



19/11/2015 - Par
Roland Carrat , Médecin ORL

L'oreille numérique, avenir de l'audition

L'audition repose sur un processus encore bien mystérieux. Comment le message sonore est-il capté et codé avant d'être transmis à notre cerveau ? Le numérique peut-il jouer un rôle dans ce fonctionnement ? Les réponses dans notre dossier consacré à l'oreille numérique.

Page 1/13 - L'oreille numérique, avenir de l'audition

Comment entendons-nous ? La cochlée (ou limaçon), cet étrange organe en forme d'escargot, n'est-elle qu'un banal microphone ou permet-elle d'analyser les sons qui nous agressent ? Le numérique pourrait bien nous permettre de mieux comprendre le fonctionnement de notre oreille et de la perception des sons.

Jusqu'à ce jour a prévalu l'idée que l'oreille effectuait une analyse des sons complexes, comme sur un piano, mais ce postulat rencontre tellement d'objections qu'il est indispensable de concevoir un autre modèle.

Les structures de l'oreille et la physiologie des fibres nerveuses sont pourtant particulièrement bien adaptées à l'analyse et à la transmission des informations sonores par l'intervention d'un échantillonnage des formes imprimées par les sons aux membranes élastiques de la cochlée.



Comment l'oreille perçoit-elle les sons ? Quel rôle le numérique peut-il jouer ? © EDP Sciences

Les théories modernes de l'information et de la communication viennent fort heureusement à notre secours et éclairent d'un jour nouveau les multiples énigmes relevées dans les domaines de la psycho-acoustique, de la physiologie de l'audition et évidemment des troubles de l'audition. Comment, par exemple, interpréter les dégâts provoqués par un traumatisme sonore, la survenue obsédante d'acouphènes, ou les difficultés dues à la prothèse auditive ? Par ailleurs, la musique ou encore le bruit et ses effets comportent encore leur part de mystère.

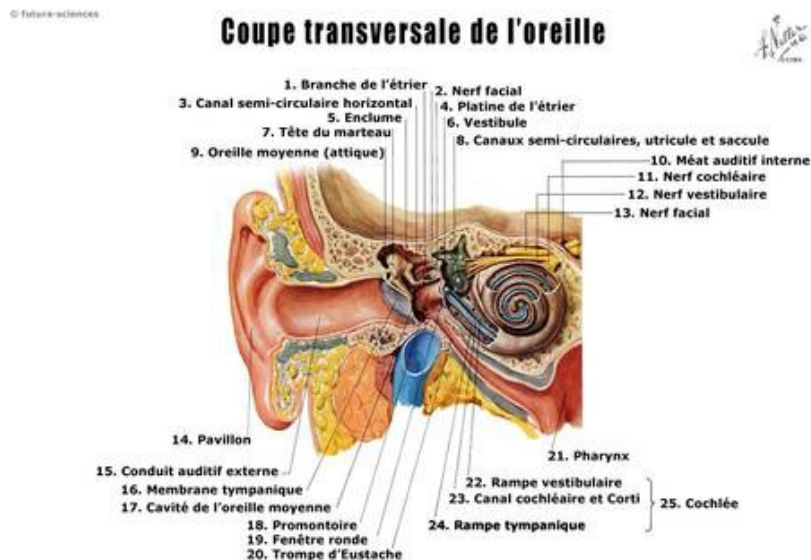
Ce dossier, de par son originalité, ne manquera certainement pas d'intéresser les professionnels de l'audition (acousticiens, ORL, audioprothésistes, orthophonistes, etc.) mais aussi tous ceux qui se sentent concernés par les sons et la perception du monde sonore.

Le thème abordé dans ce document concerne essentiellement la présentation d'un modèle innovant du fonctionnement de l'oreille interne (ou cochlée), plus précisément du mode d'analyse des sons, en vue de leur transmission codée au système nerveux central.

Page 2/13 - L'oreille interne : anatomie et physiologie

Des trois parties constituantes de l'oreille, l'oreille externe (pavillon, conduit auditif, tympan) et l'oreille moyenne (osselets, muscles, trompe d'eustache) ne font que transmettre après adaptation les vibrations acoustiques. La troisième partie, l'oreille interne, est la partie noble du système auditif.

L'oreille interne est chargée d'une part de la fonction d'équilibration et d'autre part de la fonction auditive (cochlée ou limaçon et voies nerveuses auditives) dont le rôle essentiel est de traduire et de coder les messages acoustiques destinés aux centres cérébraux. Elle joue un rôle essentiel dans le fonctionnement de l'audition.



Coupe anatomique transversale et représentation schématique de l'oreille. © DP

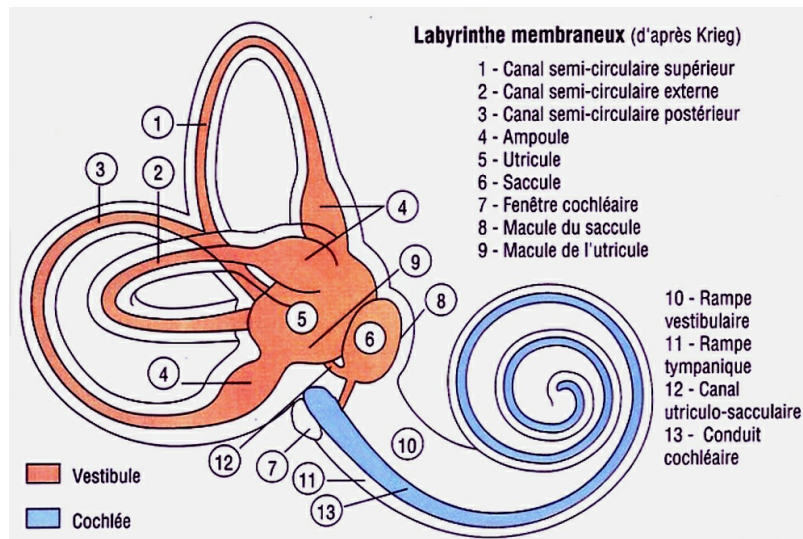
La cochlée, la membrane basilaire et la membrane de Reissner

La cochlée se présente sous la forme d'une cavité osseuse enroulée en spirale autour d'un cône virtuel sur deux tours et demi de spires. Cette cavité est subdivisée en deux parties d'une part dans sa portion interne par une lame osseuse également enroulée en spirale, et dans sa portion externe par une membrane élastique appelée membrane basilaire (sauf à son extrémité distale laissant un orifice au sommet du limaçon (l'hélicotrema)).

Les deux volumes ainsi délimités par la membrane basilaire (MB) portent le nom de rampes :

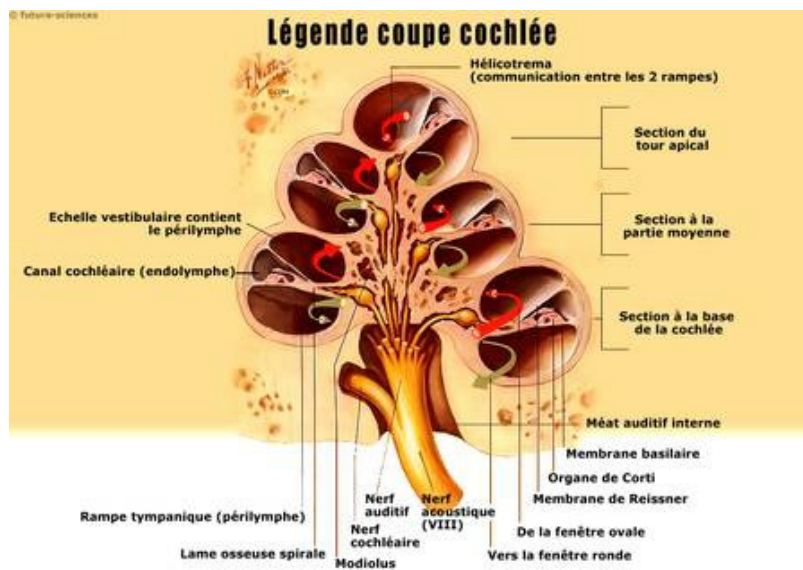
- l'un est fermé par la platine de l'étrier (rampe vestibulaire) ;
- l'autre aboutit à la fenêtre ronde fermée par une membrane élastique ou tympan secondaire (rampe tympanique). Ils sont remplis d'un liquide dit périlymphatique.

Cette cavité osseuse spiralée est elle-même subdivisée par une autre membrane élastique (la membrane de Reissner) délimitant ainsi un canal spiralé – le limaçon membraneux encore appelé canal cochléaire, également rempli d'un liquide de composition différente (l'endolymphe). Dans cette membrane élastique baignent les éléments nobles de l'audition.



Le limaçon membraneux. © DP

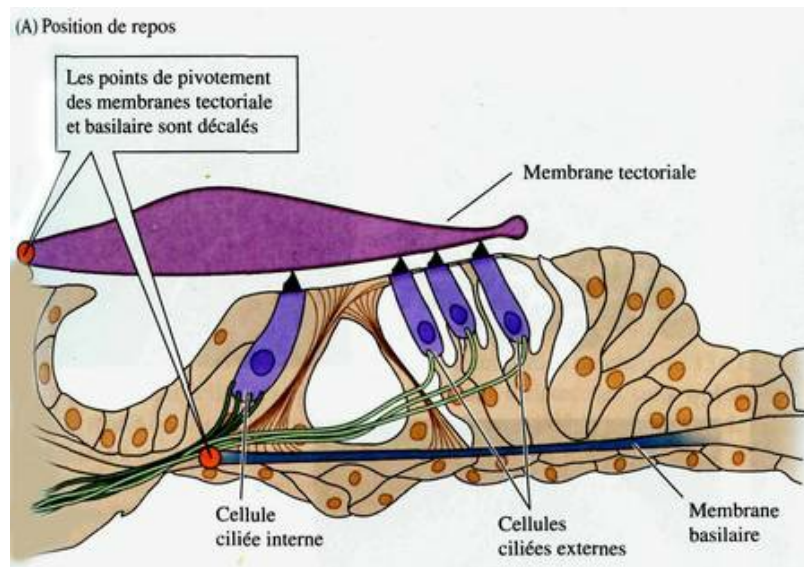
Ainsi, le canal cochléaire repose à la fois sur la MB et sur la lame spirale osseuse. Il est entièrement clos. On voit donc sur une coupe que la cochlée comporte trois canaux : la rampe tympanique, la rampe vestibulaire et le canal cochléaire.



Coupe schématisée de la cochlée. © DP

Les cellules sensorielles auditives de Corti

Les processus intimes de l'audition se déroulent à l'intérieur du canal cochléaire. Très schématiquement on peut les résumer en considérant que la membrane élastique (dite basilaire) est le siège d'ondulations d'origine vibratoire, qu'elle supporte les cellules sensorielles auditives de Corti dont le rôle est de convertir leur déplacement relatif en une variation de leur potentiel de surface, lui-même à l'origine des influx nerveux du nerf auditif.



Coupe schématique de l'organe de Corti. © DP

Les cellules sensorielles auditives de Corti, externes et internes, sont soumises à des déplacements relatifs par rapport à la membrane tectoriale (fixe). Ces déplacements provoquent une flexion des cils situés à leur sommet, elle-même à l'origine d'une dépolarisation de surface cellulaire.

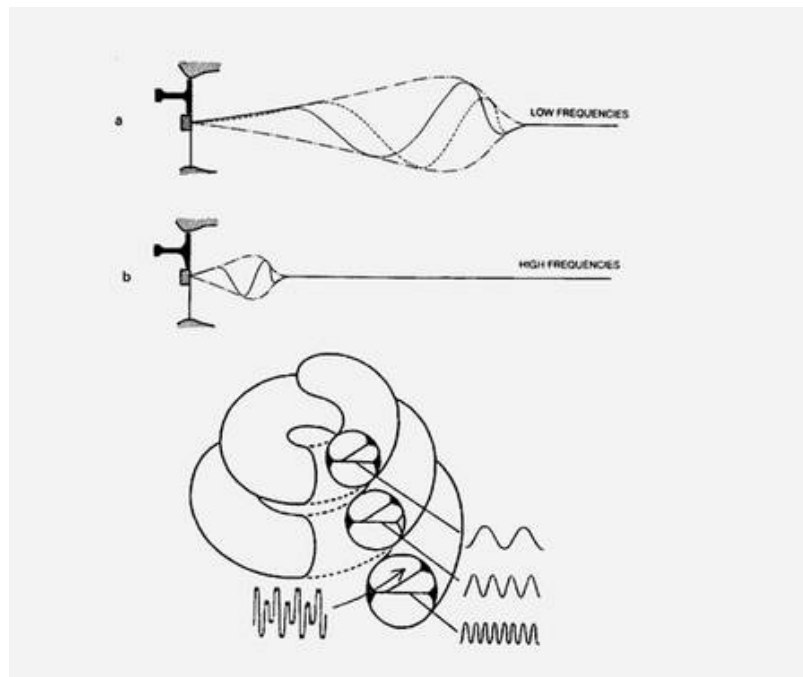
Page 3/13 - Histoire de l'acoustique : de Fourier à Helmholtz

La véritable histoire de l'otologie n'a pu démarrer qu'à la suite des travaux en mathématiques effectués au XIX^e siècle par Jean-Baptiste Fourier et à l'énoncé de ses fameuses séries, dites de Fourier, qui jouèrent un rôle primordial en physique mathématique et dans ses applications en acoustique.

Bien qu'entrevue par le musicien Jean Rameau (1683-1768), Ernst Chladni ou Jules-Antoine Lissajous, la contribution essentielle fut apportée par von Helmholtz (1821-1894) qui, en s'appuyant sur les recherches de Fourier et en montrant qu'un son complexe pouvait être décomposé en une fréquence fondamentale et une série d'harmoniques, imprima une étape décisive dans l'histoire de l'acoustique.

Théorie de la résonance et tonotopie

Par la suite, tout en tenant compte de la loi physiologique d'Ohm (sur la perception de sons de combinaison) et du phénomène physique de la résonance, von Helmholtz a assimilé l'oreille à une batterie de résonateurs. Depuis cette époque, malgré les réserves exprimées par de nombreux auteurs, et non des moindres, dont Bouasse, on n'a cessé de vouloir prouver le bien fondé de ce modèle. Cette théorie de la résonance s'est d'emblée heurtée à une impossibilité physique majeure, celle de concilier l'importance de l'amortissement des résonateurs cochléaires avec la (fine) sélectivité de l'oreille.



Le concept békésien de la tonotopie. Selon les théories classiques de l'audition, au fur et à mesure que la fréquence s'élève, le maximum de l'élongation membranaire se déplace vers la base de la cochlée. (a) basses fréquences, (b) fréquences élevées. La cochlée effectue une décomposition des sons complexes (d'après Loeb G., 1985). © DP

C'est ainsi que perdure depuis plus de 80 ans le dogme de la décomposition des sons complexes et de la localisation des fréquences sonores sur la membrane basilaire de la cochlée. À l'image du clavier d'un piano, pour chaque fréquence résulterait de la propagation plus ou moins étendue d'une onde dite propagée. C'est le concept dit de la tonotopie.

Page 4/13 - La tonotopie, une théorie erronée : incertitudes et paradoxes

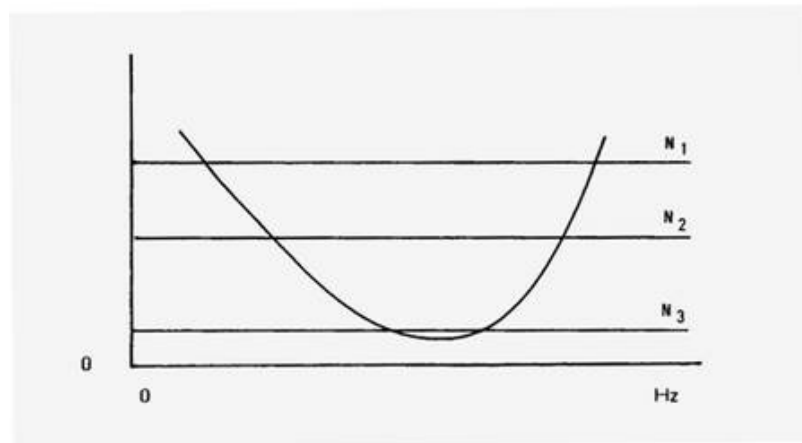
Tous les travaux entrepris depuis lors collent encore au modèle de la tonotopie (voir page 3 de ce dossier), malgré ses incohérences tant en psycho-acoustique, en électrophysiologie que dans le domaine physio-pathologique. Les nombreux ajustements proposés à la théorie depuis lors n'ont en rien contribué à leur résolution.

Il n'est pas possible de dresser une liste exhaustive de ces discordances tant elles sont nombreuses. Citons par exemple :

En psycho-acoustique

- La perception paradoxale des battements ;
- la perception du son différentiel encore appelé troisième son de Tartini (Leipp, 1977) ;
- les sons de combinaison ;
- l'énigme du fondamental absent ;
- le son de résidu de Shouten - 1940, la persistance du caractère tonal d'un bruit blanc au voisinage du seuil d'audibilité alors qu'il devrait revêtir la coloration tonale de la zone de plus grande sensibilité de l'oreille, celle de 1.000 - 2.000 Hz (Chocholle, 1974) ;
- le mécanisme de l'effet de masque homolatéral lequel ne peut être réduit à un banal phénomène de recouvrement des zones de vibration membranaire, l'impossibilité même pour un sujet entraîné de reconnaître avec précision le spectre d'un son périodique (Leipp, 1977) ;
- la coloration tonale des clics, etc.

D'une façon générale alors que l'oreille perçoit - subjectivement - un son, il est impossible, paradoxalement, de retrouver celui-ci à l'analyse spectrale - objective - des vibrations.



La tonalité d'un bruit blanc au seuil auditif. Lorsqu'on diminue le niveau sonore d'un bruit blanc jusqu'à la limite d'audibilité, sa tonalité ne change pas, alors qu'elle devrait progressivement se rapprocher de celle d'une bande fréquentielle centrée autour de 1.000 - 2.000 Hz. © DP

Parmi les données anatomiques cochléaires

- L'irrégularité des dimensions de la cochlée ne permet pas d'assimiler celle-ci à une série de résonateurs régulièrement couplés ;
- l'orientation opposée des cellules ciliées internes et externes évoquant une dualité fonctionnelle (Leipp, 1977) ;
- l'étalement important des dendrites des neurones afférents externes (en spirale), incompatible avec une bonne discrimination spatiale du mouvement cellulaire ;
- la densité neuronale sensiblement identique tout le long du tube limacéen difficilement conciliable avec un resserrement de la carte fréquentielle à la base la cochlée.

En histo-pathologie

- Les fréquentes discordances entre le siège des lésions neuro-sensorielles et la localisation théorique correspondant à la perte auditive tonale.

Il en est ainsi dans la presbyacousie et dans les surdités neuro-toxiques où l'on observe une grande variabilité quant au siège des lésions, ou encore dans les traumatismes sonores (Pierson, 1977 ; Carrat, 1981).

En mécanique cochléaire

- La difficulté de relier la tonotopie cochléaire au gradient de rigidité membranaire, ou encore l'inéluctable instabilité de la topographie fréquentielle en réponse aux modifications permanentes des paramètres physiques de la membrane basilaire, comme cela se produit dans tout système biologique (Husson, 1970).

En électrophysiologie

- La difficulté d'attribuer au pattern nerveux spatial à la fois la discrimination de fréquence et d'intensité, le rôle prédominant de la forme du signal par rapport à son contenu fréquentiel tant dans la réponse de la fibre nerveuse isolée que dans celle du nerf ;
- l'impossibilité de réaliser directement, sans méthode soustractive, à partir des potentiels évoqués du tronc cérébral, une audiométrie tonale objective, même à partir de clics filtrés.

Page 5/13 - Audition : pour un nouveau modèle de la fonction cochléaire

Tant de difficultés sur lesquelles buttent les théories classiques de l'audition, incitent à rechercher un autre modèle de la fonction auditive. Malheureusement on ne peut connaître directement l'opération effectuée par la boîte noire de l'oreille interne.

Cette élaboration se justifie d'autant plus qu'il n'est pas possible de connaître, soit par le calcul (opération de convolution), soit par la neurophysiologie expérimentale (discontinuité des potentiels d'action et impossibilité de recueillir simultanément et séparément la réponse de toutes les fibres du nerf auditif), l'opération effectuée par l'oreille interne.

Numérisation des formes acoustiques cochléaires

Fort heureusement, l'audiologiste dispose actuellement d'une somme considérable de données en provenance de domaines aussi divers que celui de la mécanique cochléaire expérimentale, de la théorie de l'information et de la communication, du traitement du signal, de la micro-anatomie, de la neurophysiologie, etc. et dont le rapprochement permet de concevoir un modèle original du fonctionnement cochléaire. Il repose sur l'échantillonnage et la numérisation des formes acoustiques cochléaires.

L'essentiel de ces données peut être regroupé en trois chapitres, le premier, décrit ici, et les deux autres dans les pages suivantes :

- les données les plus récentes de mécanique cochléaire ;
- la systématisation neurosensorielle de l'oreille interne (page 6 de ce dossier) ;
- la théorie mathématique de la communication et la théorie de l'échantillonnage du signal (page 7 et 8 de ce dossier).

Les données récentes de mécanique cochléaire

L'utilisation d'un matériel expérimental plus sophistiqué, en particulier plus performant quant à la fiabilité du signal acoustique utilisé, le respect des données anatomo-fonctionnelles cochléaires, comme par exemple la liberté de mouvement de l'extrémité distale de la membrane basilaire libre, ou encore celui de données physiques (nombre de Reynolds, viscosité des liquides identique à celle des liquides labyrinthiques), conduisent à des résultats fondamentalement différents suivant le signal utilisé. L'onde propagée sur la membrane basilaire, telle qu'elle a été et est encore complaisamment décrite, est un épiphénomène. Aucun des documents fournis par Békésy ne montre clairement cette onde ; si tant est qu'elle se produit : elle n'apparaît que pour des signaux transitoires et non des signaux entretenus, le tout sur des modèles ne respectant pas les conditions physiques du fonctionnement de l'oreille (par exemple la viscosité des liquides). (Carrat R. et coll., 1974, 1976, 1979).

Pour un signal sinusoïdal (son pur), la membrane est le siège d'oscillations sinusoïdales entretenues qui se

propagent de la base à l'apex quelle que soit la fréquence. La membrane vibre toujours sur toute sa longueur. Fait essentiel, on ne retrouve pas, pour une fréquence donnée, d'amplitude maximale en un point donné. La tonotopie n'existe pas.

Pour un signal transitoire, on trouve en revanche une onde propagée amortie, dont l'amplitude et l'étalement varient avec l'énergie du signal, à la façon d'une onde sinusoidale plus ou moins amortie.

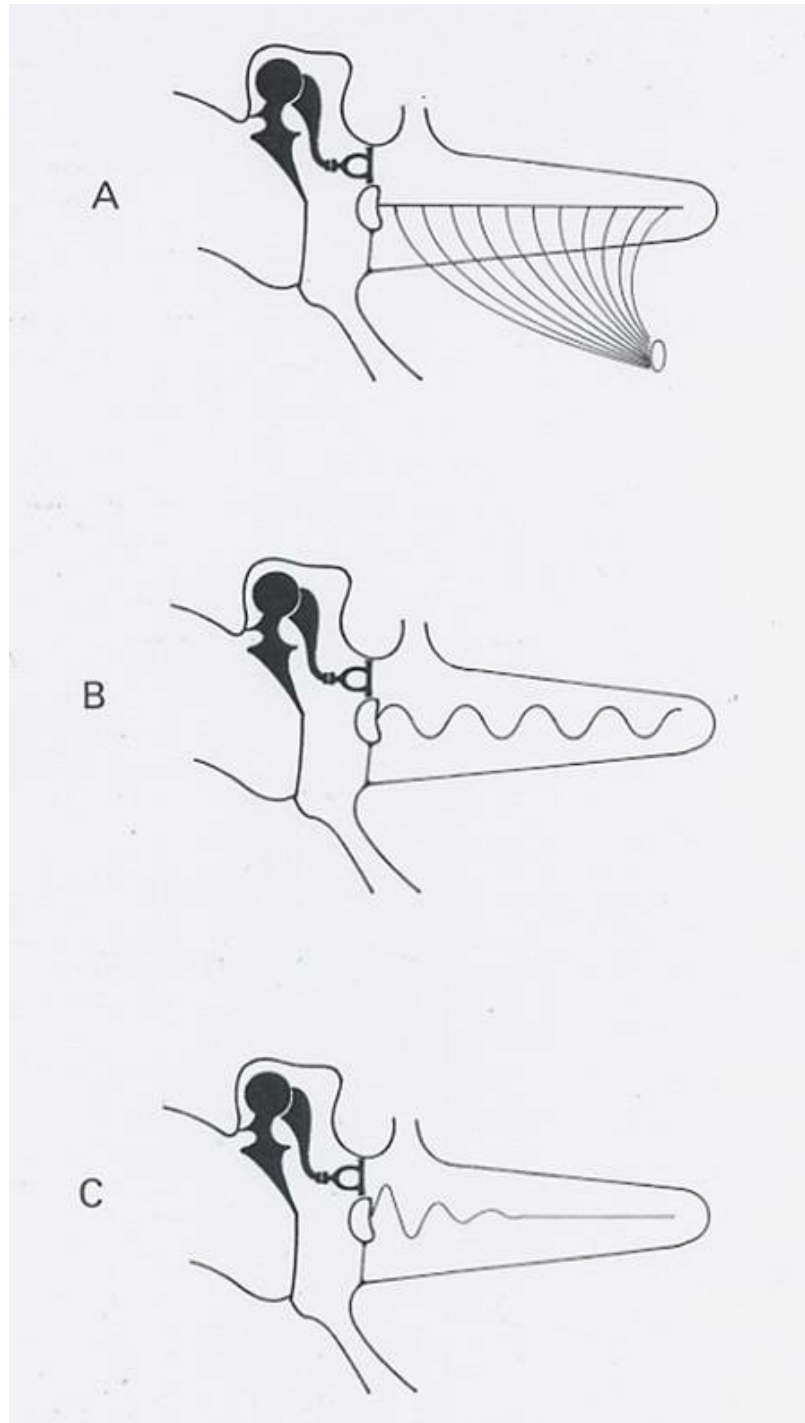


Schéma simplifié des états de la membrane basilaire : a, au repos ; b, soumise à un signal entretenu ; c, soumise à un signal transitoire. © DP

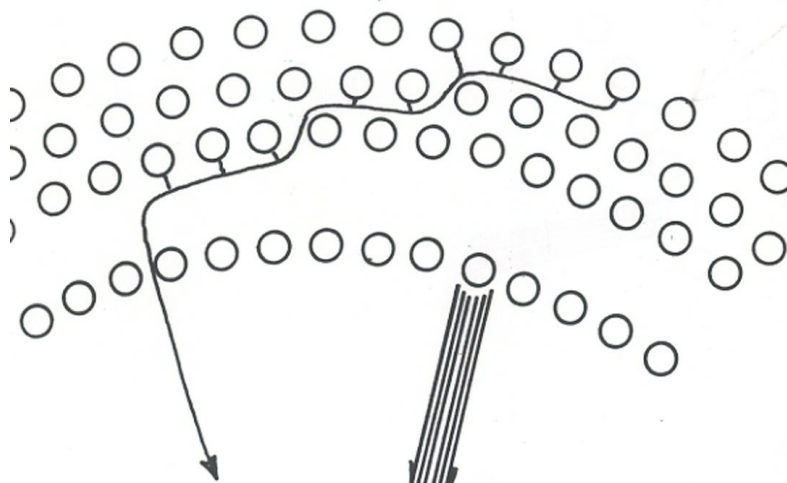
Enfin un signal de type aléatoire (bruit blanc) génère des déplacements anarchiques sur l'ensemble de la surface de la membrane. On observe des pseudo-ondes, d'aspect flou, en faisant varier la fréquence des éclairs lumineux du stroboscope.

Elle n'est rendue possible que dans des conditions expérimentales très éloignées du fonctionnement normal de la cochlée (liquide de forte viscosité, fixation distale de la membrane, etc., non respect du nombre de Reynolds) (Carrat R., 1979) [32].

Page 6/13 - La systématisation neurosensorielle cochléaire

Les cellules sensorielles de Corti sont des capteurs de mouvement à l'origine d'influx nerveux distribués dans deux réseaux neuronaux afférent. La densité des influx est elle-même régulée par un système efférent agissant en *feed-back* (rétro-action).

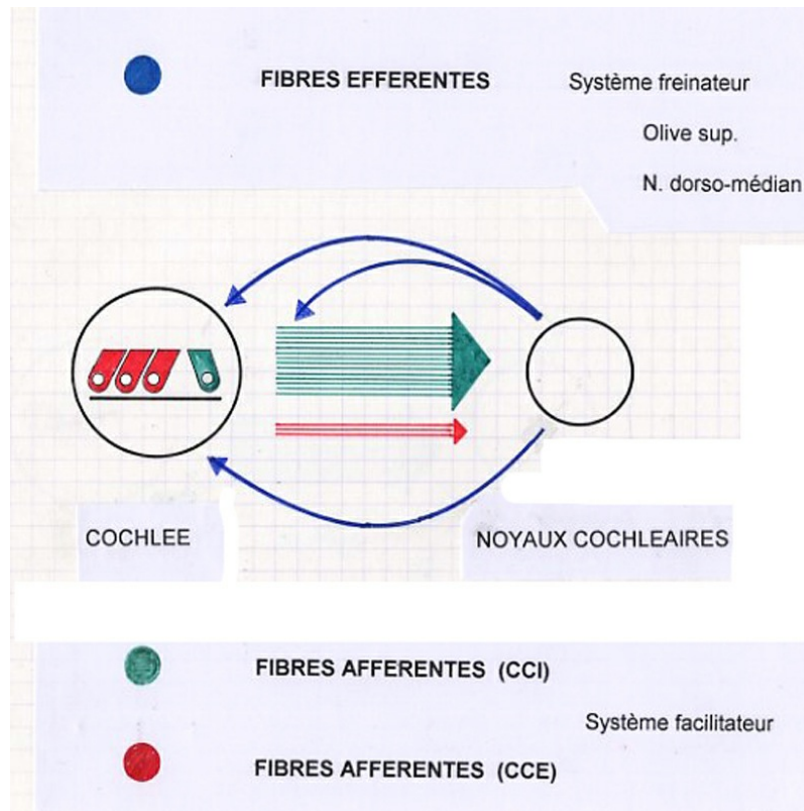
On a longtemps fait correspondre aux cellules ciliées externes, les plus nombreuses, la plus grande partie de l'innervation auditive, et négligé de la sorte le rôle et l'importance des cellules ciliées internes. En réalité, de nombreuses publications démontrent l'existence d'une dualité neuro-anatomique afférente entre les systèmes ciliés externe et interne (Spoendlin H : 1966, 1968, 1969, 1972, 1974, 1975, 1976) (Morrison D et coll., 1975)(Nomura, Y., 1976).



Systématisation des fibres auditives afférentes : externes : 3 à 5.000, en spirale, 1 fibre pour 10 cellules ciliées externes. Internes : 45.000 (95 %), radiales, 9 à 10 fibres pour une cellule ciliée interne. © Roland Carrat - Tous droits réservés

Sur le schéma ci-dessous sont représentés :

- les cellules ciliées internes (CCI), les moins nombreuses, entrent en relation avec la majeure partie (95%) des fibres afférentes (faisceau radial). Chaque fibre ne se distribue qu'à une seule CCI, mais chaque CCI est innervée par plusieurs fibres (une vingtaine de terminaisons) ;
- les cellules ciliées externes (CCE), les plus nombreuses, ne sont en relation qu'avec un faible contingent (5 %) de fibres afférentes (faisceau spiral), chaque fibre envoyant des collatérales à une dizaine de CCE, et chaque CCE recevant des collatérales de plusieurs fibres.



La systématisation nerveuse auditive évoque un mécanisme rétroactif (feed-back). En vert: fibres afférentes en provenance du système cilié interne, en rouge: fibres afférentes en provenance du système cilié externe, en bleu : système efférent rétro-actif. 18. © Roland Carrat - Toute reproduction interdite

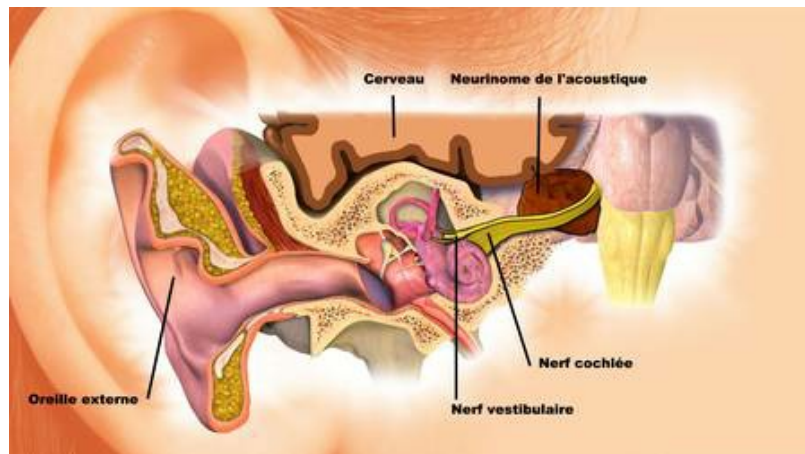
En ce qui concerne le système efférent, olivo-cochléaire, on trouve également un mode de terminaison différent selon le système cilié considéré : alors que les fibres se terminent constamment en regard de la base des CCE, elles rejoignent, par contre, non pas la CCI, mais plutôt le flanc d'une fibre afférente (Iurato, 1962 ; Kimura et Wersall, 1962 ; Spöndlin et Gacek, 1963 ; Smith et Rasmussen, 1963). Cette systématisation évoque évidemment un mécanisme régulateur de rétro-action (*feed-back*).

Page 7/13 - La théorie mathématique de la communication

Le problème de la transmission d'un maximum de messages au moindre coût a suscité la recherche, il y a quelques décennies, d'une théorie mathématique de l'information et de la communication.

Bien que déjà entrevue par Hartley R.W., Nyquist H., Einstein A., (Moles A., 1971) (Escarpit R., 1976), elle ne fut nettement formulée qu'en 1948 par Shannon C.E. (Weaver W. et Shannon C.E., 1975). Elle suppose :

- d'une part l'existence d'une chaîne de communication dont les constituants sont bien connus : émetteur, canal, récepteur, etc. ;
- d'autre part la transformation par cette chaîne de la forme du message et non de son contenu.



© BruceBlais, CC BY 3.0

L'essentiel est de réduire le message en une combinaison de signaux 0 ou 1 (tout ou rien, *on or off*). La valeur de ce message dépend de l'imprévisibilité relative des combinaisons successives de 0 ou 1 (Moles A.1971) [45, 22].

En outre, en élargissant sa portée à celle du signal continu, la théorie montre que ce dernier peut être réduit à un système discret constitué d'un certain nombre de signaux discontinus susceptibles d'être distingués et analysés.

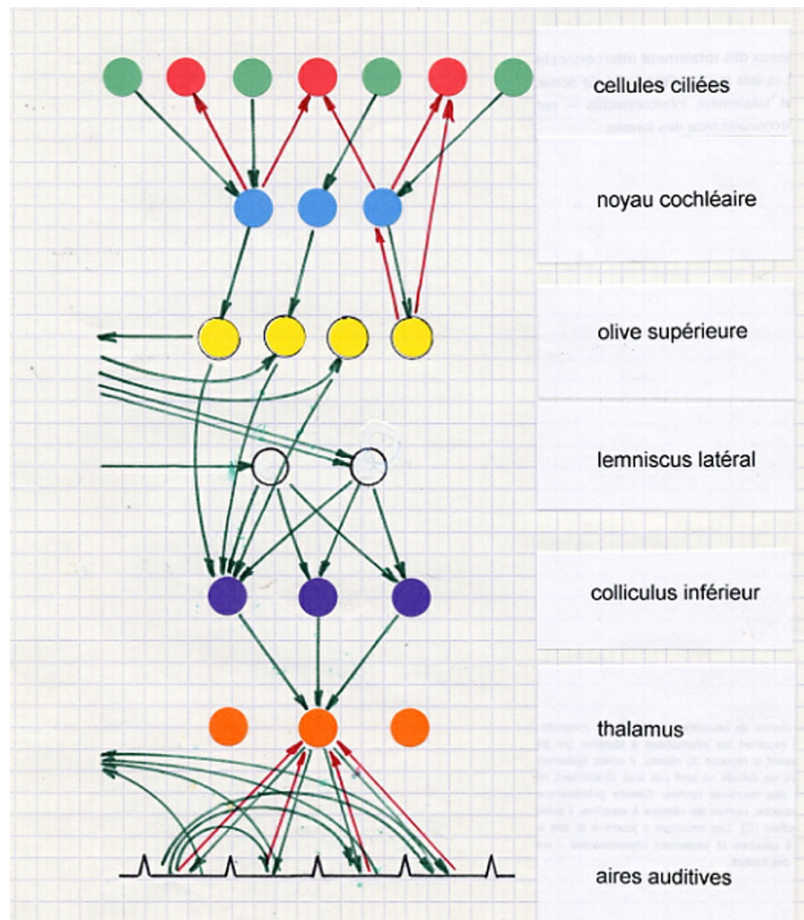
En d'autres termes, tout signal continu peut être représenté de manière significative par prélèvement d'éléments discrets ou échantillons, à intervalles de temps réguliers, à la condition que la cadence d'échantillonnage soit égale ou supérieure au double de la fréquence maximum du signal.

C'est le théorème de l'échantillonnage – temporel – de Shannon, théorème qui peut être également transposé à l'échantillonnage spatial d'une forme.

Page 8/13 - Théorie de l'échantillonnage cochléaire : les données fondamentales

C'est à partir de l'ensemble de ces données : anatomiques, mécaniques et des théories de la communication et de l'information (voir page 7 de ce dossier), que l'on peut concevoir un modèle innovant du fonctionnement de l'oreille interne, modèle que j'ai développé sous l'appellation de théorie de l'échantillonnage cochléaire.

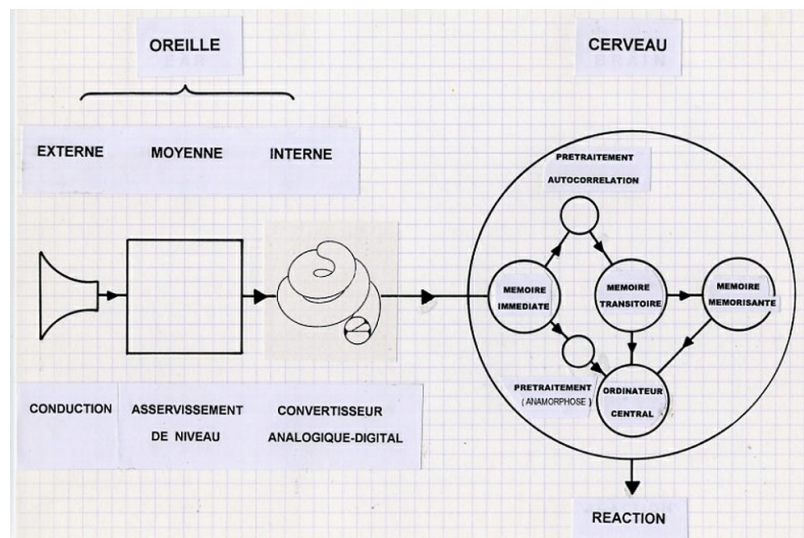
L'oreille est un convertisseur analogique-digital. Des cinq canaux de communication de l'organisme ouverts sur le milieu extérieur, c'est l'oreille qui est chargée de transmettre les messages de nature acoustique aux centres cérébraux.



La chaîne de communication auditive, de l'oreille interne aux centres cérébraux. L'information est transmise sous forme d'influx codés en binaire sur chaque fibre nerveuse (loi du tout ou rien). © Roland Carrat - Tous droits réservés

Au préalable, on doit nécessairement tenir compte d'incontournables fondamentaux :

- des cinq canaux de communication de l'organisme ouverts sur le milieu extérieur, c'est l'oreille qui est chargée de transmettre les messages de nature acoustique aux centres cérébraux (voir figure ci-dessus) ;



La chaîne de communication auditive (d'après E. Leipp). © DP

- le canal auditif n'est pas monolithique, mais il est constitué d'une suite de maillons qui forment la chaîne de communication auditive (signal acoustique, milieu de propagation, système tympano-ossiculaire, cochlée, voies auditives et centres). Voir figure ci-dessus ;
- le maillon cochléaire est assimilable à un transducteur chargé de coder un signal continu (le signal acoustique) en un signal discontinu de type impulsionnel véhiculé par les fibres nerveuses auditives jusqu'au centre de traitement cortical.

Différents types de codage

Jusqu'aux cellules ciliées de l'oreille interne, les messages sont transmis sous forme de vibrations mécaniques, acoustiques. Au-delà, ces mêmes messages sont codés sous forme d'impulsions électriques (et chimiques) pour cheminer dans les voies nerveuses. Il y a donc passage d'un type de codage des signaux (acoustiques) en un autre type de codage (impulsions nerveuses). Alors que le premier, continu par nature, est de type analogique, le second, celui du système nerveux, est de nature discontinu, binaire, puisque son alphabet se limite à 2 symboles 0 et 1. Il fonctionne sur le dilemme « ouvert-fermé », passage de courant ou non, dépolarisation ou phase réfractaire.

L'oreille interne se comporte donc en définitive, comme un transducteur d'un signal continu, analogique, en un signal discontinu, de type numérique, les spikes, parfaitement adapté au fonctionnement de la fibre nerveuse.

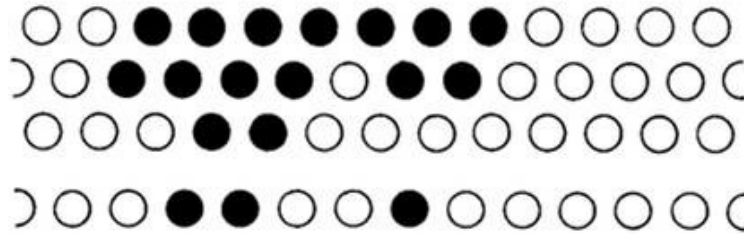
C'est un convertisseur analogique-digital, dont les cellules de Corti constituent le relais interface, et au sujet duquel on peut légitimement appliquer la théorie générale de l'information et de la communication, celle de l'échantillonnage des signaux. Son avantage est aussi de ne pas interrompre le canal de transmission des messages informatifs malgré le passage d'un support à un autre.

Page 9/13 - L'oreille et son analyse temporo-spatiale du pattern cochléaire

En réponse aux vibrations sonores captées et transmises par la chaîne tympano-ossiculaire aux liquides de l'oreille interne, la membrane basilaire est le siège de déformations instables, de formes ou patterns qui se modifient constamment en fonction des paramètres du signal.

Les cellules ciliées de Corti, réparties à sa surface, se comportent comme des capteurs de mouvement chargés de

transformer l'énergie mécanique (acoustique) en énergie électrique (dépolarisation membranaire). Comme pour la cellule sensorielle vestibulaire, la cellule ciliée cochléaire est sensible à la dérivée du mouvement : il s'agit d'un capteur assimilable à un accéléromètre. Par l'entremise de neurotransmetteurs, la dépolarisation cellulaire est responsable finalement de la dépolarisation de la fibre nerveuse (spikes).



Le pattern, ou image cochléaire, est composé d'éléments discrets (ou pixels), de répartition linéaire pour le système cilié interne, spatial pour le système cilié externe. Comme chaque capteur n'occupe qu'une petite surface du champ, l'analyse de la forme membranaire cochléaire est obtenue par un découpage spatial de l'image. © Roland Carrat - Tous droits réservés

Analyse linéaire et analyse spatiale

Le mécanisme de transduction acoustico-neural consiste, pour le premier, en une analyse linéaire par utilisation d'un peigne d'échantillonnage (Dirac), pour le second en une analyse spatiale par utilisation d'une grille d'analyse, d'une trame. Ce pattern est bien connu en typographie : les carreaux de mosaïque, les motifs d'une broderie, les enseignes lumineuses des frontons de théâtre tracent depuis longtemps des caractères reconnaissables, alphabétiques par exemple, grossiers, à partir d'éléments discrets.

On sait que la répartition de ces capteurs forme deux systèmes :

- l'un, externe comportant trois rangées (le système cilié externe et dessinant une mosaïque, un réseau) ;
- l'autre une seule rangée (le système cilié interne) (voir ci-dessus).

Comme chaque capteur n'occupe qu'une portion de surface, l'analyse de la forme membranaire cochléaire comporte un fractionnement de l'image, une fragmentation bidimensionnelle pour les CCE (mosaïque), linéaire pour les CCI (assimilable à un peigne de Dirac). En d'autres termes, l'analyse des formes membranaires ou patterns, procède d'un échantillonnage spatial effectué par les CC et les fibres afférentes correspondantes.

En outre, comme ces patterns changent en permanence – sinon ils ne transporteraient aucune information – et comme chaque fibre nerveuse ne répond que par intervalles de temps (fenêtre temporelle), l'analyse des déformations successives de la membrane basilaire est également temporelle. Il s'agit d'un échantillonnage temporel.

Au total, l'oreille est un convertisseur analogique-digital qui analyse les formes acoustiques membranaires au moyen d'un échantillonnage spatio-temporel, les cellules de Corti formant le relais interface.



L'implant cochléaire est un implant électronique qui vise à fournir un certain niveau d'audition pour certaines personnes atteintes d'une surdité profonde. © Zipfer, DP

En corollaire, la qualité de l'analyse par l'échantillonnage spatial dépend de la densité surfacique ou linéaire des capteurs, c'est à dire du pas d'échantillonnage, mais elle ne dépend pas de leur nombre total. La finesse de l'analyse est d'autant meilleure que les capteurs sont plus rapprochés, et que le pas est plus petit. Dans le cas de l'échantillonnage temporel, la finesse de l'analyse dépend de la cadence de l'échantillonnage (intérêt marqué pour la compréhension des surdités).

Page 10/13 - Audition : l'échantillonnage cochléaire externe et interne et sa dualité

Les théories classiques de l'audition ont attribué, jusqu'à ces dernières années, la fonction de sélectivité des fréquences sonores aux cellules ciliées externes, probablement du fait de leur nombre. En fait, de nombreuses données anatomiques, histologiques...

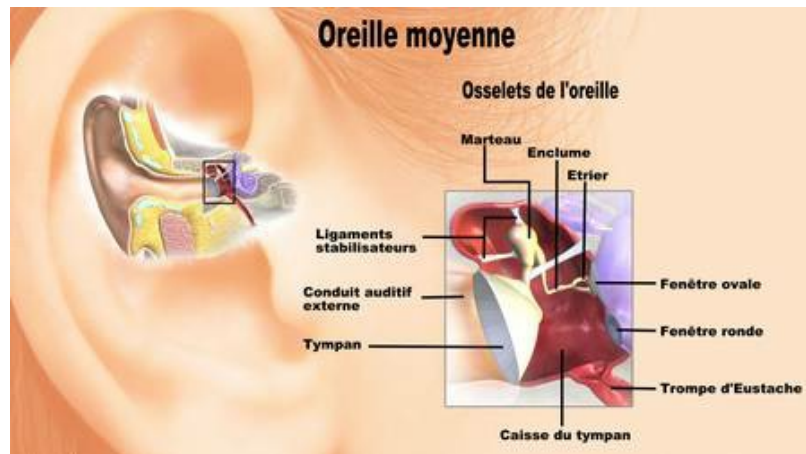
De nombreuses données anatomiques, histologiques, histo-pathologiques, conduisent à attribuer :

- aux systèmes ciliés externes, l'information de niveau ;
- aux systèmes ciliés internes, l'information fréquentielle.

Échantillonnage cochléaire externe : le niveau sonore

En raison de l'interconnexion neurale des cellules ciliées externes (CCE) qui élargit nécessairement le pas d'échantillonnage, et du nombre insuffisant de fibres nerveuses afférentes externes (1.500 environ), l'échantillonnage externe ne peut être que grossier et l'analyse pas assez fine pour lui attribuer une discrimination de hauteur.

Inversement, l'interconnexion de plusieurs CCE avec chaque fibre nerveuses afférente est compatible avec un mécanisme de sommation spatiale particulièrement bien adapté à la transmission de l'information du niveau sonore, le recrutement d'un nombre de cellules (et de rangées) étant d'autant plus grand que le niveau sonore est plus élevé.



Oreille moyenne. © BruceBlaus, CC BY 3.0

Enfin la systématisation du système nerveux efférent plaide en faveur d'un mécanisme de rétro-action :

- la distribution en spirale des fibres afférentes externes ne permet pas un échantillonnage très fin des CCE. L'interconnexion des CCE entre elles élargit obligatoirement le pas d'échantillonnage ;
- les connexions dendritiques d'une même fibre au niveau des trois rangées de CCE évoque l'intervention d'un mécanisme de recrutement lors de l'activation des fibres ;
- le nombre restreint de fibres nerveuses auditives afférentes (1.500 environ) est inadapté à la discrimination des fréquences les plus élevées du champ auditif. l'échantillonnage (il en faudrait théoriquement de 30 à 40.000 pour transmettre par échantillonnage les fréquences les plus élevées de l'information).

Les CCE sont disposées en un réseau. L'échantillonnage effectue une sommation des réponses de une à trois cellules par rangée. Comme chaque fibre nerveuse afférente externe est en connexion avec chacune des trois rangées de CCE, et statistiquement, à environ trois cellules dans chacune d'elle, elle est théoriquement capable de transmettre une information de 9 degrés de niveau (Fl, Fm, Ff, Ml, Mm, Mf, etc.) (l = léger, m = moyen, f = fort).

Échantillonnage cochléaire interne

La séparation fonctionnelle des CCI et l'existence d'un nombre suffisamment élevé de fibres afférentes (environ 28 000) autorisent l'application du théorème de Shannon. À ce niveau, une discrimination fréquentielle est possible par un double échantillonnage spatial et temporel.

Pour une réponse vibratoire membranaire de type sinusoïdal, l'échantillonnage est déterminé par l'espace séparant deux groupes de CCI stimulées simultanément (une longueur d'onde, donc deux pas). Plus cet intervalle est petit, plus la fréquence échantillonnée est élevée.

À la limite fréquentielle maximum, seule une cellule sur deux est stimulée. Inversement, à la limite fréquentielle inférieure, il n'existe plus que deux groupes de cellules ciliées qui sont stimulés alternativement.

Analyse temporelle

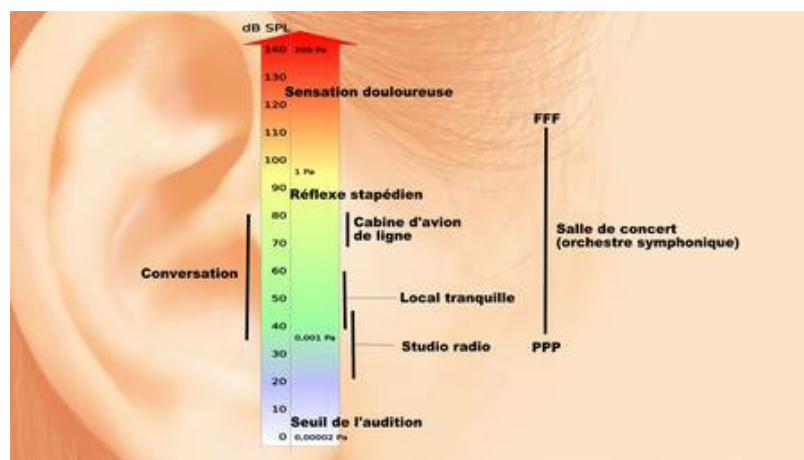
En raison de sa période réfractaire, chaque fibre nerveuse ne peut théoriquement transmettre plus de 1 000 impulsions par seconde (moins dans la réalité). Au-dessus de 1.000 Hz, la transmission de l'information n'est possible que par l'intervention d'un mécanisme complémentaire, celui d'un multiplexage. (C'est à dire d'une activation alternée, de rotation, des fibres afférentes connectées avec chaque capteur)(mécanisme déjà été proposé par Wever en 1930).

Le calcul montre, là encore, que 9 à 10 fibres suffisent pour transmettre l'information fréquentielle supérieure :

- le système cilié interne comporte 4.000 à 5.000 capteurs en ligne ;
- 9 à 10 fibres afférentes partent de chaque capteur, soit au total environ 45.000 fibres ;
- le pas d'échantillonnage intercellulaire effectue une analyse spatiale de la fréquence ;
- le pas temporel de chaque fibre est de 1 ms ;
- le couple CCI-neurones afférents effectue au total un codage spatio-temporel de la fréquence.

Page 11/13 - L'apport de la théorie de l'échantillonnage cochléaire

La théorie de l'information permet de concevoir un modèle de fonctionnement cochléaire extrêmement performant. Elle rend cohérentes les données objectives anatomo-fonctionnelles et les données subjectives de la psycho-acoustique.



Échelle des niveaux sonores avec seuil d'apparition du « réflexe stapédien » et de la douleur. © A7N8X, CC by-sa 3.0

Les exemples sont multiples. Cette théorie montre en particulier que :

- dans le domaine de la psycho-acoustique :
 - le nombre d'échelons de sensation d'intensité (le Bel) correspond au degré de recrutement spatial des CCE (9 à 10) ;
 - la limite fréquentielle supérieure d'audibilité (donnée de la psycho-acoustique) correspond exactement au plus petit pas d'échantillonnage (donnée histologique) ;
 - la limite fréquentielle inférieure du champ auditif (16 à 20 Hz) est en concordance avec la longueur de la cochlée et le plus grand pas d'échantillonnage (trois demi-périodes) ;
 - à la limite fréquentielle supérieure du champ auditif, et compte-tenu de la phase réfractaire de la fibre nerveuse, le nombre de fibres activées dans un cycle (16 à 20) correspond précisément au nombre théorique de fibres nécessaires à un mécanisme par multiplexage ;
 - le champ auditif ne dépend pas des dimensions de la cochlée, ce que l'anatomie comparée a montré de longue date, mais du pas d'échantillonnage temporo-spatial (la cochlée du cobaye est plus longue que celle de la chauve-souris, mais son champ auditif est bien moins étendu) ;
 - l'échantillonnage d'une onde spatiale complexe, périodique, est déterminé par l'harmonique supérieur. La présence ou non du fondamental ne modifie pas l'image de cet échantillonnage (fondamental absent) (Carrat, 1984) ;
 - l'oreille interne peut être assimilée à un lecteur code-barres ;
 - de nouvelles approches sont possibles concernant les mécanismes de la conduction osseuse et le concept d'une troisième fenêtre cochléaire, la couleur tonale des transitoires, le concept d'une unité fonctionnelle cochléaire, la sensation tonale de clics répétitifs.

- En physio-pathologie auditive :
 - la perception paradoxale de fréquences « fantômes » si l'oreille échantillonne insuffisamment une forme sonore. En effet, si le pas d'échantillonnage est trop large par rapport à la longueur d'onde échantillonnée (cadence $< 2 F$ sup.), il se produit un phénomène de repliement (aliasing des auteurs anglo-saxons) avec apparition d'ondes de basse fréquence ne figurant pas dans le spectre original, Ces composantes erronées peuvent être néanmoins perçues par le sourd profond après amplification d'une fréquence pure théoriquement inaudible ;
 - l'information de hauteur étant liée au pas d'échantillonnage, la raréfaction (aléatoire) neurosensorielle entraîne un abaissement de la limite supérieure d'audibilité pour des sons purs (presbyacousie) ;
 - l'échantillonnage d'une onde pseudo-sinusoidale explique le caractère tonal des transitoires, alors que, du fait de leur large spectre et selon l'hypothèse de la tonotopie, ils devraient être perçus comme un bruit blanc ;
 - l'information fréquentielle n'a théoriquement pas besoin d'être répartie sur tout l'éventail cochléaire. Même détruit sur quelques mm, il demeure théoriquement encore capable de transmettre une information de hauteur ;
 - l'interprétation classique donnée au scotome auditif après traumatisme sonore est complètement erronée.(°) En effet, les lésions sensorielles observées à la base de la cochlée relèvent d'oscillations d'amplitude excessive de la membrane basilaire à la suite d'un transitoire intense, (et dépassant les limites de l'élasticité des structures constituantes), alors que la perte auditive (audiométrique) autour de 4 KHz est en concordance avec un phénomène de résonance aiguë du tube cochléaire, avec des oscillations forcées à sa fréquence propre et la survenue de lésions sensorielles nécessairement réparties sur la totalité de la membrane basilaire.

(°) Si on accepte la tonotopie, avec l'augmentation de la fréquence, la diminution d'énergie transportée par chaque cycle vibratoire va se conjuguer avec l'augmentation de rigidité membranaire et entraîner ainsi une diminution progressive des amplitudes de vibration membranaire. On conçoit mal que les cellules ciliées de la base de la cochlée puissent être encore excitées alors que leur morphologie ne varie pas de manière significative d'une extrémité à l'autre celle-ci.

En se référant à la loi de Bernouilli, la fréquence de résonance d'un tube semi-ouvert est donnée par la formule :

$$f = \frac{C}{4L}$$

Si on assimile l'oreille interne à un tube semi-ouvert dont la longueur L totale déroulée (rampe vestibulaire, hélicotrema et rampe tympanique) est de 70 mm, et sachant que la vitesse C d'un son se propageant dans l'eau est d'environ 1.500 m/s, on trouve que la fréquence propre de résonance de ce tube est de :

$$f \approx 5.000 \text{ Hz (5.357 Hz)}$$

Quelle que soit la fréquence du signal d'entrée, et plus particulièrement pour un transitoire dont le spectre de fréquence est nécessairement très large, la fréquence propre de résonance du système reste toujours la même.

À la fréquence maximum audible, le codage par échantillonnage spatial à partir de deux cellules ciliées internes contiguës est impossible (théorème de Shannon). Il le devient par contre à partir de trois cellules adjacentes, à la condition que la transmission nerveuse associée à chaque capteur soit efficace. L'unité anatomo-fonctionnelle correspond au plus petit pas d'échantillonnage spatial.

Page 12/13 - Commentaires sur le modèle de l'échantillonnage cochléaire

Toutes les théories de l'audition avancées jusqu'à ce jour reposent sur une décomposition des sons complexes et sur la localisation des fréquences dans la cochlée, sans qu'il soit tenu compte de leur durée. Elles font une impasse totale sur le paramètre temps, alors que l'oreille est plongée en permanence dans un environnement sonore formé de sons de durée extrêmement variable, les sons les plus brefs s'avérant les plus informatifs et indispensables à la communication.

Plus précisément, constante de temps et transitoires sont proprement ignorés. C'est tout le mérite de la théorie de l'échantillonnage d'intégrer dans l'analyse d'un signal acoustique toutes ses composantes, à savoir son niveau, sa fréquence et sa durée.

L'oreille, un convertisseur de signal acoustique

L'oreille ne doit plus être considérée comme un analyseur de fréquence, un fréquencesmètre, mais comme un convertisseur du signal acoustique (physique) en un signal codé adapté aux processus biologiques. L'oreille transforme le signal acoustique, qui est un signal continu, analogique, en une série de signaux discontinus, les impulsions qui circulent sur les fibres nerveuses et dont la distribution sur chacune d'elle et sur l'ensemble constitue un codage. Elle relègue le décodage du message fréquentiel aux centres cérébraux. La théorie de l'échantillonnage cochléaire a au moins le mérite d'intégrer l'audition dans le processus général de la communication.

Tout nouveau modèle auditif se doit de tenir compte des éléments d'acoustique et de psycho-acoustique qui ont pu être acquis antérieurement, à la condition de ne pas les admettre sans discernement et esprit critique comme des données indiscutables. Le risque est trop grand d'admettre définitivement et de colporter des résultats expérimentaux anciens et peu fiables si la méthodologie et les moyens utilisés étaient insuffisants. Ainsi, un diapason entretenu électriquement utilisé sur des modèles mécaniques cochléaires ne génère pas, contrairement à ce que l'on pensait, un signal acoustique parfaitement sinusoïdal : son spectre n'est pas pur, mais celui d'un bruit. Combien de fois aussi peut-on lire que von Békésy a montré sur le cadavre le phénomène de localisation tonale,

alors que son travail concernait la mesure de l'amplitude des vibrations !

Apports du modèle sur le plan clinique

Si le modèle de l'échantillonnage cochléaire permet d'appréhender de nombreux mécanismes de l'audition jusqu'alors incompris comme par exemple celui de la conduction osseuse, ou d'imaginer de nouveaux concepts comme celui de la troisième fenêtre cochléaire, ou celui de l'unité anatomo-fonctionnelle cochléaire, ou encore d'apporter une interprétation originale à de nombreux paradoxes, son apport sur le plan clinique n'est pas négligeable. Citons une classification originale et inédite des surdités neuro-sensorielles, leur traduction audiométrique, un modèle du mécanisme cochléaire en réponse à un bruit blanc, une nouvelle interprétation du traumatisme acoustique, un modèle pathogénique des acouphènes, etc.

Quelles retombées pratiques ? Il s'agit essentiellement du traitement du signal de la parole, l'oreille étant un vecteur essentiel des relations interhumaines. Plus précisément de son intelligibilité dans le bruit, ou au travers de la prothèse auditive, ou lors du codage pour les déficients auditifs sévères, etc. N'est-il pas stupide, en s'appuyant sur la tonotopie et la lecture d'un audiogramme tonal, d'amplifier lors de l'appareillage auditif des fréquences qui ne peuvent être reconnues si les cellules sensorielles sont détruites ? et qui de plus, ne sont pas indispensables à la transmission du message (exemple de la voix chuchotée).

De nouvelles ouvertures sont aussi à prévoir dans la réalisation d'une audiométrie objective (les clics d'un PEA traduisent la réponse du tube cochléaire à un transitoire, abusivement considérée comme la réponse neurosensorielle à 4 Hz). Quid des autres fréquences ? L'ouverture est encore possible en audio-psycho-neurologie (pour exemple le troisième son de Tartini), dans le domaine musical (disques CD ou enregistrement traditionnel ?), en neurosciences, codage électrique de la parole, synthèse des sons, etc.

Page 13/13 - Découvrez le livre sur l'oreille numérique

Pour en savoir plus sur l'audition, découvrez aux éditions EDP Sciences le livre de Roland Carrat intitulé *L'oreille numérique*.

L'oreille numérique

Roland Carrat



*Vues nouvelles sur
la perception des sons*



Cliquez pour acheter le livre.

Les mystères de l'ouïe sont ici disséqués et analysés et devraient notamment intéresser tous les spécialistes de notre appareil auditif.

Découvrir le site de Roland Carrat.

