

Neurophysiologie de l'Audition

Introduction

Les **performances de l'audition** chez l'Homme sont tout à fait **remarquables** : de la perception du faible bruit des feuilles d'un arbre agitées par le vent, aux accents d'un orchestre symphonique en passant par la compréhension du langage parlé, les sensations auditives représentent une très large gamme de fréquences et d'énergie sonore.

Nos capacités de perception auditive reposent sur un petit groupe de cellules réceptrices situées dans l'oreille interne au niveau de la **cochlée**, l'organe qui **analyse les fréquences et intensités sonores**. Le **message nerveux** est ensuite **relayé dans le tronc cérébral** où est détectée la **localisation des sources sonores**. Les **aires auditives du cortex cérébral** poursuivent l'**analyse du signal sonore** et effectuent l'**analyse des sons complexes comme le langage parlé**.

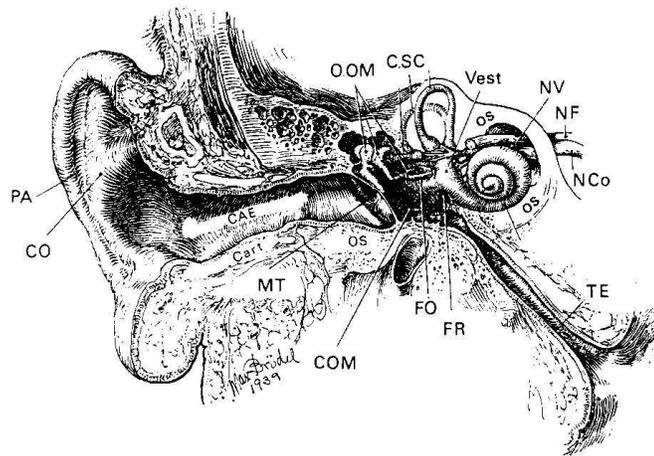


Figure 2.1
Coupe longitudinale de l'appareil auditif humain.
PA : pavillon ; Co : conque ; CAE : conduit auditif externe ; Cart : cartilage ; MT : membrane tympanique ; O.O.M : osselets de l'oreille moyenne ; CSC : canaux semi-circulaires ; FO : fenêtre ovale ; FR : fenêtre ronde ; COM : cavité de l'oreille moyenne ; Vest : vestibule ; NV : nerf vestibulaire ; NF : nerf facial ; NCo : nerf cochléaire ; TE : trompe d'Eustache

Figure 1

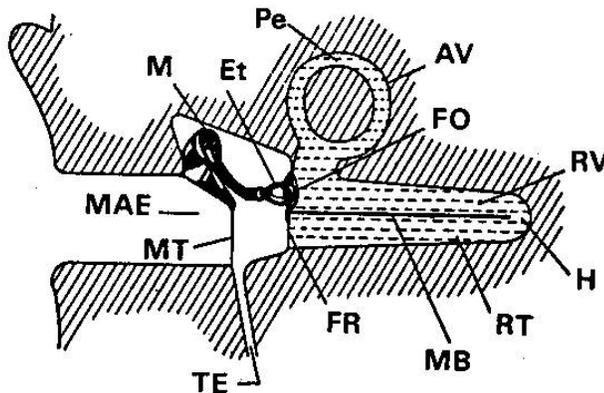
Anatomie de l'oreille

Un son est constitué d'une **alternance d'ondes sinusoïdales** de compression et de raréfaction qui **se propagent** dans un milieu élastique, l'air. Pour que l'on puisse entendre, l'énergie de ces ondes doit être **captée, transmise** à l'organe récepteur et **traduite en signaux électriques** que le système nerveux peut ensuite **analyser**. Chacune de ces tâches est accomplie par l'une des trois parties de l'oreille, l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne.

Le pavillon est la partie visible de **l'oreille externe**. Il joue le rôle d'antenne acoustique qui focalise les ondes sonores vers le conduit auditif externe. Celui-ci se termine par une fine membrane capable de vibrer, le tympan [figure 1].

Le tympan sépare l'oreille externe de **l'oreille moyenne**, une cavité remplie d'air qui est reliée au pharynx par un canal, la trompe d'Eustache. Ce canal peut s'ouvrir (déglutition, bâillement) pour permettre une égalisation de la pression de l'air dans l'oreille moyenne avec la pression atmosphérique, ce qui assure au tympan la meilleure liberté de mouvement. Dans l'oreille moyenne **les vibrations du tympan sont transmises par la chaîne des osselets**. Le marteau est fixé au tympan et relié à l'enclume. L'enclume mobilise l'étrier qui est accolé à la fenêtre ovale, ouverture de la cochlée dans l'os de l'oreille interne.

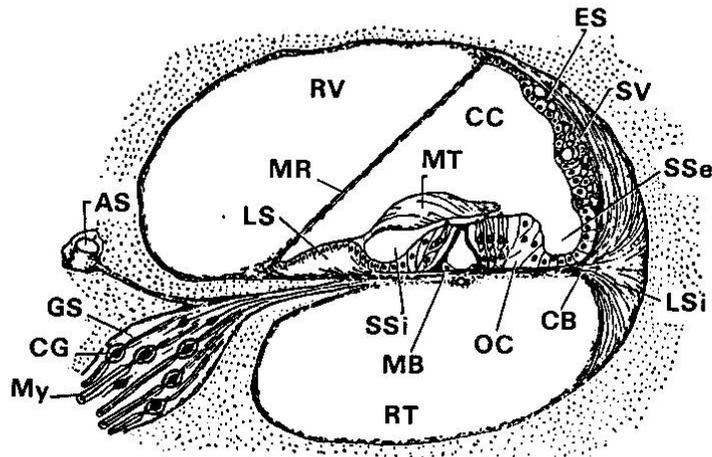
La **cochlée** est située dans **l'oreille interne**. Sa forme conique la fait ressembler à un escargot d'où son autre nom : limaçon. Elle est formée de trois tubes cylindriques disposés en spirale situés dans une cavité creusée à l'intérieur de l'os temporal et remplis de liquide. Sur une section transversale, la cochlée montre dans sa partie supérieure la **rampe vestibulaire** (RV), qui se termine à sa base à la fenêtre ovale. La cavité inférieure est la **rampe tympanique** (RT) [figure 2]. La cavité intermédiaire est la **rampe** ou **canal cochléaire** (CC), interrompu au sommet de la cochlée par l'hélicotrema qui fait communiquer les rampes vestibulaire et tympanique. Le canal cochléaire est séparé des deux autres tubes par de fines membranes élastiques, la membrane de Reissner (MR) entre la rampe vestibulaire et le canal cochléaire et la **membrane basilaire** (MB) entre le canal cochléaire et la rampe tympanique. La membrane basilaire possède une structure complexe dans laquelle s'effectue la transduction du signal auditif. Les canaux semi circulaires et le nerf vestibulaire appartiennent à l'organe de l'équilibre de l'oreille interne (CSC, figure 1).



Présentation schématique de l'oreille (humaine) en vue longitudinale, en supposant la cochlée « déroulée ».

MAE : méat auditif externe ; MT : membrane tympanique ; M : marteau ; TE : trompe d'Eustache ; Et : étrier ; FR : fenêtre ronde ; Pe : pérylimphe ; AV : appareil vestibulaire ; FO : fenêtre ovale ; RV : rampe vestibulaire ; H : hélicotrema ; RT : rampe tympanique ; MB : membrane basilaire.

Figure 2



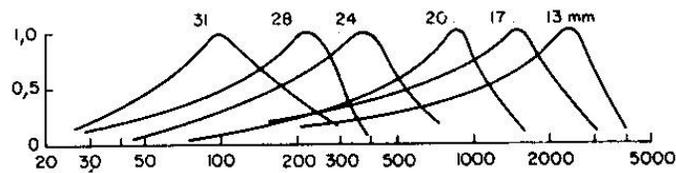
Coupe schématique transversale générale de la cochlée.

RV : rampe vestibulaire ; RT : rampe tympanique ; MT : membrane tectoriale ; MR : membrane de Reissner ; SV : strie vasculaire ; CC : canal cochléaire ; LS : ligament spiral ; MB : membrane basilaire ; LS : lame spirale ; GS : ganglion spiral ; L : limbe spiral ; OC : organe de Corti ; AS : artère spirale ; CG : cellule du ganglion spiral ; My : gaine myélinisée d'une fibre du nerf cochléaire ; MB : membrane basilaire ; ES : épithélium sécrétoire ; SSe, SSi : sillon spiral externe, interne ; CB : crête basilaire.

Figure 3

Anatomie fonctionnelle de la cochlée

La **membrane basilaire** constitue un **analyseur mécanique des fréquences sonores**. Les propriétés mécaniques de la membrane basilaire sont fondamentales pour les opérations cochléaires. Ses propriétés mécaniques ne sont pas uniformes sur toute sa longueur de 33 mm. Au contraire elles varient de manière continue, d'une part parce que sa largeur est cinq fois plus grande au sommet qu'à sa base, d'autre part parce que son épaisseur est plus fine au sommet qu'à sa base. Une stimulation avec **un son pur entraîne un mouvement sinusoïdal de l'étrier** qui provoque des **variations de pression sur la fenêtré ovale**. Les **ondes de pression se propagent dans le milieu liquide de la rampe vestibulaire** qu'elles parcourent de la base au sommet. Ces ondes de pression communiquent à la membrane basilaire des **mouvements de vibration transversaux** et celle-ci monte et descend localement en fonction des cycles de vibration. Cependant, du fait de ses propriétés mécanique locales, la membrane est **accordée à une fréquence en un endroit donné** où elle entre en **résonance**. A cet emplacement les **mouvements de la membrane sont plus amples pour une fréquence sonore spécifique**. De sorte que les fréquences sont représentées de manière continue tout au long de la membrane basilaire, **fréquences aiguës à la base** (20 KHz) et **basses fréquences au sommet** (20 Hz). Cet arrangement des fréquences de vibration constitue une **carte tonotopique**. Un son complexe est quant à lui décomposé en ses différentes composantes fréquentielles. Plus l'amplitude du son est grande plus ample est l'enveloppe de la vibration locale de la membrane basilaire. La membrane basilaire constitue donc un **analyseur mécanique passif de fréquence**.



Réponses le long de la rampe cochléaire.

Réponses fréquentielles en six points de la rampe cochléaire, repérés en mm au-dessus de la courbe correspondante (de 31 à 13 mm par rapport à l'étrier). L'amplitude de l'enveloppe de l'onde propagée a été mesurée en faisant varier la fréquence, le déplacement de l'étrier étant maintenu constant. Les amplitudes ont été rapportées à l'unité.

Figure 4

Dans la cochlée, **l'organe de Corti** est le **site de la transduction mécano électrique**. Sans entrer dans des détails anatomiques trop complexes, retenons que l'organe de Corti a une forme de pont supporté par la membrane basilaire [figure 3]. Il comporte trois rangées de **cellules ciliées externes** (CCE) et une seule rangée de **cellules ciliées internes** (CCI) [figure 5]. Au sommet de ces cellules les cils baignent dans l'endolymphe, liquide contenu dans le canal cochléaire. Les cils des CCE sont attachés à une membrane gélatineuse, la membrane tectoriale [MT, figure 3]. Les **mouvements transversaux** d'élevation et d'abaissement de la **membrane basilaire** entraînent des mouvements identiques de l'organe de Corti. Le **soulèvement de l'organe de Corti** produit une **inclinaison des cils** qui provoque la **dépolarisation des cellules** tandis que l'abaissement redresse les cils ce qui hyper polarise les cellules ciliées [figure 6]. Etant donné l'arrangement tonotopique des fréquences, **les cellules ciliées sont sensibles à un stimulus dont la fréquence dépend de leur emplacement sur la membrane basilaire**. Toutefois, le seuil très bas des réponses enregistrées dans le nerf cochléaire issu de la cochlée a longtemps fait supposer l'existence d'un mécanisme local de renforcement de la sélectivité en fréquence des cellules sensorielles de la cochlée. Le fonctionnement de ce dispositif n'a finalement été élucidé que dans les années 80.

L'amplificateur cochléaire

Le rôle des CCE n'est connu que depuis quelques années. Les **CCE** possèdent des **propriétés de contraction mécanique rapides en réponse à leur dépolarisation**. Ce mécanisme implique les protéines de structure membranaires. Les contractions suivent exactement la fréquence des sons et constituent donc un **mécanisme d'amplification de l'énergie sonore** (transduction électromécanique). Les **vibrations mécaniques locales de la membrane basilaire** sont donc **amplifiées localement**. Ces vibrations sont **transmises aux cils des cellules ciliées internes**. Les cils des CCI subissent le même mouvement d'inclinaison provoquant une ouverture de canaux ioniques situés à leur sommet qui entraîne la **dépolarisation de ces cellules**, appelée **potentiel de récepteur**.

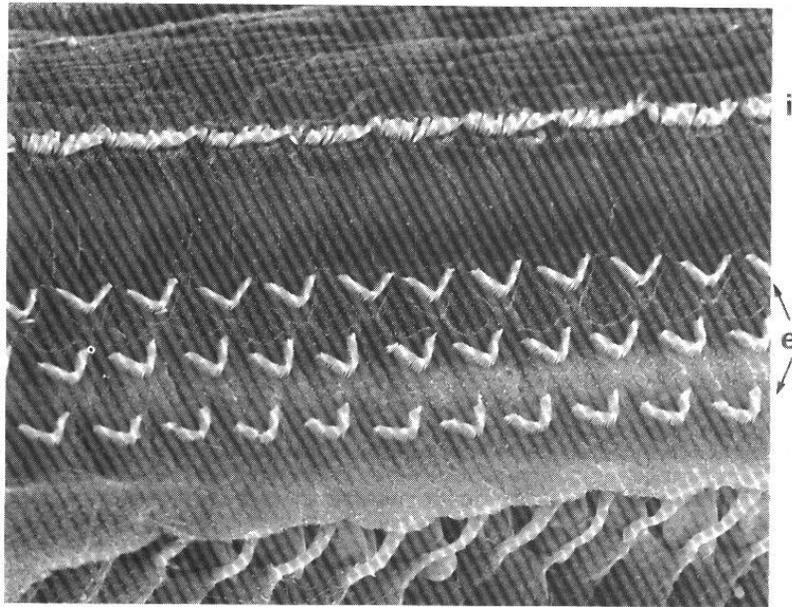


FIG. 5A. Stéréocils des cellules ciliées de la cochlée.
Vue de surface de l'organe de Corti en microscopie électronique à balayage. i = cellules ciliées internes;
e = cellules ciliées externes. (Cliché : M. LENOIR)

Figure 5

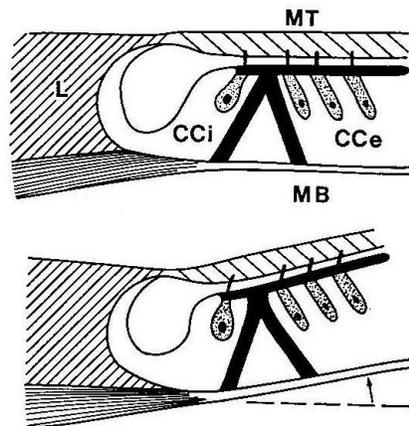
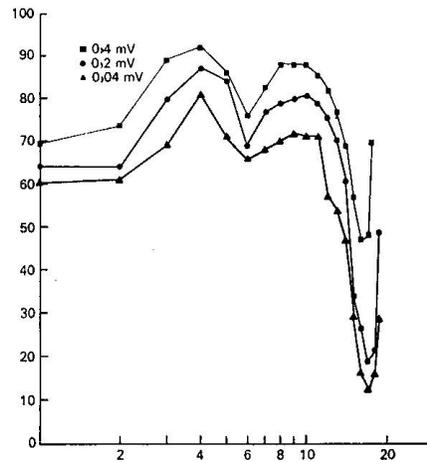


Figure 6

Les CCI effectuent la transduction mécano électrique des vibrations sonores à une fréquence caractéristique pour chaque cellule en fonction de sa place sur la membrane basilaire. Chaque cellule code donc une fréquence caractéristique à laquelle leur seuil de réponse est très bas. Ceci est mis en évidence au niveau d'une courbe d'accord obtenue par la mesure du potentiel de récepteur en fonction de l'intensité sonore d'un stimulus de fréquence donnée. Cette courbe en forme de V met en évidence la sensibilité extrême d'une CCI autour de sa meilleure fréquence [figure 7].



Courbes d'accord pour une cellule ciliée interne.
Pression sonore (dB en ordonnées) déterminant une réponse électrique d'amplitude constante (courbe d'isoamplitude), à chaque valeur de la fréquence. Le paramètre est l'amplitude imposée pour la fréquence : 0,4 mV ; 0,2 mV ; 0,04 mV.

Figure 7

A leur base, les cellules ciliées internes sont équipées d'un appareil pré synaptique qui libère un neurotransmetteur. Le nombre de quanta libérés dépend du degré de dépolarisation de la cellule neurosensorielle. Le neurotransmetteur est probablement le glutamate. Quarante pour cent des fibres afférentes du nerf cochléaire innervent les CCI. Les CCE reçoivent pour leur part une importante innervation efférente motrice dont le neurotransmetteur est l'acétylcholine. Ces efférences sont responsables de contractions lentes des CCE dont le rôle est probablement de contrôler le gain et la sélectivité de l'amplificateur cochléaire.

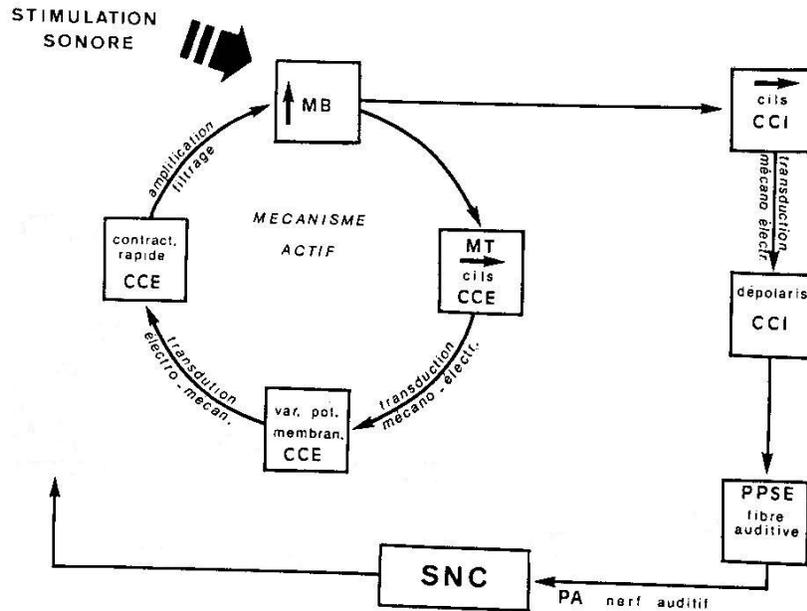


Figure 8

Résumé schématique du fonctionnement cochléaire

Les axones du nerf cochléaire véhiculent des informations sur la fréquence et l'intensité des stimulations sonores

L'activité individuelle d'un axone du nerf cochléaire reproduit les caractéristiques des cellules sensorielles avec des courbes d'accord tonales ayant un seuil bas pour une fréquence sonore caractéristique. La fréquence de décharge des potentiels d'action varie de manière linéaire avec l'intensité de la pression acoustique (intensité sonore) délivrée à la fenêtre ovale. Les axones peuvent présenter des activités spontanées en dehors de toute stimulation.

LES VOIES ET CENTRES AUDITIFS

Les axones de la 8^{ème} paire crânienne se terminent dans les noyaux cochléaires situés dans la région de la jonction de la moelle avec la protubérance [figure 9]. Au niveau de ces noyaux commence le traitement plus spécifique des messages auditifs. Si on y retrouve des neurones ayant des propriétés de réponses sélectives en fréquence il existe également des cellules qui ne répondent qu'au début d'un stimulus sonore. D'autres neurones avec des propriétés d'inhibition retardée qui participe à la suppression des réponses aux échos.

Les efférences des noyaux cochléaires sont bilatérales. De ce fait leurs cibles, les noyaux olivaires supérieurs reçoivent des afférences en provenance des deux oreilles. Les cellules qui répondent aux sons qui parviennent aux deux oreilles sont appelées **cellules binaurales**. Certaines cellules binaurales sont excitées par la stimulation des deux cochlées (**cellules EE**). Elles sont à l'origine de la **capacité à localiser des sons** d'après le **décalage** entre les messages arrivant à chaque oreille. D'autres cellules sont excitées par la cochlée controlatérale et inhibées par la cochlée ipsilatérale (**cellules EI**). Elles contribuent à la **localisation spatiale des sons** sur la base de la **différence d'intensité sonore** perçue par chaque oreille.

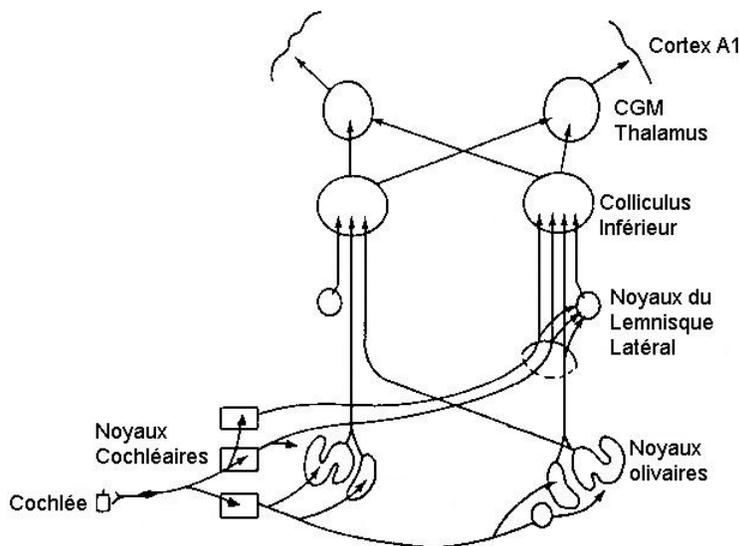


Figure 9

Les noyaux relais des voies auditives sont nombreux et les voies auditives croisent à plusieurs niveaux. La dernière étape sous corticale se situe dans le noyau **Corps Genouillé Médian (CGM) ou Interne (CGI) du thalamus**. De ce noyau les voies auditives gagnent le cortex cérébral dans la région auditive située au niveau dorsal du **lobe temporal**. Le **gyrus de Heschl** constitue le **cortex auditif primaire (A1)** dans lequel on retrouve une **représentation tonotopique des fréquences sonores**. Les basses fréquences se projettent en avant et les hautes fréquences en arrière de cette aire [figure 10]. **Perpendiculairement à l'axe des fréquences** le cortex auditif est organisé en **bandes alternées** dans lesquelles on trouve des **colonnes de neurones aux propriétés soit EE soit EI**. Le cortex auditif primaire est entouré d'autres aires auditives, seconde, supplémentaire etc. Ces aires auditives sont capables d'analyser des sons complexes et d'en extraire les traits caractéristiques. Les rôles respectifs des différentes aires ne sont pas bien connus. Il faut cependant noter une **importante différenciation fonctionnelle des deux hémisphères cérébraux** chez l'Homme. Chez les sujets droitiers **le décodage du langage parlé** est le plus souvent effectué dans **l'hémisphère gauche**, appelé de ce fait **l'hémisphère dominant** (sous entendu pour le langage). Tandis que l'hémisphère droit est communément appelé **l'hémisphère mineur**. Celui-ci possède cependant d'autres spécificités de décodage, en particulier pour les mélodies.

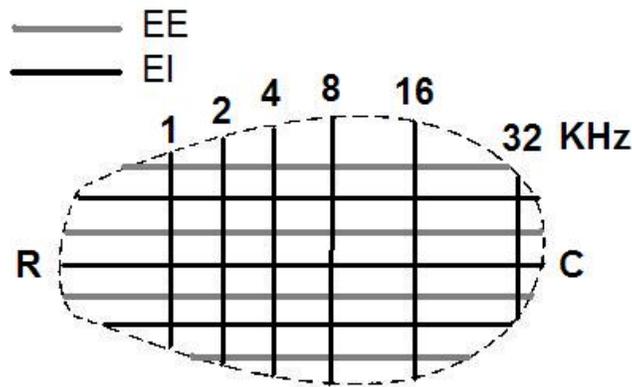


Figure 10

Cortex A1 du Chat : **représentation tonotopique des fréquences sonores** selon une orientation médio latérale et **bandes de neurones binauraux EE ou EI** selon une orientation rostro caudale (R, C).