

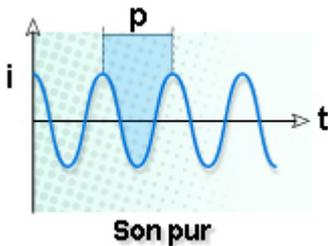
Physiologie de l'audition

1. Le son

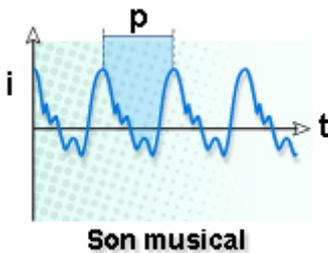
a. Définition

Le son peut être défini comme représentant la partie audible du spectre des vibrations acoustiques, de même que la lumière se définit comme la partie visible du spectre des vibrations électromagnétiques.

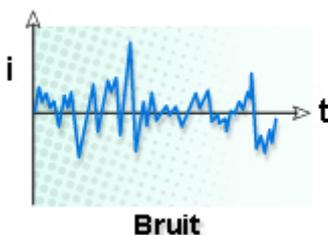
L'audition prend essentiellement en compte deux paramètres des vibrations acoustiques : la **fréquence** ou nombre de vibrations par seconde (Hertz = Hz) qui définit les sons aigus et graves, et l'**intensité** ou amplitude de la vibration (décibel = dB) qui définit les sons forts ou faibles.



Son pur : la vibration est caractérisée par une seule fréquence.
(p=période, t=temps, i=intensité)



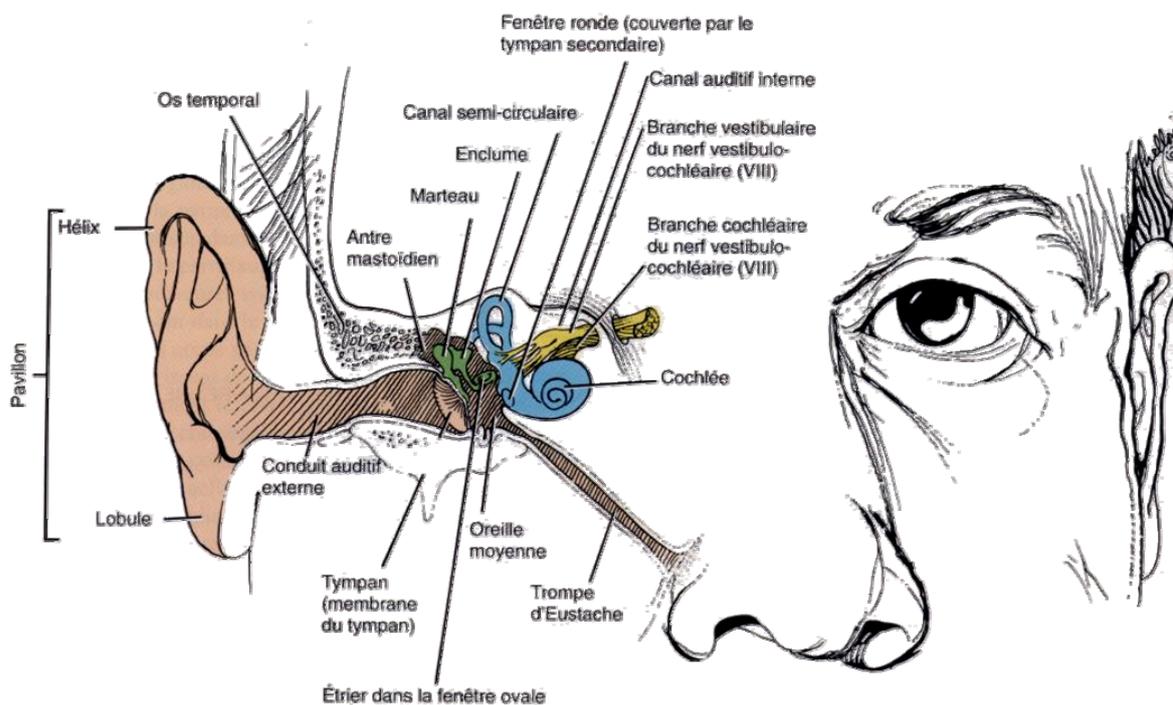
Son musical : à la même fréquence fondamentale que le son pur ci-dessus s'ajoutent des harmoniques (fréquences plus aiguës, multiples entiers de la fréquence fondamentale) qui caractérisent le timbre de l'instrument ou de la voix.



Bruit : pas de fréquence caractéristique.

L'oreille humaine perçoit des fréquences comprises entre **20 Hz** (fréquence la plus grave) et **20000 Hz** (fréquence perçue la plus aiguë) mais elle est surtout sensible aux fréquences de **1000 à 4000 Hz**. Par anthropomorphisme, nous qualifions d'infrasons toute fréquence inférieure à 20 Hz. De même, nous qualifions d'ultrasons tout ce qui est au-delà de 20 kHz. Le seuil auditif, c'est-à-dire le point où le silence est rompu par un bruit audible est de **0 dB** chez le jeune adulte. Un son devient gênant à **120 dB** et il devient douloureux à **140 dB** environ.

2. Structure de l'oreille



Coupe frontale à travers le côté droit du crâne

D'après Principes d'Anatomie et de Physiologie, Tortora ; Grabowski ; DeBoeck Université

Figure 1 : Structure de l'oreille : Oreille externe, oreille moyenne, oreille interne

Le **tympan** est la terminaison acoustique de l'oreille externe. Le tympan, sépare le conduit auditif externe de la cavité de l'oreille moyenne qui est en relation avec la cavité buccale par la **trompe d'Eustache**. La **fenêtre ovale**, sur laquelle s'applique la platine de l'**étrier**, et la **fenêtre ronde** séparent l'oreille moyenne et l'oreille interne. La chaîne ossiculaire comprend le **marteau**, l'**enclume** et l'**étrier** : elle relie le tympan à la fenêtre ovale. Le rapport des surfaces permet une amplification qui assure le transfert des pressions acoustiques entre le milieu aérien et le milieu liquidien de l'oreille interne.

L'oreille externe se comporte comme une antenne acoustique : le pavillon (associé au volume crânien) diffracte les ondes, le conduit auditif externe joue un rôle de résonateur.

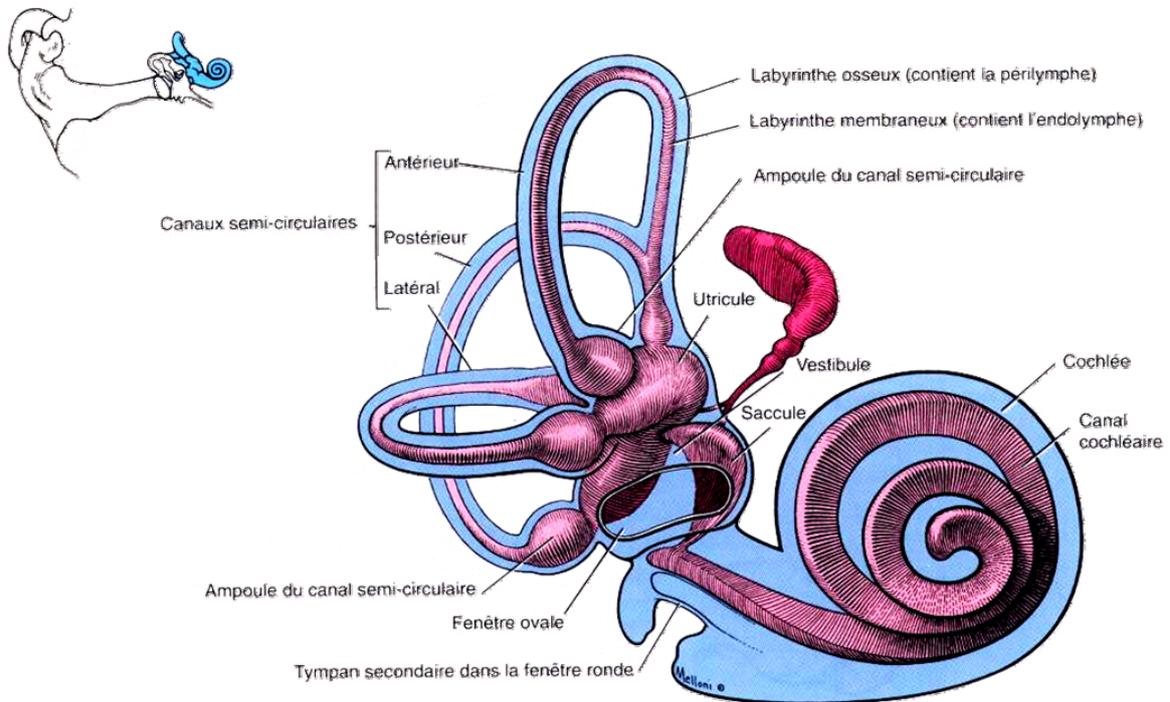
L'oreille moyenne transmet l'énergie acoustique du tympan à l'oreille interne, en réalisant une adaptation d'impédance entre un milieu aérien et un milieu liquidien.

L'oreille moyenne est un amplificateur de pression : de cette manière elle « récupère » l'énergie acoustique disponible dans le milieu aérien et augmente l'amplitude des stimuli mécano-acoustiques dans l'oreille interne.

L'oreille interne est formée d'un système complexe de canaux. Du point de vue structural, elle comprend deux parties principales : le labyrinthe osseux qui contient le labyrinthe membraneux.

Le labyrinthe osseux est une série de cavités creusées dans le rocher de l'os temporal. On peut le subdiviser en 3 régions :

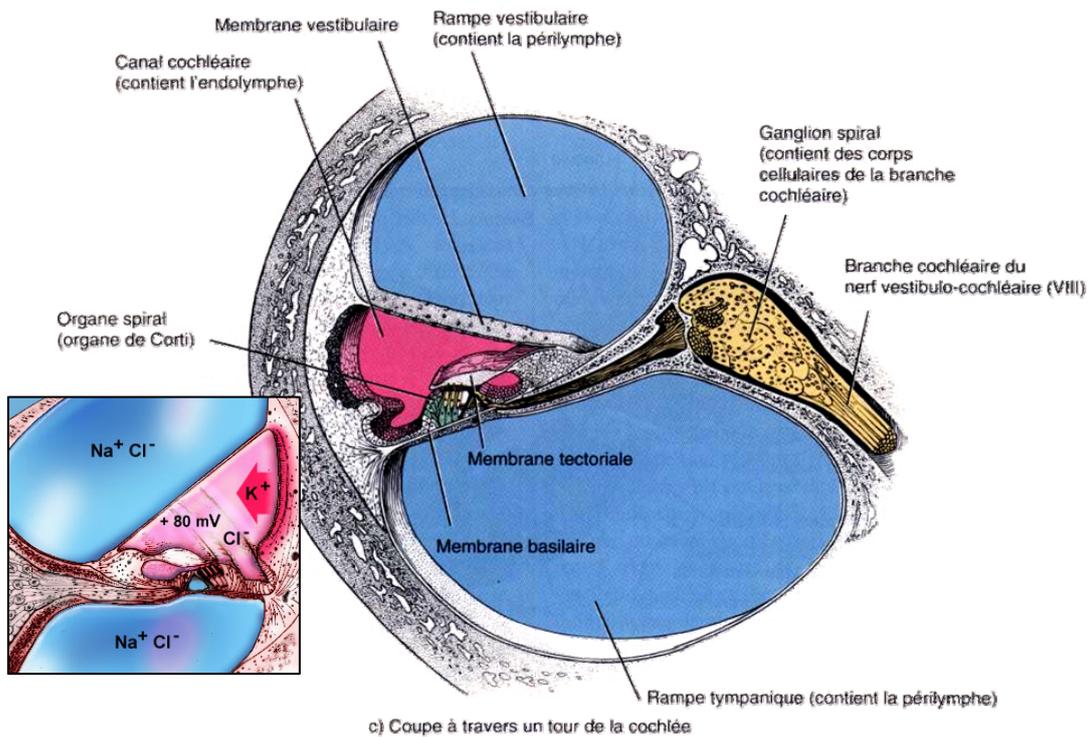
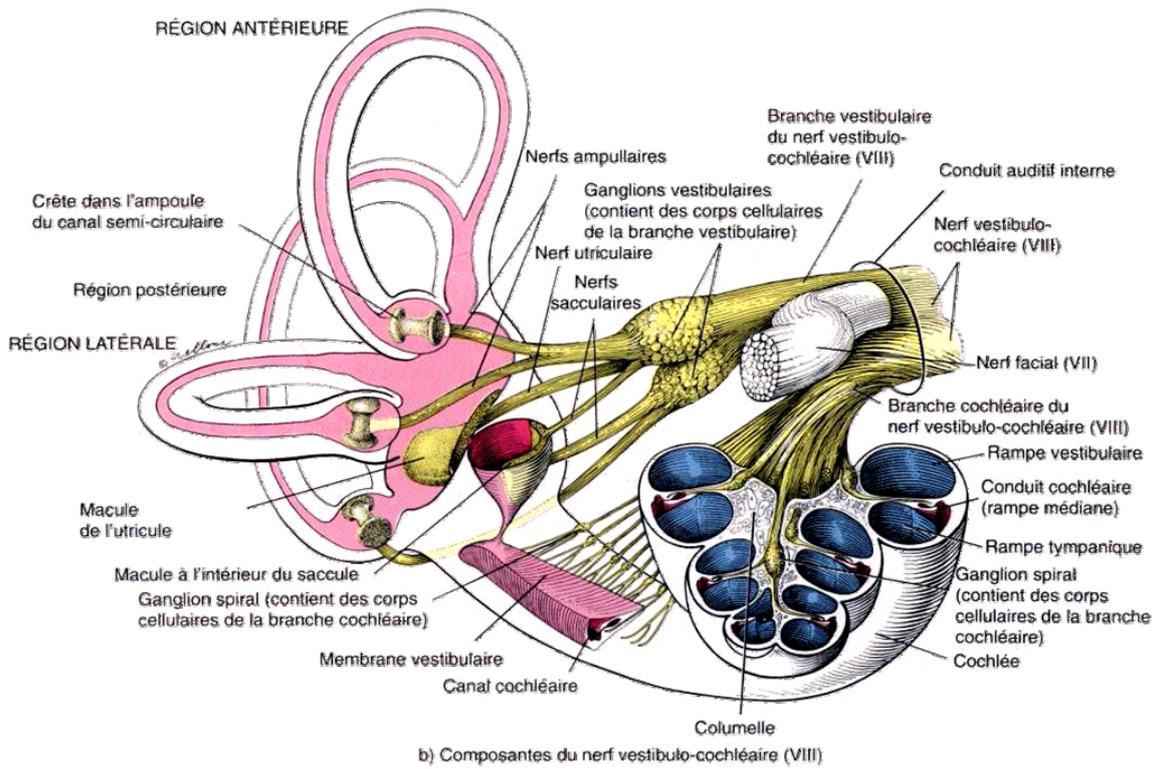
Les canaux semi-circulaires et le vestibule, qui contiennent tous deux les récepteurs de l'équilibre, et **la cochlée**, qui renferment les récepteurs de l'audition (Figure 2).



D'après Principes d'Anatomie et de Physiologie, Tortora ; Grabowski ; DeBoeck Université

Figure 2 : L'oreille interne. La région externe appartient au labyrinthe osseux et la région interne appartient au labyrinthe membraneux

La cochlée est un canal osseux en forme de spirale qui effectue 3 tours autour d'un pilier osseux central. Le tube cochléaire apparaît divisé en trois canaux, la **Rampe Vestibulaire**, la **Rampe Tympanique** et la **Rampe Médiane ou canal cochléaire** qui gardent la même disposition spatiale le long de l'enroulement. La rampe vestibulaire débouche sur la fenêtré ovale et la rampe tympanique débouche sur la fenêtré ronde. Ces deux rampes sont remplies de **périlymphe** chimiquement semblable au liquide cébrospinal. Le canal cochléaire contient un liquide appelé **l'endolymphe**, dont la composition chimique est semblable à celle du liquide intracellulaire.

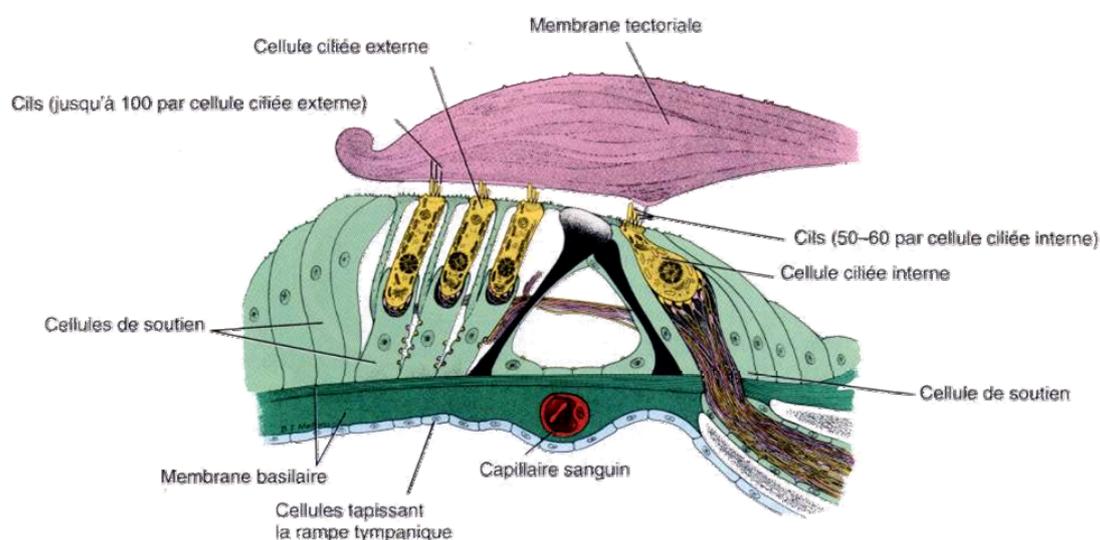


D'après Principes d'Anatomie et de Physiologie, Tortora ; Grabowski ; DeBoeck Université

Figure 3 : vue des canaux semi-circulaires, du vestibule et de la cochlée.

3. L'organe de Corti

L'organe de Corti, l'organe de l'audition, repose sur la membrane basilaire. C'est un organe spiralé formé d'un feuillet enroulé de cellules épithéliales, qui comprend des cellules de soutien et 16000 **cellules ciliées** environ, les récepteurs sensoriels de l'audition. Il existe deux groupes de cellules ciliées. Les **cellules ciliées internes** se trouvent en position médiale, sur une seule rangée, et s'étendent sur toute la longueur de la cochlée. Les **cellules ciliées externes** sont disposées sur plusieurs rangées. L'extrémité apicale des cellules ciliées est pourvue de longs prolongements ciliaires qui pénètrent dans l'endolymphe du canal cochléaire. La base des cellules fait synapse avec les fibres de la branche cochléaire du nerf vestibulo-cochléaire (nerf crânien VIII). Une membrane gélatineuse fragile et souple, la **membrane tectoriale**, se projette au-dessus des cellules sensorielles ciliées de l'organe de Corti avec lesquelles elle entretient en contact.



D'après Principes d'Anatomie et de Physiologie, Tortora ; Grabowski ; DeBoeck Université

Figure 3 : Grossissement de l'organe de Corti

4. Propagation des ondes sonores

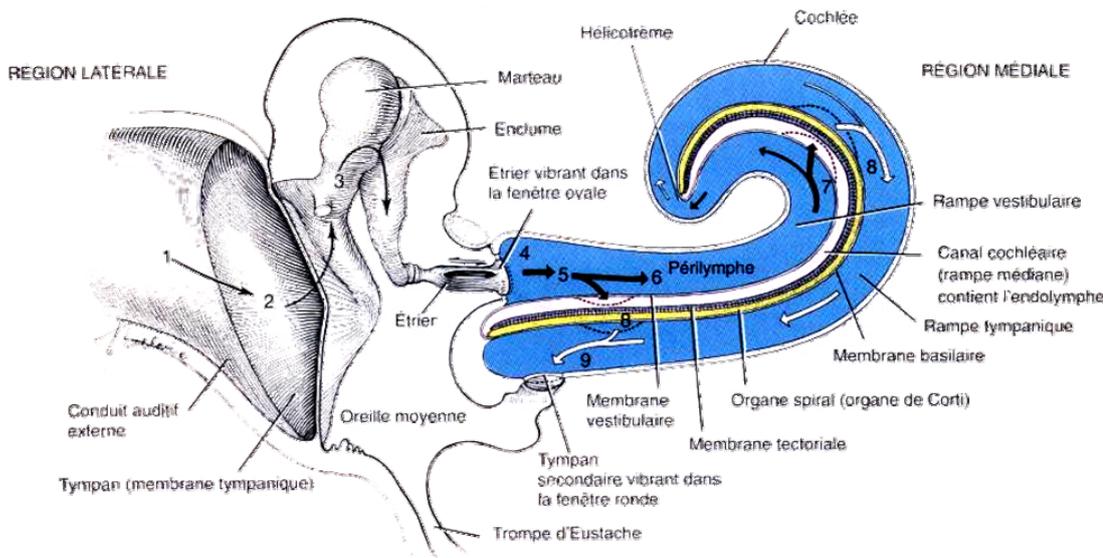


Figure 4 :
 Événements
 conduisant à la
 stimulation des
 récepteurs auditifs
 D'après Principes
 d'Anatomie et de
 Physiologie, Tortora ;
 Grabowski ; DeBoeck
 Université

- 1) Le pavillon dirige les ondes sonores dans le conduit auditif externe.
- 2) Lorsque les ondes sonores frappent la membrane tympanique (tympan), la compression et la décompression en alternance de l'air font vibrer la membrane d'avant en arrière. L'amplitude du mouvement de la membrane est toujours très faible et dépend de la fréquence et de la force des ondes sonores qui la frappent. La membrane vibre lentement sous l'effet de sons de faible fréquence et elle vibre rapidement en réponse à des sons de haute fréquence.
- 3) La région centrale de la membrane tympanique est reliée au marteau qui se met à vibrer. Les variations sont ensuite transférées à l'enclume puis à l'étrier.
- 4) Le mouvement d'avant en arrière de l'étrier pousse la membrane de la fenêtre ovale vers l'intérieur et vers l'extérieur.
- 5) Le mouvement de la fenêtre ovale engendre des ondes hydrauliques dans la périlymphe de la cochlée.
- 6) Lorsqu'elle bombe vers l'intérieur, la fenêtre ovale provoque le déplacement de la périlymphe de la rampe vestibulaire ; les ondes hydrauliques se propagent le long de cette rampe jusqu'au liquide de la rampe tympanique et finalement vers la fenêtre ronde, ce qui la fait bomber, vers l'extérieur, du côté de l'oreille moyenne.
- 7) Comme les ondes hydrauliques déforment les parois de la rampe vestibulaire et de la rampe tympanique, elles provoquent également le déplacement de la membrane vestibulaire d'avant en arrière. Par conséquent la pression dans l'endolymphe à l'intérieur du canal cochléaire augmente et diminue.

- 8) Les variations de pression de l'endolymphe déplacent légèrement la membrane basilaire de l'organe de Corti. Le fonctionnement de l'organe de Corti, pour un son de faible intensité peut schématiquement se résumer en 5 phases :
- i. Les vibrations sonores transmises à la périlymphe font onduler la membrane basilaire vers le haut et le bas. La tonotopie passive mobilise la membrane basilaire de la base (sons aigus) à l'apex (sons graves) de la cochlée (figure 5).
 - ii. Les stéréocils CCE, implantés dans la membrane tectoriale sont déplacés horizontalement : lorsque la membrane basilaire s'élève, les cils sont basculés vers l'extérieur et la CCE est dépolarisée (entrée des ions K⁺).
 - iii. Les CCE excitées (dépolarisées) se contractent (électromotilité). Du fait du couplage étroit entre CCE, membrane basilaire et lame réticulaire, ce mécanisme actif fournit de l'énergie amplifiant la vibration initiale ; en même temps il joue un rôle de filtre sélectif (tonotopie active).
 - iv. La CCI est excitée, probablement par un contact direct avec la bande de Hensen de la membrane tectoriale.
 - v. La synapse entre CCI et fibre du nerf auditif est activée et un message est envoyé au cerveau.
- 9) Les changements de pression dans la rampe tympanique repoussent la fenêtre ronde vers l'oreille moyenne.

Les ondes sonores de fréquences variées entraînent certaines régions de la membrane basilaire à vibrer plus que d'autre. La membrane basilaire est plus étroite mais plus rigide à la base de la cochlée ; les sons de haute fréquence induisent des vibrations maximales dans cette région. Vers l'apex de la cochlée, la membrane basilaire est plus large mais plus flexible ; les sons de basse fréquence entraînent une vibration maximale de la membrane basilaire dans cette région. L'intensité du son est déterminée par l'intensité des ondes sonores. Les ondes sonores très intenses causent une plus grande vibration de la membrane basilaire, ce qui entraîne une augmentation de la fréquence des influx nerveux qui atteignent l'encéphale. Il est possible qu'un plus grand nombre de cellules ciliées soient également stimulées par des sons plus forts.

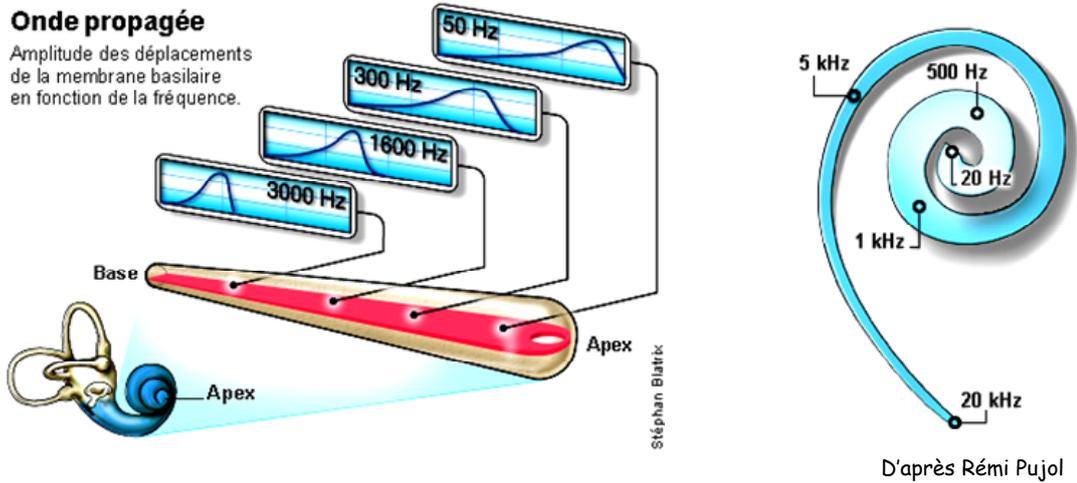


Figure 5 : Tonotopie passive d'après Békésy (prix Nobel en 1961)

5. Transduction du signal par les cellules ciliées

Les cellules ciliées sont ainsi nommées car leur pôle apical (plaque cuticulaire) en contact avec l'endolymphe, porte une centaine de stéréocils en 3 rangées de tailles différentes. Schématiquement, les deux types cellulaires, cellules ciliées internes (CCI) et externes (CCE), diffèrent par la forme de leur corps cellulaire (en poire pour la CCI et parfaitement cylindrique pour la CCE), ainsi que par l'arrangement des stéréocils (en ligne pour la CCI et en W pour la CCE).

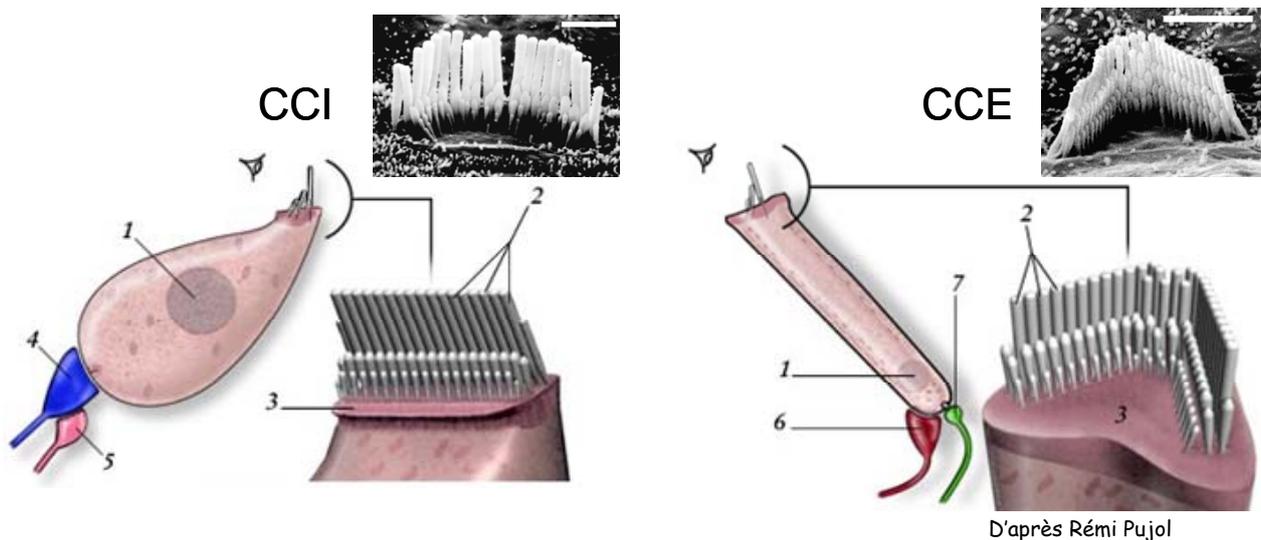
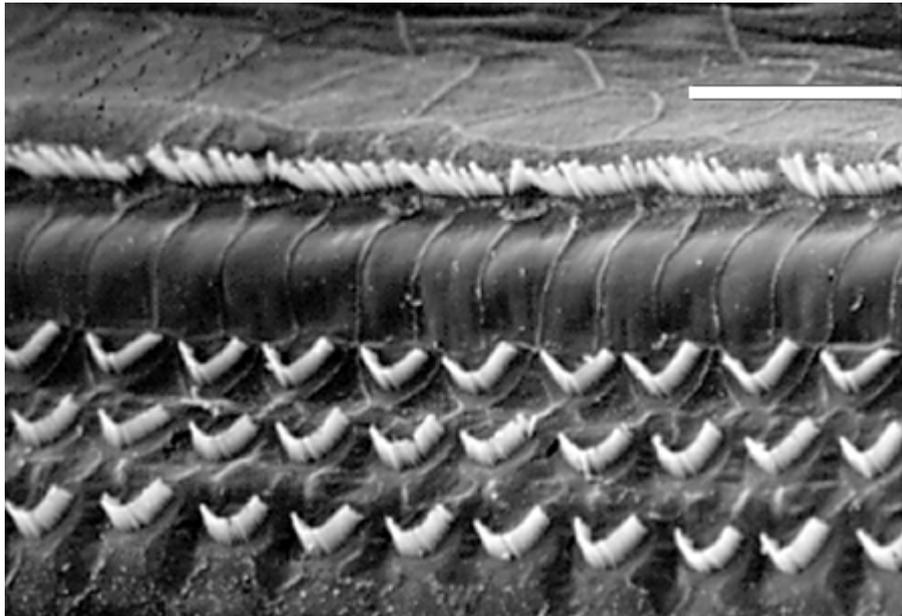


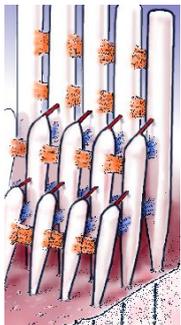
Figure 6 : Représentation schématique d'une cellule ciliée interne (CCI) et externe (CCE)



M. Lenoir

Figure 7 : Surface apicale des cellules ciliées internes (rangée du haut) et des externes (3 rangées du bas) séparées par les piliers. Image en microscopie électronique à Balayage. Echelle : 15 μm

Les stéréocils des cellules sensorielles sont le siège de la transduction mécano-électrique, c'est-à-dire de la transformation de la vibration sonore en message nerveux interprétable par le cerveau. Le mécanisme de cette transduction est similaire pour les deux types de cellules sensorielles. Les vibrations de la membrane basilaire issues de la différence de pression hydraulique entre les rampes tympanique et vestibulaire induisent un cisaillement de la membrane tectoriale.



La dépolarisation des cellules ciliées est liée à l'ouverture de canaux cationiques probablement situés au sommet des stéréocils. Plusieurs types de liens unissent les différents stéréocils. Les liens apicaux constitués de myosine permettent l'ouverture simultanée de canaux ioniques qui laissent alors passer le K^+ et du Ca^{2+} .

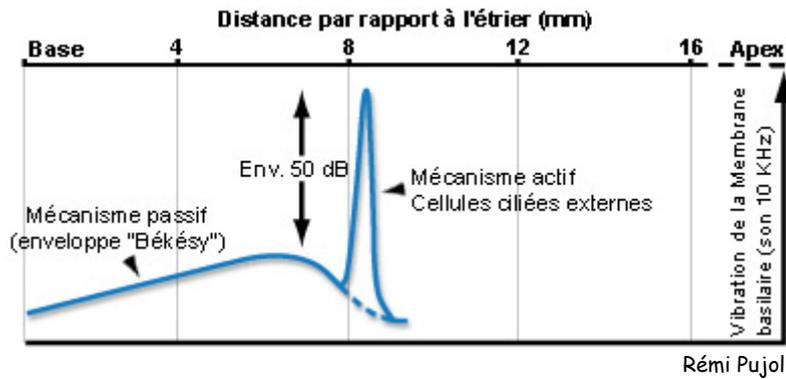
Rémi Pujol

L'influx de K^+ dans la cellule ciliée est responsable du changement de potentiel membranaire, proportionnel à l'intensité acoustique du son stimulant.

- Au niveau des CCI, la dépolarisation entraînera une augmentation de la décharge dans les fibres afférentes du nerf auditif, proportionnelle à l'amplitude de la flexion.
- Au niveau des CCE, la dépolarisation entraînera un changement de longueur de la cellule, à la même fréquence que celle du son stimulant. On estime le gain apporté par les propriétés contractiles rapides des CCEs à environ +50 dB. Les CCEs sont donc capables à la fois de transmettre le mouvement de l'organe, et de produire des forces qui agissent en retour sur cet organe selon un mode unique de mobilité cellulaire. Cette mobilité prend la forme d'une variation de longueur, voltage dépendante.

6. CCEs et processus mécaniques actifs de la cochlée

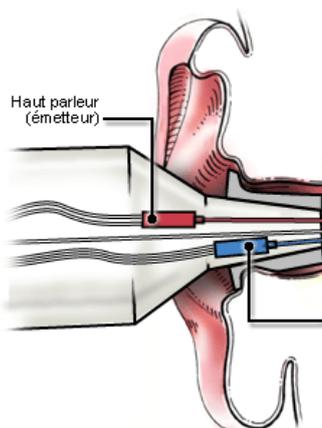
Nous avons décrit la théorie de l'onde propagée de Békésy caractérisant la cochlée sous la forme d'un filtre passif. Plus récemment il a pu être montré l'existence de "processus mécaniques actifs".



Pour un son de fréquence pure, le mécanisme actif amplifie (env. + 50 dB) la vibration de la membrane basilaire (ce qui augmente la sensibilité de la cochlée) sur une portion très étroite de l'organe de Corti. Deux fréquences très proches peuvent donc activer deux zones distinctes de la cochlée permettant ainsi de les distinguer l'une de l'autre (sélectivité en fréquences). Cet accord en fréquences (tuning) dépend étroitement des propriétés d'**électromotilité des CCEs** et se retrouve à l'identique au niveau des fibres du nerf auditif auquel il est fidèlement transmis par les CCI par l'intermédiaire de la membrane tectoriale.

7. Les oto-émissions acoustiques

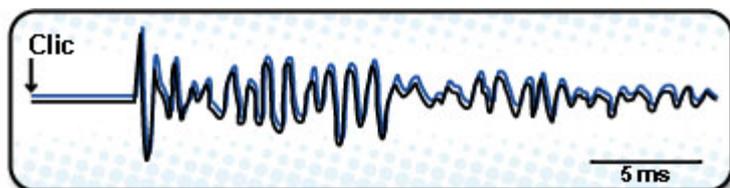
Les **oto-émissions acoustiques (OEA)** sont le reflet des mécanismes actifs et les propriétés électromotiles des CCEs. Les mouvements liquidiens qui se propagent sont à l'origine de ces (OEA). Quand on émet un son très bref dans le conduit auditif externe, on peut enregistrer à l'aide d'un microphone situé dans ce conduit, des sons émis par la cochlée. Cet enregistrement des oto-émissions acoustiques provoquées (OAEP) constitue un moyen simple et rapide de vérifier l'intégrité des mécanismes actifs.



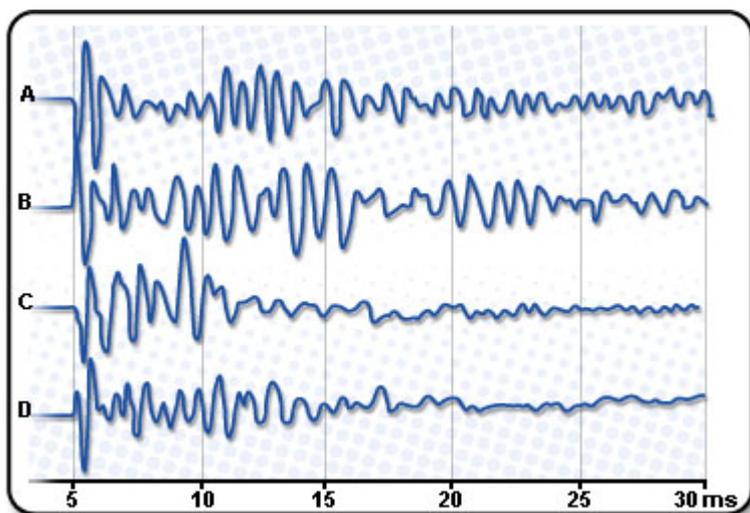
a. Principe de la sonde à OAEP: Un embout placé dans le conduit auditif externe contient un haut parleur qui envoie le son stimulant et un microphone qui recueille le son émis par les CCEs.

Rémi Pujol

b. Exemples d'oto-émissions provoquées (OAEP)

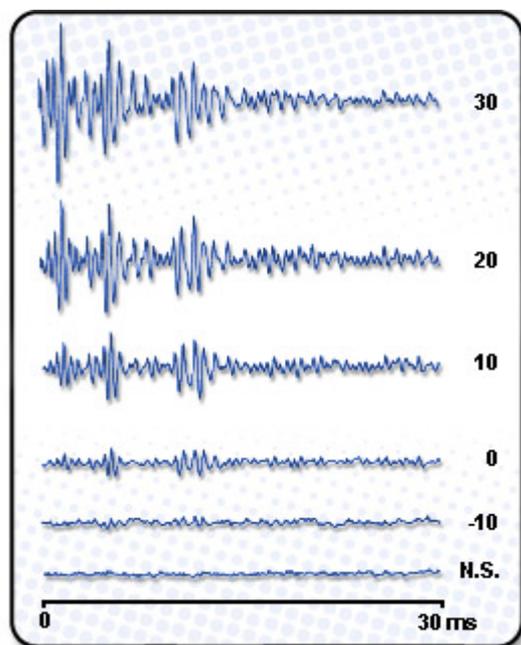


En réponse à un clic, une OAEP est ici enregistrée, avec une latence de 5 ms. Cette OAEP est parfaitement reproductible tant qu'une altération de la fonction auditive ne se produit pas.



Chaque oreille et chaque individu présente une trace caractéristique en réponse au même clic. Ici A et B, ainsi que C et D représentent les enregistrements d'oto-émissions provoquées par un clic de 20 dB SPL sur les deux oreilles de 2 sujets normo-entendants.

c. Oto-émissions et seuil d'audition



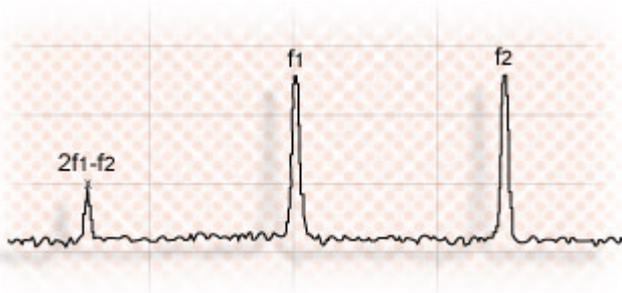
Exemples d'enregistrement d'une OAEP en réponse à un stimulus d'intensité décroissante (de haut en bas).

Le seuil de détection des OAEPs sur un sujet normo-entendant est très bas (-10 dB : donc inférieur au seuil de perception !), ce qui en fait un test très sensible. Par contre, la réponse sature vite (+ 30 dB).

Témoins de l'activité des CCEs, les OEAs constituent un test objectif spécifique de leur intégrité. Simple, non invasif et rapide, ce test est même devenu un classique de l'exploration fonctionnelle en ORL : notamment comme dépistage d'un problème de surdité cochléaire chez le

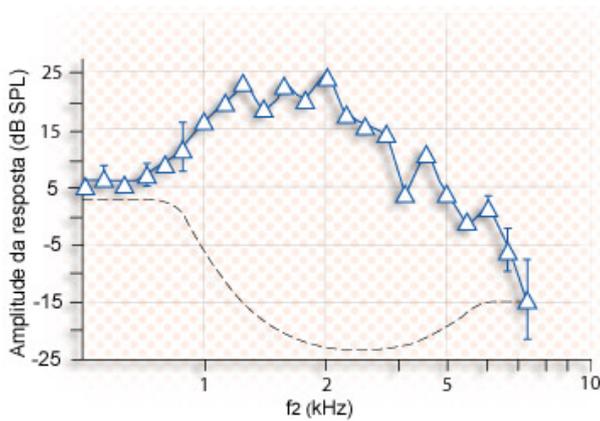
nouveau-né ou comme suivi chez les sujets à risque (hypoacusies professionnelles ou liées à la prise de médicaments oto-toxiques).

d. Produits de distorsion



Les produits de distorsion reflètent la non linéarité de la cochlée en bon état physiologique. En réponse à 2 sons de fréquence f_1 et f_2 , la cochlée émet plusieurs produits de distorsion : par ex. $(2f_1 - f_2)$ est couramment utilisé en clinique et en recherche

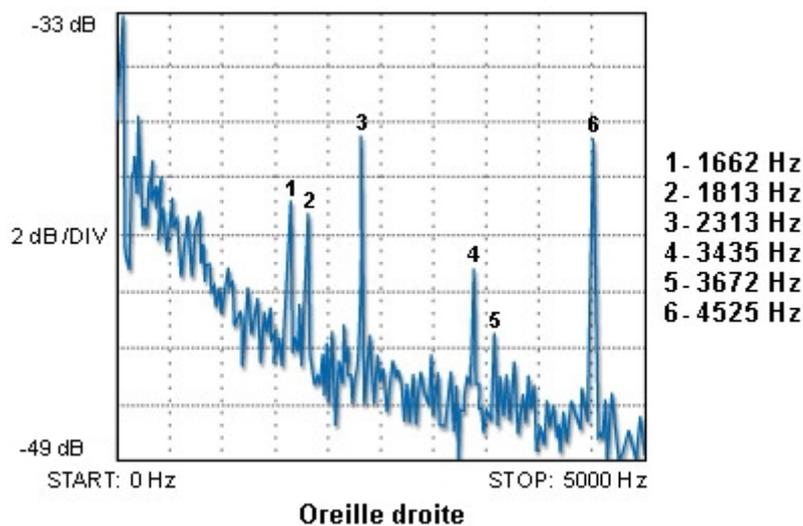
Ce type d'oto-émission, spécifique en fréquences, permet de réaliser un audiogramme objectif reflétant l'état fonctionnel des CCE.



Exemple d'audiogramme en produits de distorsion. L'amplitude de l'otoémission $2f_1 - f_2$ est représentée en fonction de la fréquence du son f_2 . Noter la présence d'une réponse clairement identifiable par rapport au bruit de fond (tracé du bas) pour des fréquences de 1 à 6 kHz. L'absence, ou la pauvreté des mécanismes actifs cochléaires au dessous de 1 kHz ne permet pas de tester les fréquences graves. Au delà de 6 kHz, c'est

l'équipement utilisé en clinique qui limite l'enregistrement des produits de distorsion.

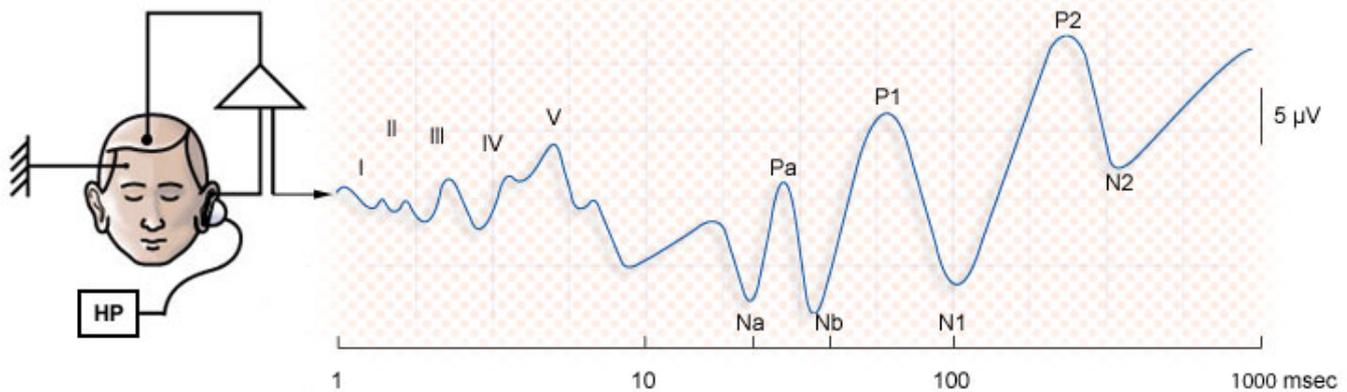
e. Oto-émissions spontanées (OAES)



On peut enregistrer sur plus de 30 % des sujets un second type d'oto-émissions, sans faire appel à un son stimulant : ce sont les oto-émissions spontanées (OAES).

On utilise pour cela la même sonde, mais en n'activant que le microphone. Ces émissions doivent refléter de légères anomalies des CCEs (cellules manquantes ou surnuméraires... ou tout simplement cellules en état permanent d'oscillation).

8. Potentiels évoqués auditifs (PEA)



Une électrode active placée sur le crâne (vertex) permet d'enregistrer les potentiels évoqués du nerf auditif et du tronc cérébral (**potentiels précoces** I à V). La première onde (I), avec une latence d' 1 ms, reflète toujours le potentiel du nerf auditif ; les autres ondes, celles des noyaux relais du tronc cérébral. Ces PEA sont de faible amplitude (< µV) et nécessitent un moyennage important (1000 à 2000 répétitions) pour être extraits du bruit de fond. Au delà de ces potentiels précoces, la même électrode permet d'enregistrer des **potentiels tardifs** provenant de l'activité des voies thalamo-corticales.

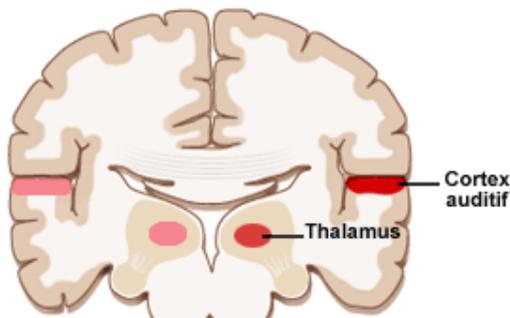
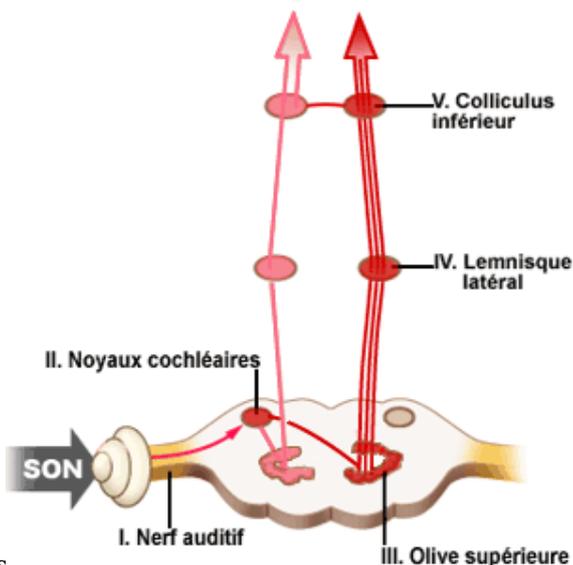


Schéma de référence des voies auditives permettant de repérer le site anatomique des différentes ondes du PEA.

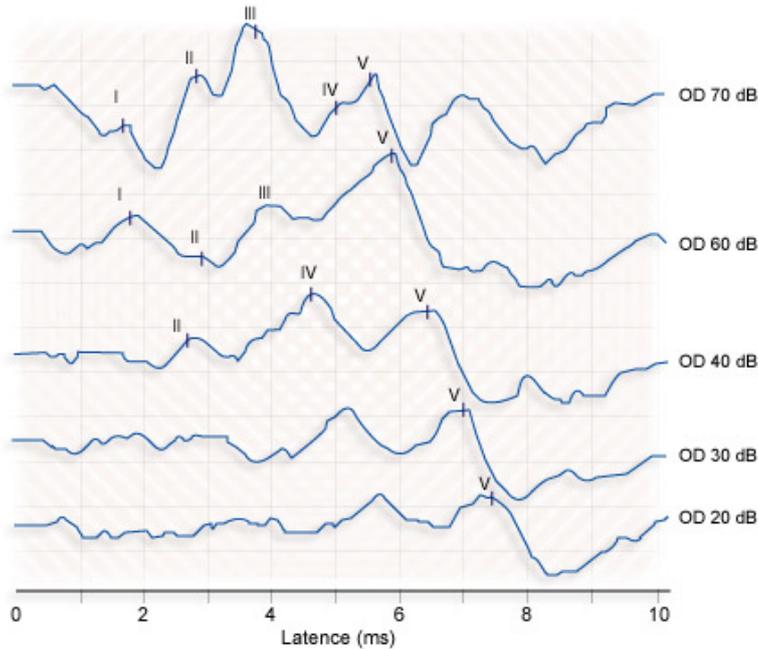
- nerf auditif = onde I
- noyaux cochléaires = onde II
- olive supérieure = onde III
- lemnisque latéral = onde IV
- colliculus inférieur = onde V



Ces premières ondes constituent le PEA précoce

Le thalamus (corps genouillé médian) et le cortex auditif (temporal) = ondes moyennes et tardives du PEA.

Exemple d'enregistrement de PEA : potentiels du nerf auditif et du tronc cérébral



PEA précoces enregistrés pour différentes intensités (d'après Legent). Noter la présence des 5 ondes bien individualisées à 70 dB.

En diminuant l'intensité, la latence augmente et l'amplitude des ondes diminue. Le seuil audiométrique est défini par l'intensité minimale permettant l'obtention d'une onde V clairement identifiable : ici 20 dB.