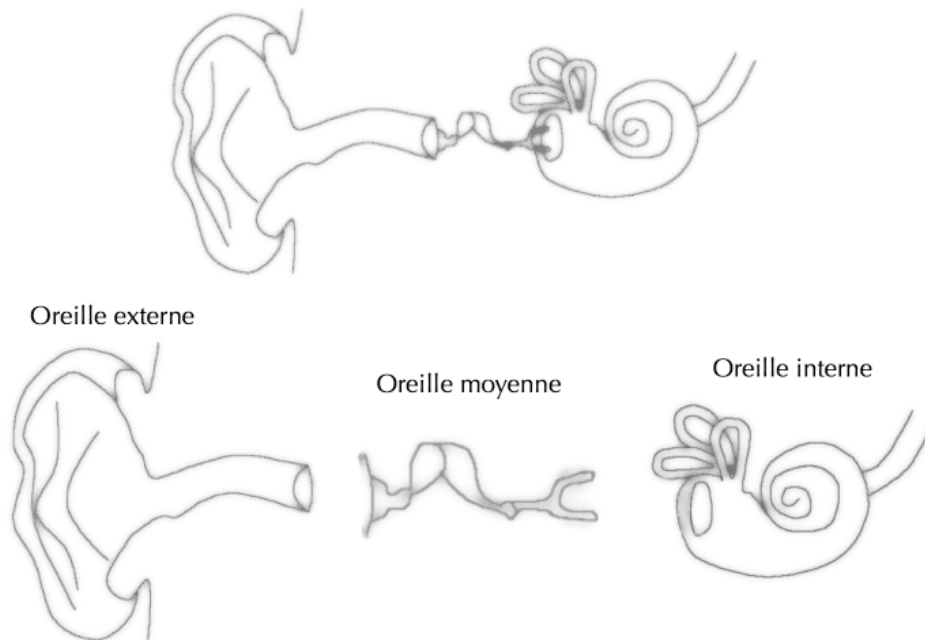


Chapitre 2

Le système auditif

2.1 Les composantes du système auditif

Le système auditif est composé d'un système périphérique et d'un système central auditif. Le système auditif périphérique comprend l'oreille externe, l'oreille moyenne, l'oreille interne et le nerf auditif. Le système auditif central se compose de voies auditives dans le tronc cérébral et du cortex auditif.



Le système auditif humain est très sensible et couvre une très large plage dynamique. Les sons plus faibles perceptibles (seuil de perception) correspondent à des déplacements du tympan sur une distance inférieure au diamètre d'une molécule d'hydrogène. Les sons les plus forts (seuil de douleur) sont 10^{12} fois supérieurs en intensité acoustique (exprimée en Watt/m^2). Il existe donc un rapport de 1 000 000 000 000 entre les deux seuils !

$$\begin{aligned}\text{Seuil de perception : } I_p &= 10^{-12} \text{ Watt/m}^2 \\ \text{Seuil de douleur : } I_d &= 1 \text{ Watt/m}^2\end{aligned}$$

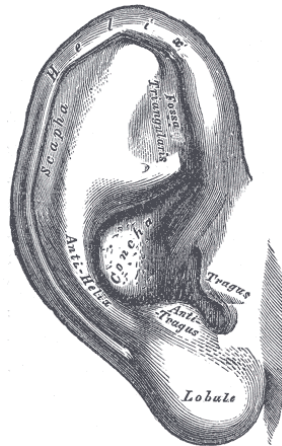
Les différentes composantes de l'oreille contribuent à réaliser une *adaptation d'impédance* permettant de faciliter la transmission des ondes sonores de l'air (un milieu gazeux) au milieu liquide qui remplit l'oreille interne.

2.1.1 L'oreille externe

Le pavillon

L'oreille externe est le point de départ du mécanisme physiologique de l'audition. La partie visible est constituée du pavillon auriculaire (pinna) qui sert à capter et à concentrer les ondes sonores. Certains mammifères peuvent orienter le pavillon pour diriger leur ouïe dans l'axe de la source, tout comme on peut viser avec les yeux un objet que l'on observe. Les êtres humains ont pour la plupart perdu cette capacité. Mais le pavillon humain amplifie de quelques décibels les fréquences autour de 2000 Hz par concentration des ondes acoustiques vers le conduit auditif.

Le pavillon est composé d'une cavité appelée la conque. Le bourrelet extérieur s'appelle l'hélix et démarre en haut par la racine de l'hélix et finit par le lobule, seule partie non fibro-cartilagineuse du pavillon. Le second bourrelet situé entre la conque et l'hélix est l'antéhelix ou anti-hélix. Entre ses deux racines se situe une autre cavité que l'on nomme la fossette naviculaire. Enfin antérieurement à la conque se trouve le tragus.



Du pavillon, le son suit le conduit auditif externe, un tube qui relie le pavillon à l'oreille moyenne.

Le conduit auditif

Le conduit auditif a un diamètre de 1 cm et une longueur moyenne de 2,5 cm. C'est un tuyau fermé à une extrémité dont on peut calculer la fréquence de résonance :

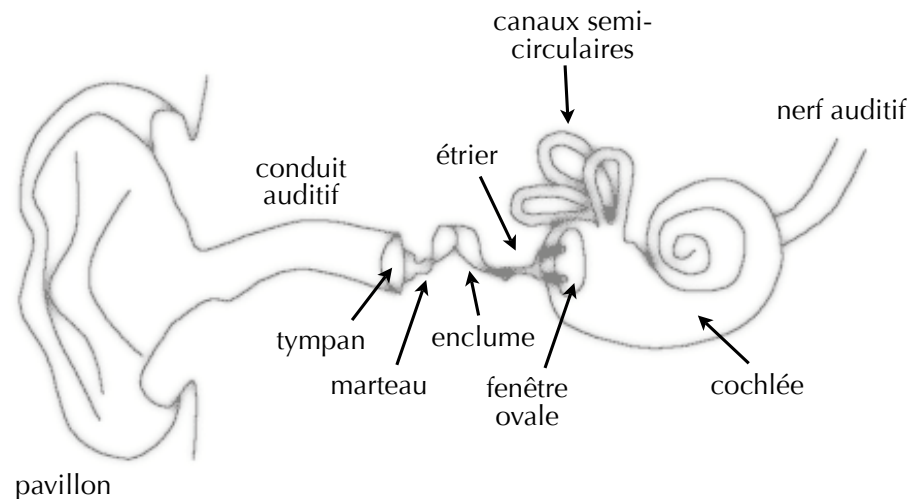
$$\begin{aligned}\lambda &= 4L = 4 \times 0,025 = 0,1 \text{ m} \\ \rightarrow f &= c/\lambda = 340/\lambda = 3\,400 \text{ Hz}\end{aligned}$$

En réalité, le conduit auditif amplifie les fréquences entre 2 000 et 5 000 Hz, ce qui correspond à la zone la plus sensible de l'oreille, dans une proportion du simple au double.

Il s'agit du **1^{er} principe d'adaptation d'impédance : le tuyau résonnant.**

2.1.2 L'oreille moyenne

L'oreille moyenne comprend le tympan, ainsi que les osselets composant la « chaîne ossiculaire » ou « chaîne des osselets ». Les quatre petits os formant cette chaîne portent des noms inspirés de leurs formes caractéristiques : le marteau (*maleus*), l'enclume (*incus*), l'os lenticulaire (qui est le plus petit os du corps humain) et l'étrier (*stapes*). Le marteau et l'enclume forment une articulation peu flexible appelée bloc incudo-maléaire.



Les ondes acoustiques transmises par le conduit auditif font vibrer le tympan. Ces vibrations seront ensuite transmises aux osselets puis à l'oreille interne via la fenêtré ovale.

Suivant le principe du levier, la chaîne des osselets permet de réaliser un accroissement de 2 à 3 fois la force qui parvient au tympan.



C'est le **2^e principe d'adaptation d'impédance : la mécanique du levier.**

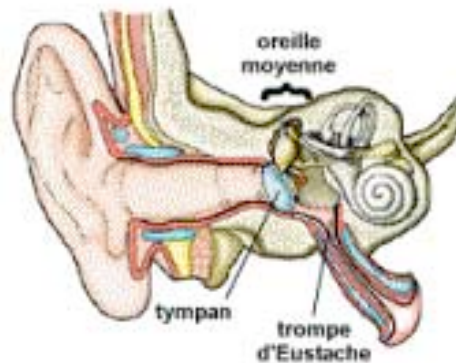
La réflexe stapédien

Le *réflexe stapédien* (contraction du muscle de l'étrier) a pour rôle principal de protéger l'oreille interne, en étouffant les trop grandes pressions. L'action prolongée de ces muscles lorsque l'oreille est soumise à de trop fortes pressions peut conduire à la surdité, les muscles perdant de leur élasticité.

La trompe d'Eustache

Puisque l'oreille moyenne est creuse et contient de l'air, un environnement de haute pression (comme l'eau) risquerait de crever le tympan. Cependant, les oreilles moyennes sont reliées aux fosses nasales par le biais de canaux que l'on appelle les trompes d'Eustache dont une des fonctions est de rééquilibrer la pression.

Découverte en 1543 par le médecin italien Bartolomeo Eustachi ou Eustachio, la trompe d'Eustache (descendant évolutionnaire des ouïes respiratoires des poissons) est un conduit osseux et fibro-cartilagineux de presque 3 cm de long reliant la paroi antérieure de l'oreille moyenne au rhinopharynx, la partie de la gorge qui se situe au-dessus du voile du palais, en arrière du nez.



La trompe d'Eustache a :

- une fonction mécanique : sa fermeture empêche l'introduction d'agents pathogènes, de sécrétions nasales dans l'oreille moyenne, mais également l'arrivée de sons vocaux directement dans cette cavité ;
- une fonction de clairance muco-ciliaire : dans sa partie basse, au plus près du rhinopharynx, elle est chargée d'évacuer les corps gênants de l'oreille moyenne ;
- une fonction équipressive : en égalisant la pression des deux côté du tympan, elle permet d'éviter sa rupture en cas de grande différence de pression entre le milieu extérieur et l'oreille moyenne.

Dans les conditions normales, la trompe, fermée au repos, s'ouvre pendant une fraction de seconde lors de la déglutition ou d'un bâillement. À ce moment, l'air reste dans l'oreille moyenne et remplace celui qui a été absorbée par la muqueuse ou corrige la pression qui a été modifié par un changement d'altitude.

2.1.3 L'oreille interne

La fenêtre ovale

C'est sur la fenêtre ovale que vient frapper l'étrier afin de communiquer l'onde sonore dans l'oreille interne. Cette *fenêtre*, qui est en réalité une membrane étanche (l'oreille interne est constituée de liquide) est de 15 à 30 fois plus petite que le tympan. Ainsi l'énergie délivrée par le tympan, amplifiée par les osselets, vient exciter une surface beaucoup plus petite ce qui permet une très grande adaptation d'impédance.

C'est le **3^e principe d'adaptation d'impédance : la réduction de la surface.**

Si on comptabilise l'amplification réalisée par les différentes composantes du système auditif périphérique depuis l'entrée de l'onde sonore dans le conduit auditif, on constate que la pression sonore sera 180 fois ($2 \times 3 \times 30$) plus élevée à l'entrée de la cochlée, ce qui correspond à un accroissement exprimé en décibels de :

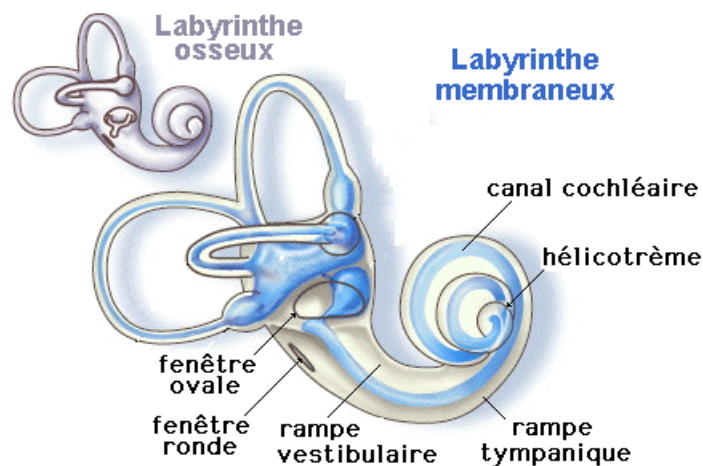
$$20 \log p_2/p_1 \rightarrow 20 \log 180 = 45 \text{ dB}$$

Les composantes de l'oreille interne

L'oreille interne contient non seulement l'organe de l'ouïe, la *cochlée* ou limaçon (cochlea), mais aussi le *vestibule*, l'organe de l'équilibre, responsable de la perception de la position angulaire de la tête et de son accélération.

La cochlée

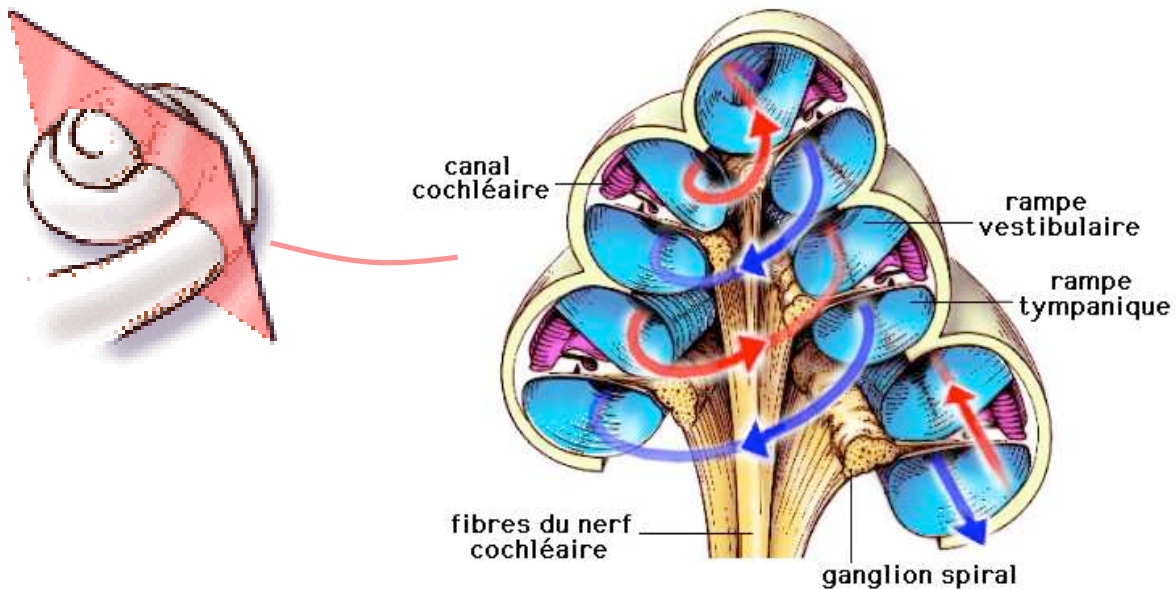
La cochlée est un organe creux rempli de liquide et constitué d'un ensemble de trois tubes enroulés en spirale : la *rampe vestibulaire*, le *canal cochléaire* et la *rampe tympanique*.



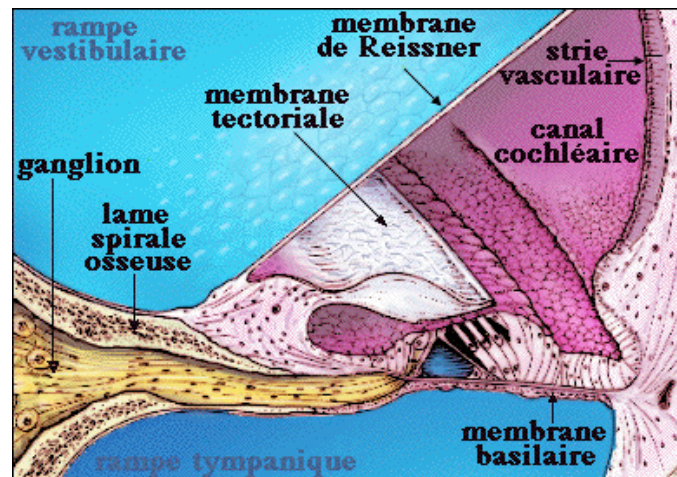
Le *canal cochléaire* est situé entre la *rampe vestibulaire* et la *rampe tympanique* et est séparé de ces rampes par la *membrane de Reissner* et la *membrane basilaire* respectivement. Le canal cochléaire contient l'*endolymphe* sécrétée par la *strie vasculaire*.

L'*organe de Corti*, siège des terminaisons nerveuses, reposant sur la *membrane basilaire*, est recouvert par la *membrane tectoriale* flottant dans l'*endolymphe*. La *lame spirale osseuse* relie l'*organe de Corti* au *ganglion spiral*.

Section axiale de la cochlée



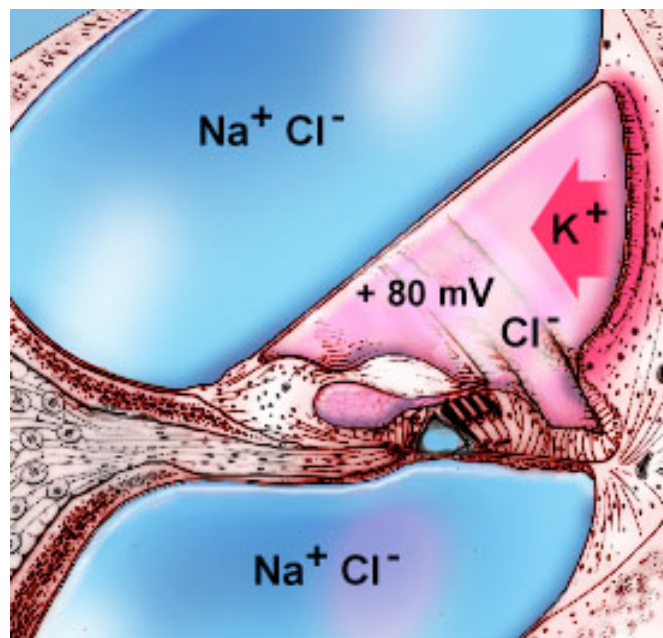
La *membrane basilaire* est tapissée de cellules ciliées, des cellules sensorielles coiffées de structures filamenteuses, les *stéréocils*, groupés en une touffe ciliaire libre de vibrer. La membrane basilaire et les cellules ciliées qu'elle porte sont mises en mouvement par les vibrations transmises au travers de l'oreille moyenne. Le long de la cochlée, chaque cellule répond préférentiellement à une certaine fréquence, pour permettre au cerveau de différencier la hauteur des sons.



Les liquides de l'oreille interne

Les rampes (vestibulaire et tympanique) sont remplies de *pérylymphe* et le canal cochléaire est rempli d'*endolymphe*. Ces fluides sont essentiels au bon fonctionnement des cellules sensorielles de l'oreille interne. Une anomalie dans la production d'endolymphe entraîne la maladie de Ménière dont les symptômes sont à la fois vestibulaires (équilibre) et cochléaires.

La pérylymphe est riche en sodium et pauvre en potassium et l'endolymphe est, au contraire, pauvre en sodium et riche en potassium (comme l'intérieur des cellules). On mesure, dans l'endolymphe, un potentiel de +80 mV.

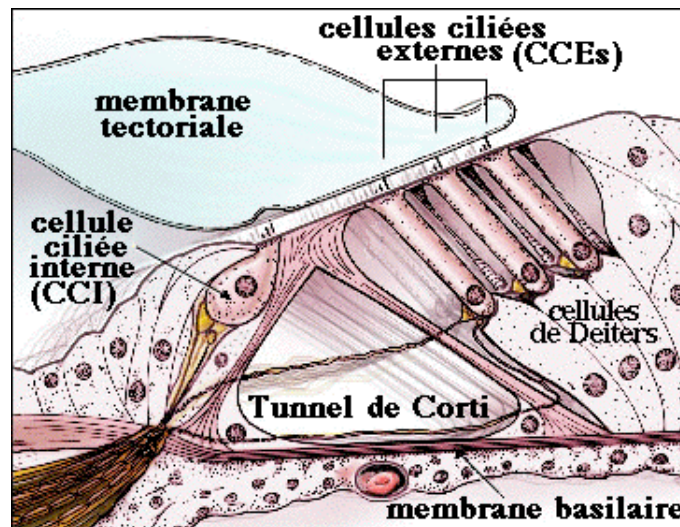


Il faut noter que le sang ne peut pas irriguer l'oreille interne sans risquer de masquer sérieusement les sons puisque le simple battement de cœur ainsi que la circulation elle-même sont extrêmement bruyants pour un organe si sensible.

L'organe de Corti

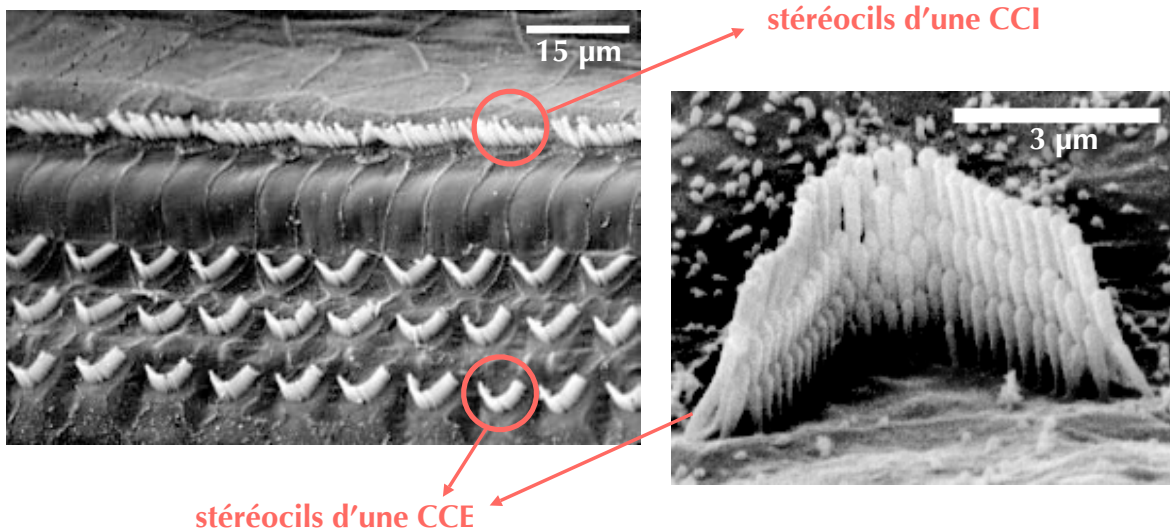
À l'intérieur de l'organe de Corti se trouve la *membrane tectoriale* séparée de la *membrane basilaire* par les *cellules ciliées*. Le déplacement des deux membranes par l'onde sonore déforme les cils qui les réunissent provoquant l'émission d'influx nerveux vers le cerveau.

Sur la figure suivante, une *CCI* (cellule ciliée interne) et trois *CCE* (cellules ciliées externes) sont représentées de part et d'autre du *tunnel de Corti*. La *membrane tectoriale*, flottant dans l'endolymphe coiffe les *stéréocils* des *cellules ciliées*. Les fibres nerveuses gagnent ou quittent l'organe de Corti au travers de la *membrane basilaire*.



Les cellules ciliées

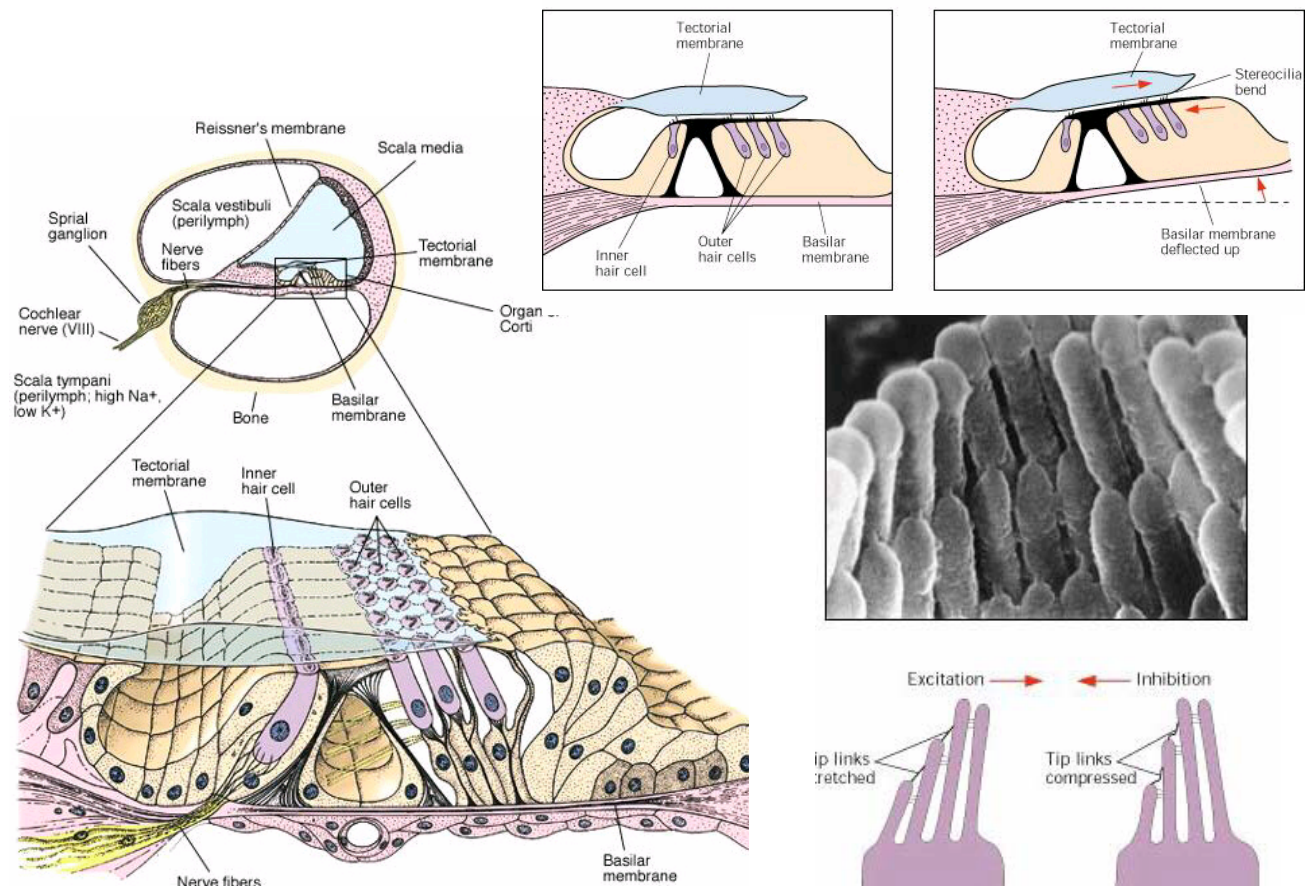
Les cellules ciliées sont ainsi nommées car leur pôle apical en contact avec l'endolymphe, porte une centaine de *stéréocils* en trois rangées de tailles différentes (arrangement en ligne pour la CCI et en W pour les CCE). Le reste de la cellule est localisé dans le compartiment périlymphatique.



L'effet mécanique de la stimulation auditive est de provoquer l'inclinaison des cils des cellules ciliées qui a pour effet de modifier la résistance, donc la perméabilité ionique, du pôle apical des cellules ciliées. Ces variations de résistance correspondent respectivement à une dépolarisation et à une hyperpolarisation, générant un micro-courant électrochimique.

Ce sont donc les cellules ciliées qui effectuent la *transduction mécanoélectrique* : elles transforment un mouvement de leur touffe ciliaire en signal nerveux par le nerf auditif, qui va ensuite

être interprété par le cerveau comme un son de la hauteur tonale correspondant à la cellule excitée. Ainsi, les cellules ciliées les plus proches de la base de la cochlée (fenêtre ovale, au plus près de l'oreille moyenne) répondent préférentiellement aux aigus. Celles situées en son apex (dernier tour de la cochlée) répondent aux basses fréquences.



Fragilité des cellules ciliées

L'oreille interne peut être affectée par la prise de médicaments ototoxiques. Le son peut également endommager l'oreille interne. Lors d'une exposition à un son de forte intensité, des cellules ciliées peuvent être détruites. Malheureusement, ce type de cellule ne se régénère pas. La destruction, lorsqu'elle survient, est donc permanente. Les effets sont cumulatifs et peuvent amener à une perte progressive de l'ouïe qui commence à partir des hautes fréquences, voire même à la surdité. Des sons d'intensité extrêmement élevée, comme les explosions mais aussi la musique amplifiée, peuvent endommager l'oreille interne soudainement, en provoquant une baisse de l'audition, l'hyperacousie et les acouphènes.

Les acouphènes

L'acouphène est une impression auditive correspondant à la perception d'un son sans qu'il y ait de stimulation par une onde acoustique extérieure. Les acouphènes sont souvent d'origine pathologique. Ils peuvent être permanents, intermittents ou temporaires, et être ressentis dans le crâne ou dans l'oreille interne, d'un seul côté ou des deux. On utilise différentes appellations en fonction du type de son perçu par le sujet acouphénique : le tintement, le bourdonnement, le chuintement ou le sifflement. Ce sont très rarement des sons purs.

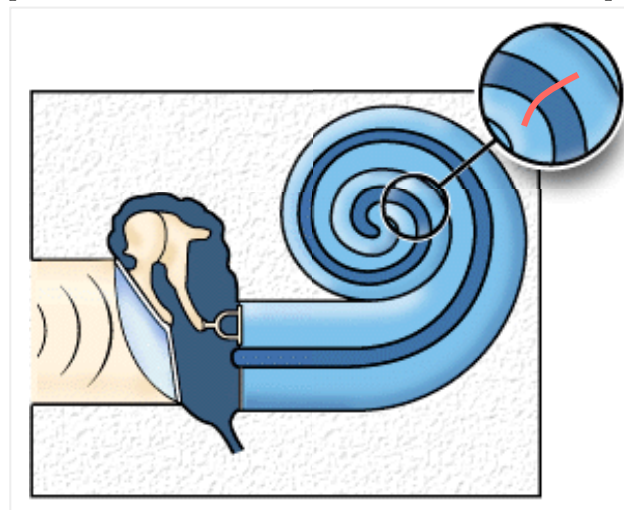
Les bruits perçus peuvent avoir des niveaux divers. Selon les cas, les personnes atteintes peuvent subir des bruits dont l'intensité perçue peut aller de celle d'un simple rasoir électrique à celle d'une tondeuse à gazon ou d'un réacteur d'avion. Ceux-ci peuvent s'accompagner (ou non) de surdité ou d'hyperacousie (hypersensibilité aux sons extérieurs). Ils ne s'accompagnent généralement pas de lésions du tympan.

Les acouphènes peuvent survenir à n'importe quel âge après un traumatisme auditif, un choc infectieux ou viral. Les chocs auditifs sont en forte augmentation, notamment chez les jeunes. Le choc peut être dû à une exposition trop violente ou trop répétée à des bruits très forts, dans les boîtes de nuit ou dans les raves, en écoutant un baladeur, sur un lieu de travail très bruyant, à cause d'un pétard qui explose ou d'une alarme de voiture, etc.

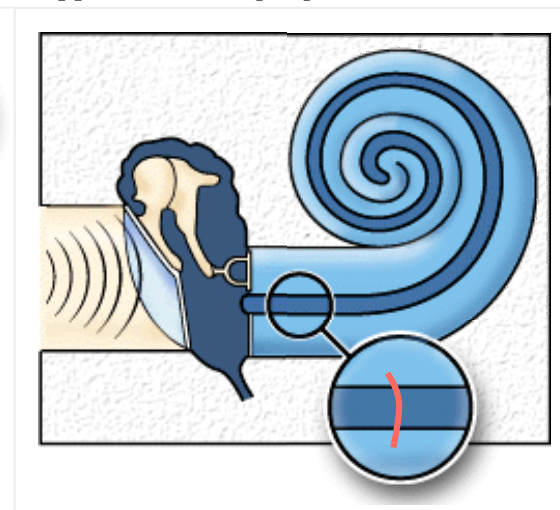
Pour toute sensation de perte auditive brusque ou dans les heures qui suivent un traumatisme auditif (de préférence dans les 6 à 12 heures suivant ce dernier), il est impérativement nécessaire de se présenter à un service d'urgence au plus vite afin qu'un traitement adapté soit appliqué tel que l'hémodilution, l'oxygénation hyperbare et les vasodilatateurs.

La tonotopie passive – du grec *tonos* (tonie) et *topos* (lieu)

La membrane basilaire, fine et tendue près des fenêtres, épaisse et relâchée près de l'hélicotreme, est responsable de la localisation des fréquences : aiguës dans sa partie fine, graves dans sa partie épaisse. En fonction de sa fréquence, la vibration a un effet maximal (résonance) en un point particulier de la membrane basilaire : c'est ce qu'on appelle la *tonotopie passive*.

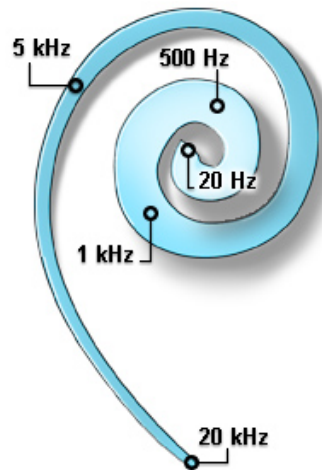


Un son de *fréquence basse* affecte une portion plus *apicale* de la cochlée.



Un son de *fréquence élevée* affecte une portion *basale* de la cochlée.

La distribution des fréquences le long de la membrane basilaire d'une cochlée humaine est illustrée sur la figure suivante. De 20 Hz à 20 000 Hz, les fréquences sont distribuées de façon logarithmique et non de façon linéaire. En d'autres mots, chaque millimètre parcouru le long de la cochlée ne correspond pas à un intervalle de fréquence constant. En effet, de l'apex à la fenêtre ovale, chaque section de la cochlée couvre des gammes de fréquences de plus en plus grandes. Cette répartition logarithmique explique en partie pourquoi nous percevons les octaves (définies par des puissances de 2, c'est-à-dire $\times 2$, $\times 4$, $\times 8$, $\times 16$, etc.), comme divisant l'échelle des fréquences en degrés équidistants du point de vue de la perception.



Le vestibule

L'appareil vestibulaire se constitue de trois canaux semi-circulaires, disposés orthogonalement dans les trois plans. Lorsque l'oreille est soumise à un mouvement, l'inertie de l'endolymphe (le liquide remplissant les canaux semi-circulaires) rend ce mouvement détectable par des cellules ciliées, tout à fait similaires à celles de la cochlée. La disposition des trois canaux en trois plans orthogonaux permet de détecter la position angulaire de la tête dans toutes les directions possibles.

2.2 Les origines du système auditif

Chez les premiers vertébrés, on retrouve des organes apparentés aux canaux semi-circulaires. L'audition aurait donc son origine dans l'organe de l'équilibre.

Chez les poissons, il n'y a pas d'oreille moyenne puisque la pression sonore passe directement d'un liquide (l'eau) à un autre liquide, celui qui entoure la vessie natatoire gonflée de gaz compressible.

Chez les amphibiens apparaît une oreille moyenne à cause de la nécessité d'une adaptation d'impédance, le son passant d'un milieu gazeux (l'air) à un milieu liquide (celui de l'oreille interne).

Chez les mammifères, on retrouve les trois parties de l'oreille. Une des fonctions du pavillon, qui s'est atrophiée chez l'homme, en plus de son rôle d'amplificateur, est celui de la localisation des sources sonores grâce aux mouvements des oreilles.

2.3 Du nerf auditif au cerveau

L'influx nerveux parcourt le système *dans les deux sens*, ce qui permet notamment de commander aux muscles du tympan et de l'étrier de se tendre lors de trop fortes pressions (c'est le *réflexe stapédien*). Cette réaction n'est cependant efficace que si la pression a grandi progressivement. Dans le cas d'une grande pression subite, cela peut causer des dommages à l'oreille interne.

La transmission électrique de l'oreille interne jusqu'au cerveau se ferait sous la forme de deux signaux de natures différentes :

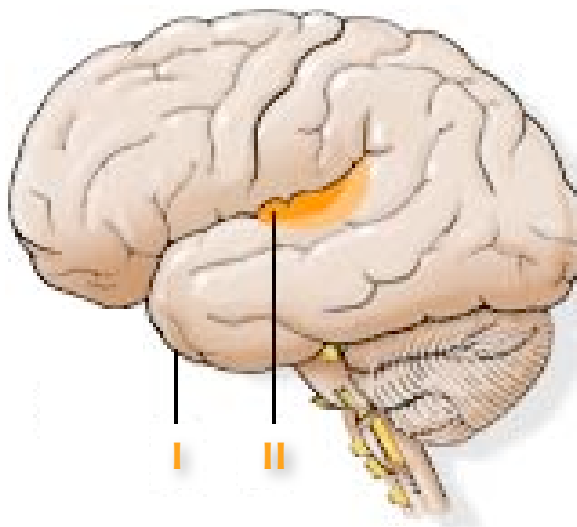
- *un signal microphonique cochléaire*, sorte d'imitation électrique des ondes sonores
→ signal analogique
- *un signal de potentiel d'action nerveuse*, code de pulsation électrique, présent ou pas
→ signal encodé ou “numérique”

La fréquence n'est pas transmise telle quelle à cause notamment des limites temporelles de recharge des cellules nerveuses qui limiteraient la bande passante, mais elle est plutôt encodée selon des “tirs” groupés d'impulsions nerveuses.

2.3.1 Voies auditives

Les voies auditives comprennent les *voies primaires* et les *voies non-primaires*.

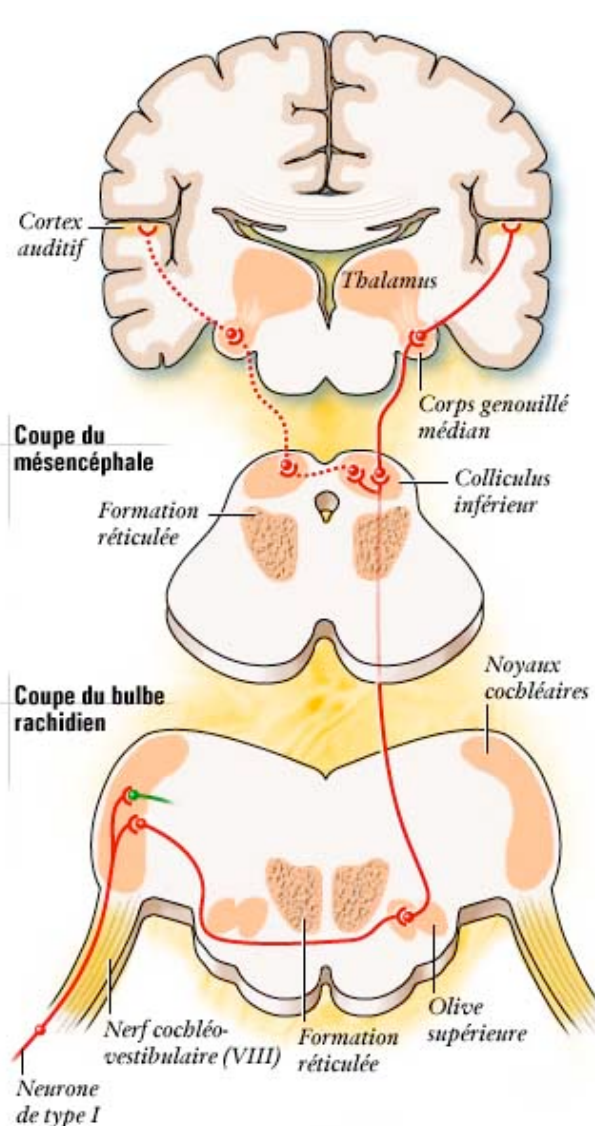
La *voie primaire* est courte (3 ou 4 relais), rapide (grosses fibres myélinisées) et aboutit au *cortex auditif primaire* (II) dans l'*aire temporelle* (I). Elle véhicule l'information codée par la cochlée, chacun des relais effectuant un travail spécifique de *décodage* et d'*interprétation* qui est ensuite transmis aux relais supérieurs. Cette voie fonctionne normalement pendant le sommeil.



Le rôle de la *voie non-primaire*, qui regroupe les différents messages sensoriels envoyés simultanément au cerveau, est de permettre une *sélection du type d'information à traiter en priorité*. Elle est reliée aux centres des motivations et d'éveil, ainsi qu'aux centres de la vie végétative. Par exemple, lors de la lecture d'un livre pendant l'écoute d'un disque, ce système permet à l'attention de se fixer sur la tâche la plus captivante et/ou la plus importante.

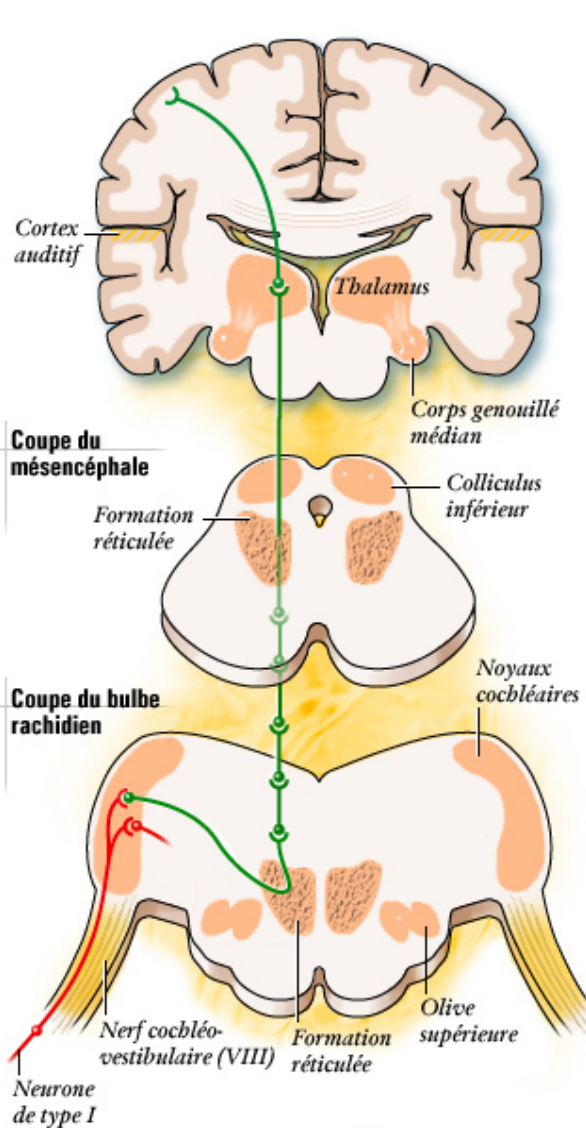
Les figures suivantes illustrent le parcours de l'influx nerveux dans les voies auditives primaires et non-primaires respectivement (NB : lire les explications de bas en haut).

Les voies auditives primaires (décodage et interprétation)



1. Le 1^{er} relais de la voie primaire est constitué par les *noyaux cochléaires* (tronc cérébral) qui reçoivent les axones des neurones de type I du ganglion spiral (nerf auditif).
Rôle : *décodage de base* du message (durée, intensité, fréquence)
2. Un 2^e relais est le *complexe olivaire supérieur* : la plupart des fibres auditives y font synapse après avoir croisé la ligne médiane.
3. Au départ de ce relais, un 3^e neurone fait monter le message au niveau du mésencéphale (*colliculus supérieur*).
Rôle : *localisation du son*.
4. Un dernier relais, avant le cortex, est effectué dans le thalamus (*corps genouillé médian*).
Rôle : travail d'intégration (préparation d'une réponse motrice, vocale par exemple).
5. Le dernier neurone de la voie auditive primaire relie le *thalamus* au cortex auditif où le message déjà largement décodé par le travail des neurones sous-jacents, est *reconnu, mémorisé* et peut être intégré dans une réponse volontaire.

Les voies auditives non-primaires (sélection de l'information)



3, 4. Après la formation réticulée, la voie non-primaire aboutit au thalamus non spécifique, puis au cortex polysensoriel. Au passage, des connexions (non montrées sur le schéma) sont aussi réalisées avec l'hypothalamus et les centres végétatifs.

2. Dans la formation réticulée du tronc cérébral et du mésencéphale, plusieurs relais sont effectués.

Rôle : intégration des informations auditives aux autres modalités sensorielles pour participer à la *sélection de l'information* à traiter en priorité par le cerveau (avec les systèmes d'éveil et des motivations).

1. Le premier relais, commun avec la voie primaire, est constitué par les *noyaux cochléaires* (tronc cérébral). Depuis les noyaux bulbaires, de petites fibres rejoignent la voie réticulaire ascendante.