



L'audition : physiologie et fonctionnement

Jean Caelen



Plan

- Le son (sons périodiques, bruits)
- La représentation du son (sonagramme)
- L'oreille
 - Physiologie (externe, moyenne, interne)
 - Neurophysiologie (codage, nerf auditif, relais, cortex)
- L'audition – courbes de sensibilité, chez les animaux
- Paradoxes auditifs
- Déficiences, réhabilitation

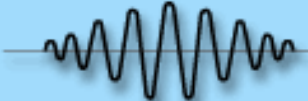
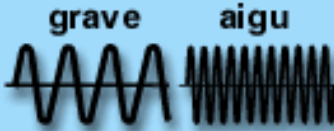
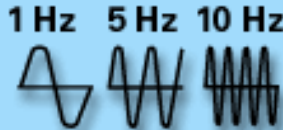

Le son : une onde acoustique



vitesse de propagation du son

air		340 m/s
eau		1500 m/s
acier		5000 m/s

caractéristiques du son

volume	
tonalité	
fréquence	
durée	

Sons périodiques (musique)

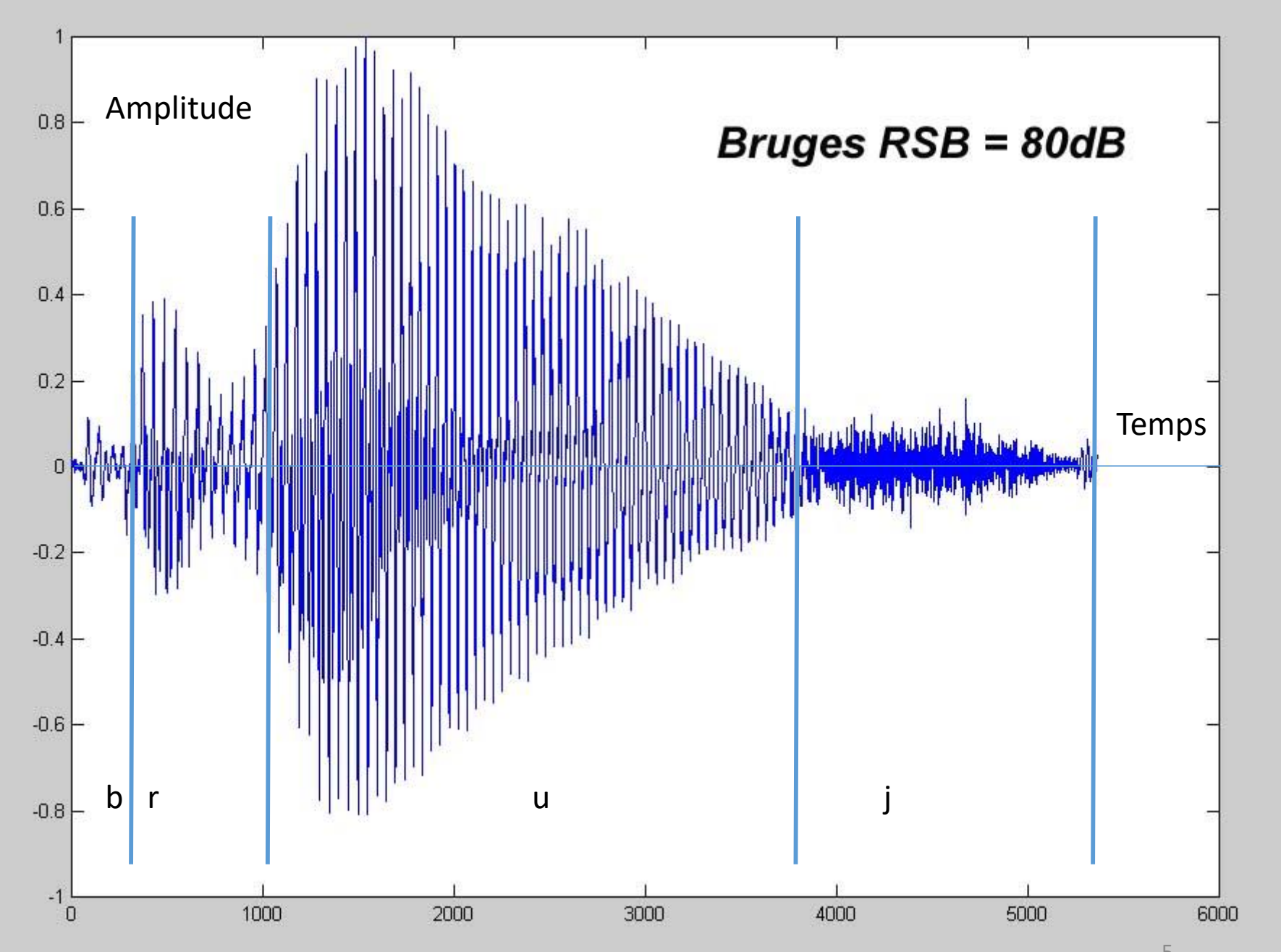
Sons de parole

Bruits

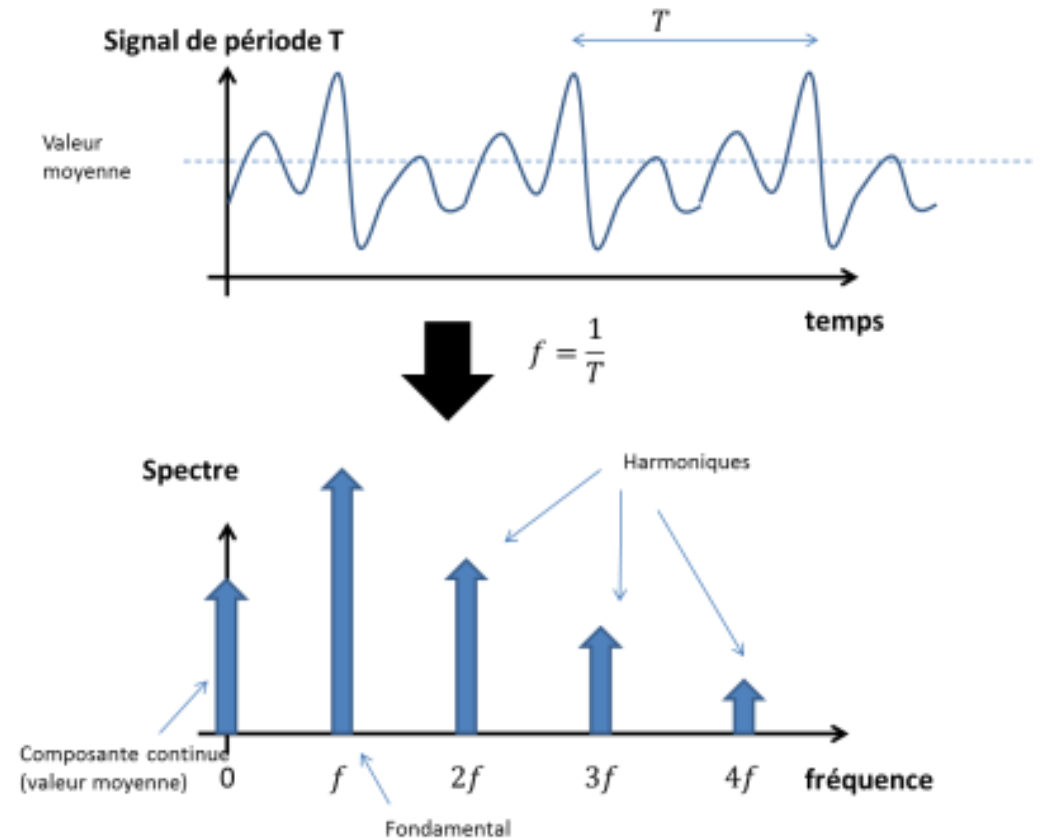
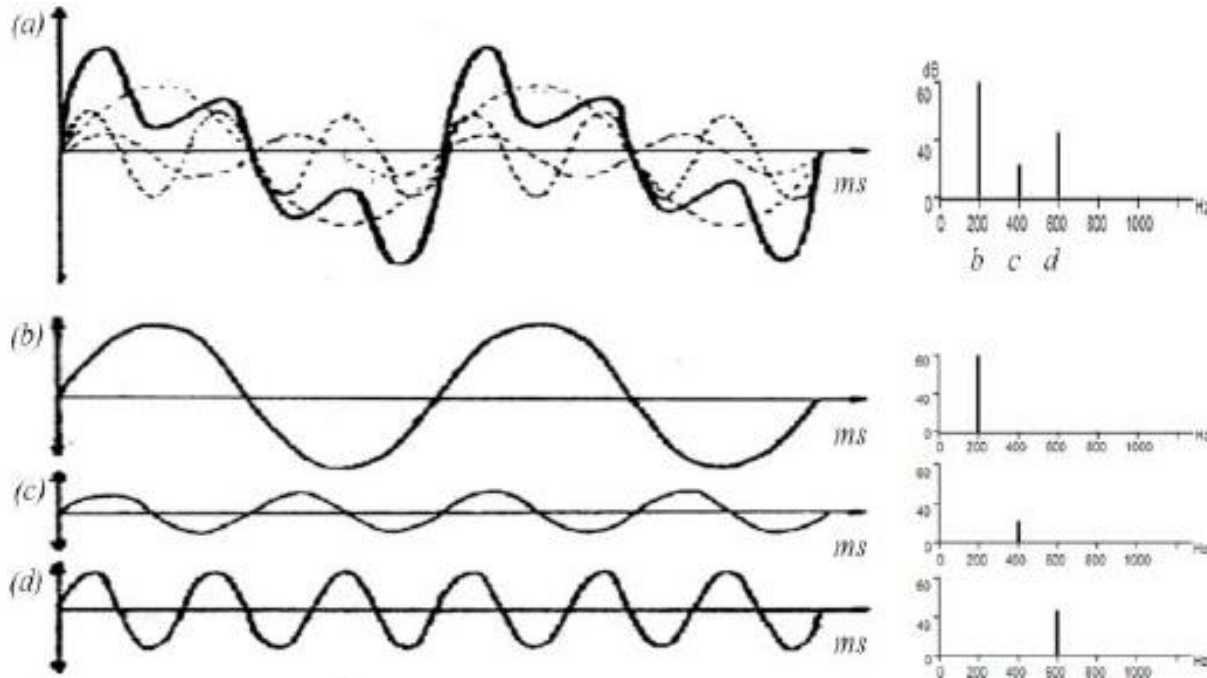
La représentation du son

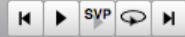
Représentations temporelle et fréquentielle

Représentation temporelle du son



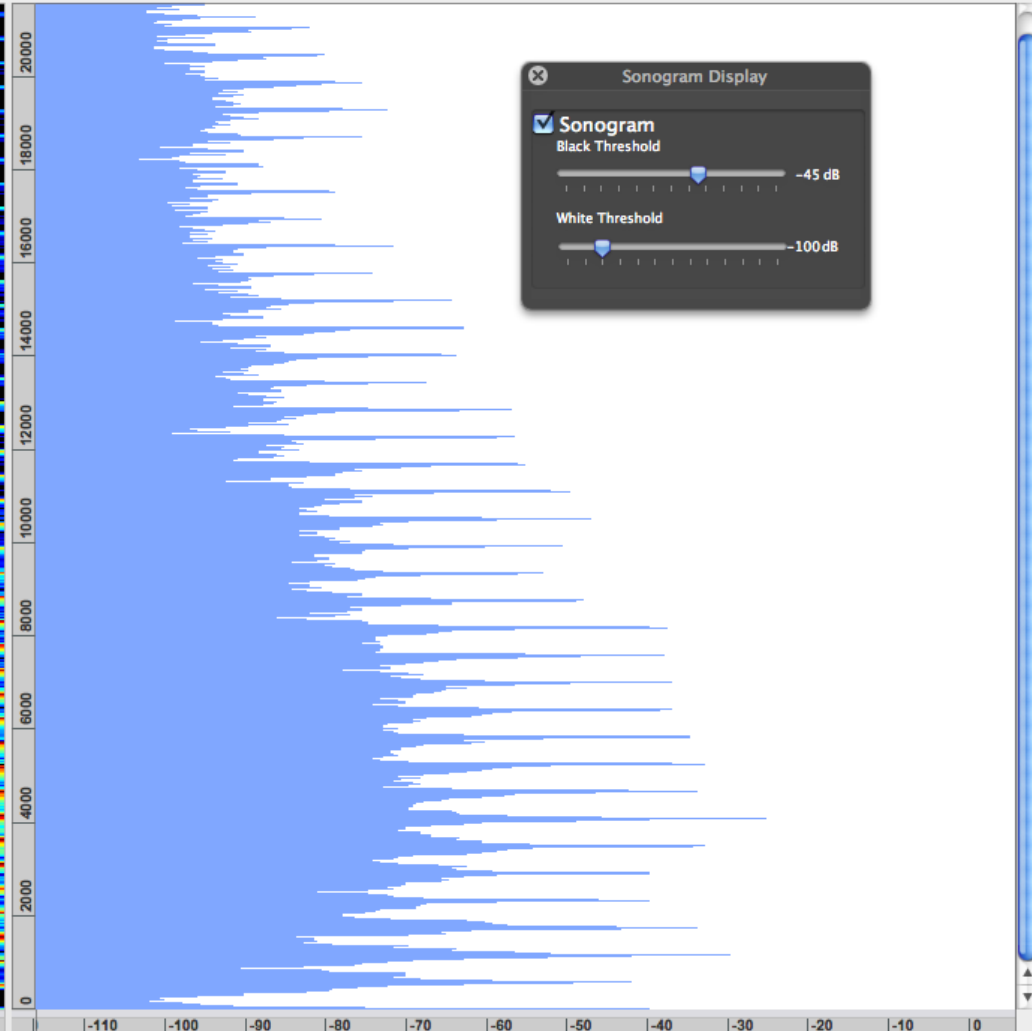
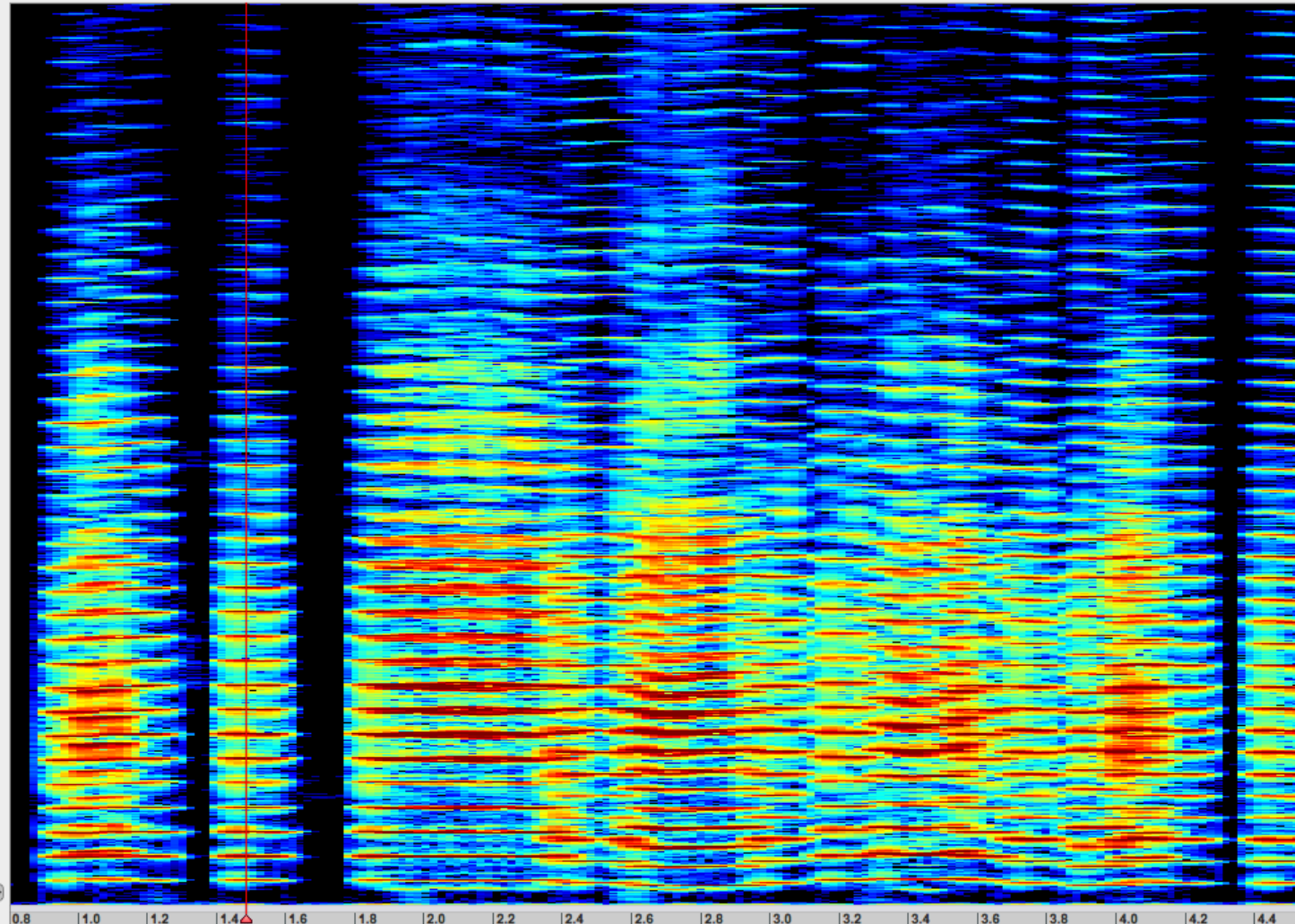
Représentation fréquentielle du son (spectre)





Filter Mode
Gain Pass Rej

ircambeat 00 : 00 : 01 : 48.12 TC
BPM 44.1 kHz 16 bit WAV
Click 20.7733 Sec. Stereo
Start : 00 : 00 : 00 : 00.01 0 Hz -
End : 00 : 00 : 00 : 00.01 0 Hz -
Length : 00 : 00 : 00 : 00.01 0 Hz -
Cursor : 00 : 00 : 02 : 77.19 13912.99 Hz 129
Channel 1
Amp (dB) -77.79



Sonogram Display

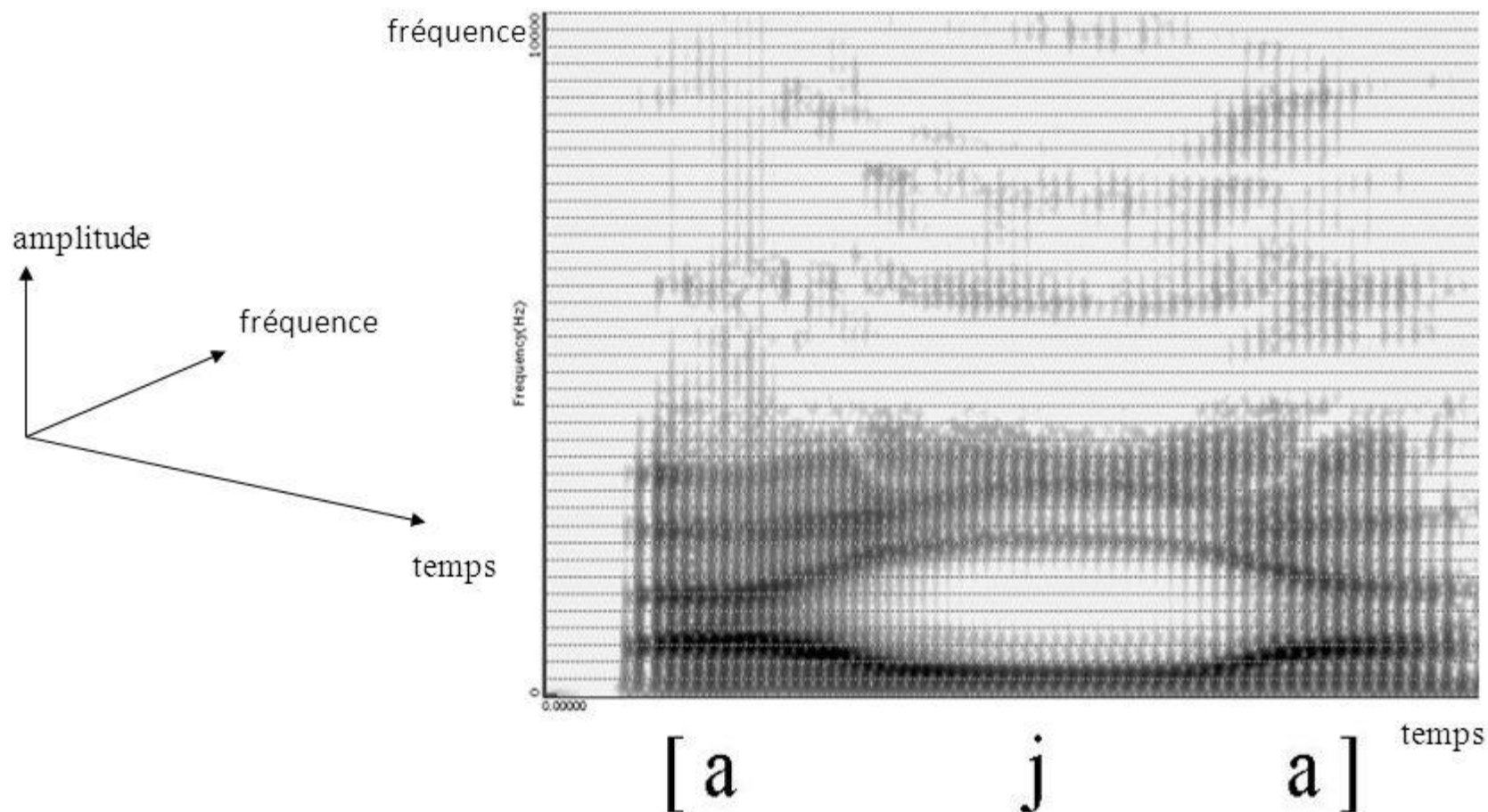
Sonogram

Black Threshold
-45 dB

White Threshold
-100 dB

Autre exemple de sonagramme

Evolution au cours du temps de l'analyse spectrale à court terme

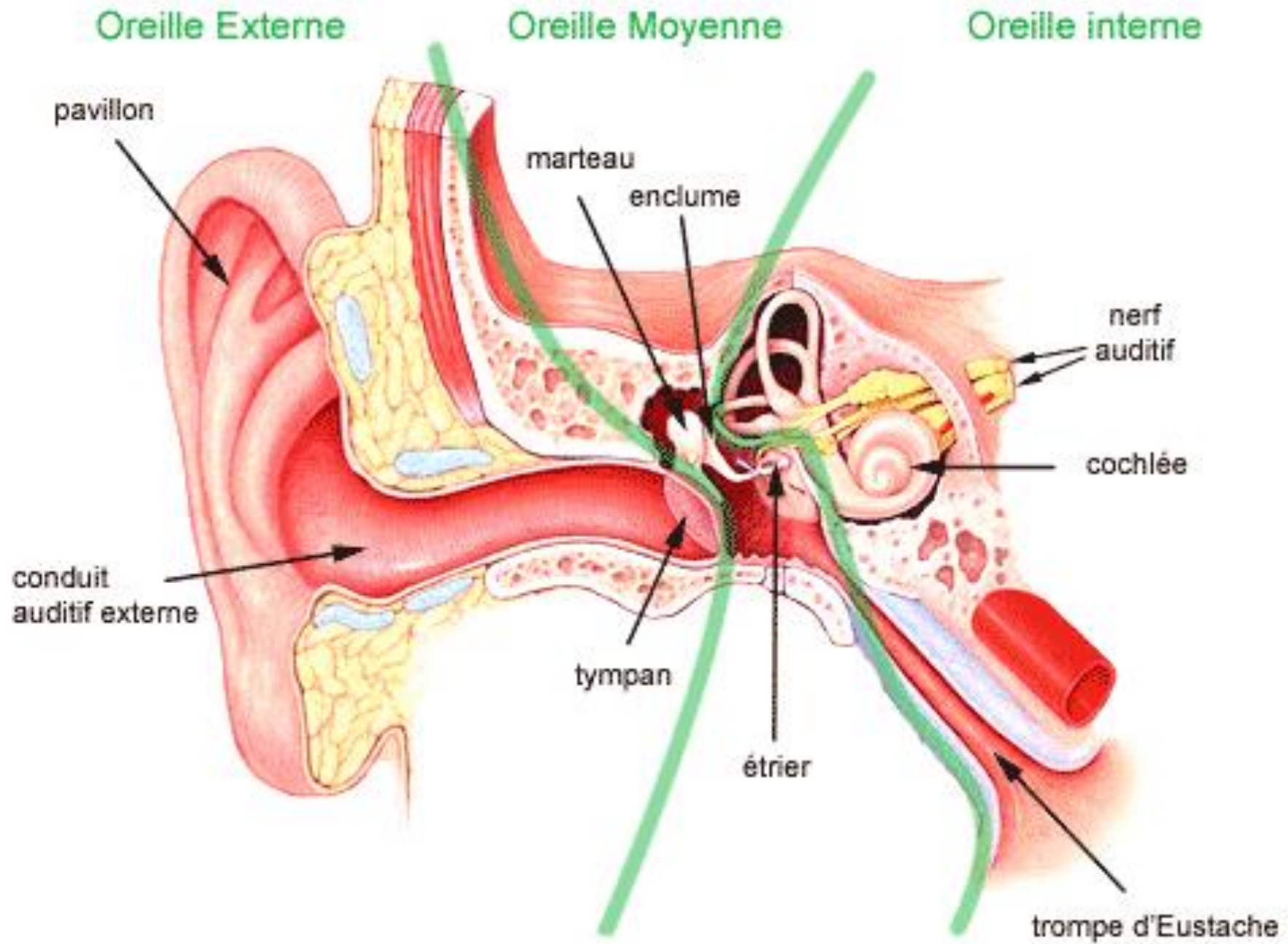


mise en évidence des formants (résonances du conduit vocal):
Ici ,une zone d'amplitude plus forte est représentée par une zone plus noire

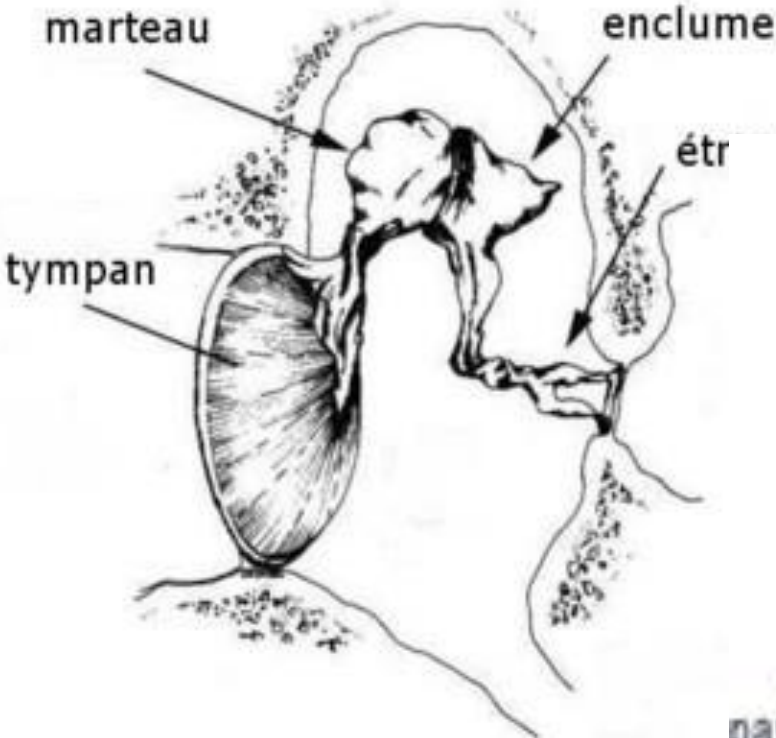
L'oreille périphérique

Anatomie et physiologie

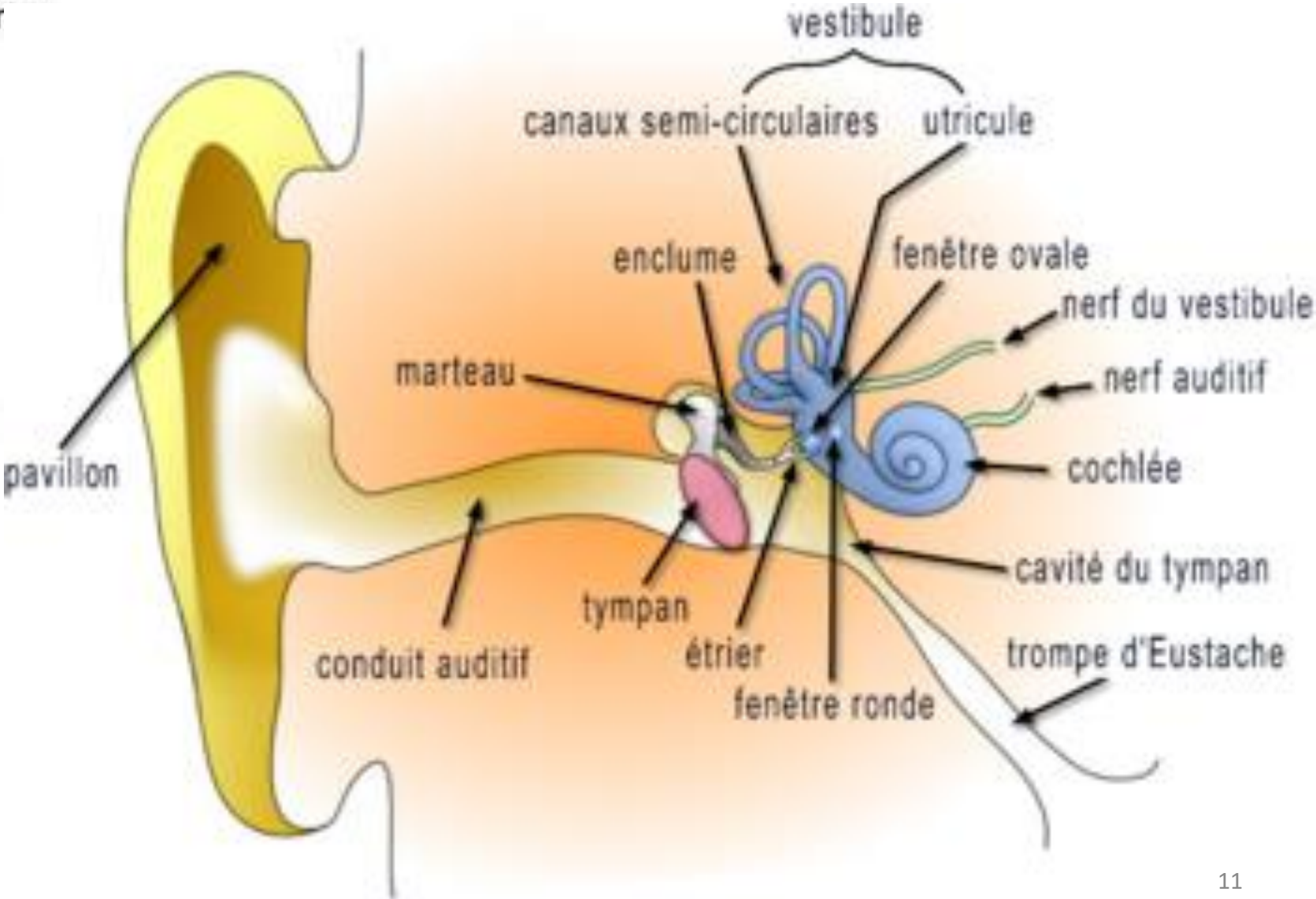
Anatomie



Oreille interne



Oreille moyenne



Modélisation de l'oreille externe-moyenne

Le rôle de l'oreille moyenne est essentiellement d'adapter l'impédance des milieux liquides de l'oreille interne à celle des milieux externes grâce à la chaîne des osselets qui agit comme un levier entre le tympan et l'étrier. La transduction s'effectue avec une légère amplification des sons autour de 1500 Hz avec une bande passante large. Un autre rôle de cette oreille moyenne est de protéger le système auditif des sons trop intenses. Dans ce cas le réflexe stapédien bloque la chaîne des osselets par retour réflexe.

Le rôle de l'oreille externe est de canaliser le son vers le tympan. C'est un système passif qui toutefois n'a pas les mêmes caractéristiques selon l'angle d'incidence des sons (cette différence entre les deux oreilles est mise à profit pour l'orientation spatiale).

L'ensemble de ces deux systèmes peut être modélisé comme un filtre du 2^{ème} ordre à large bande avec effet de saturation pour les fortes intensités du son d'entrée.

$$\frac{d^2s}{dt^2} - \frac{\omega_0}{Q_0} \cdot \frac{ds}{dt} + \omega_0^2 \cdot s = g_0(t) \cdot a(t)$$

Avec

$s(t)$: signal ou pression au niveau de l'étrier

$a(t)$: pression de l'onde acoustique

$g_0(t)$: gain variable en fonction de l'angle d'incidence et de la limitation de l'intensité du son

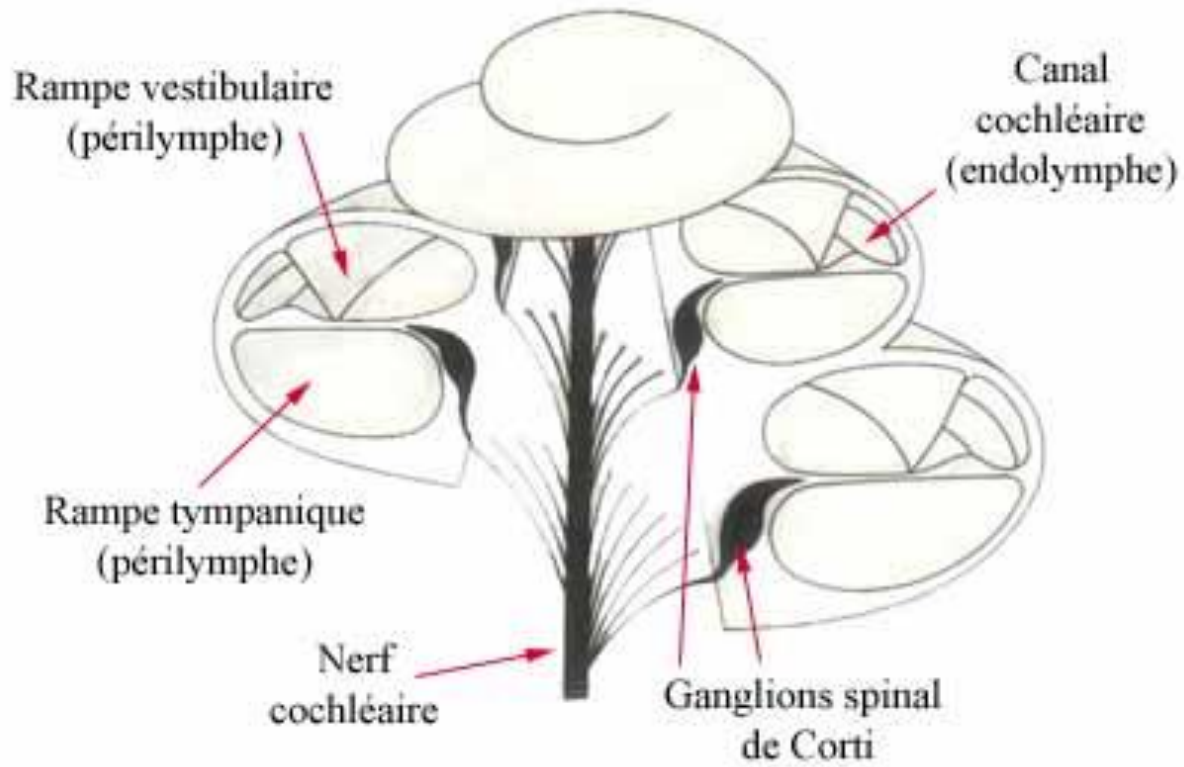
ω_0 : pulsation de résonance (= $2\pi \cdot 1500$ Hz)

Q_0 : coefficient de surtension (=1,5)

Et les conditions initiales : $s(0) = s'(0) = p(0) = 0$

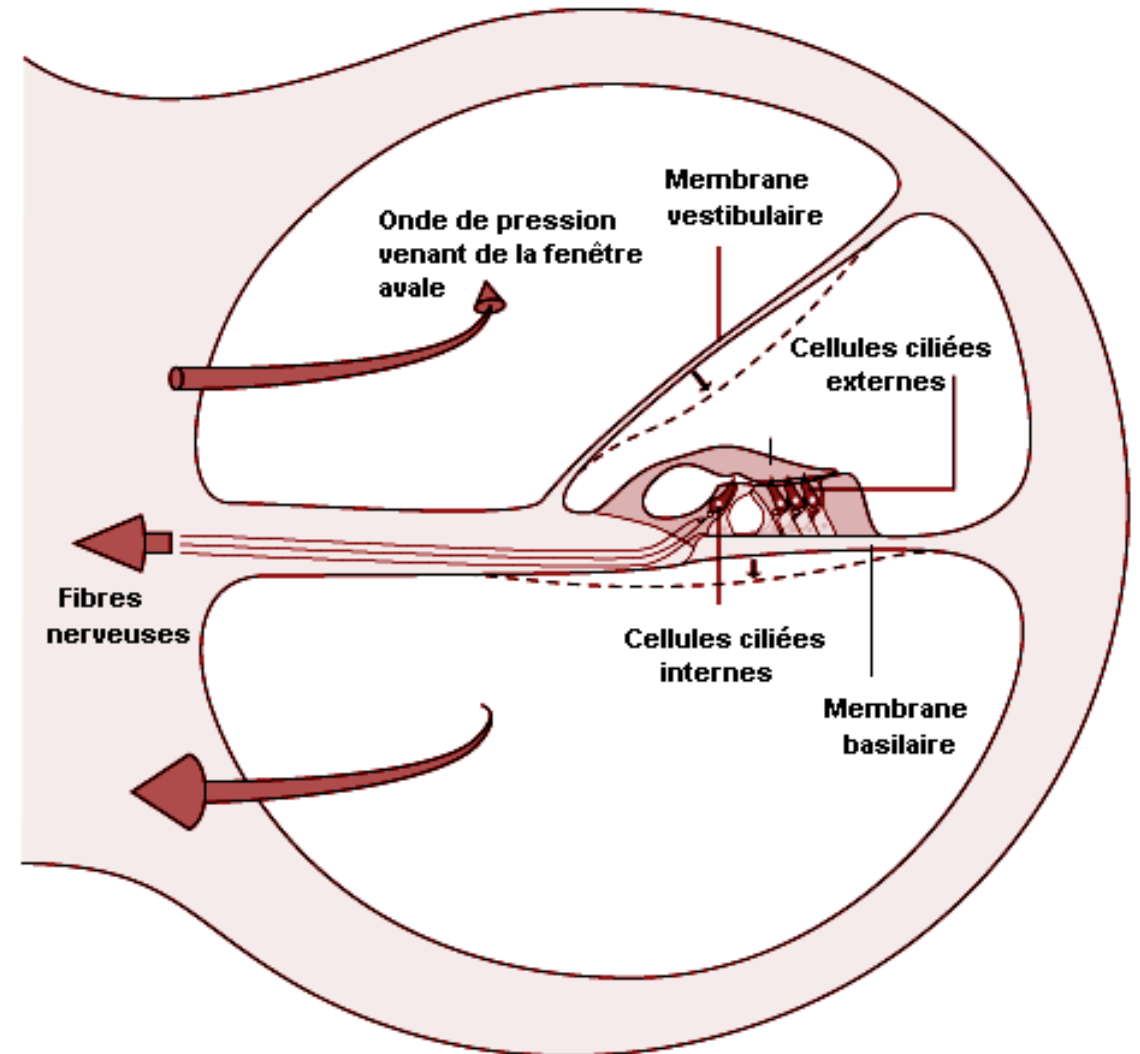
$g_0(t)$ peut être estimé par une fonction-seuil avec délai (durée du réflexe stapédien) pour des intensités supérieures à 80 dB.

Figure 4 Schéma du limaçon



Cochlée ou limaçon

Coupe du canal cochléaire



Source: Hohmann et Schmuckli, 1989.

Equation de propagation de l'onde liquidienne dans la périlymphe.

Cette onde est provoquée par la vibration de l'étrier s'appuyant sur la fenêtre ovale. L'onde se propage le long de la cochlée et vient s'amortir sur la fenêtre ronde. Le liquide lymphatique est supposé incompressible et faiblement visqueux. Dans ces conditions la forme de l'onde est de type « onde plane », ce qui donne (en système de coordonnées lagrangien) :

$$\frac{\partial^2 \varepsilon}{\partial t^2} - c^2(x) \cdot \frac{\partial^2 \varepsilon}{\partial x^2} = 0$$

$\varepsilon(x,t)$ étant la position d'une particule vibrante autour de l'abscisse x . Il s'agit d'une équation classique de propagation d'une onde dans un milieu infini, puisque la fenêtre ronde joue le rôle d'expansion de l'espace.

Avec les conditions initiales : $\varepsilon(x,0) = \frac{\partial \varepsilon}{\partial x}(x,0) = 0$ (liquide au repos au temps $t=0$)

Et les conditions aux limites : $\varepsilon(0,t) = s(t)$, avec $s(t)$ déplacement de l'étrier

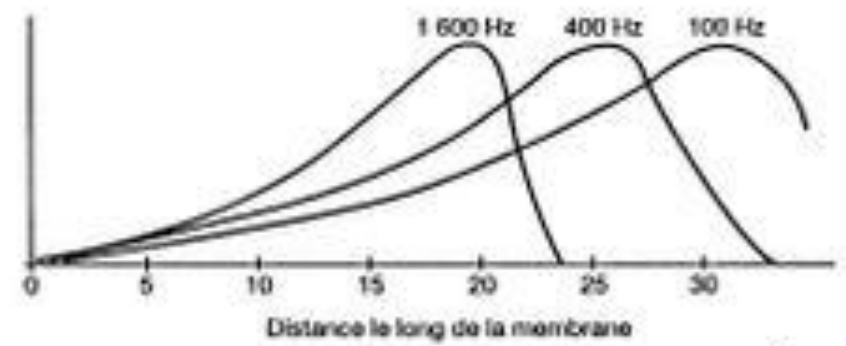
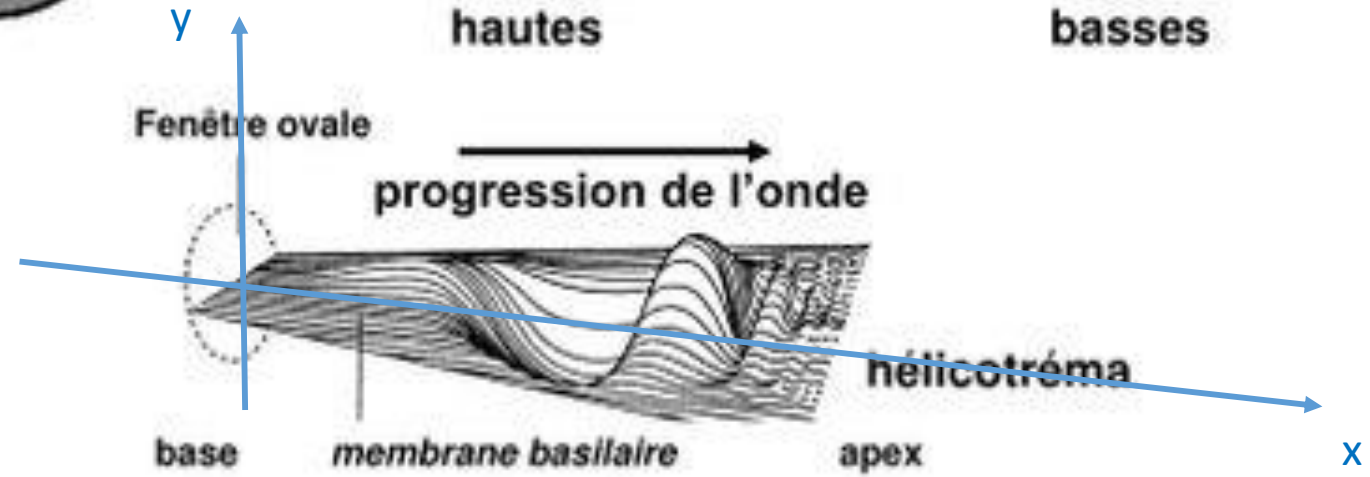
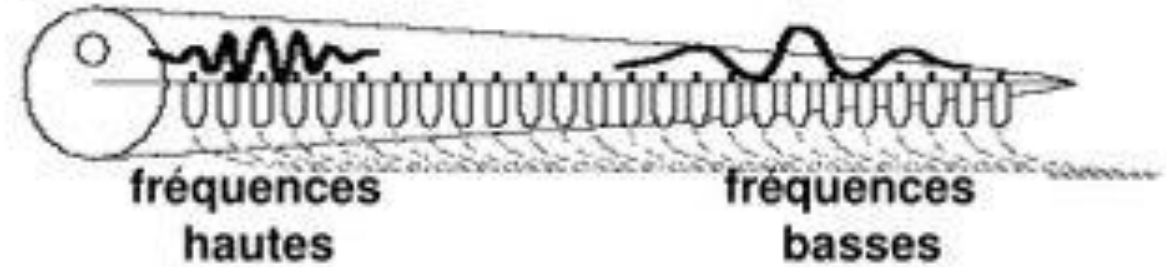
Les grandeurs liées à la température et au volume de la cochlée sont constantes, seule la pression varie pendant la propagation de l'onde acoustique dans la périlymphe. La pression exercée sur la membrane basilaire s'obtient en résolvant l'équation de propagation, soit : $p(x,t) = \rho \cdot c \cdot e^{-\alpha x} \cdot s(t - \frac{x}{c})$

Avec ρ densité du fluide, α coefficient de dispersion de l'onde afin de corriger l'effet de viscosité du fluide et les frottements le long des parois (qui induisent des conditions aux limites nulles le long des parois). Le terme x/c reste très petit car la vitesse du son dans un liquide est de l'ordre de 1500 m/s et la longueur de la cochlée est de 35 mm (soit $x/c < 2 \cdot 10^{-5}$). On obtient alors :

$$p(x,t) = \rho \cdot c \cdot e^{-\alpha x} \cdot s(t)$$

Qui signifie que le liquide transmet la vibration de l'étrier (ou signal acoustique) sous forme d'onde en tous points dans le liquide avec un faible amortissement. La variation de pression dans la périlymphe met les membranes en mouvement.

Codage spatial de la fréquence



Equation de vibration de la membrane basilaire

La membrane basilaire subit la pression $p(x,t)$ du liquide qui l'entoure, ce qui la déforme et engendre une onde qui se déplace avec la célérité c_B de la base à l'apex. Rappelons qu'à sa base (près de l'étrier) la membrane est fine et étroite et au contraire épaisse et large à l'apex. Elle va donc fonctionner comme un fréquencesmètre (masses de plus en plus lourdes), plutôt que comme une corde vibrante homogène. Son équation de vibration est la suivante :

$$\frac{\partial^2 y}{\partial t^2} - c_B^2(x) \cdot \frac{\partial^2 y}{\partial x^2} + \frac{\omega_B}{Q_B}(x) \cdot \frac{\partial y}{\partial t} + \omega_B^2(x) \cdot y = \frac{1}{\mu}(x) \cdot \frac{\partial p}{\partial t}$$

Ce qui avec ces notations peut s'interpréter comme une équation de filtres du second ordre couplés, avec :

- c_B coefficient de couplage des filtres entre eux (mais aussi célérité de l'onde solide dans la membrane $c_B = c_0 \cdot e^{-236x}$ avec $c_0 = 40$ m/s - notons que cette onde « secondaire » se déplace beaucoup moins vite que l'onde dans le liquide de la périlymphe ; elle ralentit en se déplaçant car la membrane est de plus en plus massive et rigide vers l'apex. Si ce couplage était nul on aurait une équation de filtres continus indépendants
- $\omega_B(x)$ pulsation de résonance au point x ($= 2\pi f_B$ où f_B est la fréquence de résonance au point x)
- $Q_B(x)$ coefficient de surtension au point x
- $\mu(x)$ densité de masse au point x , avec $\mu(x) = \mu_0 \cdot e^{\beta x}$ (la densité croît de manière exponentielle)

Avec les conditions initiales $y(x,0) = y'_t(x,0) = 0$ (la membrane est au repos au temps $t=0$)

Et les conditions aux limites $y(0,t) = y(L,t) = 0$ (la membrane est fixée à ses deux extrémités, base et apex ($x=0$ et $x=L=35$ mm))

L'équivalence mécanique des paramètres est la suivante :

- Tension et cisaillement transversaux : $\mu(x) \cdot \omega_B^2(x)$
- Tension et cisaillement longitudinaux : $\mu(x) \cdot c_B^2(x)$
- Amortissement propre de la membrane et milieu visqueux dans lequel elle est baignée : $\mu(x) \cdot \omega_B(x) / Q_B$

Posons $g_B(x) = (\rho c / \mu_0) \cdot e^{-(\alpha+\beta) \cdot x}$ pour simplifier le second membre de l'équation, nous obtenons :

$$\frac{\partial^2 y}{\partial t^2} - c_B^2(x) \cdot \frac{\partial^2 y}{\partial x^2} + \frac{\omega_B}{Q_B}(x) \cdot \frac{\partial y}{\partial t} + \omega_B^2(x) \cdot y = g_B(x) \cdot s'(t)$$

Avec les mêmes conditions initiales et aux limites

Résolution numérique

Cette équation peut être résolue par la méthode des différences finies, en découpant la membrane en petits éléments δx et en échantillonnant le temps δt . Les points d'échantillonnage spatiaux sont notés $(x_i; i=0, n)$ et le signal temporel $(s^j; j=0, m)$. Les valeurs discrètes de l'amplitude y sont alors y_i^j .

Il existe plusieurs schémas possibles de décomposition des dérivées mais tous ne sont pas stables et convergents. La méthode implicite des « pivots » ci-dessous est toujours stable quels que soient les pas d'échantillonnage δx et δt – notons toutefois que si $c_B = 0$ il faut changer de schéma de résolution.

Posons

$$A_i = 2e^{-\frac{\omega_i}{2Q_i}\delta t} \cdot \cos(\omega_i\delta t) \cdot C_i ; B_i = -e^{-\frac{\omega_i}{Q_i}\delta t} \cdot C_i ; C_i = \frac{1}{c_{Bi}^2} \left(\frac{\delta x}{\delta t}\right)^2 ; E_i = \frac{1}{2+C_i-E_{i-1}}$$

Conditions aux limites

$$E_0 = 0, F_0 = 0, y_0 = y_n = 0$$

Conditions initiales

Pour $i = 1$ à n

$$y_i^0 = 0, y_i^{-1} = 0, s^0 = 0$$

Itération

Pour $j = 1$ à $j = m$ faire

$$\text{Pour } i = 1 \text{ à } i = n-1 \text{ faire } F_i = \left[g_i \cdot C_i \cdot (s^j - s^{j-1}) + A_i \cdot y_i^{j-1} + B_i \cdot y_i^{j-2} + F_{i-1} \right] \cdot E_i$$

Fin-pour

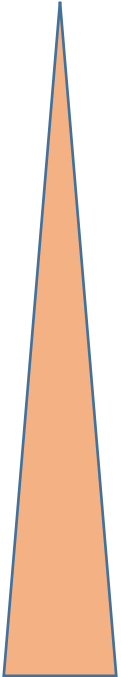
$$\text{Pour } i = n-1 \text{ à } i = 1 \text{ faire } y_i^j = E_i \cdot y_{i+1}^j + F_i$$

Fin-pour

Fin-pour

Analyse de la phrase « Raoul gambade »

Base

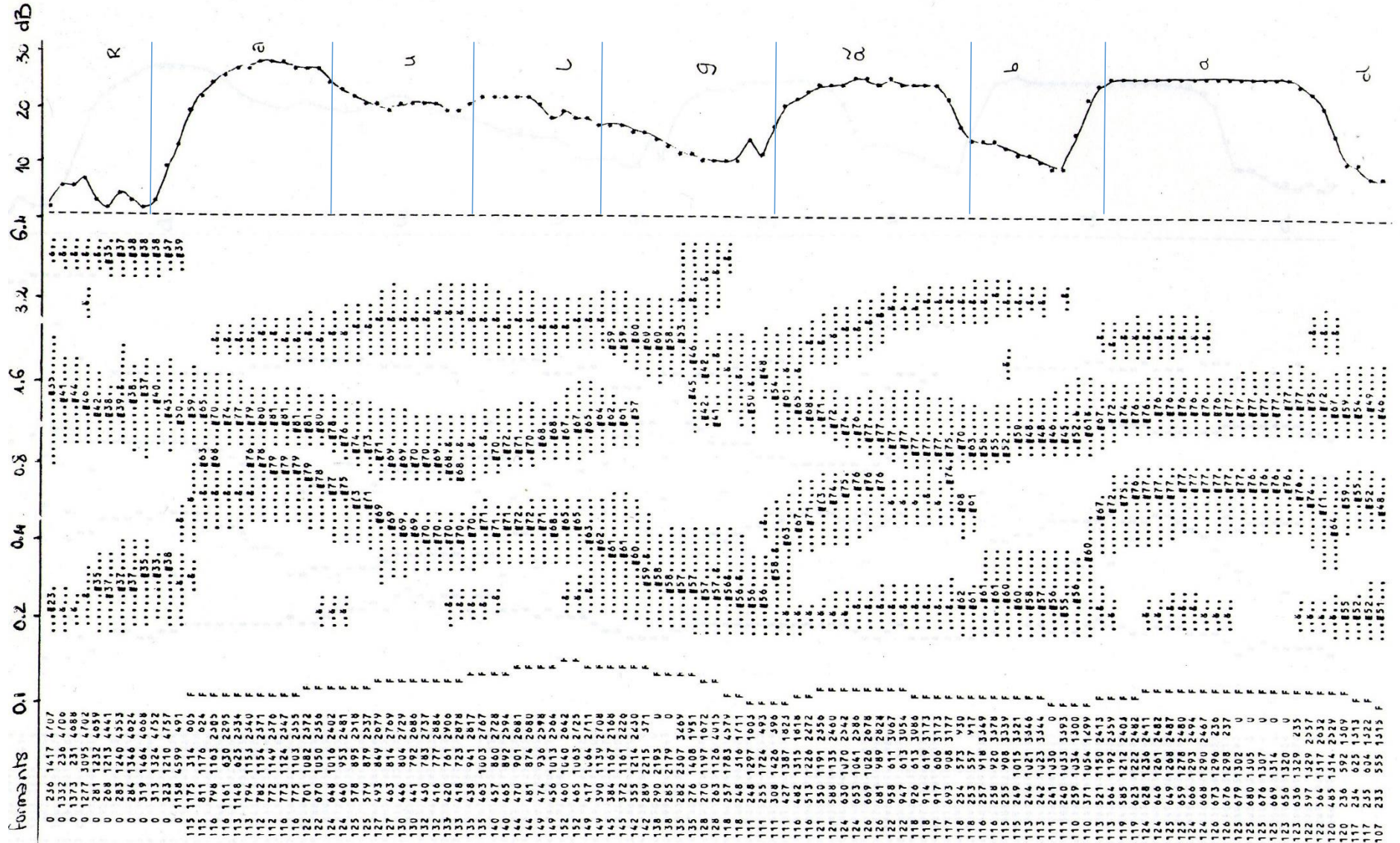


Apex

Intensité

Sonagramme
Cochléaire

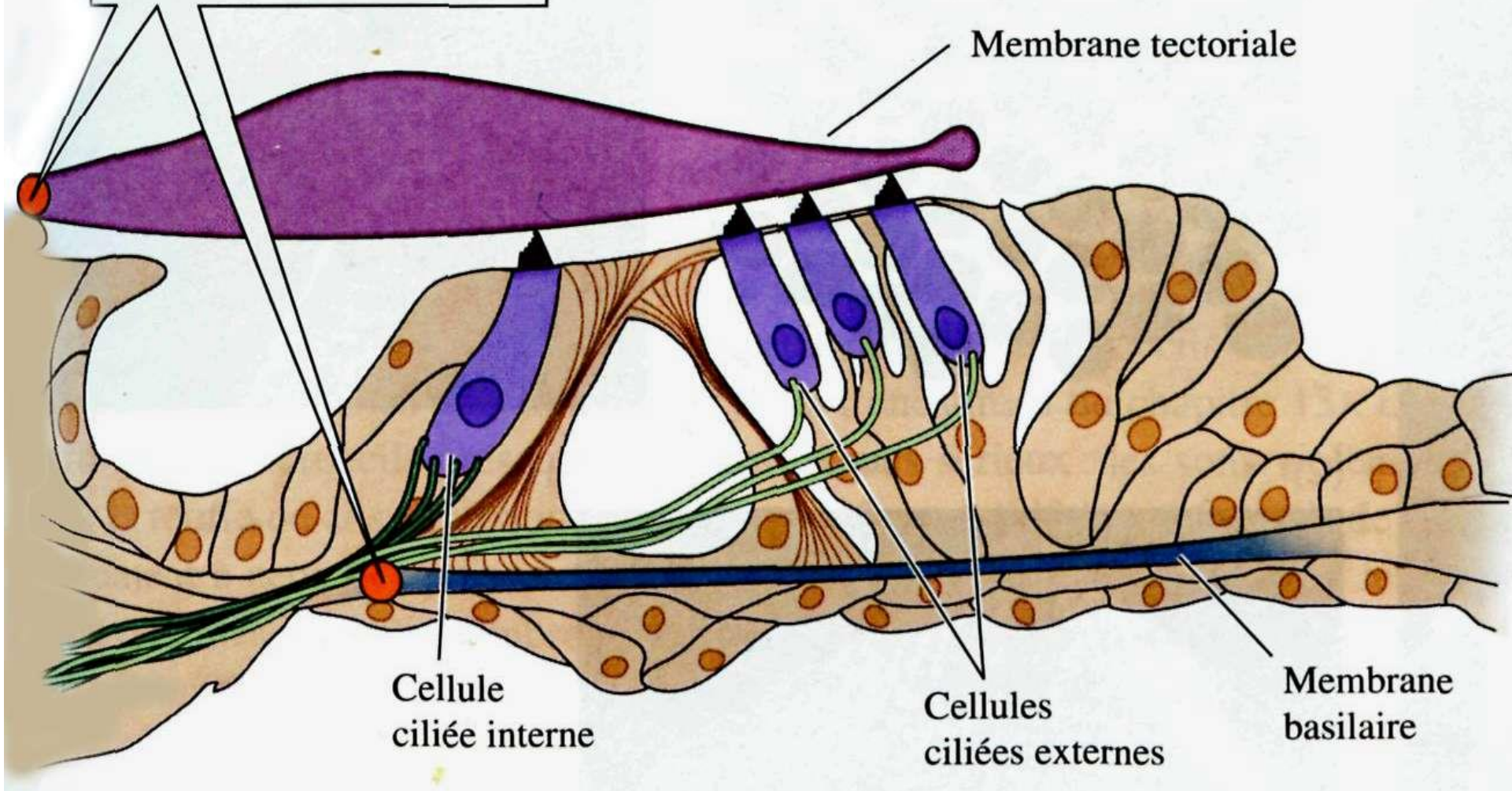
Prosodie



(A) Position de repos

Organe de Corti

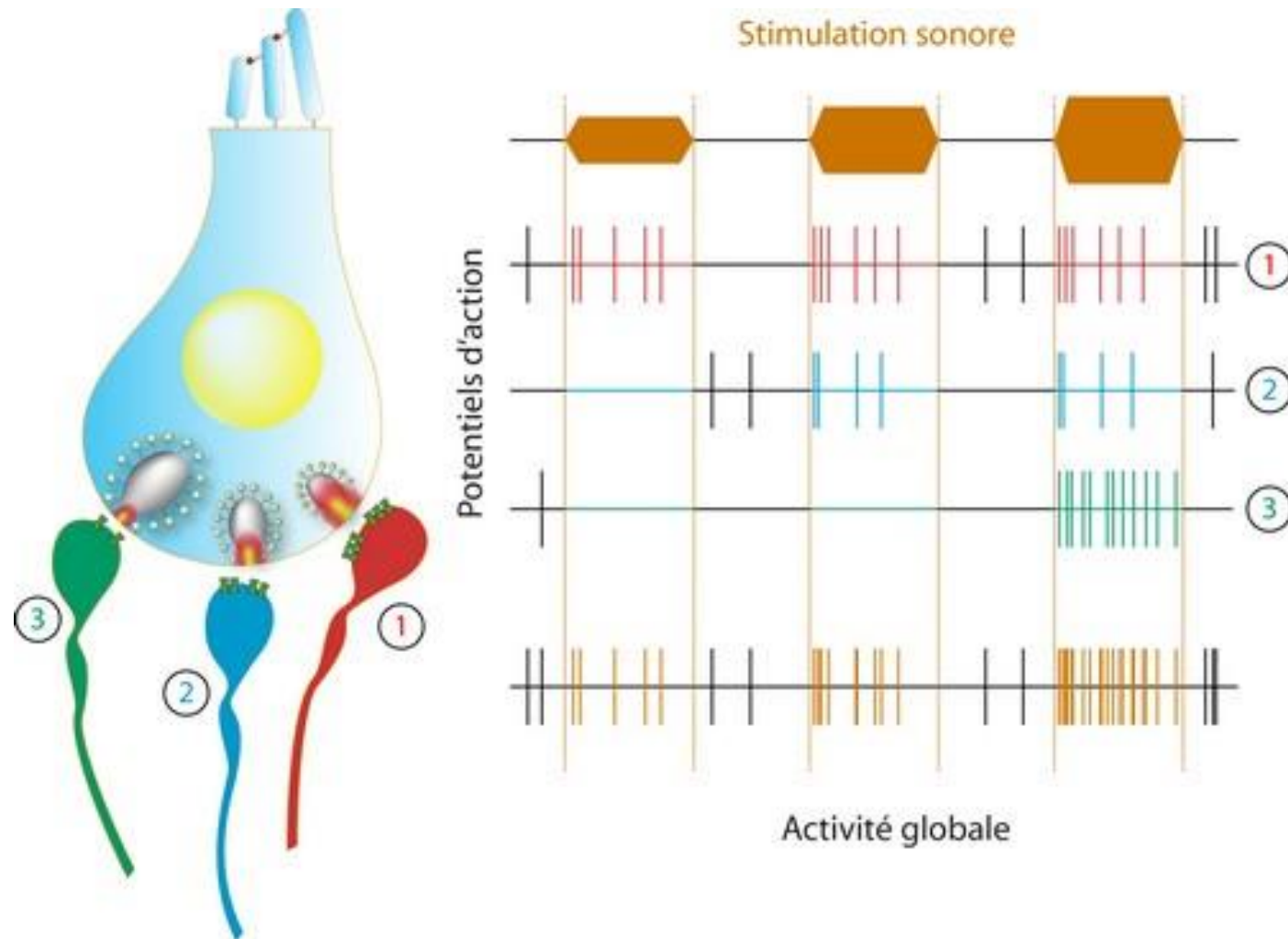
Les points de pivotement
des membranes tectoriale
et basilaire sont décalés



Le fonctionnement de l'organe de Corti, pour un son de faible intensité (parole par exemple) peut schématiquement se résumer en 5 phases :

- (1) Les vibrations sonores transmises à la périlymphe font onduler la membrane basilaire vers le haut et le bas. La tonotopie passive (onde propagée) mobilise la membrane basilaire de la base (sons aigus) à l'apex (sons graves) de la cochlée.
- (2) Les stéréocils des CCE (cellules ciliées externes), 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^+)
- (3) 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)
- (4) La CCI (cellule ciliée externe) est excitée, probablement par un contact direct avec la bande de Hensen de la membrane tectoriale.
- (5) La synapse entre CCI et fibre du nerf auditif est activée et un message est envoyé au cerveau par un double codage en intensité et en fréquence.

Codage impulsionnel par les cellules ciliées et les neurones



La modélisation du traitement du signal des cellules ciliées

1. Les CCE jouent un rôle de filtre sélectif local (tonotopie active) qui se superpose à celui de la membrane basilaire

$$\frac{d^2 \sigma_i}{dt^2} + \frac{\omega_i}{Q_i} \cdot \frac{d\sigma_i}{dt} + \omega_i^2 \cdot \sigma_i = y(x_i, t)$$

Avec

i numéro de la cellule attachée au point x_i de la membrane basilaire

σ_i signal de sortie amplifié de la membrane basilaire

$\omega_i = 2\pi F_i$ avec F_i fréquence caractéristique de la cellule i qui est le même que celle de la fréquence de résonance de la membrane basilaire au même point

Q_i = sélectivité de la cellule i (beaucoup plus importante que celle de la membrane basilaire au même point)

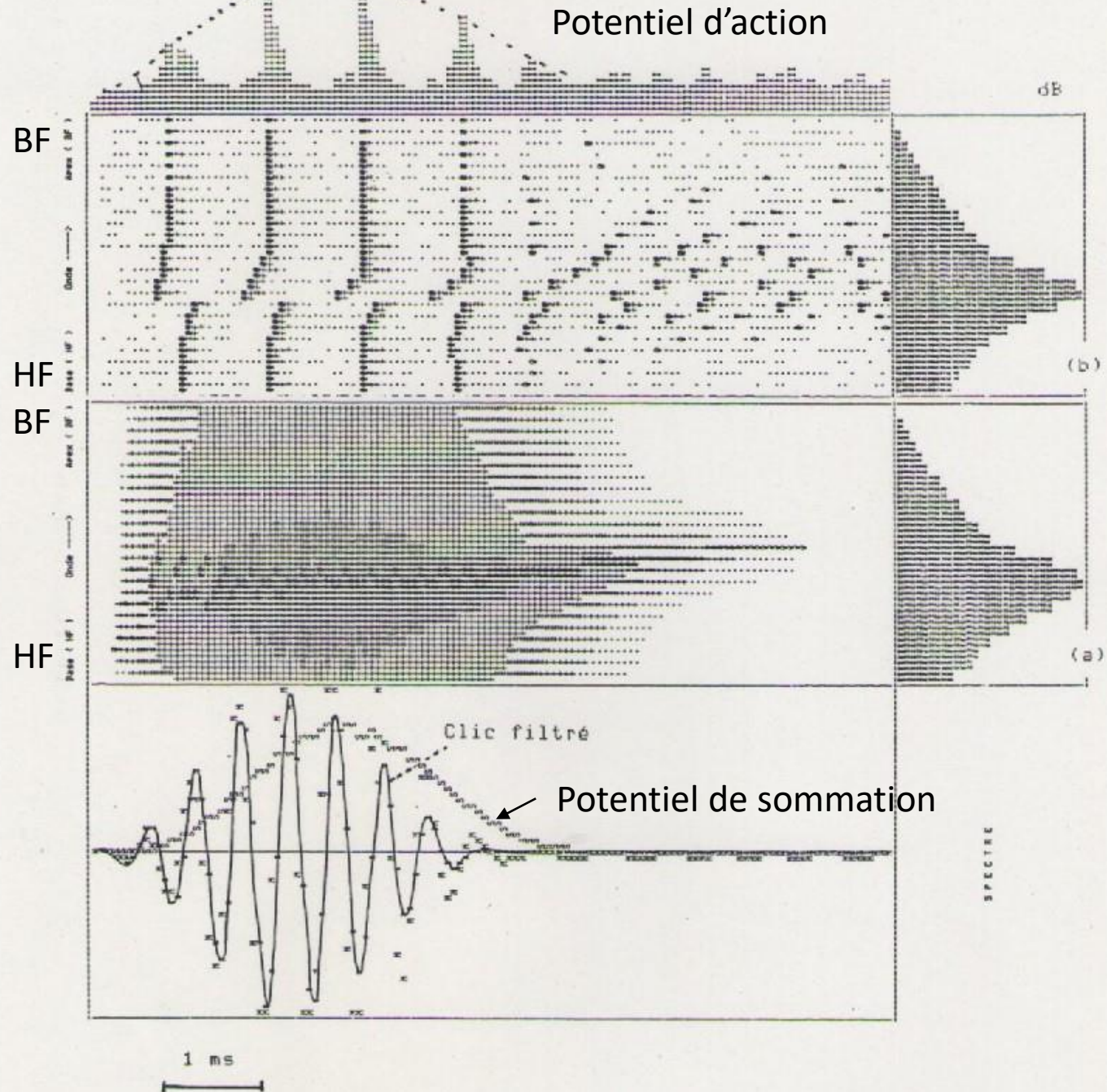
1. Les CCI envoient un message au cerveau par un double codage en intensité et en fréquence. On montre que le codage en fréquence convient mieux aux graves et le codage en intensité convient mieux aux aigus. Le décalage de phase entre les deux oreilles qui permet la localisation des sons est plus précis par un codage en fréquence. Une mesure de la différence des spectres contribue également à cette localisation. La modélisation des CCE se fait par un calcul de décharge des impulsions émises proportionnellement (ou logarithmiquement) à la fréquence ou à l'intensité. Ce codage est une mise en forme adaptée au fonctionnement des neurones mais n'apporte rien de particulier sur le traitement de l'information proprement dit.
2. Le mécanisme d'inhibition latérale favorise l'émission des cellules dont la fréquence caractéristique (FC) est accordée au signal. Ce mécanisme est facile à modéliser : il suffit de bloquer les émissions des cellules qui se trouvent en dehors des zones de vibration maximales de la membrane basilaire.
3. Le système efférent des cellules fonctionne comme mécanisme de protection aux fortes intensités (à la manière du réflexe stapédien) en opérant une limitation des émissions des impulsions le long des fibres.

Réponses à un clic filtré de 2 kHz

(a) Codage en intensité, dans ce cas la zone de décharge maximale se trouve autour de la zone 2 kHz

(b) Codage en fréquence, dans ce cas les fibres se synchronisent, ce que l'on voit bien sur le potentiel d'action (somme de toutes les impulsions)

(c) Le potentiel de sommation (toutes les fibres) épouse l'enveloppe du potentiel d'action

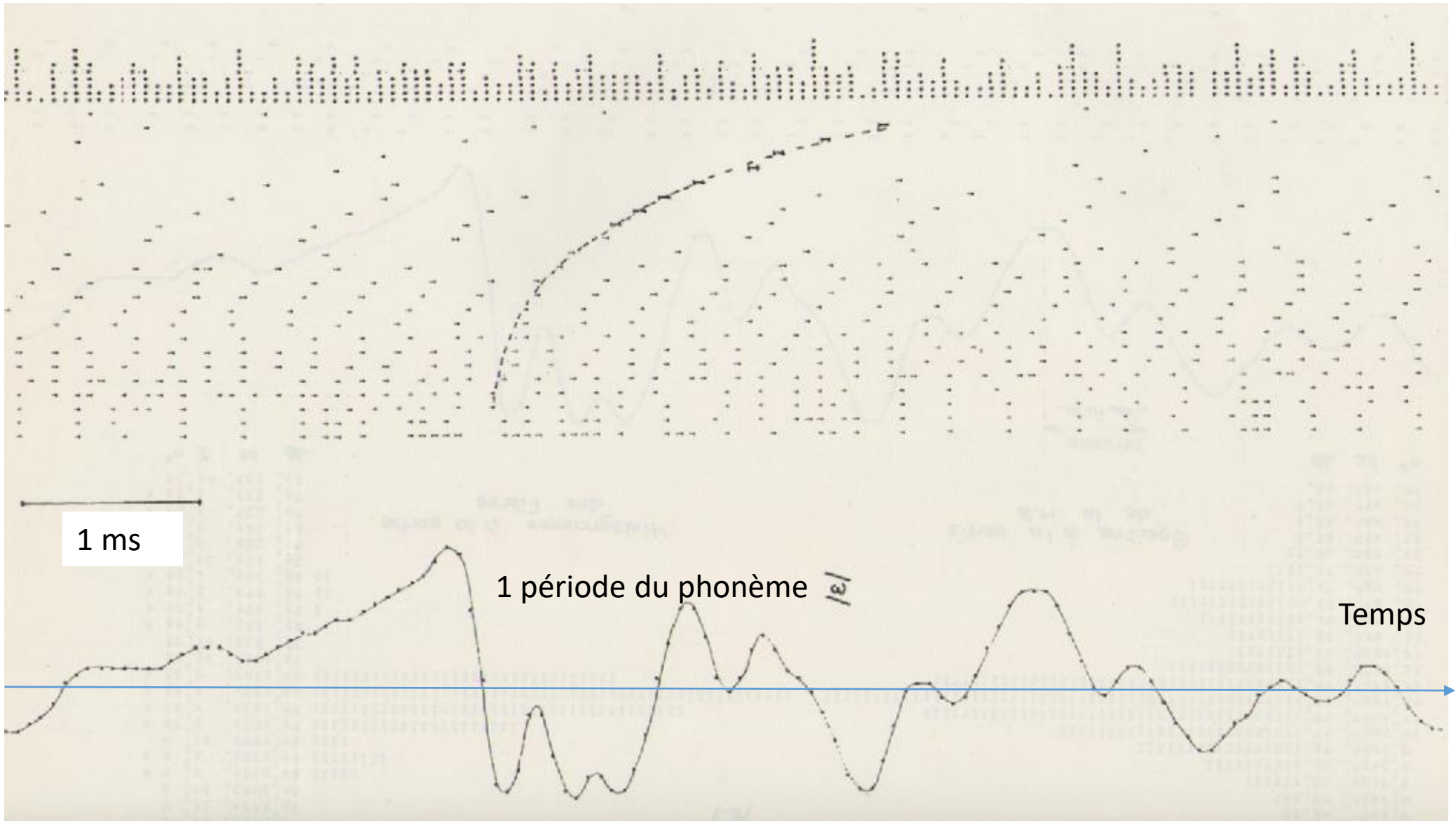


Son de parole

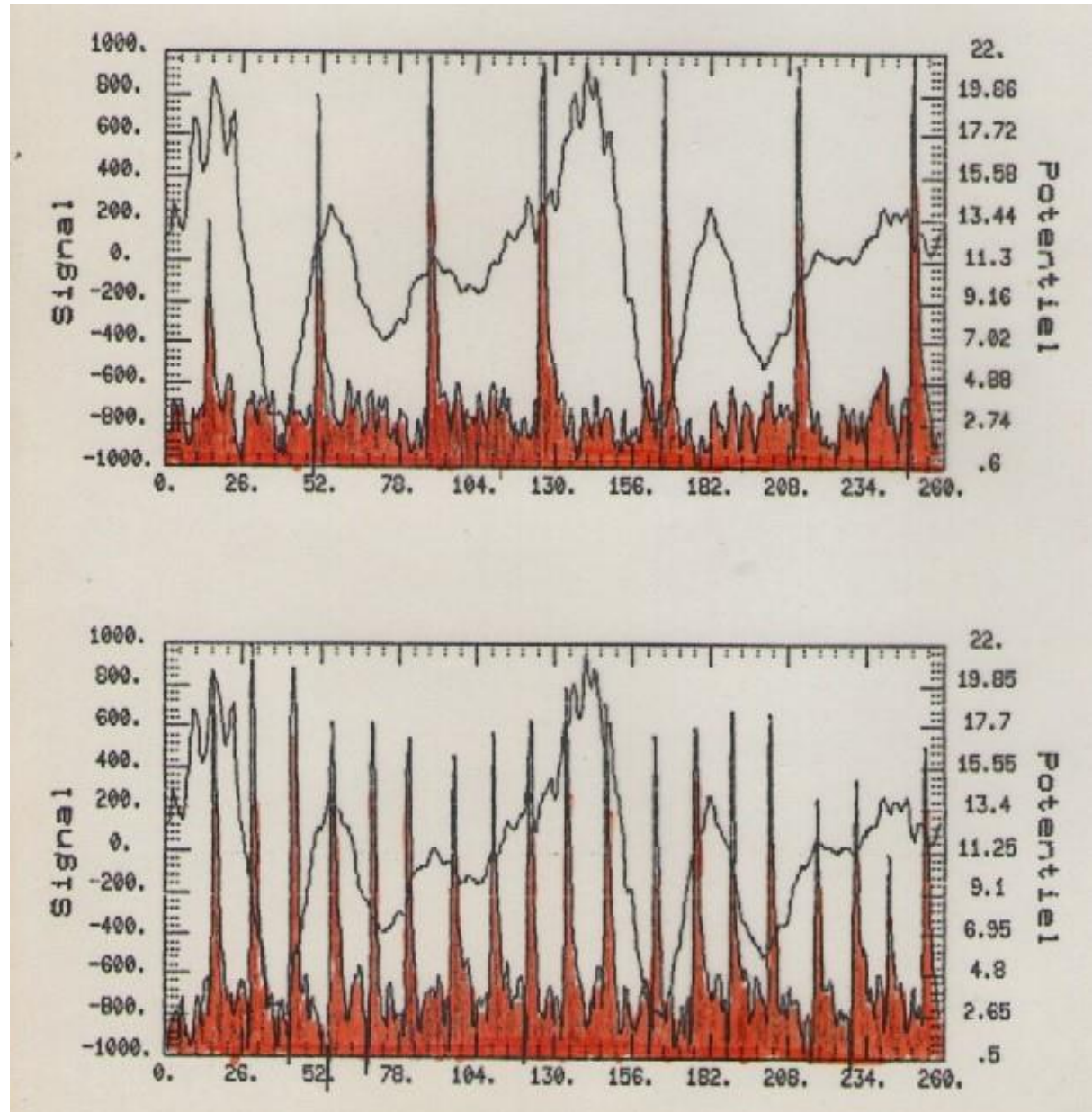
Potentiel d'action

Impulsions de quelques cellules ciliées

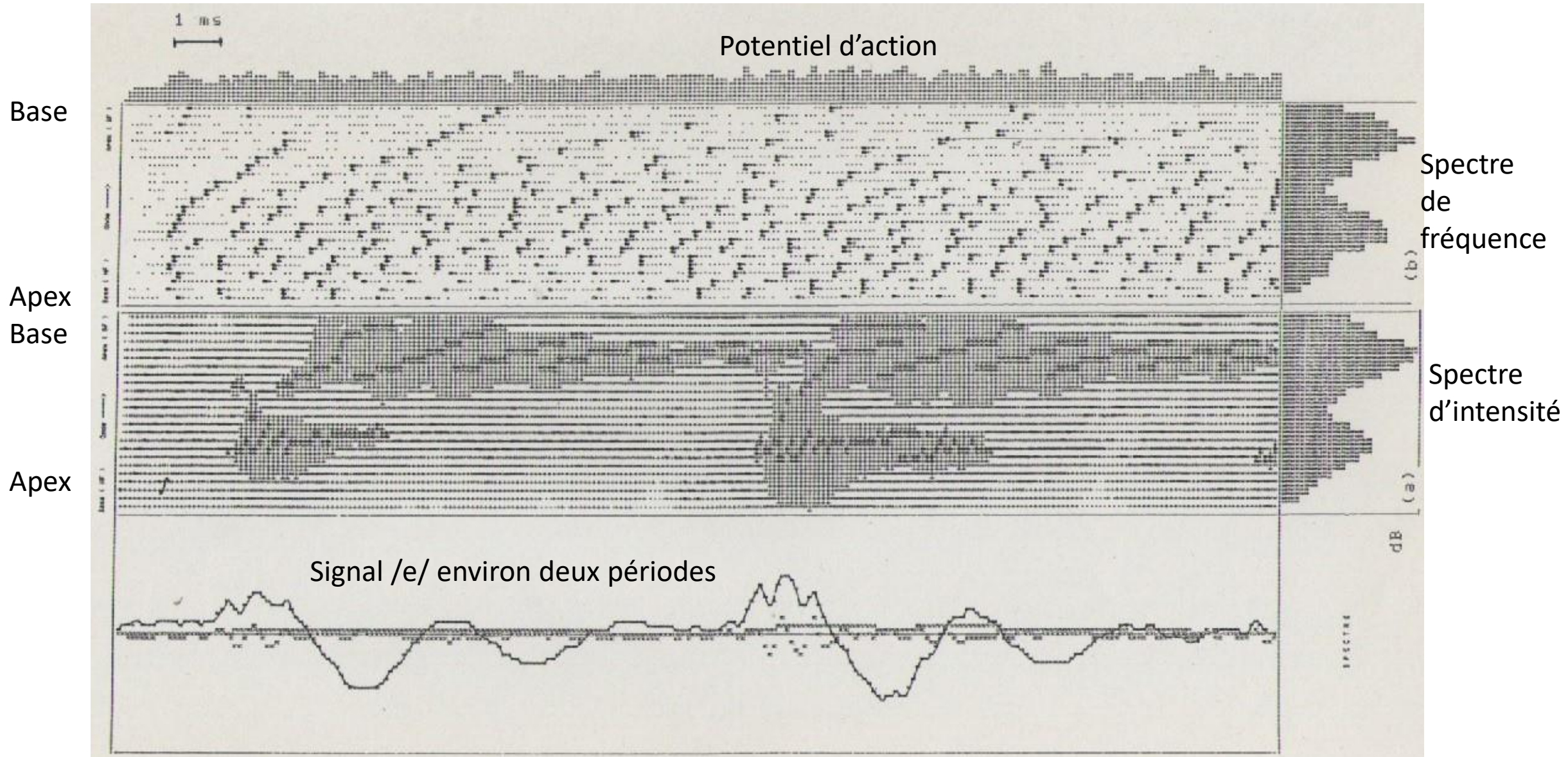
Signal acoustique



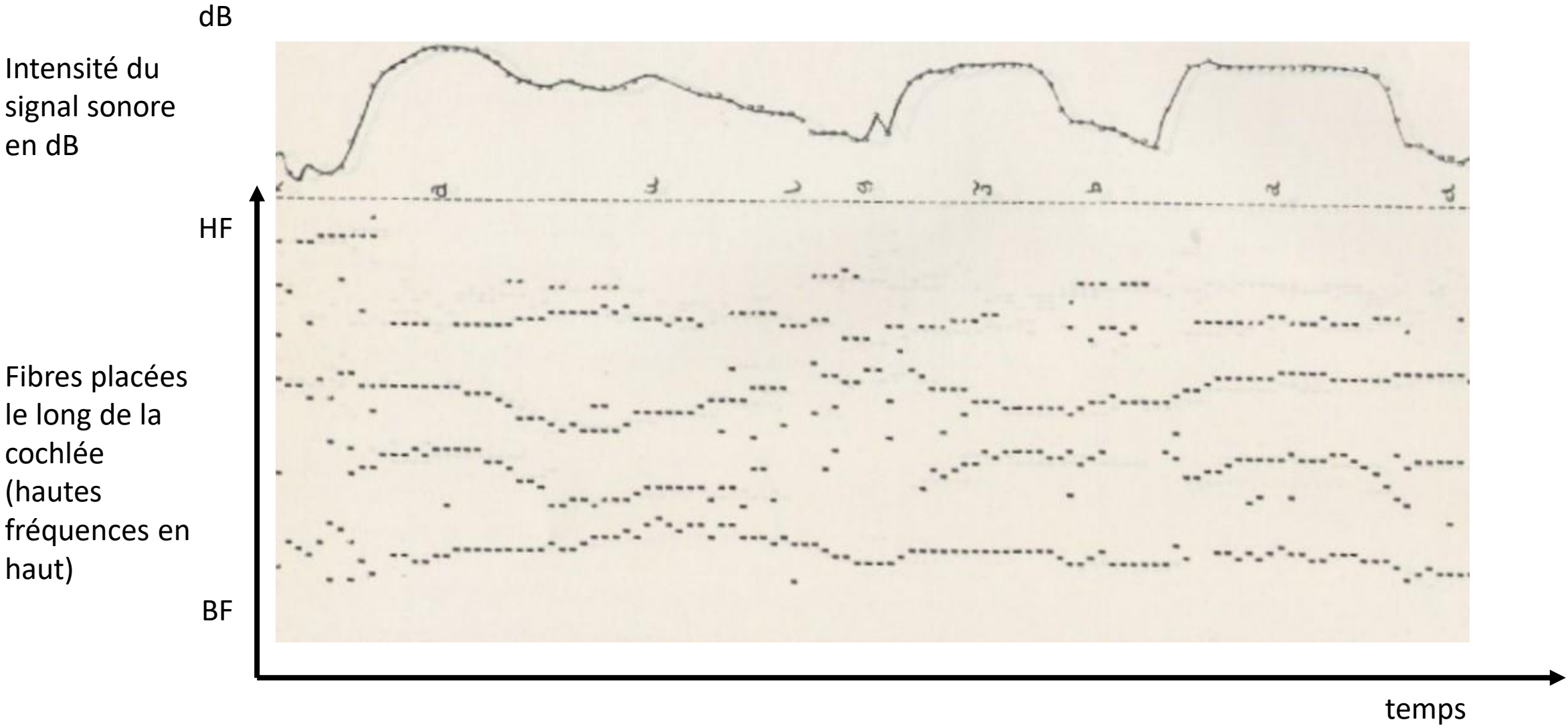
Réponse détaillée de deux fibres à deux périodes du phonème /e/ (signal en arrière-plan). La fibre du haut est accordée sur le 1^{er} formant, la fibre du bas sur le 2^{ème} formant.



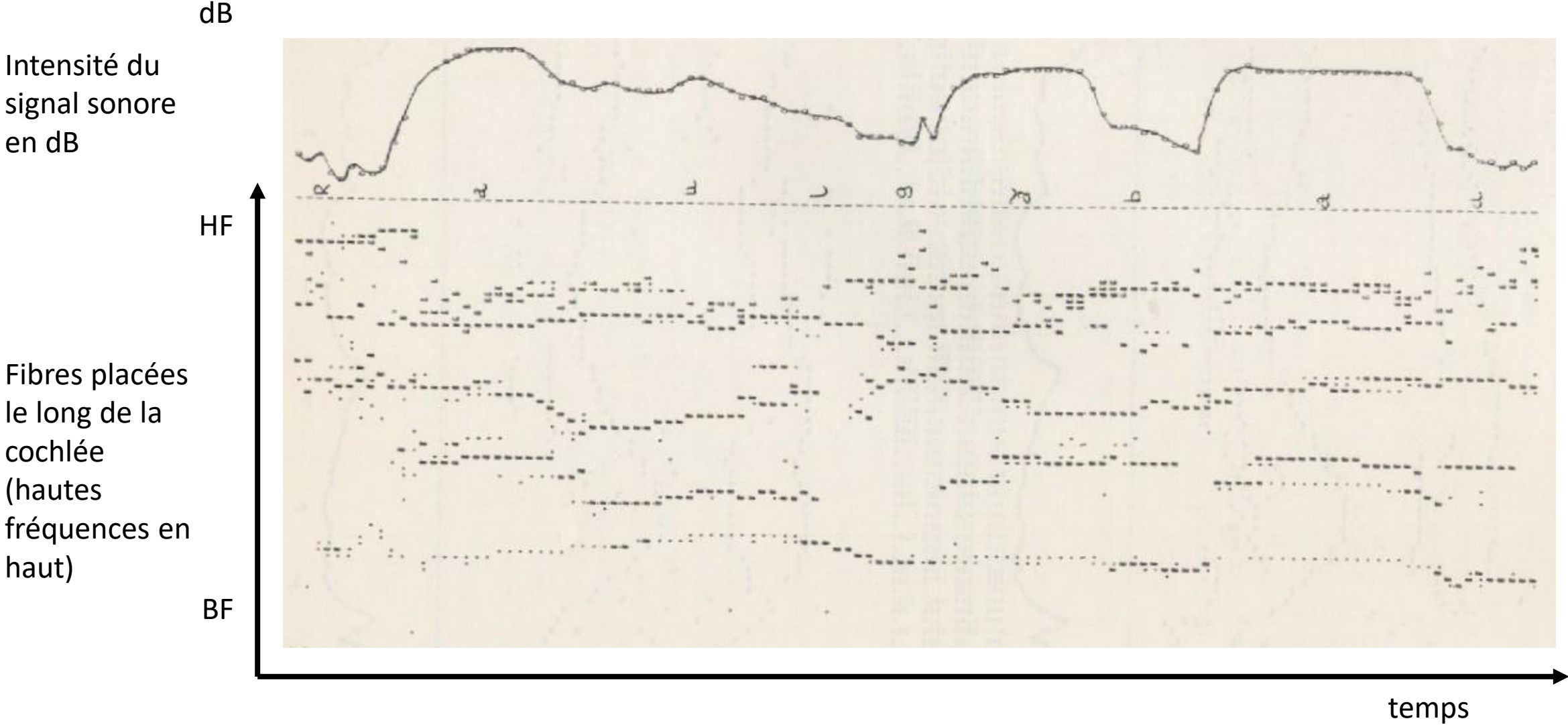
Codage en intensité (a) et codage en fréquence (b) d'un son de voyelle /e/



Obtention d'un neurogramme pour la phrase « Raoul gambade »
Codage en fréquence (et projection tonotopique)



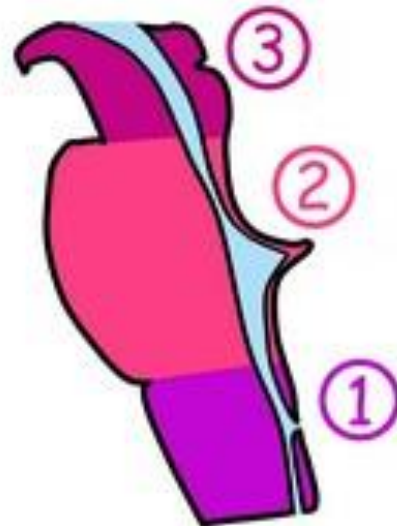
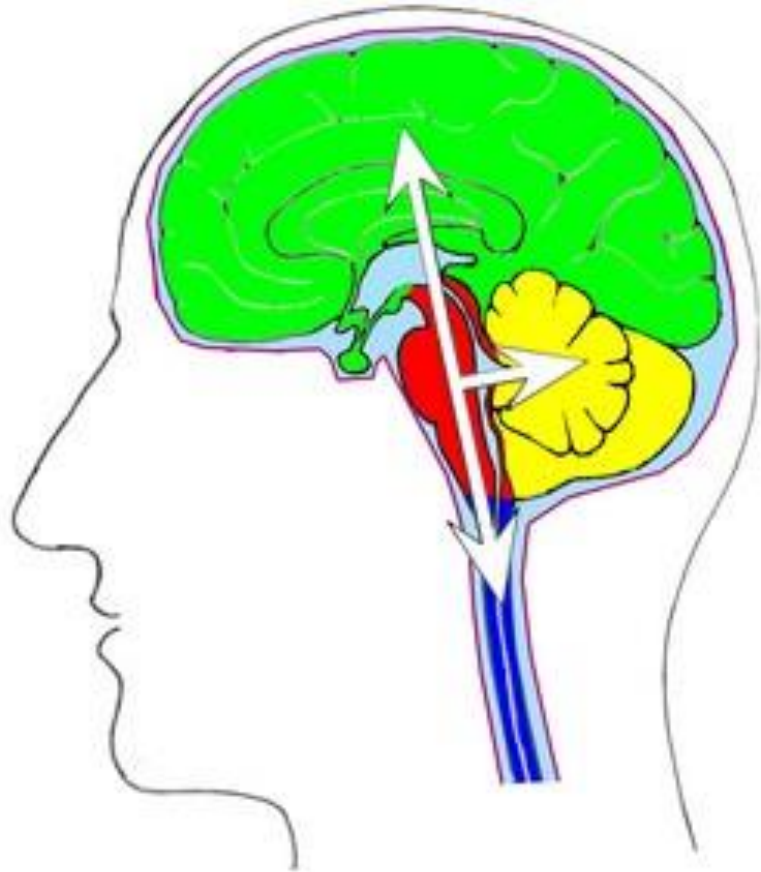
Obtention d'un neurogramme pour la phrase « Raoul gambade »
Codage en intensité (et projection tonotopique)



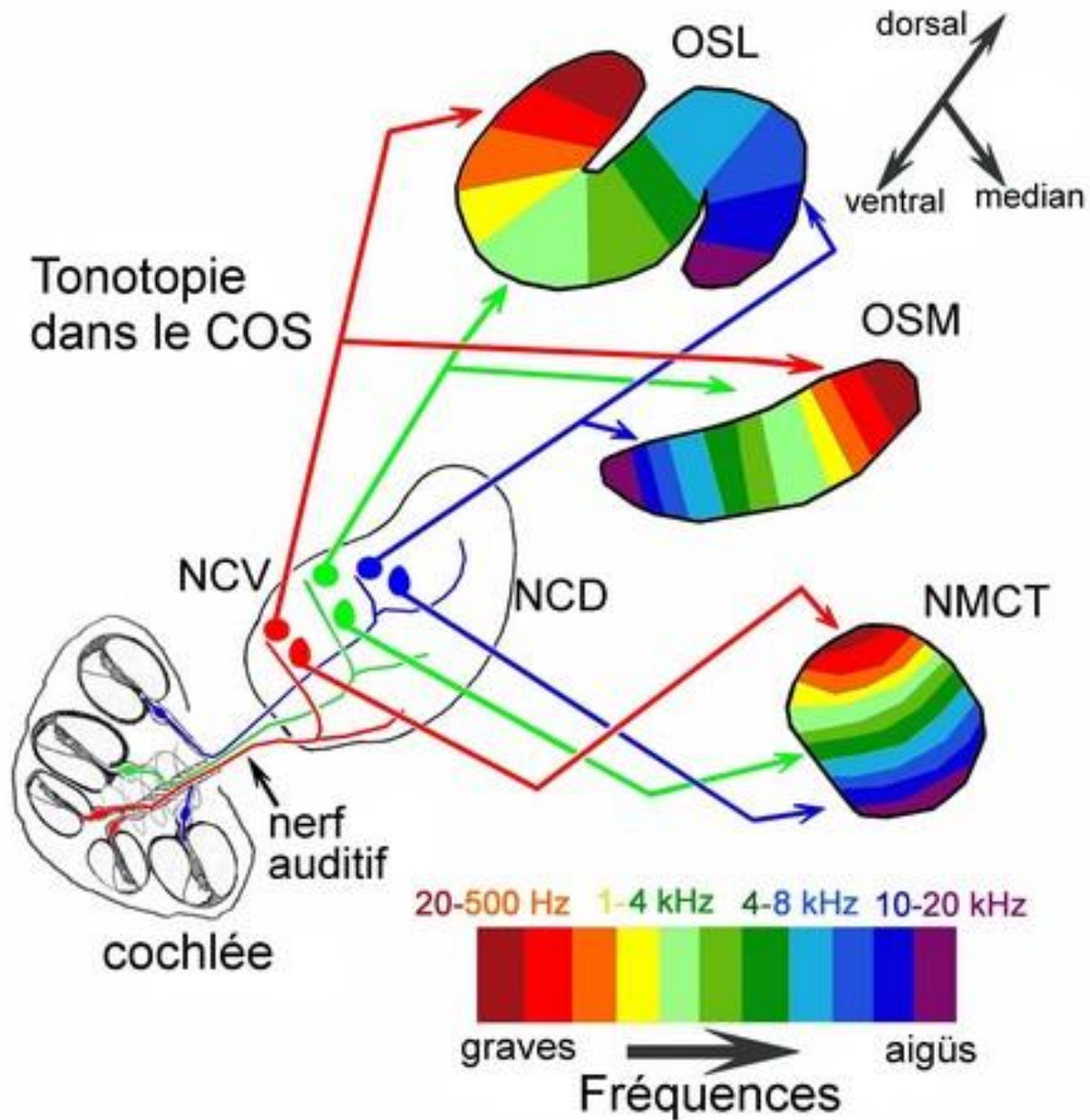
L'oreille

Neurophysiologie : de l'oreille interne au cerveau

Le tronc cérébral assure la liaison entre la moelle épinière (bleu) et le cerveau (vert). Il dérive des trois premières vésicules cérébrales : myélencéphale, qui donnera le bulbe rachidien (1), le métencéphale, qui donnera la pont (2) et le mésencéphale (3). Il est aussi le passage obligé entre cerveau et cervelet (jaune).



Le nerf auditif aboutit dans le bulbe rachidien

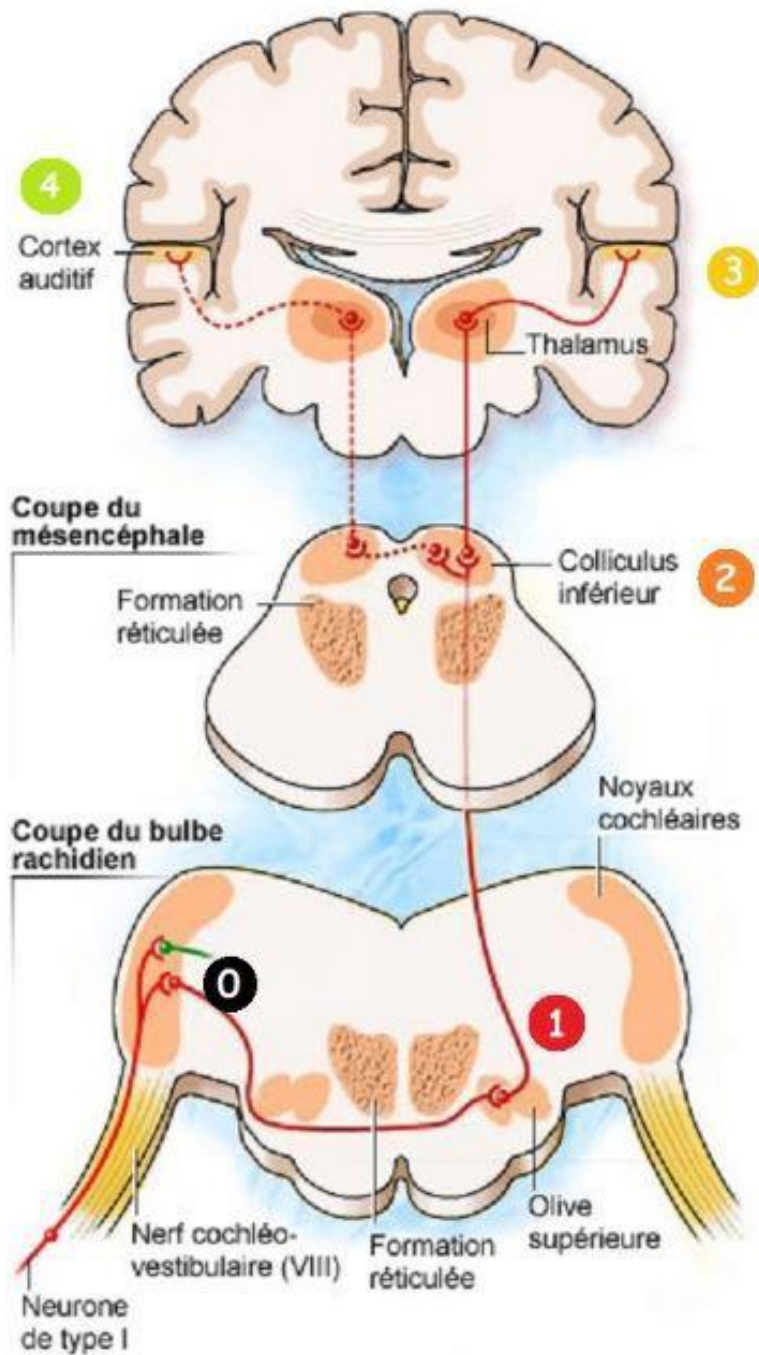


Le complexe olivaire supérieur (COS) : Un premier centre d'intégration auditive

Les neurones du ganglion spiral (cochlée) ont des projections tonotopiques dichotomiques sur les noyaux cochléaires (NCV= Noyau cochléaire ventral; NCD = noyau cochléaire dorsal).

Les neurones sphériques du NCV envoient des projections à l'olive supérieure latérale (OSL) et médiane (OSM) du COS, alors que les neurones globulaires du NCV font des contacts avec les neurones globulaires du NMCT (noyau médian du corps trapézoïde).

Les 3 noyaux du COS montrent une distribution tonotopique très typique : avec les fréquences graves dans les aires dorsales ou latérales et les fréquences aiguës dans les aires plus ventrales ou internes.



Cortex auditif : Le son est transcrit pour être enregistré dans la mémoire

Thalamus : Le cerveau identifie ce qu'est le son et prépare une action (réponse, mouvement, etc)

Colliculus inférieur : Le son est localisé dans l'espace et les relais nerveux se divisent en deux chemins

Noyaux cochléaires et Olive supérieure : Le signal nerveux est décodé, le cerveau identifie les paramètres de l'onde sonore : niveau, fréquence, durée.

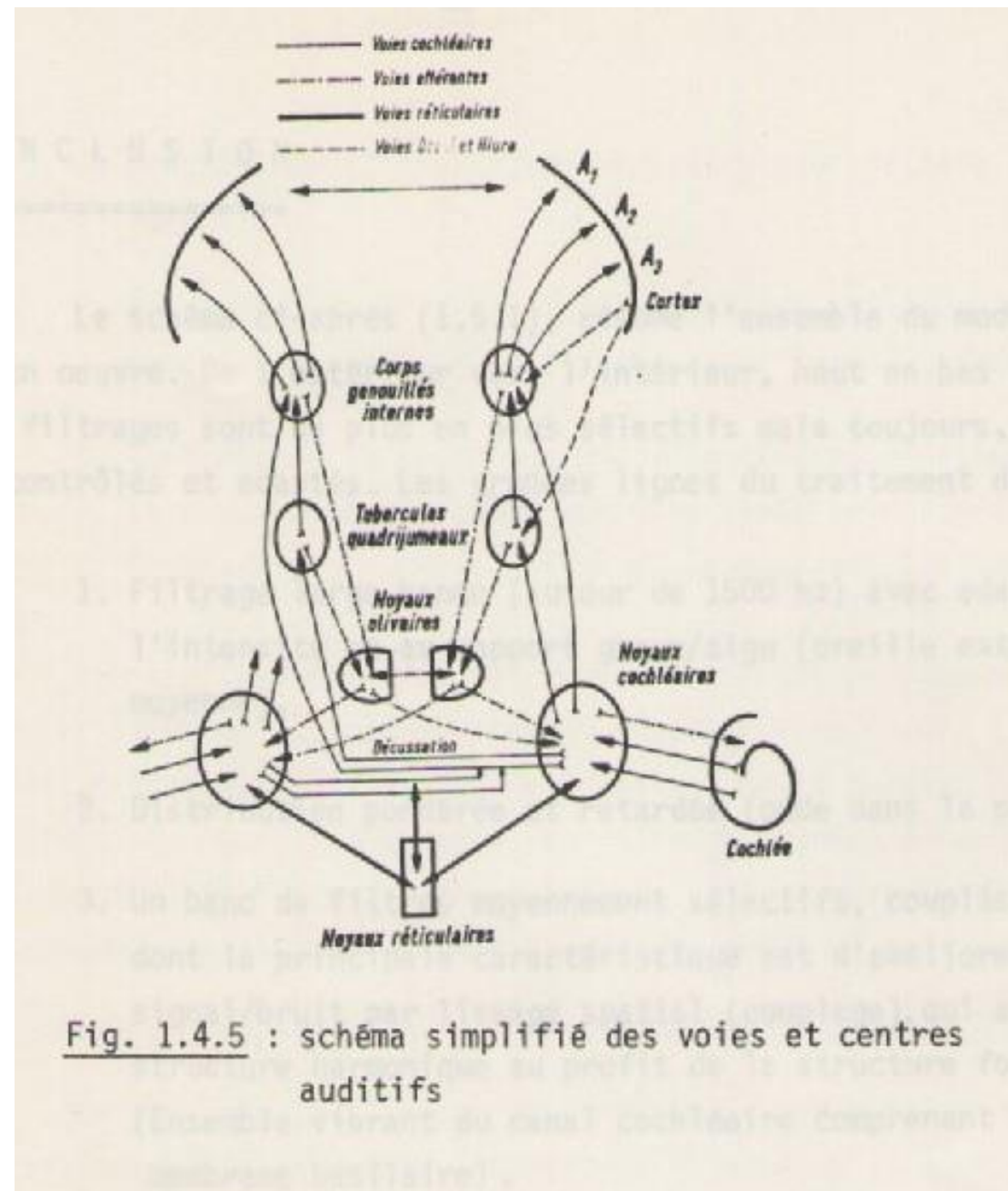
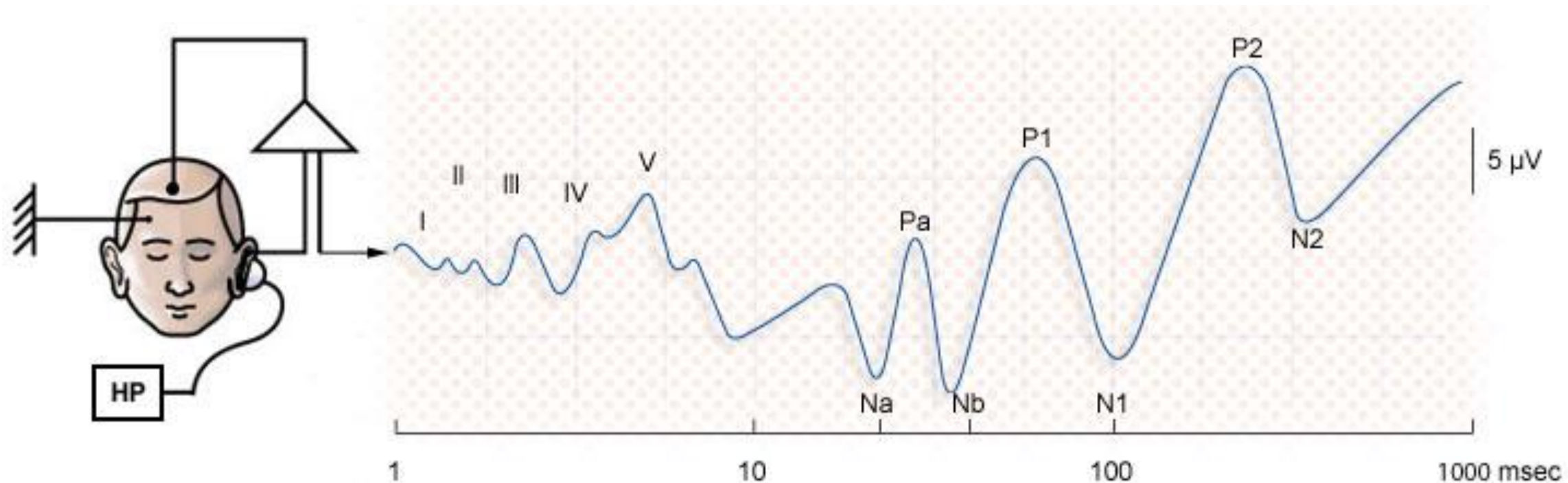


Fig. 1.4.5 : schéma simplifié des voies et centres auditifs

Les potentiels évoqués auditifs



Nerf auditif et tronc cérébral

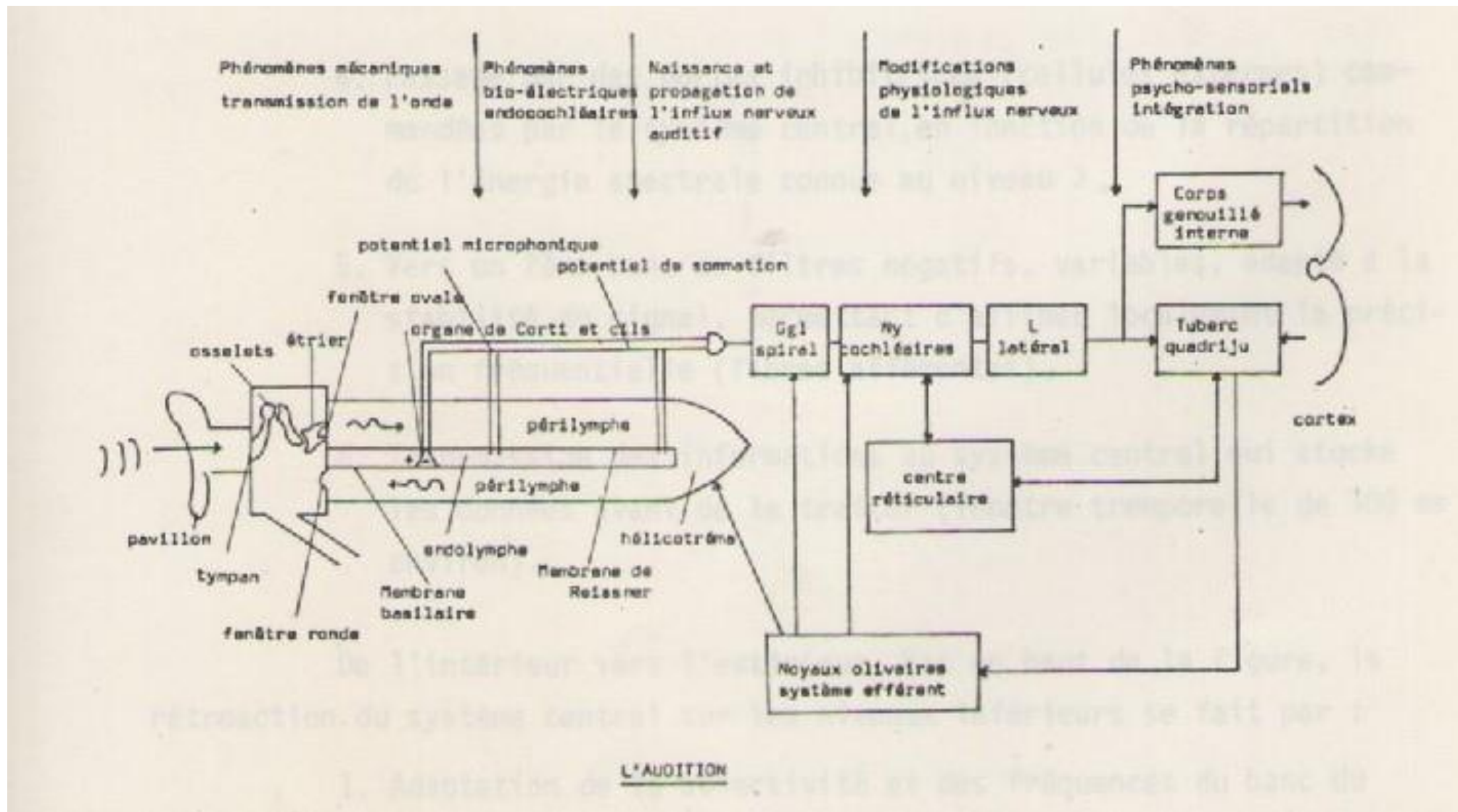
- nerf auditif = onde I
- noyaux cochléaires = onde II
- olive supérieure = onde III
- lemnisque latéral = onde IV
- colliculus inférieur = onde V

Thalamus et cortex

Intégration comportementale de l'information auditive



Schéma simplifié pour les fonctions auditives de l'oreille



Centres nerveux : noyaux olivaires, lobes latéraux, corps genouillés, etc.

Double codage des CCI

Oreilles externe
et moyenne

Signal Acoustique

Membrane basilaire
Et amplification par les CCE

Réseaux de neurones
intermédiaires

Broca

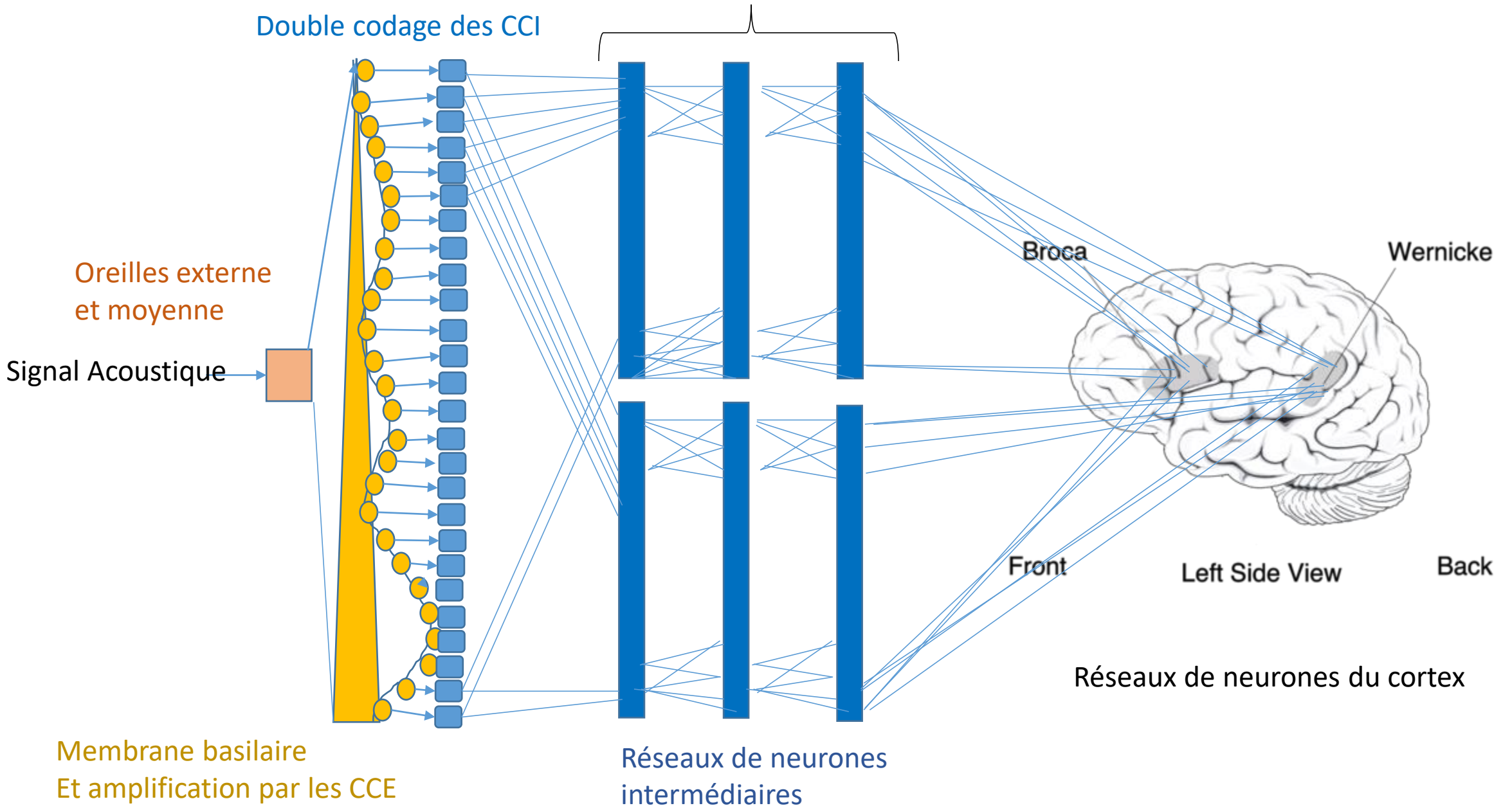
Wernicke

Front

Left Side View

Back

Réseaux de neurones du cortex

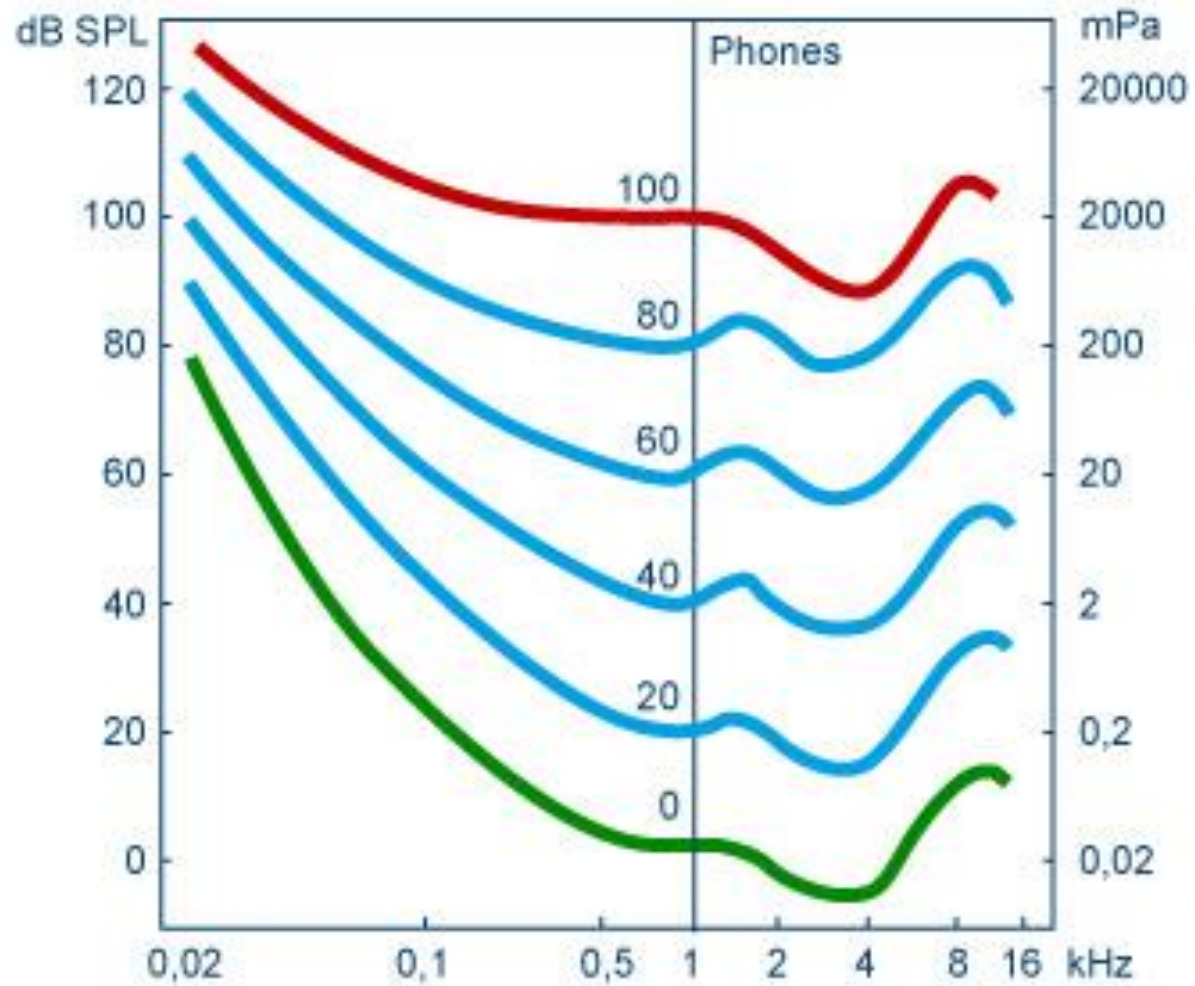
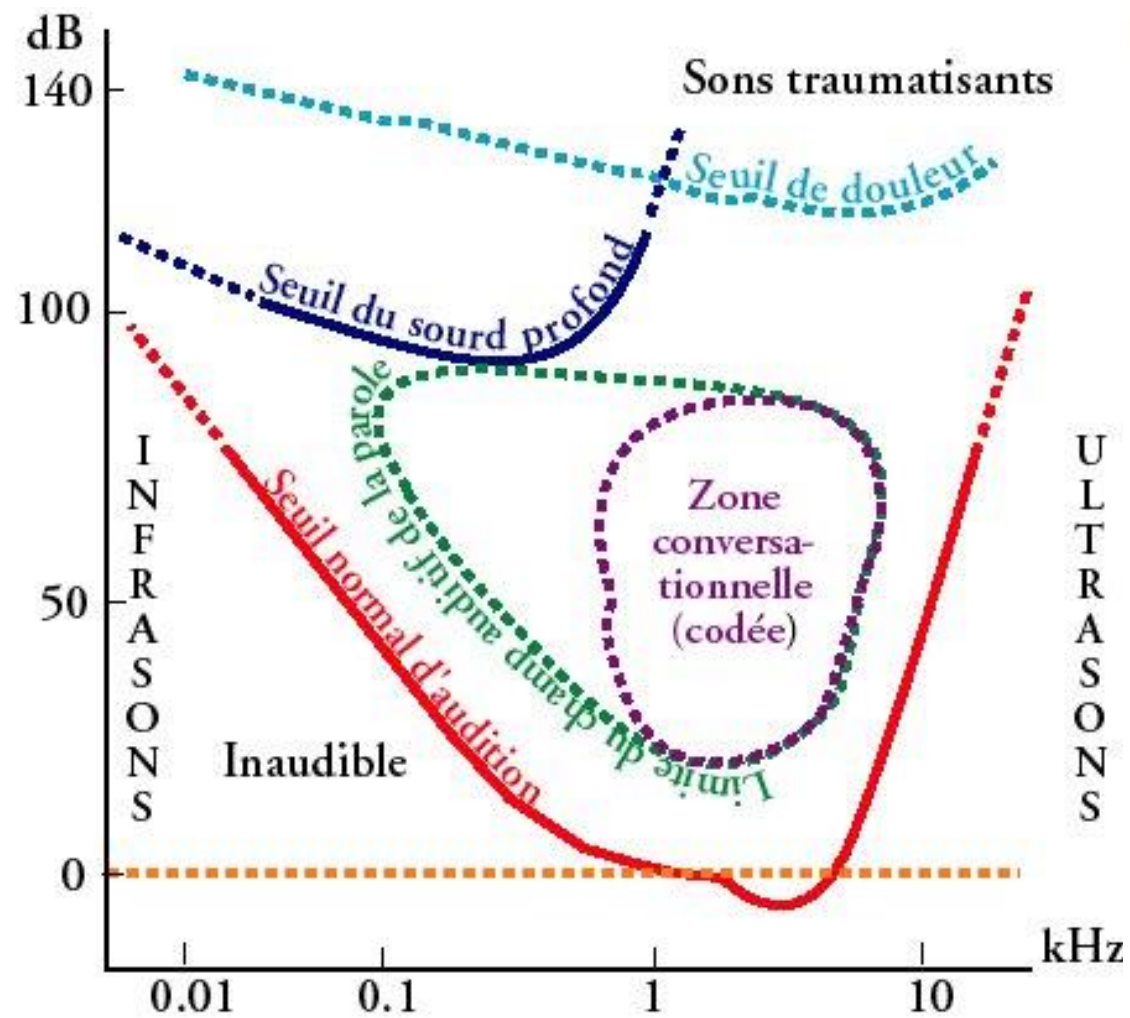


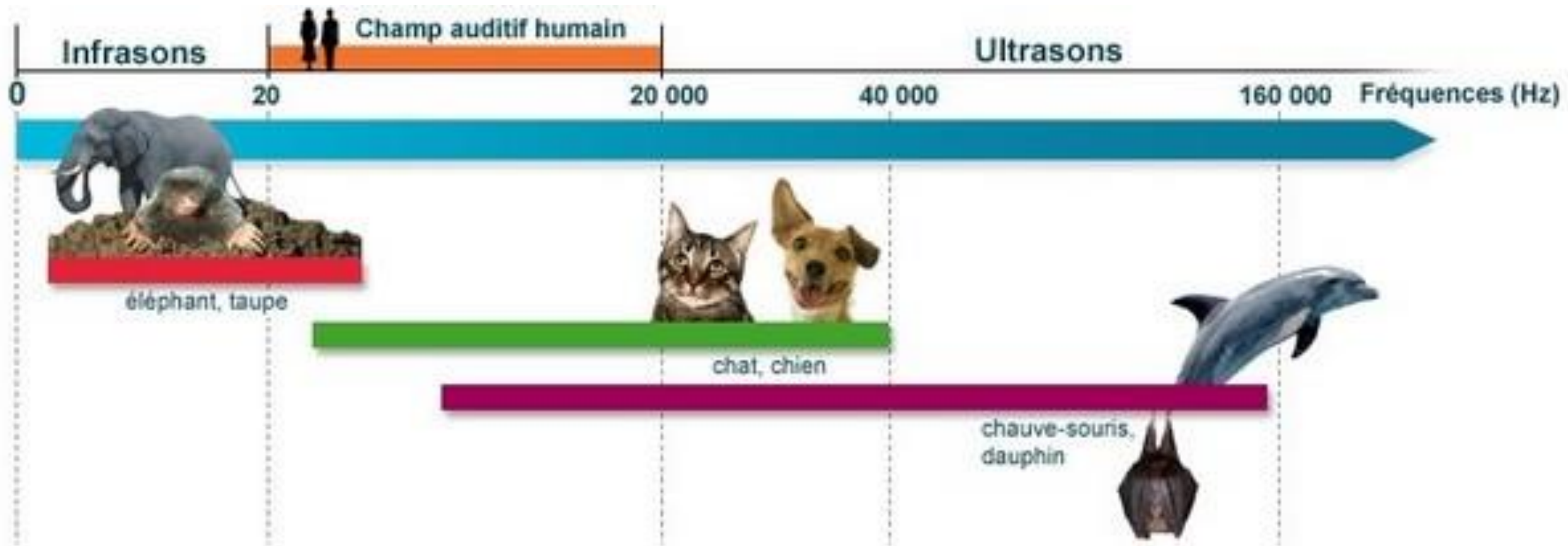
L'audition – courbes de sensibilité humaine et animale

Perception du son

Perception de l'intensité

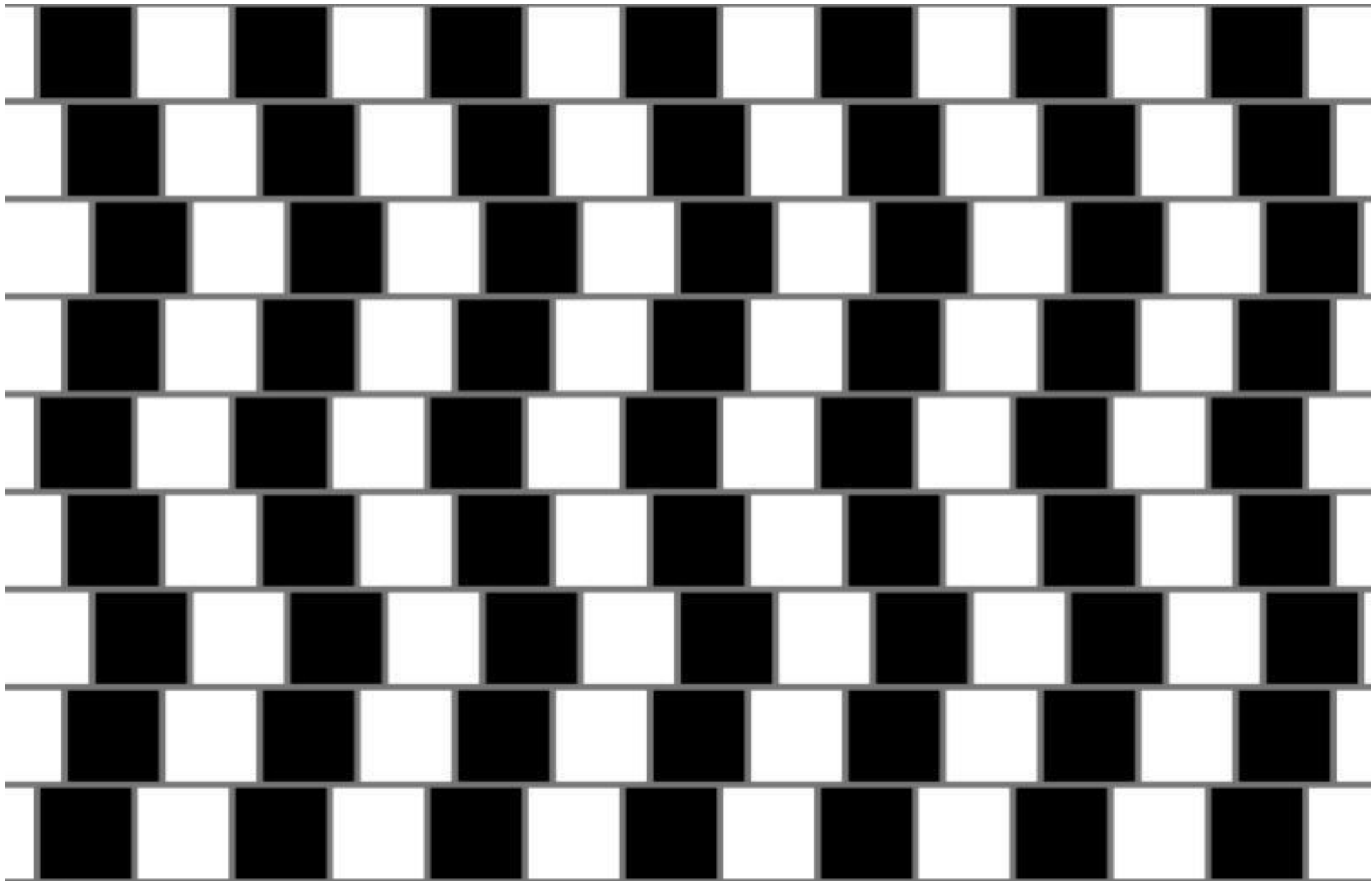


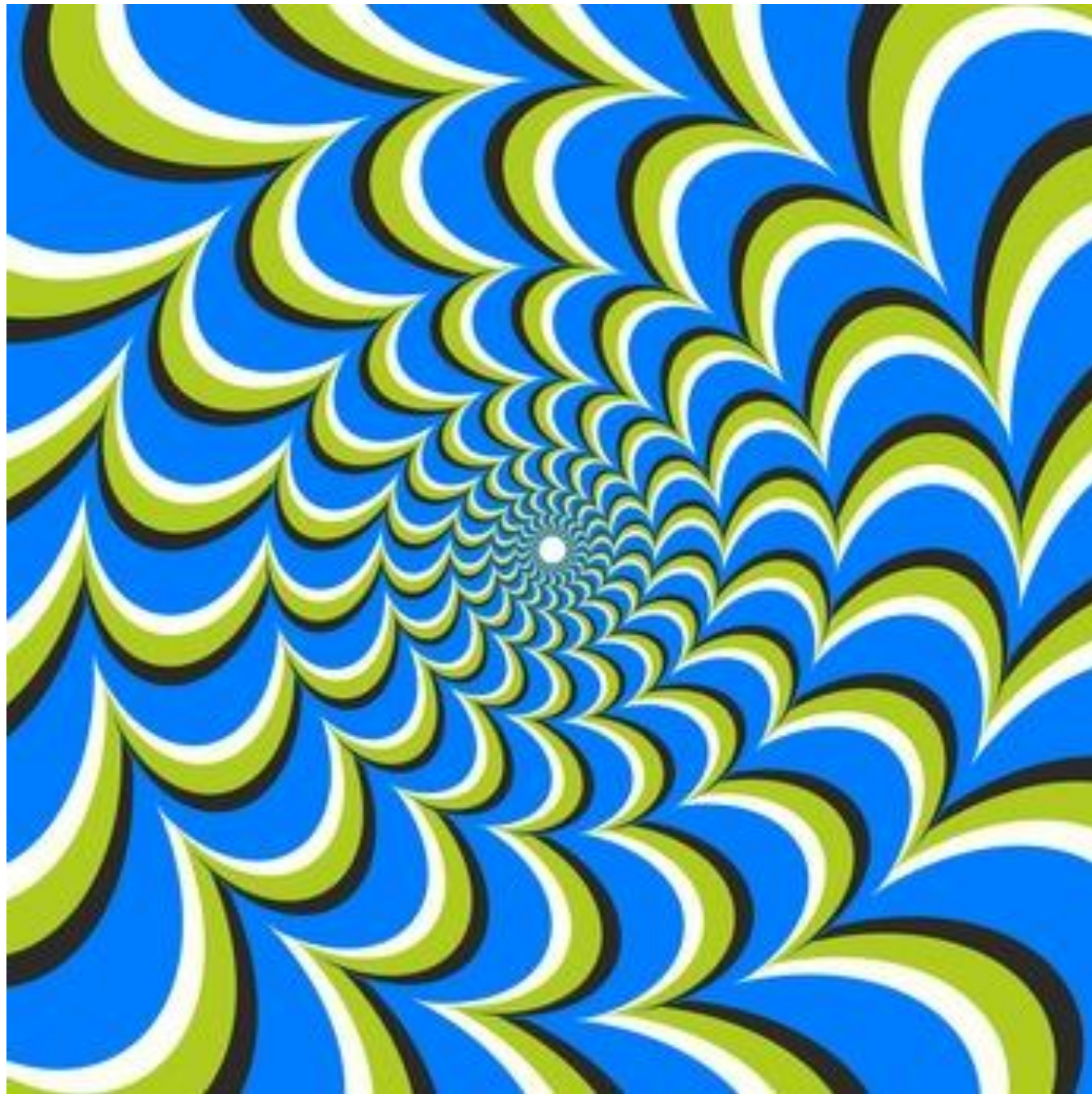




Illusions auditives

Similaires aux illusions visuelles





https://fr.wikipedia.org/wiki/Illusion_auditive

Son qui descend en devenant plus aigu



Son qui monte indéfiniment



Deux sons qui se décalent semblent accélérer



Accélération de tempo (le son harmonique intercalé monte seulement)

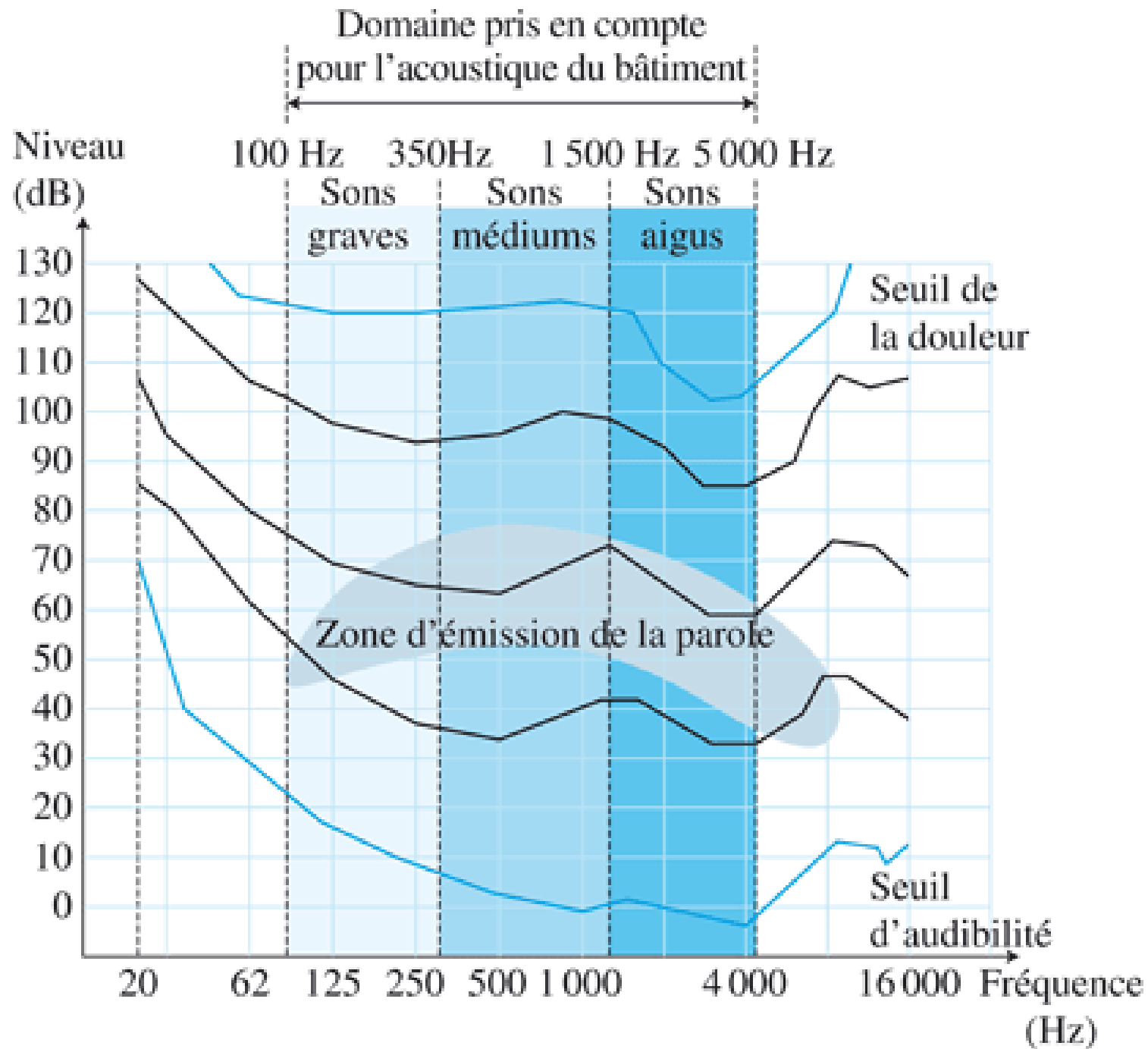


Deux sons descendants semblent ralentir en tournant

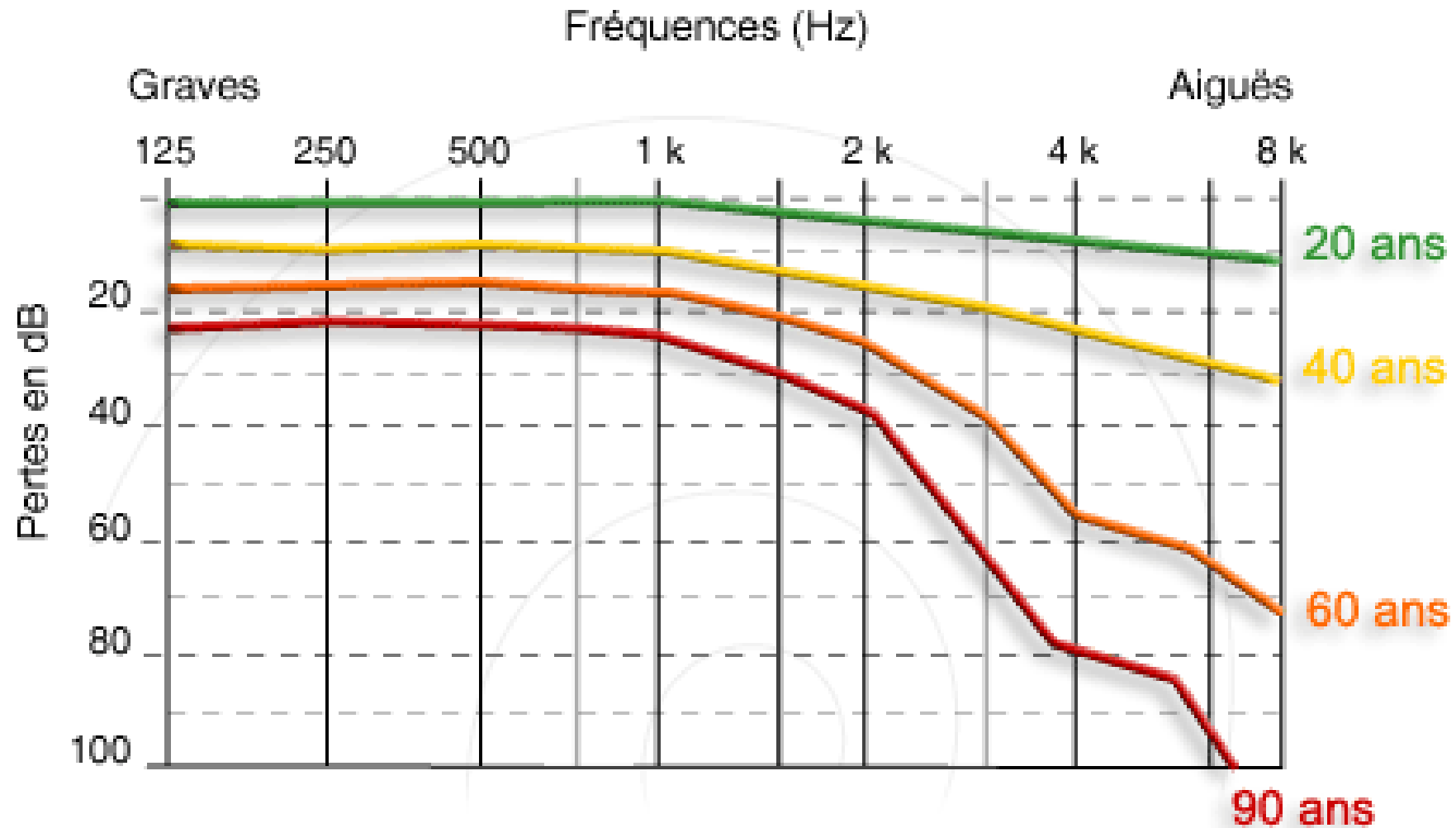


Déficiences

Vieillesse, traumatismes



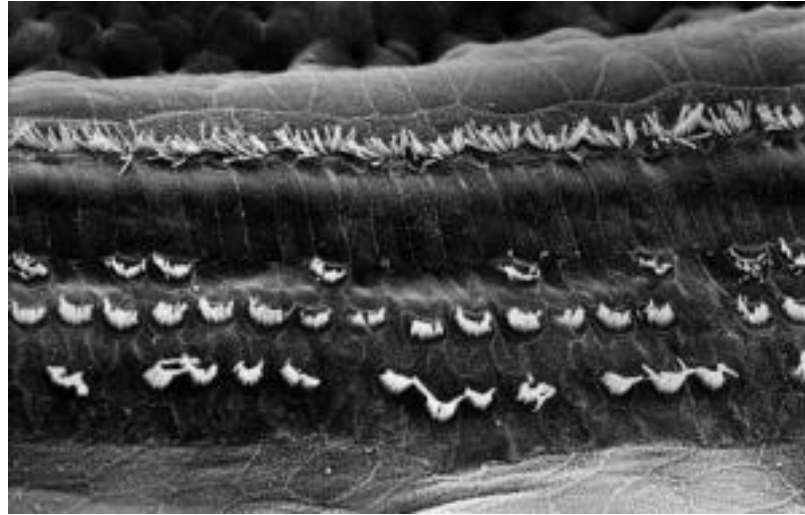
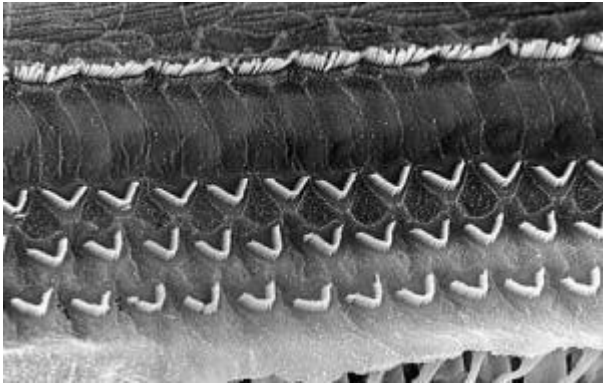
Audiogrammes en fonction de l'âge



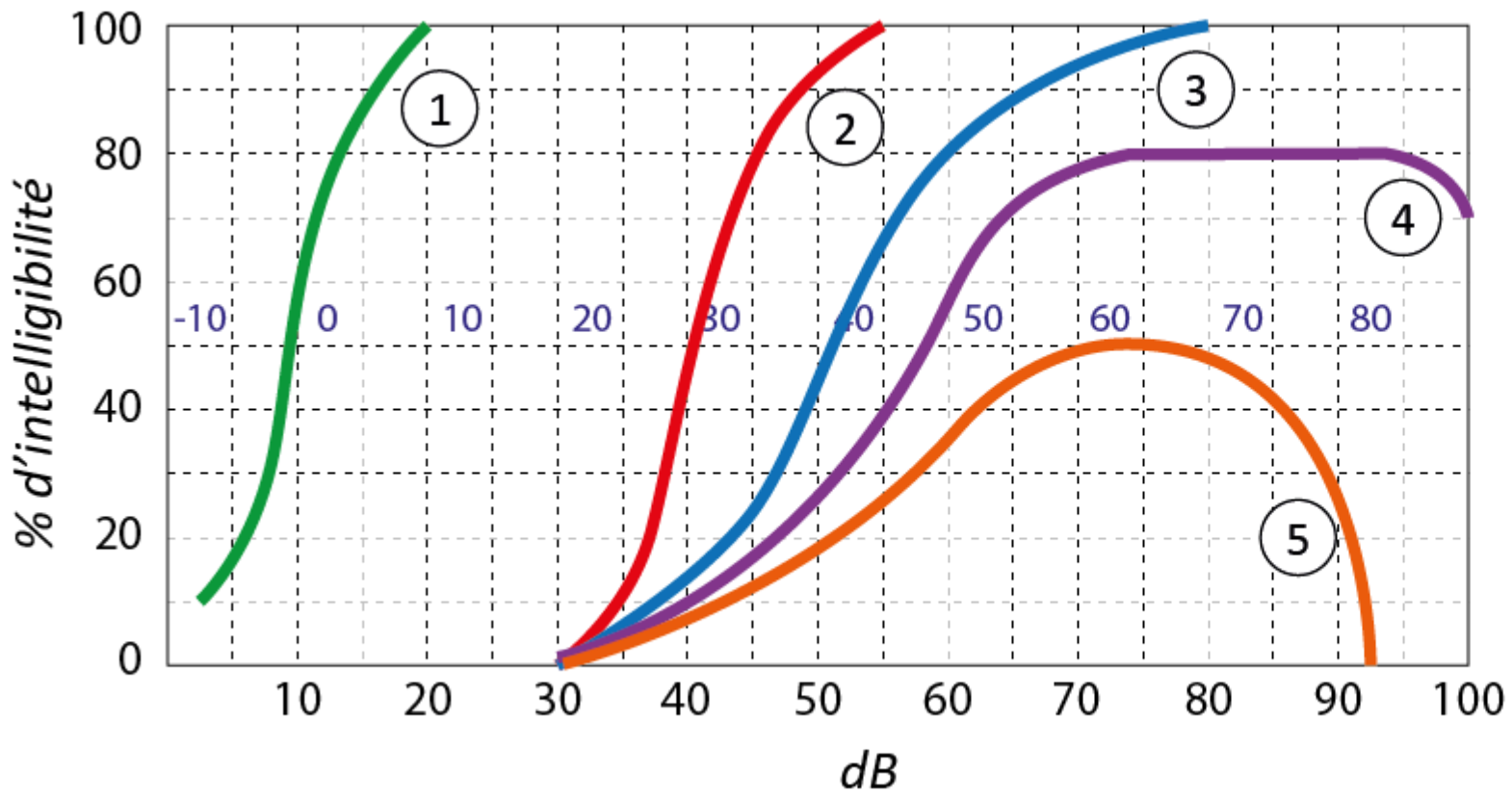
De nombreux facteurs pathologiques, génétiques ou épigénétiques, peuvent provoquer une surdité.

Les **surdités de transmission** correspondent à des pathologies de l'oreille externe et de l'oreille moyenne.

Les **surdités neuro-sensorielles** correspondent aux pathologies de la cochlée ou du cerveau auditif (cellules ciliées détruites, tumeur sur le nerf auditif) par **ototoxicité** (médicaments) ou **traumatismes sonores**



Les surdités, notamment neurosensorielles, sont souvent accompagnées d'acouphènes



- ① Normal
- ② Surdit  de Transmission
- ③ Surdit  de Perception
- ④ Surdit  de Perception avec Recrutement
- ⑤ Surdit  de Perception avec Surrecrutement

31 août 2014

20:54:12

28 août 2014

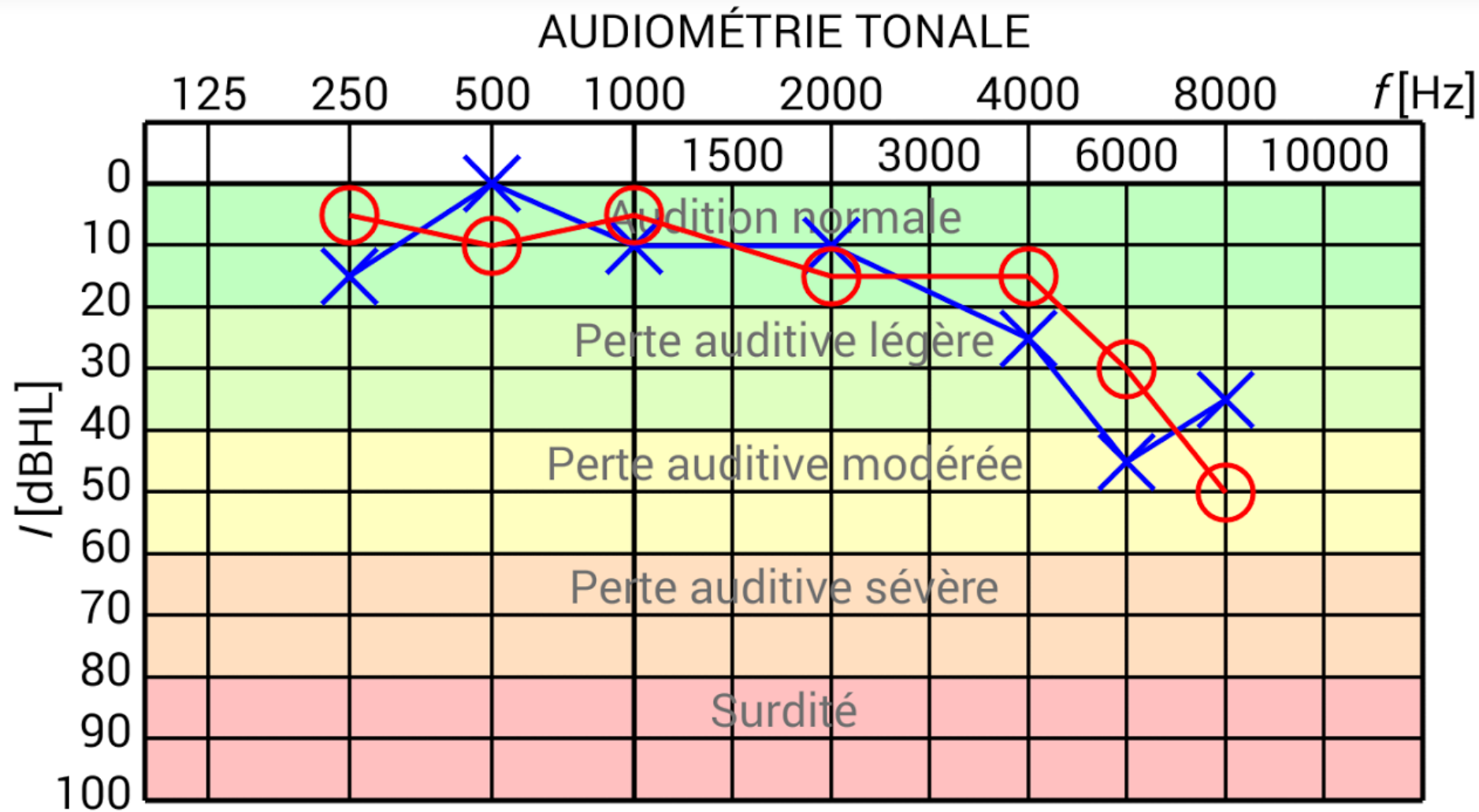
23:37:13

12 août 2014

00:49:33

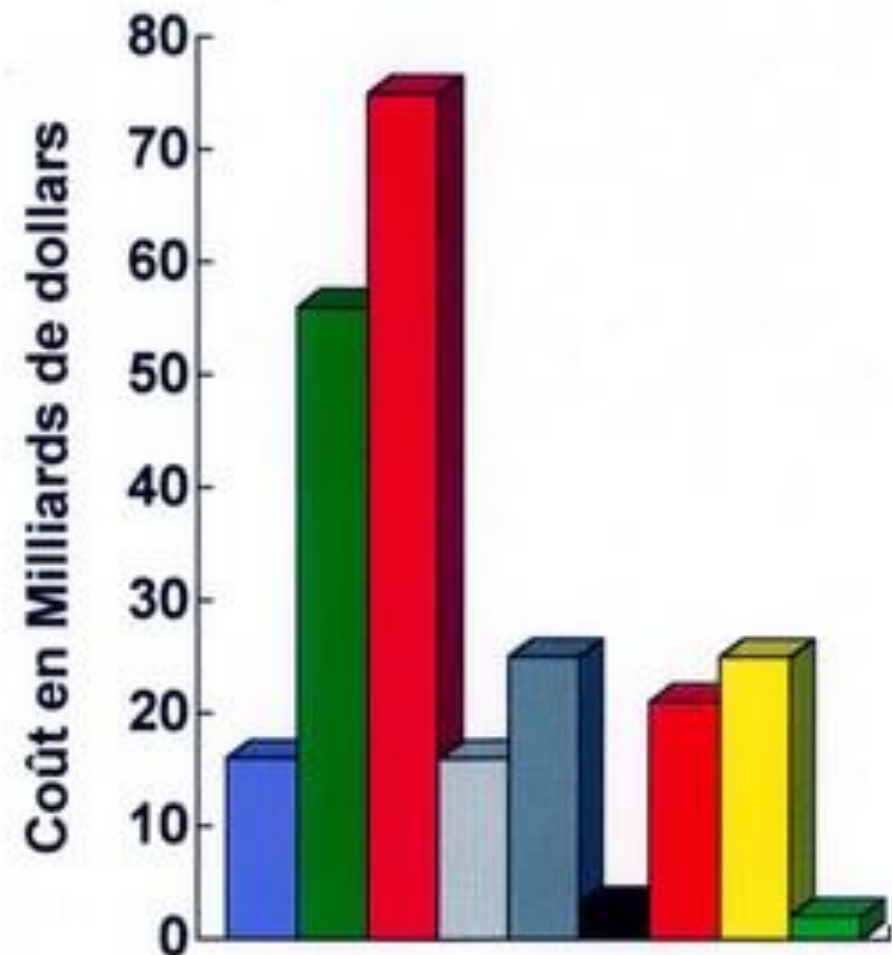
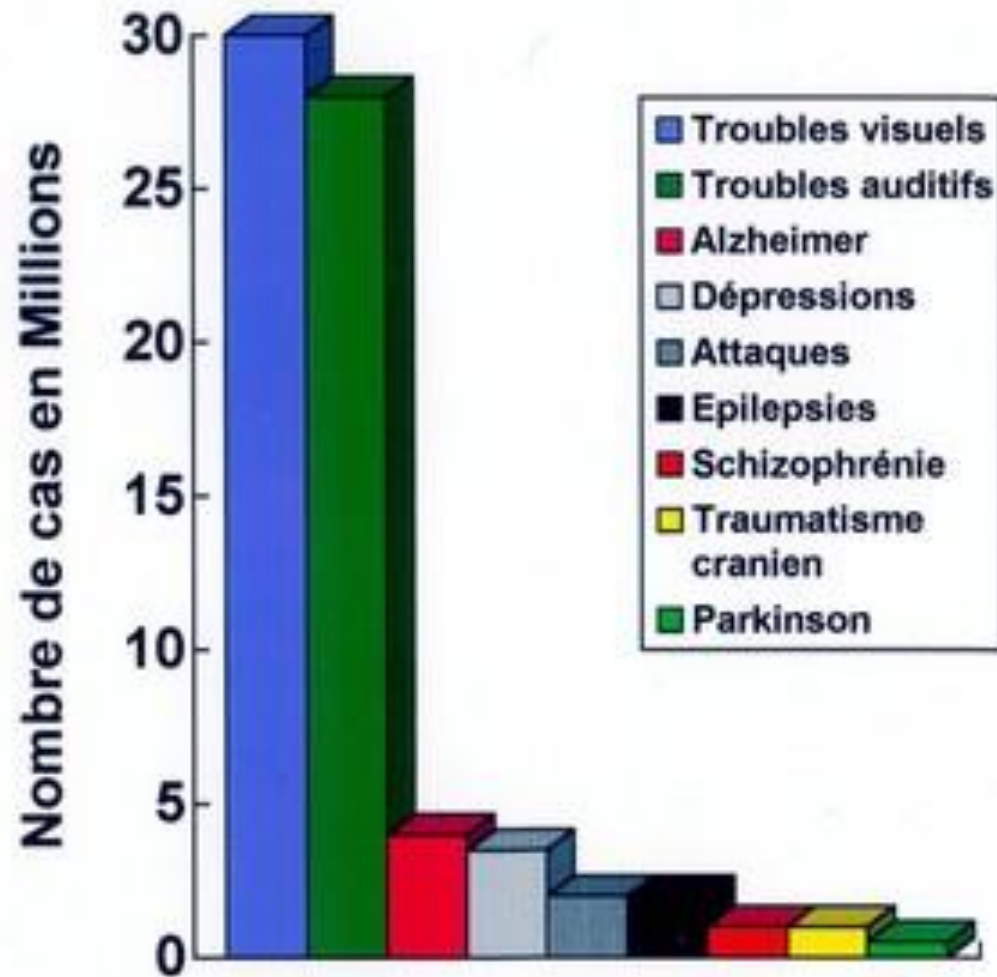
21 avr. 2014

14:58:30



Coeff.   partir de la base de donn es, ID Calib. : 20008

Maladies nerveuses – Donnée 2010 aux USA



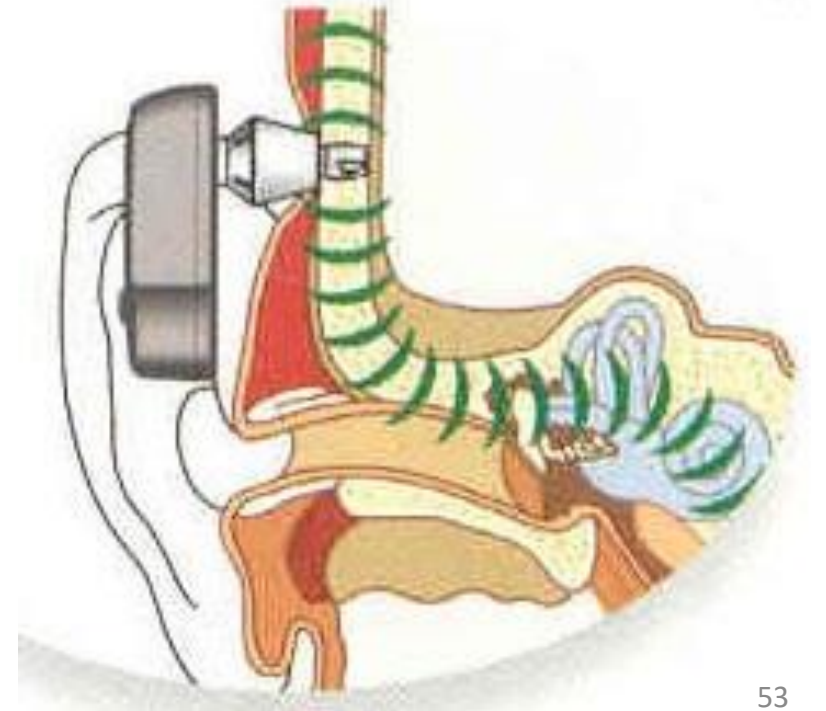
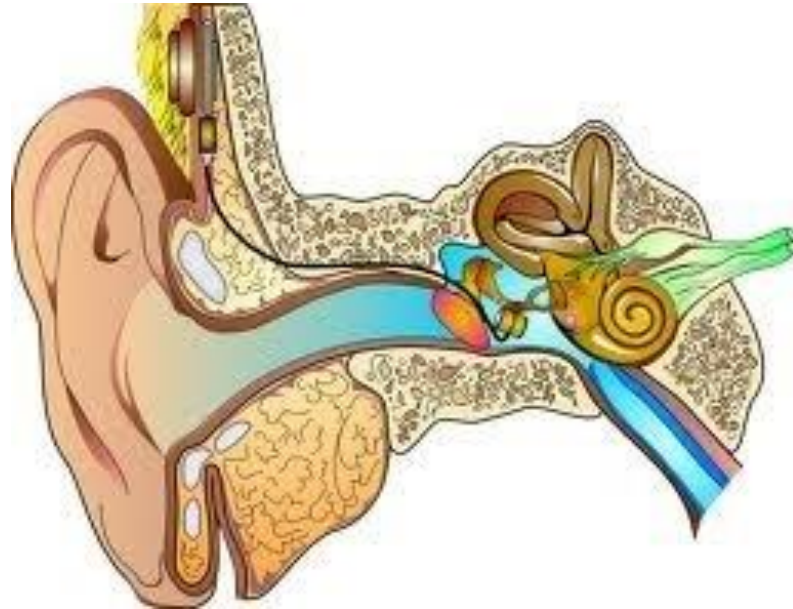
Réhabilitation

Les appareils auditifs, les implants

Appareils auditifs externes



Implants oreille moyenne
par vibreurs sur la chaîne
des osselets ou par la
mastoïde



1. Un processeur porté derrière l'oreille ou sur le corps capte les sons et les transforme en un code numérique. Le processeur est équipé d'une pile qui alimente tout le système.

2. Le processeur transmet le son sous forme numérique à l'implant par le biais de **l'antenne** positionnée sur votre tête.

3. L'implant convertit le son codé numériquement en impulsions électriques qu'il transmet au faisceau d'électrodes situé dans la cochlée (oreille interne).

4. Les électrodes de l'implant stimulent le **nerf auditif** de la cochlée, qui envoie les impulsions au cerveau où elles sont alors interprétées comme des sons.

Implant cochléaire

