interaction de type exciteur-inhibiteur entre patterns nerveux provenant des deux oreilles. Les différences de temps d'arrivée sont mesurées dans un autre relais, l'olive supérieure médiane (MSO), par interaction exciteur-exciteur. Selon un modèle classique dû à Jeffress (1948), les patterns provenant d'une oreille sont soumis à un *retard* interne avant de converger, avec ceux qui proviennent de l'autre oreille, sur un neurone *détecteur de coïncidence*. MSO contient une population de cellules de ce type, chacun avec son délai. La cellule dont le délai interne compense le délai externe de propagation est activé, indiquant ainsi l'azimut de la source. Tout se passe comme si l'organisme évolué avait intériorisé, dans son MSO, une population d'organismes primitifs (Fig. 1), chacun attentif à un azimut particulier.

Cette discussion (et l'essentiel de la psychoacoustique de la localisation) suppose que la source à localiser est *isolée*. Or, une scène acoustique est souvent peuplée de sources concurrentes, et il n'est pas facile de transposer les résultats obtenus avec des sources isolées. Les scènes complexes posent le problème de la *ségrégation* des indices de chaque source, qui sont superposés dans le signal acoustique prélevé par les oreilles. A supposer que ce problème puisse être résolu, reste celui de *l'organisation perceptive* de la scène dans son ensemble. Ici encore, les indices binauraux sont mis à contribution. Pour la ségrégation d'abord: selon le modèle *d'égalisation-annulation* (equalization-cancellation, EC) de Durlach (1963; Culling et al. 1998), les patterns provenant d'une oreille sont ajustés en retard et amplitude pour compenser les disparités interaurales propres à la source masquante, puis soustraits aux patterns provenant de l'autre oreille. Cette opération a pour effet d'atténuer les corrélats du masqueur et favoriser l'extraction des autres sources. Pour l'organisation perceptive ensuite: la séparation spatiale des sources facilite l'agrégation des fragments d'une source, et réduit ainsi le *masquage informationnel* d'une source sur l'autre (Darwin et Hukin 1999, 2001a,b; de Cheveigné et al. 2002). Pour résumer, l'audition est une modalité importante de perception de l'espace, et les indices spatiaux eux-mêmes sont utiles pour l'analyse de scènes acoustiques complexes.

IV Perception sans action?

L'organisme de la Figure 1 localise sa proie avec précision, et avec une économie de sophistication remarquable, mais il doit pour cela se *mouvoir*, ce qui lui coûte énergie et temps et le dévoile aussi bien à sa proie qu'à un prédateur éventuel. Un mécanisme qui lui éviterait le déplacement lui donnerait un avantage sélectif. Les circuits de mesure de différence interaurale de temps d'arrivée et d'intensité dans le tronc cérébral peuvent s'interpréter en ce sens. La direction de la source est représentée de façon interne, par l'activation d'un neurone particulier de MSO (Carr et Konishi 1990; Yin et Chan 1990; Joris et al. 1998), ou un rapport d'activation (McAlpine et al. 2001). L'organisme sait donc où est la source sans y aller, et peut *choisir* d'y aller ou non en fonction de cette information et le cas échéant *préparer* son trajet. Les contraintes de durée du stimulus sont réduites. Par exemple, un son de 75 ms suffit à la chouette effraie pour orienter sa tête avec une précision de l'ordre de 2° en azimut et élévation (dans un champ de $\pm 30^\circ$). Cette durée est trop courte pour un contrôle rétroactif.

Le système perceptif plus évolué permet donc à la fois économie d'action, rapidité et efficacité. Pour prendre un contre-exemple visuel, le zooplancton *Copelia quadrata* possède un neurone unique pour chaque oeil qu'il balaye dans le plan focal de la lentille, à la manière d'une machine de téléfax ou un écran de téléviseur (Gregory et al. 1964). Une rétine ou un oeil composé lui éviteraient ce

mouvement. Le découplage de la perception par rapport à l'action permet l'accumulation d'information pour former des *plans moteurs* ou *modèles* abstraits pour guider l'action future. Il a d'ailleurs été proposé que ce sont ces "plans moteurs potentiels" qui constituent la représentation de l'espace visuel (Mattelli et Lupino 2001). Ils sont à rapprocher des mécanismes de contrôle proactifs ("feedforward") du cervelet par lesquels un modèle prédictif guide un mouvement complexe et rapide, en s'affranchissant des contraintes de temps et stabilité d'un contrôle rétroactif (Miall et al. 1993).

Ainsi, on peut interpréter l'évolution des systèmes perceptifs comme allant vers une économie d'action. Ceci ne diminue pas l'importance de cette dernière pour un système perceptif. Un système perceptif, aussi sophistiqué soit-il, peut être amélioré par l'action. Nous tournons la tête pour lever une ambiguïté d'azimut ou d'élévation, nous nous déplaçons pour nous rapprocher d'une source ou nous éloigner d'un bruit, nous inventons stéthoscope ou microphone pour entendre des sons subtils, etc. L'action est nécessaire aussi pour *calibrer* la perception: sans action, comment savoir si elle est juste? Enfin, l'action pour assurer sa survie reste l'objectif ultime de tout organisme.

Conclusion

Ce chapitre s'est voulu un essai sur les rapports entre audition, action, et espace. Dans les grandes lignes, notre système auditif ressemble à celui des autres vertébrés: mammifères (Fay et Popper 1994; Au et al. 2000), oiseaux ou reptiles (Dooling et al. 2000), amphibiens ou poissons (Fay et Popper 1999), ce qui témoigne de son ancienneté phylogénétique. On peut penser que les systèmes perceptifs, et l'audition en particulier, à l'origine étaient indissociables des systèmes moteurs. C'est sans doute particulièrement vrai en ce qui concerne le sens de *l'espace*, dont l'objectif premier est de guider la navigation et les paramètres spatiaux de l'action. Dans ce rôle, l'audition est complémentaire des autres sens, mais avec l'avantage de fonctionner dans l'obscurité et les environnements encombrés. L'audition emploie parfois des stratégies actives, et l'examen du système auditif révèle une structure largement centrifuge, par lequel les niveaux les plus centraux peuvent agir sur les plus périphériques. Il est à espérer que l'incorporation de la dimension active dans l'étude de la perception facilite sa compréhension.

Remerciements

Ce travail a reçu le soutien du programme Cognitique de la MENRT.

Bibliographie

- Au WWL, Popper AN, and Fay RR .2000. *Hearing by whales and dolphins*. New York: Springer.
- Aubin T, and Jouventin P .1998. «Cocktail-party effect in king penguin colonies», Proc. R. Soc. Lond. B 265:1665-1673.
- Barlow HB, and Mollon JD .1989. *The senses*. Cambridge: Cambridge University Press.
- von Békésy G, and Rosenblith WA .1948. «The early history of hearing - observations and theories» J. Acoust. Soc. Am. 20:727-748.
- Blauert J .1997. *Spatial hearing*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Boring EG .1942. *Sensation and perception in the history of experimental psychology*. New York: Appleton-Century.
- Bregman AS .1990. *Auditory scene analysis*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Carr CE, 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.
- Carr CE, and Code RA .2000. "The central auditory system of reptiles" In Dooling RJ, Fay RR and Popper AN (eds) *Comparative hearing: birds and reptiles*. New York: Springer, 197-248.
- Conner WA .1999. «Un chant d'appel amoureux': Acoustic communication in moths» J. Exp. Biol. 202:1711-1723.
- Culling JF, Summerfield Q, and Marshall DH .1998. «Dichotic pitches as illusions of binaural unmasking I: Huggin's pitch and the "Binaural Edge Pitch"», J. Acoust. Soc. Am. 103:3509-3526.

- de Cheveigné A, Gretzki R, Baskind A, and Warusfel W .2002. "Effects of natural and artificial spatialization cues on segregation," J. Acoust. Soc. Am. 111, 2422 (A).
- de Cheveigné A .2001. "The auditory system as a separation machine" In Breebaart J, Houtsma AJM, Kohlrausch A, Prijs VF and Schoonhoven R (eds) *Physiological and Psychophysical Bases of Auditory Function*. Maastricht, The Netherlands: Shaker Publishing BV, 453-460.
- de Cheveigné A. 2004 à paraître. "Espace et son" In Berthoz A ed *Les espaces de l'homme*. Paris: Odile Jacob.
- Darwin CJ, and Hukin RW .1999. «Auditory objects of attention: the role of interaural time differences» *Journal of Experimental Psychology: Human perception and performance* 25:617-629.
- Darwin CJ, and Hukin RW .2000a. «Effectiveness of spatial cues, prosody and talker characteristics in selective attention» *J. Acoust. Soc. Am.* 107:970-977.
- Darwin CJ, and Hukin RW .2000b. «Effects of reverberation on spatial, prosodic, and vocal-tract size cues to selective attention» *J. Acoust. Soc. Am.* 108:335-342.
- Dooling RJ, Fay RR, and Popper AN .2000. *Comparative hearing: birds and reptiles*. New York: Springer.
- Durlach NI .1963. «Equalization and cancellation theory of binaural masking-level differences» *J. Acoust. Soc. Am.* 35:1206-1218.
- Du Verney JG .1683. *Traité de l'organe de l'ouïe, contenant la structure, les usages et les maladies de toutes les parties de l'oreille*. Paris.
- Ehret G and Romand R .1997. *The central auditory system*. New York: Oxford University Press.

- Fay RR, and Popper AN .1994. *Comparative hearing: mammals*. New York: Springer-Verlag.
- Fay RR, and Popper AN .1999. *Comparative hearing: fish and amphibians*. New York: Springer.
- Fullard JH .1998. "The sensory coevolution of moths and bats" In Hoy RR, Popper AN and Fay RR (eds) *Comparative hearing: insects*. New York: Springer-Verlag, 279-326.
- Gregory RL, Ross HE, and Moray N .1964. «The curious eye of copilia» *Nature* 201:1166.
- Guinan JJ .1996. "Physiology of olivocochlear efferents" In P.Dallos, Popper AN and Fay RR (eds) *The cochlea*. New York: Springer Verlag, 435-502.
- Heffner RS, and Heffner HE .1992. "Evolution of sound localization in mammals" In Webster DB, Fay RR and Popper AN (eds) *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer-Verlag, 691-715.
- Hoy RR, Popper AN, and Fay RR .1998. *Comparative hearing: insects*. New York: Springer-Verlag.
- Hyman J .2003. «Countersinging as a signal of aggression in a territorial songbird» *Animal Behavior* 65:1179-1185.
- Jeffress LA .1948. «A place theory of sound localization» *J. Comp. Physiol. Psychol.* 41:35-39.
- Joris PX, Smith PH, and Yin TCT .1998. «Coincidence detection in the auditory system: 50 years after Jeffress» *Neuron* 21:1235-1238.
- Kemp DT .1978. «Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system» *J. Acoust. Soc. Am.* 64:1386-1391.

- Klump GM .2000. "Sound localization in birds" In Dooling RJ, Fay RR and Popper AN (eds) *Comparative hearing: birds and reptiles*. New York: Springer-Verlag, 249-307.
- Matelli M, and Luppino G .2001. «Parietofrontal circuits for action and space perception in the macaque monkey» *NeuroImage* 14:S27-S32.
- McAlpine D, Jiang D, and Palmer A .2001. «A neural code for low-frequency sound localization in mammals» *Nature Neuroscience* 4:396-401.
- Miall RC, Weir DJ, Wolpert DM, and Stein JF .1993. «Is the cerebellum a Smith Predictor?» *Journal of Motor Behavior* 25:203-216.
- Popper AN, and Fay RR .1995. *Hearing by bats*. New York: Springer Verlag.
- Popper AN, and Fay RR .1999. "The auditory periphery in fishes" In Fay RR and Popper AN (eds) *Comparative hearing: Fish and amphibians*. New York: Springer, 43-100.
- Popper AN and Fay RR .1992. *The mammalian auditory pathway: physiology*. New York: Springer Verlag, 94-152.
- Pollack GS .1998. "Neural processing of acoustic signals" In Hoy RR, Popper AN and Fay RR (eds) *Comparative hearing: insects*. New York: Springer Verlag, 139-196.
- Probst R, Lonsbury-Martin BL, and Martin GK .1991. «A review of otoacoustic emissions» *J. Acoust. Soc. Am.* 89:2027-2067.
- Puel JL, Rebillard G, Bonfils P, and Pujol R .1989. "Effect of visual selective attention on autoacoustic emissions" In Wilson JP and Kemp DT (eds) *Cochlear mechanisms*. Plenum Press, 315-321.
- Reznikoff I .1987. «Sur la dimension sonore des grottes à peintures du paléolithique» *C.R. Acad. Sci. Paris* 304 - II:153-156.

- Szentágothai J, and Arbib MA .1975. *Conceptual Models of Neural Organization*.
Cambridge. MA.: The MIT Press.
- Truax B .1984. *Acoustic communication*. Norwood, N.J.: Ablex.
- Sahey TL, Nodar RH, and Musiek FE .1997. *Efferent auditory system*. San Diego: Singular.
- Thompson SP .1882. «On the function of the two ears in the perception of space» *Phil. Mag.*
(S5) 13:406-416.
- Warr WB .1992. "Organization of olivocochlear efferent systems in mammals" In Webster
DB, Popper AN and Fay RR (eds) *The mammalian auditory pathway: neuroanatomy*.
New York: Springer Verlag, 410-448.
- Webster DB, Popper AN and Fay RR .1992. *The mammalian auditory pathway:
neuroanatomy*. New York: Springer-Verlag.
- Yin TCT, and Chan JCK .1990. «Interaural time sensitivity in medial superior olive of cat» *J.*
Neurophysiol. 64:465-488.