

Mécanismes neurophysiologiques de l'attention sélective auditive chez l'homme

Marie-Hélène Giard

Résumé

Nous présentons une revue des principales données électrophysiologiques et d'imagerie fonctionnelle cérébrale qui ont contribué à la connaissance des mécanismes neurophysiologiques de l'attention sélective auditive, ainsi que l'implication de ces données pour les modèles psychologiques de l'attention. Les potentiels évoqués (PE), la magnétoencéphalographie (MEG), puis plus récemment la TEP et l'IRM fonctionnelle, ont apporté des informations fondamentales sur les corrélats neuronaux de l'attention auditive dans le système nerveux central ; les mesures des premières réponses fréquentielles du tronc cérébral (FFR) et des otoémissions acoustiques (OEA) à la cochlée suggèrent fortement l'existence d'effets attentionnels déjà à la périphérie du système auditif. Ces données convergent vers l'hypothèse d'un mécanisme de filtrage adaptatif pour l'attention sélective auditive, qui s'ajusterait de manière très flexible en fonction de la demande attentionnelle.

Mots clés : attention, audition, électrophysiologie, oto-émissions acoustiques, neuroimagerie.

Key words: attention, audition, electrophysiology, oto-acoustic emission, neuroimaging.

INTRODUCTION

La connaissance des mécanismes neurophysiologiques de l'attention sélective dépend étroitement de celle du système sensoriel correspondant. Or, en dépit des nombreux travaux ces dernières années chez l'homme et chez l'animal, les bases neuronales du traitement auditif restent encore pauvrement comprises comparées aux connaissances acquises dans le système visuel. Nous ne ferons pas ici une liste exhaustive des études sur l'attention sélective auditive, mais nous chercherons à donner quelques repères sur les modèles initiaux, les orientations et les principaux résultats qui ont conduit à formuler les hypothèses actuelles sur les mécanismes attentionnels dans l'audition.

De façon intéressante, une revue de la littérature sur ces questions montre une évolution dans les approches théoriques et expérimentales, les questions soulevées, et bien sûr les techniques utilisées. Dans les années 60, les recherches sur l'attention ont été caractérisées par l'élaboration de modèles psychologiques basés sur les données comportementales. Après l'expérience pilote de Hillyard en 1973 (Hillyard, Hink, Schwent et Picton, 1973), ces modèles théoriques ont été enrichis par les mesures chronométriques des potentiels évoqués (PE) et de la magnéto-encéphalographie (MEG). Les modèles psychophysologiques ont été par la suite améliorés avec le développement des systèmes de cartographie EEG et des méthodes d'analyse des sources électriques. L'utilisation récente de la tomographie par émission de positons (TEP) et l'imagerie fonctionnelle par résonance magnétique (IRMf), qui ont une excellente résolution spatiale pour localiser les structures cérébrales, laisse envisager de nouveaux développements. Cependant, la diversité des paradigmes et les approches empiriques souvent utilisées rendent encore difficile l'interprétation des résultats dans le cadre des modèles théoriques de l'attention. Enfin, la découverte récente que la cochlée est le siège de mécanismes actifs qui sont directement sous le contrôle du système auditif efférent a conduit les chercheurs à reconsidérer l'hypothèse d'un mécanisme de filtrage périphérique de l'attention, hypothèse pratiquement abandonnée avant la découverte de ces processus cochléaires. Ces différents aspects des recherches sur l'attention auditive sont résumés ci-dessous.

LES MODÈLES PSYCHOLOGIQUES DE L'ATTENTION SÉLECTIVE AUDITIVE

L'exemple de la "cocktail party" – pouvoir entretenir une conversation dans un environnement sonore bruyant – a souvent été utilisé pour illustrer une caractéristique générale de l'attention sélective auditive, à savoir la capacité mentale à résister aux stimuli distrayants et à sélectionner l'information pertinente parmi les événements environnants. L'analyse de ces phénomènes a d'abord été conceptualisée dans les modèles dits *structurels*. Ces modèles stipulent que les mécanismes attentionnels, à capacité limitée, ne peuvent gérer qu'une tâche à la fois ; il existerait un "goulot" attentionnel (attentional bottleneck) en un lieu donné du système, à partir duquel la capacité de traitement des informations est limitée. Une question fondamentale de ces modèles est le niveau de traitement où se situe ce "goulot", c'est-à-dire la phase d'analyse à partir de laquelle les entrées acoustiques pertinentes et non-pertinentes sont traitées différemment (Näätänen, 1992, pour revue). Cette question a conduit à deux hypothèses théoriques. Selon le modèle dit de *sélection précoce*, le traitement des stimuli non pertinents peut être atténué avant l'analyse sensorielle complète. Dans sa formulation initiale, Broadbent (1958) défendait l'idée que les caractéristiques élémentaires des stimuli sont analysées en parallèle au niveau pré-attentionnel et que seul un sous-ensemble sélectionné est autorisé à passer le filtre pour être traité en profondeur. Plus tard, Treisman (1960) proposa une version modifiée de ce modèle qui atténuait le rôle du filtre, celui-ci réduisant seulement l'information disponible dans le canal rejeté. Là seconde hypothèse, dite de *sélection tardive* (Deutsch et Deutsch, 1963 ; Norman, 1968), stipulait au contraire que tous les stimuli sont traités entièrement, y compris au niveau sémantique, avant la sélection attentionnelle ; le rôle de l'attention ne serait alors qu'un contrôle d'accès à la conscience, la mémoire et la réponse.

Les résultats en faveur de l'une ou l'autre hypothèse ont souvent été fonction du type de paradigme utilisé. Kahneman et Treisman (1984) ont distingué deux grandes approches : les paradigmes dits de filtrage et ceux d'ensemble sélectif ("selective-set paradigm"). Cette dernière approche est illustrée par les paradigmes de Posner (1978) axés sur l'étude des

coûts et bénéfiques de l'attente attentionnelle, ou les paradigmes de recherche visuelle de Shiffrin et Schneider (1977). La tâche des sujets dans ces protocoles est généralement plus "facile" (la cadence de présentation des stimuli est plus lente) que celles des paradigmes de filtrage et les observations ont souvent crédité la thèse de sélection tardive.

Le paradigme de filtrage, dans la modalité auditive, est généralement basé sur une présentation dichotique d'informations sonores, pendant laquelle le sujet porte son attention à une oreille et ignore les entrées concurrentes à l'oreille opposée (Cherry, 1953). Les premières observations suggéraient que les informations sonores reçues à l'oreille inattentive subissent très peu de traitement, confortant les théories de sélection précoce (appelées aussi théories du filtre) (Broadbent, 1958). Les études ultérieures ont cependant montré que les informations traitées dans le canal inattentif étaient plus nombreuses que ce que l'on avait d'abord pensé. Par exemple, les sujets pouvaient reconnaître leur propre nom prononcé à l'oreille inattentive (Moray, 1959). Ces observations ont conduit à la modification de la première version de la théorie du filtre de Broadbent (Treisman, 1960) et au développement des théories de sélection tardive.

Une autre classe de modèles théoriques concerne les aspects dits de *ressource* ou *capacité attentionnelles*. Ces modèles s'intéressent à l'allocation et au partage de l'attention entre plusieurs sources ou plusieurs tâches. Ils se sont avérés particulièrement importants pour rendre compte des performances dans des situations d'attention divisée (Näätänen, 1992, pour revue). Bien qu'ils concernent un aspect plus global des processus attentionnels, ces modèles ont été moins souvent confrontés aux mesures électrophysiologiques, dans le contexte de l'attention sélective auditive, que les modèles structuraux. En effet, pendant des années, la majorité des études EEG/MEG se sont focalisées sur les questions du niveau de traitement à partir duquel les informations pertinentes et non pertinentes sont traitées différemment, et le degré de traitement de l'information non pertinente.

LES POTENTIELS ÉVOQUÉS ET LES MODÈLES PHYSIOLOGIQUES DE L'ATTENTION SÉLECTIVE AUDITIVE

Les potentiels évoqués ont apporté des informations fondamentales dans ces questions grâce à leur double spécificité, temporelle et spatiale. En effet, comme outils chronométriques, ils peuvent mesurer très précisément des événements temporels avant ou en l'absence de temps de réaction, et donc renseigner sur la dynamique des activités mentales. De plus, puisqu'ils sont générés "quelque part dans le cerveau", leur analyse topographique fournit des indices sur les structures cérébrales et les processus neurophysiologiques impliqués. Les premières recherches se sont focalisées sur les aspects temporels des événements attentionnels et ont apporté des arguments électrophysiologiques très solides en faveur des théories de sélection précoce (Hillyard et al., 1973 ; Näätänen, 1992 ; Picton et Hillyard, 1974 ; Hansen et Hillyard, 1984 ; Woldorff et Hillyard, 1991 ; Woldorff et al., 1993 ; Woods, Alho et Algazi, 1991). Elles ont par contre divergé sur la nature des mécanismes physiologiques mis en jeu.

La plupart de ces études ont utilisé des paradigmes d'écoute dichotique sélective : les sujets devaient détecter des sons cibles occasionnels délivrés aléatoirement dans une série de sons présentés à une oreille et ignorer une séquence de sons concurrente présentée à l'autre oreille. Un résultat général est que les PE évoqués par les sons présentés à l'oreille attentive sont déplacés négativement par rapport aux mêmes sons présentés à la même oreille lorsqu'ils sont ignorés. Mais cette négativité liée à l'attention a été diversement interprétée et a donné lieu à deux modèles physiologiques de l'attention auditive.

La théorie attentionnelle du "gain sensoriel"

Dans leur étude princeps de 1973, Hillyard et collaborateurs ont présenté les séquences de sons à des cadences rapides et ont observé une amplitude plus importante de l'onde négative N1 (100 msec post-stimulus) dans les réponses aux sons "attendus" par rapport aux sons ignorés. On sait que l'onde N1 est générée en grande partie dans le cor-

tex auditif (Näätänen et Picton, 1987, pour revue). L'amplitude plus grande de l'onde N1 sous l'effet de l'attention (l'"effet N1") a donc été interprétée comme une modulation (un accroissement) de l'activité des populations neuronales engagées dans l'analyse sensorielle des stimuli acoustiques dans le cortex auditif. Il a donc été suggéré que l'attention sélective opère comme un filtre ou un mécanisme de gain capable d'inhiber les stimuli non-pertinents à un niveau précoce (100 ms) de l'analyse sensorielle. Ce modèle représente en fait une version physiologique des premiers modèles psychologiques de filtrage ou d'atténuation (Broadbent, 1958 ; Treisman, 1960).

Le modèle de la "trace attentionnelle"

Plus tard, Näätänen, Gaillard et Mantysalo (1978) ont montré que la négativité liée à l'attention observée par Hillyard pouvait être dissociée en latence de l'onde N1 "obligatoire". En utilisant un ISI plus long, ils ont trouvé que la négativité attentionnelle, mesurée dans la différence entre le PE aux sons attendus et le PE aux mêmes sons ignorés (onde "Nd") commençait à émerger vers 150 ms et persistait environ 500 ms. Näätänen et collaborateurs proposèrent que l'onde Nd – appelée aussi Processing Negativity (PN) – est une composante attentionnelle d'origine endogène, représentant une activité dans un système neuronal spécifique (Näätänen et al., 1978). Ils suggérèrent que l'"effet N1" observé par Hillyard était dû au recouvrement de l'onde exogène N1 par l'onde attentionnelle endogène, plutôt qu'à l'intensification des processus générateurs de l'onde N1 ; l'utilisation d'un ISI plus court dans l'expérience de Hillyard pouvait, selon Näätänen, avoir raccourci la latence de la PN parce que les sujets devaient traiter les stimuli plus rapidement.

De plus, l'observation de deux composantes dans la PN – une composante centrale générée probablement dans le cortex auditif associatif, et une composante frontale plus tardive – a conduit Näätänen (1982, 1992) à développer le modèle de la "trace attentionnelle". Selon ce modèle, la sélection initiale serait effectuée par un processus de comparaison entre une entrée sensorielle et une trace attentionnelle dans le cortex auditif. Cette trace est définie comme une représentation volontairement mainte-

nue, par un système contrôlé consciemment, des traits physiques qui séparent les stimuli pertinents des stimuli non pertinents. La composante centrale de la PN refléterait ce processus de comparaison en temps réel. La composante frontale pourrait être liée à un mécanisme de contrôle et de maintien de la trace attentionnelle.

Ces deux modèles – trace attentionnelle et gain sensoriel – sont fondamentalement différents dans leur nature, mais aussi dans leurs implications pour le traitement de l'information auditive. Contrairement aux prédictions du modèle de la trace attentionnelle, un mécanisme de filtre physiologique peut se manifester à plusieurs étapes du traitement, et affecter directement la transmission, l'analyse et la représentation de l'information. Le point clé dans cette controverse est la nature de l'onde Nd (PN). Dans l'hypothèse d'un mécanisme de filtrage, l'onde Nd doit être formée au moins partiellement de modulations de composantes exogènes, outre la mise en jeu probable d'un système endogène. Dans le modèle de Näätänen, tout effet de l'attention dans les PE est d'origine endogène et explicable par la théorie de la trace attentionnelle ; le processus de comparaison serait le mécanisme de sélection précoce.

Evidences électrophysiologiques pour des processus neuronaux complexes

Traitement des informations pertinentes. Cette controverse a été à l'origine de nombreuses études EEG/MEG dans les années 80. Ces travaux ont globalement confirmé l'origine au moins partiellement endogène de l'onde Nd (Okita, 1979 ; Parasuraman, 1980 ; Hansen et Hillyard, 1980 ; Alho, Tottola, Reinikainen, Sams et Näätänen, 1987 ; Giard, Perrin, Pernier et Peronnet, 1988 ; Michie, Bearpark, Crawford et Glue, 1990 ; Arthur, Lewis, Medvick et Flynn, 1991 ; Teder, Alho, Reinikainen et Näätänen, 1993 ; Alcaini, Giard, Echallier et Pernier, 1995 ; Alho, Woods et Algazi, 1994), et montré que la latence de son apparition dépend fortement de la cadence de stimulation, les latences les plus courtes étant observées pour les cadences les plus rapides (Hansen et Hillyard, 1984 ; Parasuraman, 1980 ; Rif, Hari, Hamalainen et Sams, 1991 ; Woods et Alain, 1993). Ces résultats pouvaient conforter l'hypo-

thèse de la trace attentionnelle. Cependant d'autres études ont réfuté cette conclusion en montrant que la morphologie et la topographie de l'onde attentionnelle étaient trop complexes pour refléter un processus électrophysiologique unitaire qui changerait seulement d'amplitude ou de latence selon la charge attentionnelle. Plusieurs études utilisant un paradigme d'écoute dichotique avec une forte demande attentionnelle (cadence rapide des stimuli et cibles difficiles à détecter) ont montré des effets attentionnels multiples dans les composantes évoquées de moyenne latence (20-50 ms) ainsi qu'autour de l'onde N1 (Woldorff et Hillyard, 1991 ; Woldorff et al., 1993 ; McCallum, Curry, Cooper, Pocock et Papakostopoulos, 1983 ; Donald, 1987). Ces résultats répliqués en MEG (Woldorff et al., 1993) ont été interprétés comme reflétant des modulations des ondes exogènes précoces, soutenant ainsi la théorie du gain attentionnel.

D'autres études dans notre laboratoire ont montré que, même sans charge attentionnelle importante, l'onde N1 peut inclure à la fois des modulations exogènes et des activités endogènes (Alcaini et al., 1995). En analysant la topographie des PE lors d'une tâche d'attention à des sons de différentes hauteurs tonales, on a pu décrire trois ondes attentionnelles successives : (i) l'onde Nd1 (70-80 ms), qui suit les mêmes variations tonotopiques que l'onde N1 et a été interprétée comme une modulation réelle de l'activité neuronale dans les aires tonotopiques du cortex auditif supratemporal (Figure 1A) ; (ii) une onde Nd2 (110-25 ms), d'origine endogène, et plus importante sur l'hémisphère gauche quelle que soit la direction de l'attention (Figure 1B) ; (iii) une onde tardive Nd3, probablement générée dans les structures profondes du cortex frontal (Giard et al., 1988 ; Alcaini et al., 1995).

L'existence d'ondes attentionnelles successives de nature différente dans le cortex auditif (modulations des réponses exogènes et activités endogènes) implique l'existence d'opérations physiologiques multiples durant la sélection attentionnelle. En fait, toute théorie de sélection demande une forme quelconque de *template* pour représenter les traits du stimulus qui séparent l'information pertinente de l'information non pertinente, ainsi qu'un processus quelconque de comparaison avec ce *template*. Les observations multiples de modulations de composantes exogènes avant 100 ms - indépendamment de toute activité endogène addi-

tionnelle - renforcent donc l'hypothèse d'un contrôle de type gain sensoriel dans le cortex auditif, et le modèle attentionnel de filtrage à un niveau précoce de traitement. Il est vraisemblable que, sous l'effet de l'attention, les processus générateurs des premières opérations corticales aient un seuil d'activation plus bas (plus sensible) et évoquent donc des activités plus importantes. Cette hypothèse s'accorde avec deux autres types d'observation : (i) le seuil de génération de l'onde N1 est corrélé avec le seuil de détection des événements acoustiques (Näätänen et Picton, 1987 ; Parasuraman, Richer et Beatty, 1982), et (ii) l'attention sélective auditive à une gamme de fréquences donnée abaisse le seuil de détection des stimuli autour de ces fréquences (Scharf, Quigley, Aoki, Peachey et Reeves, 1987). L'accroissement d'amplitude de l'onde N1 et des composantes de moyenne latence pourrait bien refléter ce changement de sensibilité dans le système auditif sous le contrôle de mécanismes centraux plus élevés (peut-être reflétés dans la composante frontale de l'onde Nd) (Giard, 1990).

Rejet actif des stimuli non pertinents. Dans la plupart des études rapportées ci-dessus, la négativité liée à l'attention a été mesurée par la différence entre les PE aux sons activement attendus et les PE aux sons activement rejetés. Autrement dit, ces mesures ne permettent pas de savoir si l'effet attentionnel est dû à une négativité liée à la sélection des sons pertinents (par rapport à une condition "neutre"), ou à une positivité liée au rejet actif des sons non-pertinents. Les rares études qui ont traité cette question importante ont généralement rapporté un déplacement positif des PE aux sons rejetés (par rapport à une condition neutre), qui commence environ 100 ms après la négativité liée aux sons pertinents (Alho et al., 1987, 1994 ; Michie et al., 1990 ; Donald, 1987 ; Berman, Heilweil, Ritter et Rosen, 1989 ; Alain et Woods, 1994). Les données suggèrent donc fortement qu'il existe un mécanisme actif de rejet des entrées acoustiques non pertinentes, et que la facilitation et l'inhibition attentionnelles sont deux processus séparés, avec des dynamiques temporelles différentes (les signes d'inhibition étant plus tardifs que ceux de facilitation) (Donald, 1987).

Figure 1. L'effet de l'attention sélective auditive dans les potentiels évoqués se manifeste par une modulation des réponses exogènes dans le cortex auditif (A), et par des activités endogènes (B).

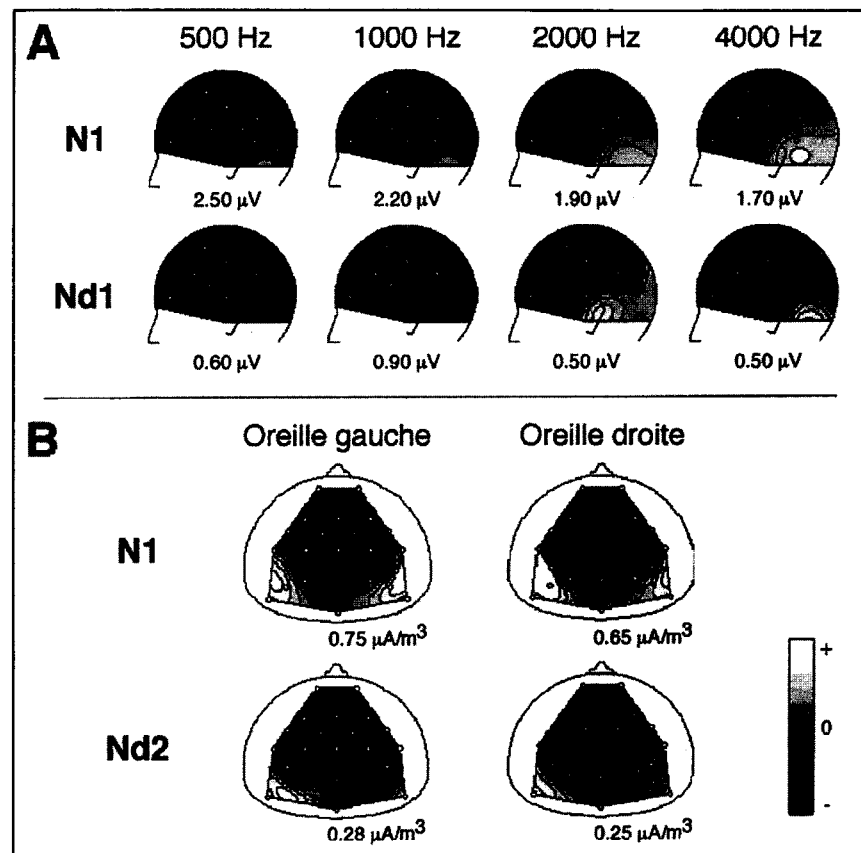
A : comparaison de la distribution de l'onde N1 évoquée par des sons purs de 0.5, 1, 2 et 4 kHz lorsqu'ils sont non-pertinents, et de l'onde attentionnelle Nd1 autour des mêmes latences (80-100 ms) reflétant l'effet de l'attention à chacun de ces sons. N1 et Nd1 présentent les mêmes variations tonotopiques en fonction de la hauteur tonale des sons (plus grande amplitude positive vers les mastoïdes associée à une négativité frontale plus antérieure pour les sons les plus hauts). Ceci suggère fortement que l'onde Nd1 représente une modulation attentionnelle de l'activité des générateurs de l'onde N1 dans les aires tonotopiques du cortex auditif.

B : comparaison des distributions de densité de courant du scalp (SCD) de l'onde N1 évoquée par des sons non-pertinents avec les effets attentionnels autour de 150 ms (onde Nd2). N1 est caractérisé par des courants plus forts dans les aires temporales contralatérales à la stimulation, alors que les effets de l'attention (Nd2) sont plus importants dans l'hémisphère gauche quelque soit la direction de l'attention. Ceci suggère l'existence de systèmes neuronaux différents pour N1 et Nd2.

Figure 1. Attentional effects in auditory ERPs : Evidence for both a modulation of exogenous responses in auditory cortex (A), and an endogenous origin (B) of the auditory attentional waves.

A. Comparison of the potential distributions of the auditory N1 wave elicited by pure tones of 500, 1000, 2000 and 4000 Hz when ignored, and of the Nd1 wave (at the same latency of 80-100 ms) reflecting the effect of attention to each of these tones. N1 and Nd1 present similar topographic variations with the tone frequencies (stronger mastoid positivities associated with more anterior frontal negativities for higher tone frequencies). This strongly suggests that Nd1 reflects an attentional modulation of the N1 generator activities in tonotopically-organized auditory cortex.

B. Comparison of the scalp current density distributions of the auditory N1 wave to unattended tones with the attentional effects around 150 ms (Nd2). N1 is characterized by stronger currents in the contralateral temporal areas, whereas attention effects (Nd2) are stronger in the left hemisphere whatever the direction of attention, suggesting different origins for N1 and Nd2.



EFFETS ATTENTIONNELS PÉRIPHÉRIQUES ?

Nous avons vu que les données EEG et MEG concernant les mécanismes attentionnels dans l'audition peuvent mieux s'expliquer par un modèle de gain, ou filtre sensoriel, que par le modèle de la trace attentionnelle. Contrairement aux prédictions de ce dernier modèle, un mécanisme de filtrage pourrait, théoriquement, affecter le traitement auditif à plusieurs étapes de l'analyse sensorielle, y compris au niveau du système auditif périphérique.

En fait, après l'étude pilote de Hernandez-Péon en 1956 (Hernandez-Péon, Scherrer et Jouvét, 1956), l'hypothèse d'un mécanisme attentionnel de filtrage périphérique a attiré de nombreux physiologistes avant d'être abandonnée pour de longues années. Hernandez-Péon et collaborateurs avaient observé une diminution d'amplitude dans les réponses à des clics enregistrées au niveau du noyau cochléaire dorsal chez le chat non anesthésié, durant des tâches d'attention visuelle, olfactive ou somesthésique. Mais ces résultats ont été réfutés ultérieurement pour des raisons méthodologiques (Carmel et Starr, 1963 ; voir cependant Oatman, 1971). Par la suite, de nombreuses études chez l'homme ont testé l'existence d'un effet périphérique de l'attention dans les potentiels évoqués précoces du tronc cérébral (BAEP) générés dans les 10 premières millisecondes de l'analyse sensorielle. Excepté un résultat isolé de Lukas, en 1980, qui a observé une diminution d'amplitude et un accroissement de latence des ondes I et V des BAEP lors d'une tâche d'attention visuelle, la plupart de ces études n'ont pas pu mettre en évidence d'effets attentionnels dans le tronc cérébral (e.g. Picton et Hillyard, 1974 ; Connolly, Aubry, McGillivray et Scott, 1989 ; Hackley, Woldorff et Hillyard, 1987 ; Picton, Hillyard, Galambos et Schiff, 1971 ; Picton, Stapells et Campbell, 1981 ; Collet et Duclaux, 1986 ; Hirschhorn et Michie, 1990), et l'on a conclu que l'attention auditive n'altère le traitement sensoriel qu'au niveau du système auditif central (cortical).

On a cependant observé un regain d'intérêt pour le modèle périphérique de l'attention avec les découvertes récentes que la cochlée est le siège de processus actifs extrêmement fins, et que ces processus peuvent directement être contrôlés par le système nerveux central via les voies

auditives efférentes (Dallos, 1992, pour revue). Tout d'abord, on a montré que la cochlée peut émettre des sons, les "oto-émissions acoustiques" évoquées (OEAE) en réponse à une stimulation acoustique (Kemp, 1978). Les OEAE proviennent de mécanismes physiologiquement actifs des cellules ciliées externes dans l'organe de Corti (Probst, Lonsbury-Martin et Martin, 1991, pour revue). Elles peuvent être enregistrées chez l'homme à l'aide d'une petite sonde acoustique composée d'un émetteur et d'un microphone, et placée dans le conduit externe de l'oreille. Les cellules ciliées externes, dont les propriétés contractiles jouent un rôle important dans le processus de transduction, reçoivent des afférences synaptiques directes des neurones efférents du noyau olivo-cochléaire (Warr et Guinan Jr., 1979), ce qui peut permettre une altération des mécanismes cochléaires par des entrées descendantes via le système efférent médian (Mountain, 1980 ; Siegel et Kim, 1982) (Figure 2A). De plus, cette altération peut s'effectuer de manière spécifique puisque les fibres afférentes et efférentes portant sur les mêmes fréquences caractéristiques innervent la même région cochléaire et présentent des courbes de sensibilité similaires (Walsh, McGee, McFadden et Liberman, 1998).

Ce système efférent-cochléaire présente donc l'architecture fonctionnelle nécessaire pour un contrôle *top-down* du traitement sensoriel à la périphérie. De plus, les OEAE ont des propriétés intéressantes pour la mesure d'effets attentionnels : elles peuvent être générées par des stimuli d'intensité beaucoup plus faibles que celles utilisées dans les enregistrements BAEP, et peuvent donc révéler des phénomènes périphériques plus fins (voir ci-dessous). De plus, elles ont un meilleur rapport signal sur bruit que les BAEP, ce qui permet d'écourter la durée des enregistrements : ceci est critique lorsque la tâche expérimentale demande un effort attentionnel soutenu.

Plusieurs études ont montré que l'amplitude des OEAE diminue lorsque les sujets sont engagés dans une tâche visuelle (Puel, Bonfils et Pujol, 1988 ; Froehlich, Collet, Chanal et Morgon, 1990 ; Avan et Bonfils, 1991 ; Meric et Collet, 1992). Ces résultats indiquent donc l'existence d'un mécanisme de contrôle *top-down* opérant via les projections centrifuges à la cochlée. Dans ces études, cependant, les procédures utilisées (écoute passive vs. tâche attentionnelle active) ne permettaient pas de savoir si les effets observés étaient dus à un véritable effet de

l'attention sélective, ou à un changement global "d'éveil" durant la tâche.

Deux études ont testé ces hypothèses. L'une, dans notre laboratoire, a utilisé un protocole d'écoute sélective dichotique semblable à ceux utilisés en électrophysiologie, et dans lequel les paramètres de stimulation étaient optimisés pour observer des effets attentionnels précoces (Woldorff et Hillyard, 1991). On a présenté aux sujets des sons de 1 kHz à une oreille et de 2 kHz à l'autre oreille, à cadence rapide et de façon aléatoire. La tâche était de compter des sons cibles occasionnels d'intensité légèrement plus forte à l'oreille désignée, difficiles à discriminer des sons standard. La fréquence des sons à chaque oreille et l'oreille attentive étaient interchangeables de façon à pouvoir mesurer les effets de l'attention dans 4 conditions (2 fréquences \times 2 oreilles) chez chaque sujet. Les résultats ont montré une amplitude des OEAES plus importante pour les sons "attendus" que pour les mêmes sons à la même oreille lorsqu'ils étaient ignorés (Figure 2B). Bien que la valeur absolue de la différence soit faible (0.5 dB), elle était très significative et observée dans 41 cas sur 48. De plus, l'effet attentionnel était maximum dans la bande spectrale correspondant à la fréquence du stimulus attendu (Figure 2C). Ces données montraient que l'attention sélective auditive peut déjà opérer comme un filtre passe-bande au niveau du récepteur périphérique cochléaire avant même le processus de transduction (Giard, Collet, Bouchet et Pernier, 1994).

Dans la seconde série d'expériences (Michie, LePage, Solowij, Haller et Terry, 1996), les sujets devaient encore écouter des séquences aléatoires de sons de 1 kHz ou 2 kHz et avaient pour consigne de porter leur attention sur une fréquence particulière pour détecter des cibles occasionnelles d'intensité plus élevée. Dans la plupart de ces expériences, tous les sons étaient présentés à la même oreille. Aucun effet de l'attention n'a été observé. Deux raisons méthodologiques peuvent cependant expliquer ces résultats négatifs. Tout d'abord, des études antérieures ont montré que les effets attentionnels sont plus précoces lorsque les stimuli pertinents et non pertinents diffèrent de façon importante, et particulièrement par leur origine spatiale (Woldorff et Hillyard, 1991 ; Woldorff et al., 1993). Une autre raison est liée à l'intensité des sons utilisée : alors que Giard et al. (1994) ont présenté des sons de 15 dB HL, Michie et al.

(1996) ont utilisé des sons de 60 ou 70 dB SPL. Ces intensités plus importantes peuvent avoir entraîné des effets plafond dans la cochlée et empêché l'observation de fines modulations attentionnelles. Cette interprétation est renforcée par le fait que le système efférent a une action plus efficace sur le traitement des stimuli de faible intensité (Collet, Hellal, Chanal et Morgon, 1988 ; Warren et Liberman, 1989 ; Veuille, Collet et Duclaux, 1991).

D'autres études récentes ont clairement montré que l'activité du système auditif périphérique peut être modifiée de façon fréquence spécifique sous l'influence de mécanismes centraux. Scharf et collaborateurs (Scharf, Magnan, Collet, Ulmer et Chays, 1994 ; Scharf, Magnan et Chays, 1997) ont rapporté que des patients privés chirurgicalement des voies auditives efférentes au niveau du noyau olivocochléaire (OCB) peuvent mieux détecter un son dans un bruit de fond que des sujets contrôles, que ce son soit de la fréquence "attendue" ou non. L'interprétation de Scharf est que l'OCB, dans une situation attentionnelle, se comporte comme un filtre à bande passante étroite, qui atténue ou supprime le traitement des stimuli dans les bandes de fréquence non pertinentes. Une autre étude chez le chat (Kawase, Delgutte et Liberman, 1993) a montré qu'une activation de l'OCB par un bruit contralatéral augmente la réponse des fibres nerveuses auditives à des sons ipsilatéraux dans un bruit de fond continu, mais qu'elle réduit la réponse des fibres nerveuses dans un environnement silencieux. Bien que ces différents résultats divergent quant au modèle sous-jacent du fonctionnement de l'OCB, ils conduisent tous à penser que des entrées *top-down* efférentes peuvent contrôler et modifier la mécanique cochléaire d'une manière fréquence spécifique.

Des études récentes ont également remis en question l'hypothèse selon laquelle l'attention auditive ne jouerait qu'au niveau central du cortex : des effets attentionnels ont en effet été observés dans les premières réponses fréquentielles du tronc cérébral ("frequency-following responses", FFR), générées probablement en des sites plus périphériques que le colliculus inférieur (Galbraith et Arroyo, 1993 ; Hoormann, Falkenstein et Hohnsbein, 1994).

Figure 2. Effets de l'attention sélective auditive dans les oto-émissions acoustiques évoquées (OEA) à la périphérie du système auditif.

A : circuits auditifs périphériques.

B : spectre d'amplitude des OEA d'un sujet portant son attention sur (lignes pleines) ou ignorant (tirets) des sons purs de 1 kHz. Les bornes verticales délimitent la bande primaire (bande spectrale centrée autour de la fréquence du stimulus $\pm 15\%$), et les bandes secondaires (même largeur que la bande primaire). L'amplitude du spectre dans la bande primaire est plus importante pour les stimuli pertinents que pour les stimuli non-pertinents.

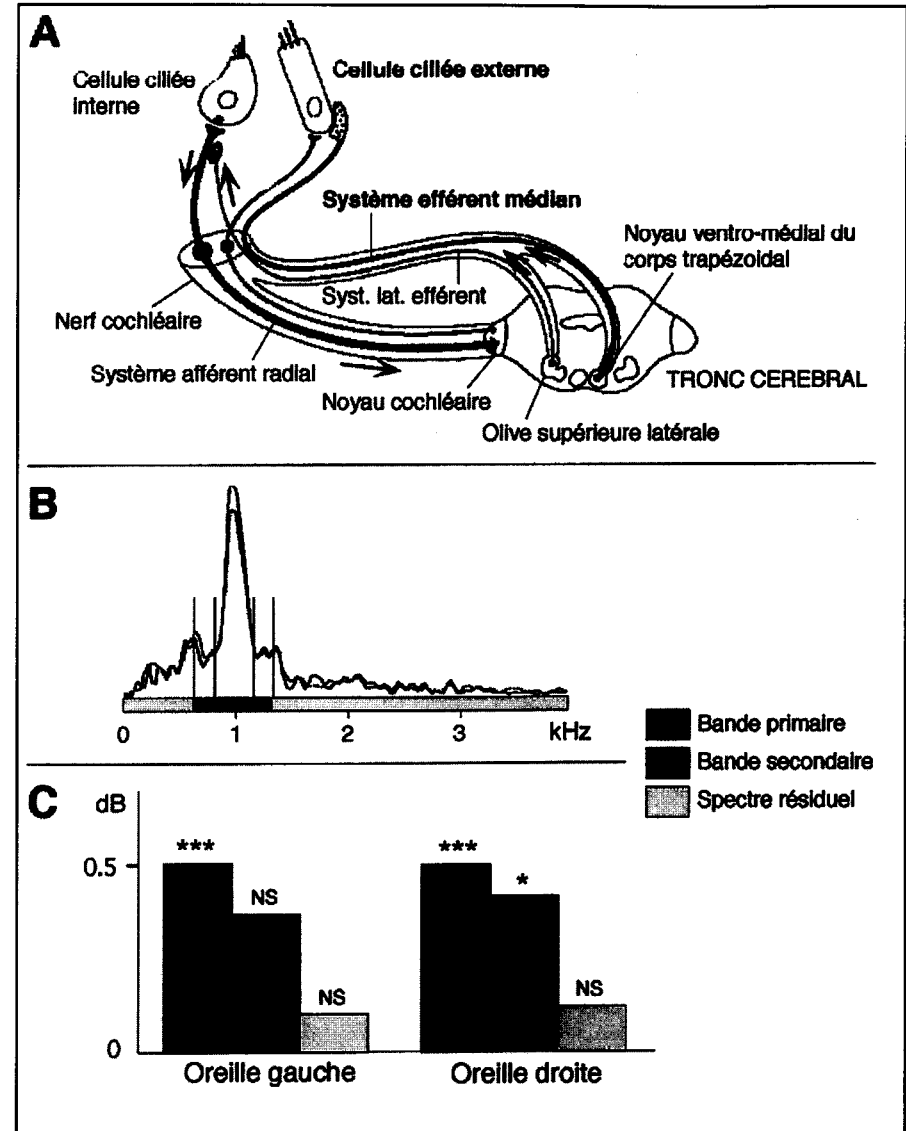
C : amplitudes moyennes des OEA évoquées par des sons pertinents et non pertinents dans trois bandes spectrales. L'effet de l'attention est hautement significatif dans la bande primaire et décroît avec la distance de la fréquence cible.

Figure 2. Effects of auditory selective attention in the evoked otoacoustic emissions (EOAEs) recorded in the human ear.

A. Peripheral auditory pathways.

B. Amplitude spectra of EOAEs from one subject attending to (full lines), or ignoring (dotted lines), the evoking stimulus (1-kHz tones). The vertical lines delimit the primary band (spectral band centered around, and within $\pm 15\%$ from, the attended frequency) and the secondary bands (same width as the primary). The spectrum amplitude in the primary band is larger for attended than unattended stimuli.

C. Mean amplitude of the EOAEs to attended tones relative to unattended in three spectral bands. The effect of attention is highly significant in the primary band and decreases with increasing distance from the attended frequency.



ÉTUDE DE L'ATTENTION SÉLECTIVE AUDITIVE PAR IMAGERIE FONCTIONNELLE CÉRÉBRALE

Le développement rapide, ces dernières années, des techniques de neuroimagerie fonctionnelle TEP et IRMf permet de pouvoir localiser les opérations neuronales avec une excellente précision spatiale. Pourtant, la contribution réelle de ces approches à la compréhension des mécanismes attentionnels dans l'audition est encore très limitée en raison de leur faible résolution temporelle, et parce que les protocoles utilisés ne sont souvent pas basés sur des modèles conceptuels ; les résultats sont donc souvent difficiles à comparer et à interpréter dans le cadre des théories attentionnelles. En dépit de ces limites, l'IRMf et la TEP ont apporté des informations importantes sur les zones cérébrales impliquées et sur l'existence de mécanismes actifs de rejet des entrées non-pertinentes.

Localisation des structures cérébrales impliquées dans l'attention auditive

Des effets de l'attention dans le cortex auditif ont été observés dans plusieurs études IRMf (Pugh et al., 1996 ; Woodruff et al., 1996 ; Grady, Van Meter, Maisog, Pietrini, Krasuki et Rauschecker, 1997 ; Jancke, Mirzazade et Shah, 1999) et TEP (O'Leary et al., 1996 ; Tzourio, Massioui, Crivello, Joliot, Renault et Mazoyer, 1997 ; Alho et al., 1999 ; Kawashima et al., 1999). Beaucoup de ces études cependant ont comparé des situations d'écoute passive avec des conditions actives (Woodruff et al., 1996 ; Grady et al., 1997 ; Jancke et al., 1999 ; Kawashima et al., 1999), rendant difficile le fait de savoir si les effets observés étaient dus spécifiquement à l'attention sélective, ou à des changements du niveau d'éveil durant la tâche active. D'autres études basées sur des paradigmes d'écoute dichotique ont montré un accroissement d'activité dans le gyrus temporal supérieur ; l'effet était généralement plus important dans le cortex controlatéral à la direction de l'attention (Pugh et al., 1996 ; O'Leary et al., 1996 ; Tzourio et al., 1997), et a été interprété comme une sensibilisation sélective du cortex concerné (Tzourio et al., 1997). Cependant, dans un protocole où l'attention était

dirigée sur des cibles soit visuelles soit auditives, Frith and Friston (1996) n'ont pas trouvé d'effets attentionnels dans le cortex auditif, mais dans le thalamus droit. D'autres auteurs ont mis en évidence des activations attentionnelles dans plusieurs régions du cortex frontal (Pugh et al., 1996 ; Tzourio et al., 1997 ; Alho et al., 1999 ; Benedict, Lockwood, Schucard, Shucard, Wack et Murphy, 1998), dans les cortex précentraux bilatéralement, dans le cortex post-central gauche et dans l'aire motrice supplémentaire (Tzourio et al., 1997). Benedict et al. (1998) ont rapporté des effets attentionnels dans le gyrus cingulaire antérieur sans implication des "structures attentionnelles postérieures", alors que Pugh et al. (1996) ont observé l'inverse. Comme noté ci-dessus, la différence des paradigmes utilisés (test de performance continue dans la première étude, écoute dichotique dans la seconde) ne permettent pas une comparaison directe des résultats.

Rejet actif des stimuli non pertinents

De façon intéressante, plusieurs études TEP ont montré une diminution d'activité métabolique dans le cortex auditif en réponse à des sons non pertinents (par rapport à des sons neutres), qui a été interprétée comme reflétant un mécanisme actif de modulation inhibitrice sélective du traitement cortical pour les entrées non-pertinentes (Kawashima et al., 1999 ; Ghatan, Hsieh, Petersson, Stone-Elander et Ingvar, 1998). Ces résultats sont à rapprocher du déplacement positif des potentiels évoqués aux sons à ignorer décrit plus haut.

CONCLUSION : UN MODÈLE DE FILTRAGE ADAPTATIF POUR L'ATTENTION SÉLECTIVE

Bien qu'une démonstration claire d'un effet attentionnel à la cochlée soit encore à confirmer, les données résumées ci-dessus indiquent que : (i) l'attention sélective peut altérer le traitement auditif à plusieurs niveaux de l'analyse sensorielle, incluant le cortex auditif, le tronc cérébral et très probablement la cochlée ; (ii) des charges attentionnelles

élevées induisent des effets précoces ; et (iii) l'attention à des régions fréquentielles spécifiques induit des modifications fréquence spécifiques dans le traitement perceptuel aux niveaux comportemental (Scharf et al., 1987 ; Botte, 1995 ; Hill, Bailey et Hodgson, 1997 ; Mondor et Bregman, 1994), cortical (Alcaini et al., 1995) et périphérique (Giard et al., 1994 ; Scharf et al., 1994, 1997). Dans l'ensemble, ces données sont compatibles avec l'hypothèse d'un mécanisme de filtrage très flexible et adaptatif. Ce filtre passe-bande s'ajusterait dynamiquement en fonction de la demande attentionnelle : plus la charge attentionnelle est élevée, plus "pointu" et efficace sera le filtre, et plus les opérations de "filtrage" seront précoces. Autrement dit, le "goulot" attentionnel serait variable et adapté au résultat le plus efficace, au coût énergétique le plus bas. Les effets périphériques de l'attention ne seraient générés que si le système y est "obligé". (Ceci était particulièrement évident dans notre étude [Giard et al., 1994], où les effets attentionnels à la cochlée dépendaient étroitement de l'ajustement précis de la difficulté de la tâche pour chaque sujet – une tâche légèrement trop facile n'engendrant pas d'effets attentionnels dans les OEAE.) Cette flexibilité du "goulot" attentionnel s'explique bien dans une perspective énergétique d'efficacité. Dans une tâche facile demandant peu d'efforts, les effets de l'attention seront plus tardifs dans la chaîne de traitement sensoriel, laissant plus de ressources pour traiter les stimuli non pertinents. Inversement, une charge attentionnelle élevée (forte concentration de l'attention) exigera la mobilisation de tout le système attentionnel et affectera déjà les structures les plus périphériques capables de participer à la sélection attentionnelle.

Un niveau variable du "goulot" attentionnel avait déjà été proposé dans les modèles psychologiques de l'attention (e.g. Knowles, 1963 ; Moray, 1967 ; Kerr, 1973). Les données physiologiques récentes décrites ici pourraient apporter un nouveau support à ces modèles, avec une double implication. Elles réconcilieraient les théories de sélection précoce et tardive des modèles structuraux. Par ailleurs, un modèle de filtrage flexible et adaptatif réduirait aussi l'écart conceptuel entre les théories structurelles et énergétiques de l'attention.

ABSTRACT

This chapter reviews the main data on the physiological substrates of auditory selective attention and their contribution to theoretical models of cognitive psychology. While event-related potentials, magnetoencephalography, and more recently, neuroimaging techniques have provided fundamental information on the neural correlates of attention in the central cortical system, measurements of the frequency-following responses in the brainstem and evoked otoacoustic emissions at the cochlea strongly suggest attentional phenomena at the auditory periphery. We propose an adaptive filtering mechanism for selective auditory attention that can be flexibly and dynamically tuned depending on the attentional demand.

BIBLIOGRAPHIE

- Alain, C., & Woods, D. L. (1994). Signal clustering modulates auditory cortical activity in humans. *Perception and Psychophysics*, *56*, 501-516.
- Alcaini, M., Giard, M. H., Echallier, J. F., & Pernier, J. (1995). Selective auditory attention effects in tonotopically organized cortical areas: A topographic ERP study. *Human Brain Mapping*, *2*, 159-169.
- Alho, K., Medvedev, S. V., Pakhomov, S. V., Roudas, M. S., Tervaniemi, M., Reinikainen, K., Zeffiro, T., & Näätänen, R. (1999). Selective tuning of the left and right auditory cortices during spatially directed attention. *Cognitive Brain Research*, *7*, 335-341.
- Alho, K., Tottola, K., Reinikainen, K., Sams, M., & Näätänen, R. (1987). Brain mechanism of selective listening reflected by event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *68*, 458-470.
- Alho, K., Woods, D. L., & Algazi, A. (1994). Processing of auditory stimuli during auditory and visual attention as revealed by event-related potentials. *Psychophysiology*, *31*, 469-479.
- Arthur, D. L., Lewis, P. S., Medvick, P. A., & Flynn, E. R. (1991). A neuromagnetic study of selective auditory attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *78*, 348-360.
- Avan, P., & Bonfils, P. (1991). Analysis of possible interactions of an attentional task with cochlear mechanics. *Hearing Research*, *57*, 269-275.

- Benedict, R. H., Lockwood, A. H., Shucard, J. L., Shucard, D. W., Wack, D., & Murphy, B. W. (1998). Functional neuroimaging of attention in the auditory modality. *Neuroreport*, 9, 121-126.
- Berman, S. M., Heilweil, R., Ritter, W., & Rosen, J. (1989). Channel probability and Nd: An event-related potential sign of attention strategies. *Biological Psychology*, 29, 107-124.
- Botte, M.-C. (1995). Auditory attentional bandwidth: effect of level and frequency range. *Journal of Acoustic Society of America*, 98, 2475-2485.
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and communication*. New York: Pergamon.
- Carmel, P. W., & Starr, A. (1963). Acoustic and non-acoustic factors modifying middle-ear muscle activity in waking cats. *Journal of Neurophysiology*, 26, 598-616.
- Cherry, E. C. (1953). Some experiments on the recognition of speech with one and with two ears. *Journal of the Acoustic Society of America*, 25, 975-979.
- Collet, L., & Duclaux, R. (1986). Auditory brainstem evoked responses and attention: Contribution to a controversial subject. *Acta Oto-Laryngologica*, 101, 439-441.
- Collet, L., Hellal, H., Chanal, J.-M., & Morgon, A. (1988). Are BAEP and MLR suited for the study of a hypothetical peripheral selective attention effect? *International Journal of Neuroscience*, 41, 97-102.
- Connolly, J. F., Aubry, K., McGillivray, N., & Scott, D. W. (1989). Human brainstem auditory evoked potentials fail to provide evidence of efferent modulation of auditory input during attentional tasks. *Psychophysiology*, 26, 292-303.
- Dallos, P. (1992). The active cochlea. *Journal of Neuroscience*, 12, 4575-4585.
- Deutsch, J. A., & Deutsch, D. (1963). Attention: some theoretical considerations. *Psychological review*, 70, 80-90.
- Donald, M. W. (1987). The timing and polarity of different attention-related ERP changes inside and outside of the attentional focus. In R. Johnson, J. W. Rohrbaugh, & R. Parasuraman (Eds.), *Current trends in event-related potential research (EEG Suppl. 40)* (pp. 81-86). Amsterdam: Elsevier.
- Frith, C. D., & Friston, K. J. (1996). The role of the thalamus in "top down" modulation of attention to sound. *Neuroimage*, 4, 210-215.
- Froehlich, P., Collet, L., Chanal, J., & Morgon, A. (1990). Variability of the influence of a visual task on the active micromechanical properties of the cochlea. *Brain Research*, 508, 286-288.
- Galbraith, G. C., & Arroyo, C. (1993). Selective attention and brainstem frequency-following responses. *Biological Psychology*, 37, 3-22.

- Ghatan, P. H., Hsieh, J. C., Petersson, K. M., Stone-Elander, S., & Ingvar, M. (1998). Coexistence of attention-based facilitation and inhibition in the human cortex. *Neuroimage*, 7, 23-29.
- Giard, M.-H., Collet, L., Bouchet, P., & Pernier, J. (1994). Auditory selective attention in the human cochlea. *Brain Research*, 633, 353-356.
- Giard, M.-H. (1990). More in the early selection process than the attentional-trace mechanism? *The Behavioral and Brain Sciences*, 13, 240-241.
- Giard, M.-H., Perrin, F., Pernier, J., & Peronnet, F. (1988). Several attention-related wave forms in auditory areas: a topographic study. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 69, 371-384.
- Grady, C. L., Van Meter, J. W., Maisog, J. M., Pietrini, P., Krasuski, J., & Rauschecker, J. P. (1997). Attention-related modulation of activity in primary and secondary auditory cortex. *Neuroreport*, 8, 2511-2516.
- Hackley, S. A., Woldorff, M., & Hillyard, S. A. (1987). Combined use of microreflexes and event-related brain potentials as measures of auditory selective attention. *Psychophysiology*, 24, 632-647.
- Hansen, J. C., & Hillyard, S. A. (1980). Endogenous brain potentials associated with selective auditory attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 49, 277-290.
- Hansen, J. C., & Hillyard, S. A. (1984). Effects of stimulation rate and attribute cuing on event-related potentials during selective auditory attention. *Psychophysiology*, 21, 394-405.
- Hernandez-Péon, R., Scherrer, H., & Jouvét, M. (1956). Modification of electrical activity in cochlear nucleus during attention in unanesthetized cats. *Science*, 123, 331-332.
- Hill, N. I., Bailey, P. J., & Hodgson, P. (1997). A probe-signal study of auditory discrimination of complex tones. *Journal of the Acoustic Society of America*, 102, 2291-2296.
- Hillyard, S. A., Hink, R. F., Schwent, V. L., & Picton, T. W. (1973). Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science*, 182, 177-180.
- Hirschhorn, T. N., & Michie, P. T. (1990). Brainstem auditory evoked potentials (BAEPS) and selective attention revisited. *Psychophysiology*, 27, 495-512.
- Hoormann, J., Falkenstein, M., & Hohnsbein, J. (1994). Effect of selective attention on the latency of human frequency-following potentials. *Neuroreport*, 5, 1609-1612.
- Jancke, L., Mirzazade, S., & Shah, N. J. (1999). Attention modulates activity in the primary and the secondary auditory cortex: a functional magnetic resonance imaging study in human subjects. *Neuroscience Letters*, 266, 125-128.

- Kahneman, D., & Treisman, A. M. (1984). Changing views of attention and automaticity. In R. Parasuraman & D. R. Davies (Eds.), *Varieties of attention* (pp. 29-61). New York: Academic Press.
- Kawase, T., Delgutte, B., & Liberman, M. C. (1993). Antimasking effects of the olivocochlear reflex. II. Enhancement of auditory-nerve response to masked tones. *Journal of Neurophysiology*, *70*, 2533-2549.
- Kawashima, R., Imaizumi, S., Mori, K., Okada, K., Goto, R., Kiritani, S., Ogawa, A., & Fukuda, H. (1999). Selective visual and auditory attention toward utterances - A PET study. *Neuroimage*, *10*, 209-215.
- Kemp, D. T. (1978). Stimulated acoustic emissions from within the human auditory system. *Journal of the Acoustic Society of America*, *64*, 1386-1391.
- Kerr, B. (1973). Processing demands during mental operations. *Memory and Cognition*, *1*, 401-412.
- Knowles, W. B. (1963). Operator loading tasks. *Human Factors*, *5*, 151-161.
- Lukas, J. H. (1980). Human auditory attention: The olivocochlear bundle may function as a peripheral filter. *Psychophysiology*, *17*, 444-452.
- McCallum, W. C., Curry, S. H., Cooper, R., Pocock, P. V., & Papakostopoulos, D. (1983). Brain event-related potentials as indicators of early selective processes in auditory target localization. *Psychophysiology*, *20*, 1-17.
- Meric, C., & Collet, L. (1992). Visual attention and evoked otoacoustic emissions: a slight but real effect. *International Journal of Psychophysiology*, *12*, 233-235.
- Michie, P. T., Bearpark, H. M., Crawford, J. M., & Glue, L. C. T. (1990). The nature of selective attention effects on auditory event-related potentials. *Biological Psychology*, *30*, 219-250.
- Michie, P. T., LePage, E. L., Solowij, N., Haller, M., & Terry, L. (1996). Evoked otoacoustic emissions and auditory selective attention. *Hearing Research*, *98*, 54-67.
- Mondor, T. A., & Bregman, A. S. (1994). Allocating attention to frequency regions. *Perception and Psychophysics*, *56*, 268-276.
- Moray, N. (1959). Attention in dichotic listening: affective cues and the influence of instructions. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *9*, 56-60.
- Moray, N. (1967). Where is attention limited. A survey and model. *Acta Psychologica*, *27*, 84-92.
- Mountain, D. C. (1980). Changes in endolymphatic potential and crossed olivocochlear bundle stimulation alter cochlear mechanics. *Science*, *210*, 71-72.
- Näätänen, R. (1982). Processing negativity: an evoked-potential reflection of selective attention. *Psychological Bulletin*, *92*, 605-640.
- Näätänen, R. (1992). *Attention and brain function*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.

- Näätänen, R., Gaillard, A. W. K., & Mantysalo, S. (1978). Early selective-attention effect on evoked potential reinterpreted. *Acta Psychologica*, *42*, 313-329.
- Näätänen, R., & Picton, T. W. (1987). The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and an analysis of the component structure. *Psychophysiology*, *24*, 375-425.
- Norman, D. A. (1968). Toward a theory of memory and attention. *Psychological review*, *75*, 522-536.
- Oatman, L. C. (1971). Role of visual attention on auditory evoked potentials in unanesthetized cats. *Experimental Neurology*, *32*, 341-356.
- O'Leary, D. S., Andreason, N. C., Hurtig, R. R., Hichwa, R. D., Watkins, G. L., Ponto, L. L., Rogers, M., & Kirchner, P. T. (1996). A positron emission tomography study of binaurally and dichotically presented stimuli: effects of level of language and directed attention. *Brain and Language*, *53*, 20-39.
- Okita, T. (1979). Event-related potentials and selective attention to auditory stimuli varying in pitch and localization. *Biological Psychology*, *9*, 271-284.
- Parasuraman, R. (1980). Effects of information processing demands on slow negative shift latencies and N100 amplitude in selective and divided attention. *Biological Psychology*, *11*, 217-233.
- Parasuraman, R., Richer, F., & Beatty, J. (1982). Detection and recognition: Concurrent processes in perception. *Perception and Psychophysics*, *31*, 1-12.
- Picton, T. W., & Hillyard, S. A. (1974). Human auditory evoked potentials. II. Effects of attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *36*, 191-199.
- Picton, T. W., Hillyard, S. A., Galambos, R., & Schiff, M. (1971). Human auditory attention: a central or peripheral process? *Science*, *173*, 351-353.
- Picton, T. W., Stapells, D. R., & Campbell, K. B. (1981). Auditory evoked potentials from the human cochlea and brainstem. *Acta Oto-Laryngologica*, *9*, 1-41.
- Posner, M. I. (1978). *Chronometric explorations of mind*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Probst, R., Lonsbury-Martin, B. L., & Martin, G. K. (1991). A review of otoacoustic emissions. *Journal of the Acoustic Society of America*, *89*, 2027-2067.
- Puel, J.-L., Bonfils, P., & Pujol, R. (1988). Selective attention modifies the active micromechanical properties of the cochlea. *Brain Research*, *447*, 380-383.
- Pugh, K. R., Offywitz, B. A., Shaywitz, S. E., Fulbright, R. K., Byrd, D., Skudlarski, P., Shankweiler, D. P., Katz, L., Constable, R. T., Fletcher,

- J., Lacadie, C., Marchione, K., & Gore, J. C. (1996). Auditory selective attention: an fMRI investigation. *Neuroimage*, 4, 159-173.
- Rif, J., Hari, R., Hamalainen, M. S., & Sams, M. (1991). Auditory attention affects two different areas in the human supratemporal cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79, 464-472.
- Scharf, B., Magnan, J., & Chays, A. (1997). On the role of the olivocochlear bundle in hearing: 16 case studies. *Hearing Research*, 103, 101-122.
- Scharf, B., Magnan, J., Collet, L., Ulmer, E., & Chays, A. (1994). On the role of the olivocochlear bundle in hearing: a case study. *Hearing Research*, 75, 11-26.
- Scharf, B., Quigley, S., Aoki, C., Peachey, N., & Reeves, H. (1987). Focused auditory attention and frequency selectivity. *Perception and Psychophysics*, 42, 215-223.
- Shiffrin, R. M., & Schneider, W. (1977). Controlled and automatic information processing: II. Perceptual learning, automatic attending, and a general theory. *Psychological Review*, 84, 127-189.
- Siegel, J. H., & Kim, D. O. (1982). Efferent neural control of cochlear mechanics? Olivocochlear bundle stimulation affects cochlear biomechanical nonlinearity. *Hearing Research*, 6, 171-182.
- Teder, W., Alho, K., Reinikainen, K., & Näätänen, R. (1993). Interstimulus interval and the selective-attention effect on auditory ERPs: "N1 enhancement" versus processing negativity. *Psychophysiology*, 30, 71-81.
- Treisman, A. M. (1960). Contextual cues in selective listening. *Quarterly Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 12, 242-248.
- Tzourio, N., Massiou, F. E., Crivello, F., Joliot, M., Renault, B., & Mazoyer, B. (1997). Functional anatomy of human auditory attention studied with PET. *Neuroimage*, 5, 63-77.
- Veuillet, E., Collet, L., & Duclaux, R. (1991). Effect of contralateral acoustic stimulation on active cochlear micromechanical properties in human subjects: dependence on stimulus variables. *Journal of Neurophysiology*, 65, 724-735.
- Walsh, E. J., McGee, J., McFadden, S. L., & Liberman, M. C. (1998). Long-term effects of sectioning the olivocochlear bundle in neonatal cats. *Journal of Neuroscience*, 18, 3859-3869.
- Warr, W. B., & Guinan Jr., J. J. (1979). Efferent innervation of the organ of Corti: two separate systems. *Brain Research*, 173, 152-155.
- Warren, E. H., & Liberman, M. C. (1989). Effects of contralateral sound on auditory-nerve responses. II. Dependence on stimulus variables. *Hearing Research*, 37, 105-121.
- Woldorff, M. G., Gallen, C. C., Hampson, S. A., Hillyard, S. A., Pantev, C., Sobel, D., & Bloom, F. E. (1993). Modulation of early sensory pro-

- cessing in human auditory cortex during auditory selective attention. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 90, 8722-8726.
- Woldorff, M. G., & Hillyard, S. A. (1991). Modulation of early auditory processing during selective listening to rapidly presented tones. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79, 170-191.
- Woodruff, P. W., Benson, R. R., Bandettini, P. A., Kwong, K. K., Howard, R. J., Talavage, T., Belliveau, J., & Rosen, B. R. (1996). Modulation of auditory and visual cortex by selective attention is modality-dependent. *Neuroreport*, 7, 1909-1913.
- Woods, D. L., & Alain, C. (1993). Feature processing during high-rate auditory selective attention. *Perception and Psychophysics*, 53, 391-402.
- Woods, D. L., Alho, K., & Algazi, A. (1991). Brain potential signs of feature processing during auditory selective attention. *Neuroreport*, 2, 189-192.