

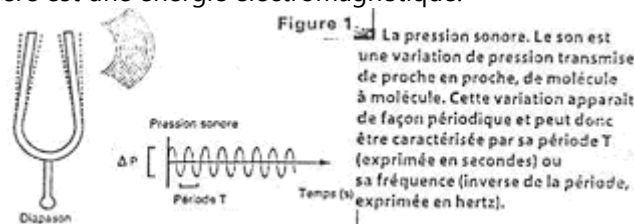
L'audition.

L'audition permet d'obtenir des renseignements sur le milieu extérieur grâce aux extérocepteurs de la cochlée (dans l'oreille interne).

I\ Le stimulus adéquat.

Le stimulus adéquat est le « son » : une vibration des molécules du milieu (air, liquide, solide) qui est formée d'une énergie mécanique.

Remarque : la lumière est une énergie électromagnétique.



L'énergie est transmise de molécule en molécule avec une vitesse de 340m/s dans l'air, à 20°C. Le son est une variation de pression dans un milieu en fonction du temps.

A\ Vibrations sonores et intensité.

Les ondes sonores sont des variations de pression entre une pression élevée et une pression basse → C'est l'intensité ou l'amplitude de la pression sonore. Cette pression est généralement mesurée en Pa (pascal ou $N.m^{-2}$). Toutefois, on utilise beaucoup plus souvent les décibels (échelle logarithmique), unité mise en place par Graham Bell.

Pression sonore = $20 \times \log(\text{Pression mesurée} / \text{Pression de référence})$.

La pression de référence est une pression proche du seuil d'intensité absolu moyen du système auditif humain.

Ce seuil est testé pour une gamme de fréquence comprise entre 1000 et 4000Hz, soit, $2.10^{-5} N.m^{-2}$. Un son de $2.10^{-2} N.m^{-2}$ peut être exprimé en décibels de cette manière :

Son = $20 \times \log(2.10^{-2} / 2.10^{-5}) = 60dB$.

Cette échelle a été choisie pour que la sensation sonore auditive double quand l'intensité sonore augmente de 10dB.

B\ Vibration sonore et fréquence (F).

$F = 1/T$ en Hertz.

Un son pur est constitué d'une seule fréquence mais il n'existe pas naturellement.

Un son musical peut-être décomposé en une fréquence fondamentale (fréquence la plus basse) et fréquences harmoniques (multiples de la fréquence fondamentale).

Un bruit blanc est un son où toutes les fréquences sont représentées à la même intensité.

II\ Caractéristiques de la sensibilité auditive.

L'Homme n'est pas sensible à toutes les vibrations sonores, seulement les vibrations comprises entre 20Hz et 20KHz. C'est le spectre audible moyen de l'Homme.

Le chien a un spectre qui monte à 40KHz et celui de la chauve-souris va de 20KHz à 200KHz.

A\ Sensibilité à l'intensité de la pression sonore.

L'intensité seuil absolue se situe autour de 4dB pour l'Homme, pour une fréquence de 1KHz. Les seuils varient en fonction de la fréquence. L'oreille humaine possède une faible sensibilité pour les fréquences inférieures à 1KHz.

Les courbes équivalentes présentent la même intensité pour une variation de fréquence : ce sont des isophones (même sensation sonore).

Au-delà de 130dB, il y a sensation de douleur (c'est le seuil douloureux).

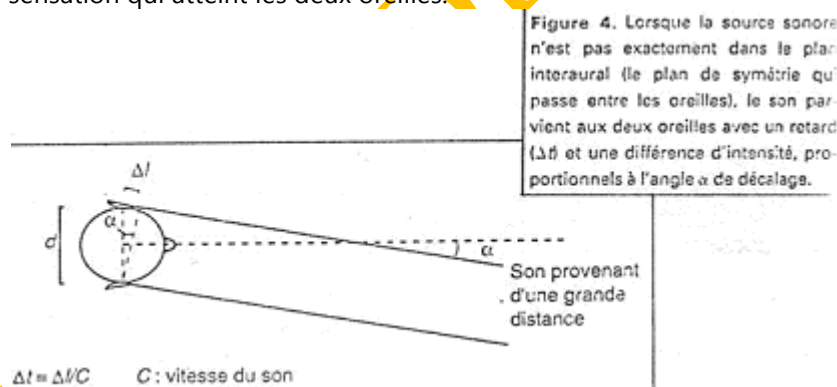
Un murmure : 10dB ; une conversation : 40dB ; une dispute : 70dB ; un coup de tonnerre : 120dB.

B\ Sensibilité à la fréquence de la pression sonore.

Le seuil relatif : intensité seuil différentielle qui est égale à 1dB → variation d'intensité minimale pour qu'un sujet sente une modification. Le seuil différentiel est faible : à 1000Hz, ce seuil est de 3Hz.

C\ Sensibilité à la localisation du son.

La sensibilité à la localisation du son permet l'orientation. Cette localisation est possible grâce à la différence de sensation qui atteint les deux oreilles.



Si le son est sur l'axe interaural, il arrive en même temps aux deux oreilles avec la même intensité. S'il est au-delà de cet axe, il atteint les oreilles de manière asynchrone et l'intensité sera différente. Le décalage dans le temps permet de localiser l'émetteur dans l'espace.

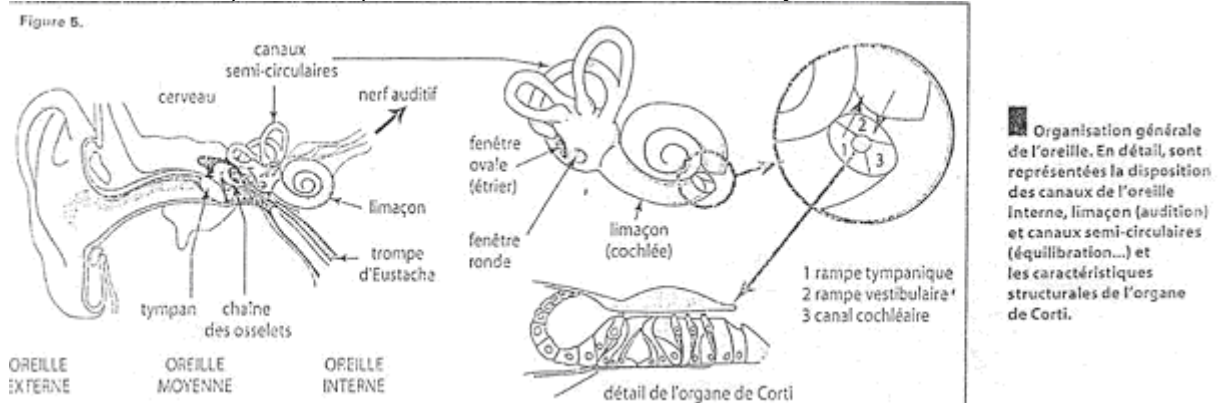
La discrimination de sons est possible, avec au minimum, un délai entre les deux oreilles de 30μs ; soit, 3° au-delà de l'axe interaural.

Le mode de localisation dépend de la gamme de fréquence. Pour des fréquences inférieures à 1,4KHz, le système nerveux trouve la localisation par un simple déphasage entre les oreilles. Si la fréquence est supérieure à 1,4KHz, le système nerveux trouve la localisation par la différence d'intensité du son qui arrive aux oreilles.

III\ La transformation de l'énergie vibratoire en stimulus efficace.

A\ Anatomie fonctionnelle de l'oreille.

L'oreille comporte trois parties : l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne.



1\ L'oreille externe.

Chez l'homme, l'oreille externe sert à canaliser les sons vers l'oreille moyenne. Chez les autres mammifères, cette oreille peut être orientée pour faciliter la localisation des sons.

L'oreille externe et l'oreille moyenne sont séparées par une membrane fine ; le tympan qui va vibrer à cause des vibrations sonores.

2\ L'oreille moyenne.

C'est une cavité remplie d'air qui constitue la « caisse » du tympan. Elle communique avec le pharynx par l'intermédiaire de la trompe d'Eustache (=soupape). Dans la cavité, on trouve une chaîne d'osselets : le premier, collé au tympan, est le marteau ; le second est l'enclume et le troisième est l'étrier qui communique avec l'oreille interne. Ce dernier est accolé à une structure qui limite l'oreille interne : la fenêtre ovale.

Les osselets sont disposés en levier, ce qui permet d'obtenir un gain énergétique dans la transformation de l'onde sonore. La surface du tympan est quinze fois plus grande que la fenêtre ovale, ce qui entraîne un gain de 20dB.

Il existe un système de protection contre les sons trop intenses : les muscles situés entre les os et le marteau et ceux placés entre les os et l'enclume, quand un son est trop fort, vont se contracter et réduire la vibration des osselets afin de diminuer la transmission sonore vers l'oreille interne (protection de 40dB).

3\ L'oreille interne.

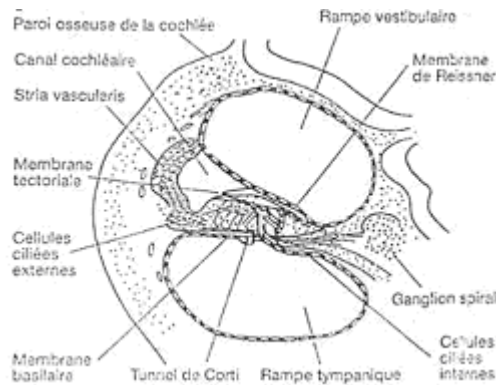
C'est ici que sont localisés les récepteurs sensoriels. On les trouve au niveau de la cochlée (ou limaçon). La cochlée est constituée de trois canaux qui s'enroulent sur 2,5 tours (enroulement hélicoïdal). Deux de ces canaux sont appelés « rampes ». On trouve donc :

- la rampe vestibulaire,
- la rampe tympanique,
- le canal cochléaire au centre.

Les rampes tympaniques et cochléaires communiquent entre elles à l'apex de la cochlée : hélicotreme. Elles sont remplies d'un liquide, la périlymphe (\approx liquide extracellulaire, riche en sodium).

Le canal cochléaire est fermé, rempli d'endolymphe, riche en potassium.

Entre la rampe tympanique et le canal cochléaire se trouve la membrane basilaire. Tout le long de cette membrane se trouve le véritable organe sensoriel : l'organe de Corti qui contient les récepteurs).



Les récepteurs sont des cellules ciliées, en rangées. De part et d'autre de l'étrier de Corti, on trouve trois rangées de cellules ciliées internes et une rangée de cellules ciliées externes. Ces cellules sont fixées dans une membrane gélatineuse : la membrane tectoriale.

Les cils des cellules ciliées sont baignés par l'endolymphe alors que la partie basse baigne dans de la périlymphe : il se crée alors une différence de potentiel de 80mV (endolymphe > 0 par rapport à la périlymphe). Le milieu interne des cellules ciliées présente une différence de potentiel de -90mV avec la périlymphe et -170mV avec l'endolymphe.

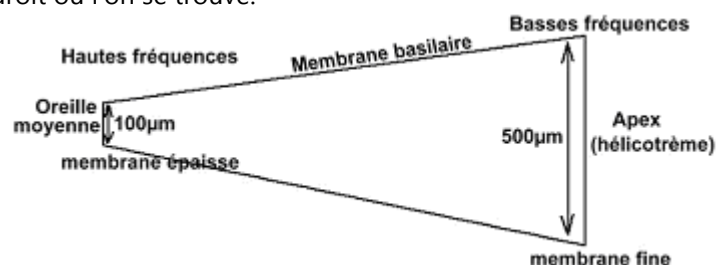
B\ Propagation sonore des vibrations vers les récepteurs.

Ces vibrations sonores transmises au tympan sont ensuite transmises aux osselets. Quand les vibrations sont à la fenêtre ovale, elles atteignent la périlymphe vestibulaire, puis, tympanique, jusqu'à la fenêtre ronde. Le passage d'un milieu aérien à un milieu liquide provoque une atténuation des sons de 30dB.

Les mouvements des liquides, au niveau des rampes, provoquent la déformation de la membrane basilaire par ondulation. Cette membrane est fléchie d'un côté ou de l'autre.

Comme la membrane tectoriale est fixe, le mouvement relatif entre cette membrane et la membrane basilaire amène à une inclinaison des cils qui codent cette vibration sonore.

Dès 1920, Von Bekesie a observé ces mouvements de membrane basilaire dont l'amplitude maximale de vibration de cette membrane est différente selon la fréquence : la partie basale a un maximum de vibration pour les fréquences élevées alors que la partie près de l'apex a son maximum de vibration pour les basses fréquences. On fait, on trouve que la membrane basilaire a une structure différente selon l'endroit où l'on se trouve.



On peut en déduire que les cellules ciliées n'ont pas de rôle particulier : c'est la membrane basilaire qui permet la vibration en fonction de la fréquence. Les cellules ciliées ont une structure électromécanique qui leur permet de rentrer en vibration selon la fréquence en fonction de leur constitution.

IV\ Codage de l'information dans les cellules ciliées.

A\ Organisation fonctionnelle des récepteurs.

Ces cellules sont ciliées (les cils sont appelés des stéréocils) et situées de part et d'autre des piliers de Corti (3 rangées d'un côté –externes- et 1 rangée de l'autre –internes-). À leur base, les cellules ciliées sont en connexion avec une fibre nerveuse afférente (récepteur de type 2). Cette connexion diffère entre les cellules ciliées internes et les externes.

Les fibres afférentes sensorielles ont leur corps cellulaire dans le ganglion spinal et les axones constituent en parti le nerf auditif. Les fibres afférentes font un premier relais au niveau du bulbe rachidien. 90% des fibres afférentes font contact avec les cellules ciliées internes (la rangée unique) et les 10% restant font contact avec les cellules ciliées externes.

On trouve environ 10 fibres afférentes en contact avec une cellule interne → divergence de l'information. Donc, pour une fibre afférente, il n'y a contact qu'avec une seule cellule réceptrice.

Au contraire, une cellule afférente va faire contact avec plusieurs cellules externes : c'est une convergence des informations.

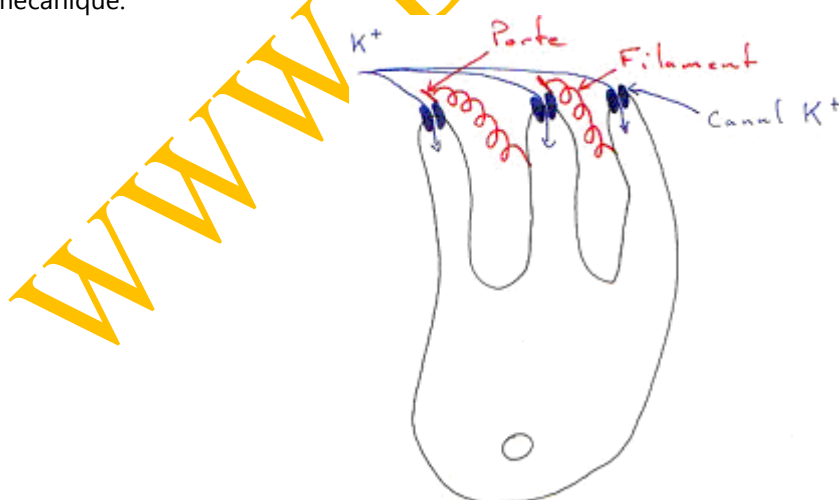
→ On en déduit que ce sont les cellules internes qui codent l'information sonore.

Les récepteurs reçoivent des informations du système nerveux central pour modifier la sensibilité.

B\ Mécanisme de transduction.

Le potentiel de membrane varie en fonction du mouvement des cils. S'ils sont inclinés dans un sens, on a une dépolarisation de la membrane de la cellule qui peut entraîner un potentiel de récepteur. Dans le cas d'un mouvement en sens inverse des mêmes cils, il y aura hyperpolarisation de la membrane de la même cellule.

L'inclinaison des cils est un phénomène rapide : ces dépolarisations sont dues à un phénomène mécanique.



Quand les cils sont verticaux, les canaux sont légèrement ouverts à cause du potentiel de l'endolymphe (-170mV). Quand les cils s'inclinent, ici, vers la gauche, il y a ouverture des canaux K^+ car la porte de chaque canal, qui est reliée à un filament élastique, s'ouvre plus (elle est reliée au cil précédent). Il va alors se créer un potentiel membranaire (dépolarisation).

Lors d'un mouvement vers la droite, il y a fermeture des canaux et donc, hyperpolarisation. Ces cellules sont connectées aux fibres afférentes.

V\ Traitement central de l'information.

Quand une cellule ciliée est dépolarisée, elle libère des neurotransmetteurs activateurs qui vont propager un PPSE puis, donner un potentiel d'action. Les mouvements vibratoires se traduisent par des bouffées de potentiels d'action.

A\ Traitement au niveau des fibres afférentes.

Un récepteur (fibre afférente) répond à des fréquences particulières (hautes ou basses). Quand on enregistre une de ces fibres, on mesure la fréquence de décharge de potentiels d'action maximale pour une fréquence de vibration spécifique. La même fibre répond pour des fréquences proches de sa fréquence spécifique mais moins fortement. On observe donc :

- Une fréquence spécifique caractéristique.
- Une courbe d'accord pour la gamme de réponse (équivalent du champ récepteur dans la vision).

Le codage des fréquences dépend de la gamme de fréquence :

- Si $F < 500\text{Hz}$: la cellule afférente répond à chaque vibration : c'est un codage point par point.
- Si $500\text{Hz} < F < 4\text{KHz}$: comme un neurone décharge au maximum à 500Hz, il ne peut pas coder seul. Le système de codage est donc différent. Il y a corrélation entre la stimulation et la réponse (1 potentiel d'action pour x cycle(s)). Comme la somme de plusieurs neurones codant pour cette fréquence comprise entre 500 et 4000Hz.
- Si $F > 4\text{KHz}$: il n'y a plus de corrélation. Il semble que ce soit la tonotopie qui permette le codage.

Le premier relais bulbaire est constitué des noyaux cochléaires. On trouve de nombreux relais :

- 2nd relais : olives supérieures.
- 3^{ème} relais : lemniculus.
- 4^{ème} relais : homonculus.
- 5^{ème} relais : colliculus inférieurs.

Le relais sur le thalamus se fait au niveau des corps genouillés médians.

Au niveau de chaque cortex auditif, on a une information relativement complète venant des deux oreilles (la lésion d'un cortex n'entraîne pas de problème de surdité si l'autre est intact).

Tous les relais gardent une organisation somatotopique.

B\ Traitement des paramètres.

L'information devient de plus en plus complexe. Les courbes d'accord sont retrouvées mais s'amenuisent à cause de l'inhibition latérale.

Dans le cortex, on observe une organisation en colonnes :

- Colonnes de fréquence (même fréquence).
- Colonnes de neurones répondant à la stimulation des deux oreilles.
- Colonnes de neurones répondant à la stimulation d'une seule oreille (équivalent à la dominance oculaire).

On trouve des aires qui correspondent aux sons complexes (langage) et à la compréhension. L'aire de Broca, dans le cortex moteur (frontal), est aussi bien développée.

C\ Localisation des sons.

Pour un son où $F < 1400\text{Hz}$, seul le déphasage entre les deux oreilles est utile pour la localisation. Le traitement est réalisé dès l'olive supérieure (dite médiane).

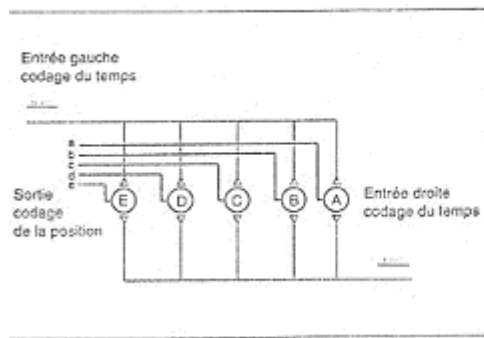


Figure 16. La localisation des sons pourrait s'expliquer par la synchronisation des informations provenant des deux oreilles. Selon cette hypothèse, une série de neurones de l'olive inférieure (A à E) reçoit un message auditif : le message provenant de l'oreille droite atteint ces neurones dans l'ordre A, B, C, D et E ; le message provenant de l'autre oreille atteint les mêmes neurones dans l'ordre inverse. Si le son atteint les deux oreilles en même temps (source sonore située dans le plan interaural), les messages nerveux atteindront en même temps le neurone C. Si la source sonore est située à droite, la coïncidence aura lieu dans les neurones A ou B. Si elle est à gauche, elle aura lieu en D ou E.
(d'après Konishi et al., 1988).

D\ L'intensité des sons.

L'intensité des sons est traitée au niveau de l'olive supérieure latérale.