

Codage de l'information acoustique dans les centres auditifs supérieurs

Autor(en): **Ribaupierre, F. de**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Medicales = Bollettino dell' Accademia Svizzera delle Scienze Mediche**

Band (Jahr): **32 (1976)**

PDF erstellt am: **20.06.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-308040>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Institut de Physiologie de l'Hôpital cantonal universitaire, Lausanne

CODAGE DE L'INFORMATION ACOUSTIQUE DANS LES CENTRES
AUDITIFS SUPERIEURS

F. DE RIBAUPIERRE

Résumé

On peut considérer que l'oreille interne effectue une analyse spectrale des signaux acoustiques. Cette analyse se reflète dans les voies auditives sous forme d'un code de lieu où chaque neurone n'est activé que pour une bande étroite et bien définie de fréquences. Mais à côté de cette analyse du type Fourier, il subsiste dans les centres auditifs inférieurs une information temporelle sur la phase et la période des signaux de basses fréquences.

Dans le corps genouillé médian, dernier relais avant l'écorce cérébrale, le code de lieu conserve les propriétés présentes dans les relais inférieurs avec une diversité plus grande dans les types de réponses et les largeurs de bandes observées. L'organisation topographique en fonction de la sélectivité tonale (tonotopie) est moins rigoureuse. Pour la pars lateralis elle suit l'architecture lamellaire de cette région. Les lamelles les plus latérales sont composées de cellules répondant aux fréquences les plus basses, les plus internes aux fréquences les plus élevées.

Dans le cortex auditif les enregistrements intracellulaires confirment l'importance d'une inhibition active, responsable de la diversité des réponses observées. Certaines cellules présentent encore un degré élevé de synchronisation à des trains d'impulsions acoustiques de brève durée pour des fréquences allant de 50 à 1000 Herz, montrant ainsi la persistance d'une information temporelle précise. D'autres cellules répondent de façon sélective pour certaines fréquences de ces trains de clicks sans en marquer la structure temporelle. Il subsiste donc un double code temporel et spatial pour ce genre de stimuli jusqu'au niveau cortical.

Summary

The internal ear may be considered analysing acoustical signals in the frequency domain. This spectral analysis appears in the auditory pathways as a place code, each neuron being activated for a narrow and well defined frequency band. But in addition to this place code, temporal information on the phase and the period of low frequency signals is preserved in the low auditory centers.

In the medial geniculate body, the last relay before the cerebral cortex, the place code shows the same properties as in lower centers but with a greater diversity in the response patterns and tuning properties. The tonotopic organization is less precise and, for the pars lateralis, follows the histological lamellar organization of this region. The most lateral laminae are composed of cells responding to low frequencies, the most medial ones of high frequency cells.

In the auditory cortex intracellular recordings confirm the importance of an active inhibition underlying the diverse response patterns observed. Persistence of a time code is shown by certain cells presenting responses precisely time-locked to individual clicks in a train for rates ranging from 50 to 1000 Hz. Other cells respond selectively for certain click train frequencies without marking the temporal structure of the stimuli. Thus a temporal and a place code are still both present at the cortical level for this particular kind of signals.

Introduction

Un stimulus acoustique peut être caractérisé physiquement de différentes façons. Les deux représentations les plus utilisées sont d'une part la représentation temporelle, où la variation instantanée de pression acoustique est suivie au cours du temps, d'autre part la représentation dans le domaine des fréquences. Cette représentation donne la distribution d'énergie du signal en fonction de la fréquence (spectre d'énergie). Le spectre d'énergie varie lui-même en fonction du temps. Laquelle de ces représentations le système nerveux utilise-t-il? En 1863 déjà HELMOLZ se proposait d'expliquer la plupart des caractéristiques de l'audition sur la base d'une analyse faite dans le domaine des fréquences (1). Toutefois des mesures psychophysiques plus précises ont mis en évidence un certain nombre de phénomènes inexplicables sur la base d'une simple analyse de Fourier (voir la revue de SMALL (2)). Le neurophysiologiste doit donc rester ouvert à toute forme possible de codage dans le système nerveux.

L'étude de l'activité unitaire des fibres du nerf auditif montre que chacune d'elle ne répond que pour un domaine limité de fréquences (3). Cette sélectivité est due en grande partie aux

propriétés de la membrane basilaire. Pour chaque fibre on peut mettre en évidence une "fréquence caractéristique" à laquelle elle répond pour une énergie minimale. La connaissance de la fréquence caractéristique permet de prédire le comportement de la fibre en réponse à toute stimulation acoustique simple. Chaque fibre se comporte en première approximation comme un filtre à bande étroite centré sur sa fréquence caractéristique. Elle sera excitée pendant tout le temps que le stimulus intercepte son champ de réception dans le domaine intensité-fréquence. Les fréquences sont ainsi codées dans l'espace que représente l'ensemble des fibres du nerf auditif. Une fréquence donnée à une intensité donnée n'excite qu'une partie restreinte et bien définie des fibres du nerf acoustique. Ce code "spatial" des fréquences est parfaitement compatible avec une analyse du type Fourier. Toutefois un examen détaillé des réponses obtenues pour des sons de fréquence inférieure à 4 KHz montre la persistance d'une information temporelle dans le train de potentiels d'action. En effet, les intervalles entre les potentiels d'action ne sont plus distribués au hasard, mais regroupés étroitement autour de valeurs correspondant à des multiples entiers de la période du signal présenté (3, 4).

Il existe ainsi pour les basses fréquences, en plus d'un code "spatial", un code "temporel": une certaine information concernant la phase et la période du signal se retrouve dans la succession des potentiels d'action. Ces deux codes sont donc présents simultanément à l'entrée dans le système nerveux central. Comment sont-ils utilisés plus loin? Les voies auditives sont complexes et les relais nombreux avant le cortex auditif. Nous allons nous concentrer sur deux problèmes: le premier ayant trait à la forme que prend le code "spatial" au niveau du dernier relais précortical (le corps genouillé médian), l'autre à la persistance éventuelle d'une information temporelle après un nombre important de synapses au niveau de l'écorce cérébrale.

Organisation tonotopique du corps genouillé médian

Dans les centres auditifs inférieurs, il existe une relation précise entre la sélectivité tonale des neurones et leur position anatomique. Cette organisation "tonotopique" s'explique par le fait que les fibres provenant de la cochlée se projettent d'une façon parfaitement ordonnée sur le noyau cochléaire. Cette ordonnance est conservée d'un noyau à l'autre. Dans le corps genouillé médian (CGM) il existe plusieurs groupes cellulaires dont les afférences et les efférences sont différentes (5). Nous allons nous limiter à la partie ventro-latérale qui est l'équivalent d'un relais thalamique pour le système auditif et dont les neurones projettent leurs axones vers le cortex auditif primaire. Cette partie est organisée histologique-

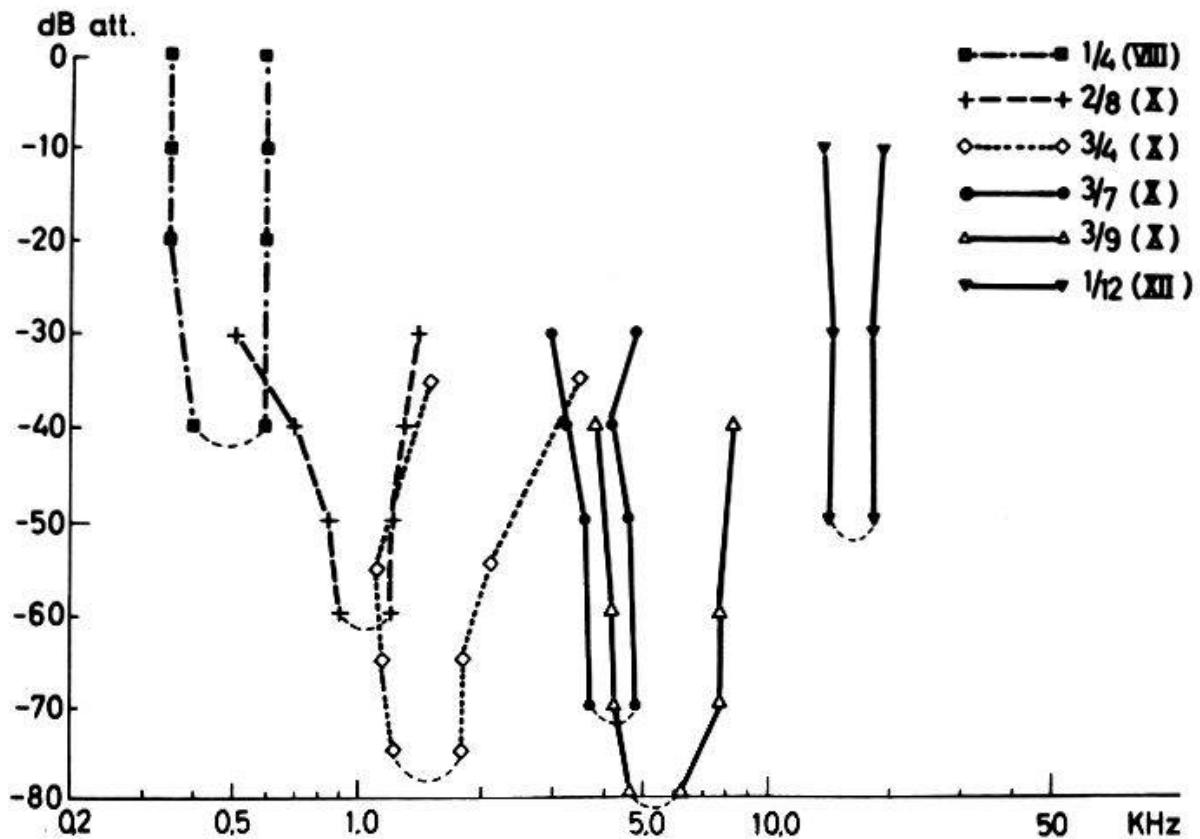


Figure 1. Courbe délimitant le domaine de réponse de 6 cellules de la pars lateralis du corps genouillé médian; chaque courbe représente l'intensité nécessaire pour obtenir une réponse de la cellule en fonction de la fréquence d'un signal sinusoïdal ("tuning curve"). L'intensité en ordonnée est exprimée en décibels d'atténuation du signal acoustique. Zéro décibel d'atténuation correspond à 90 dB SPL.

ment sous forme de lamelles concentriques parallèles au bord latéral et définies par l'orientation dendritique des neurones principaux qui la constituent (6).

La relation entre la structure histologique et les propriétés fonctionnelles des cellules a été étudiée en enregistrant l'activité unitaire extra-cellulaire chez le chat anesthésié au protoxyde d'azote (7). Les cellules rencontrées dans la pars lateralis du CGM présentent une sélectivité tonale du type habituellement rencontré à d'autres niveaux des voies auditives. Elles répondent pour un intervalle de fréquences limité dont la largeur est fonction de l'intensité (voir fig. 1). Cette première figure illustre le domaine de réponse ("tuning curve") de six cellules différentes ayant une sélectivité tonale comparable à celle observée à la périphérie. On rencontre également des cellules présentant des domaines de réponses beaucoup plus larges, ces dernières étant plus fréquentes dans les autres noyaux du CGM. Les réponses sont rarement maintenues pendant toute la durée de la stimulation, ce qui était la règle à la périphérie, mais sont en majorité transitoires, marquant le début ou la fin du si-

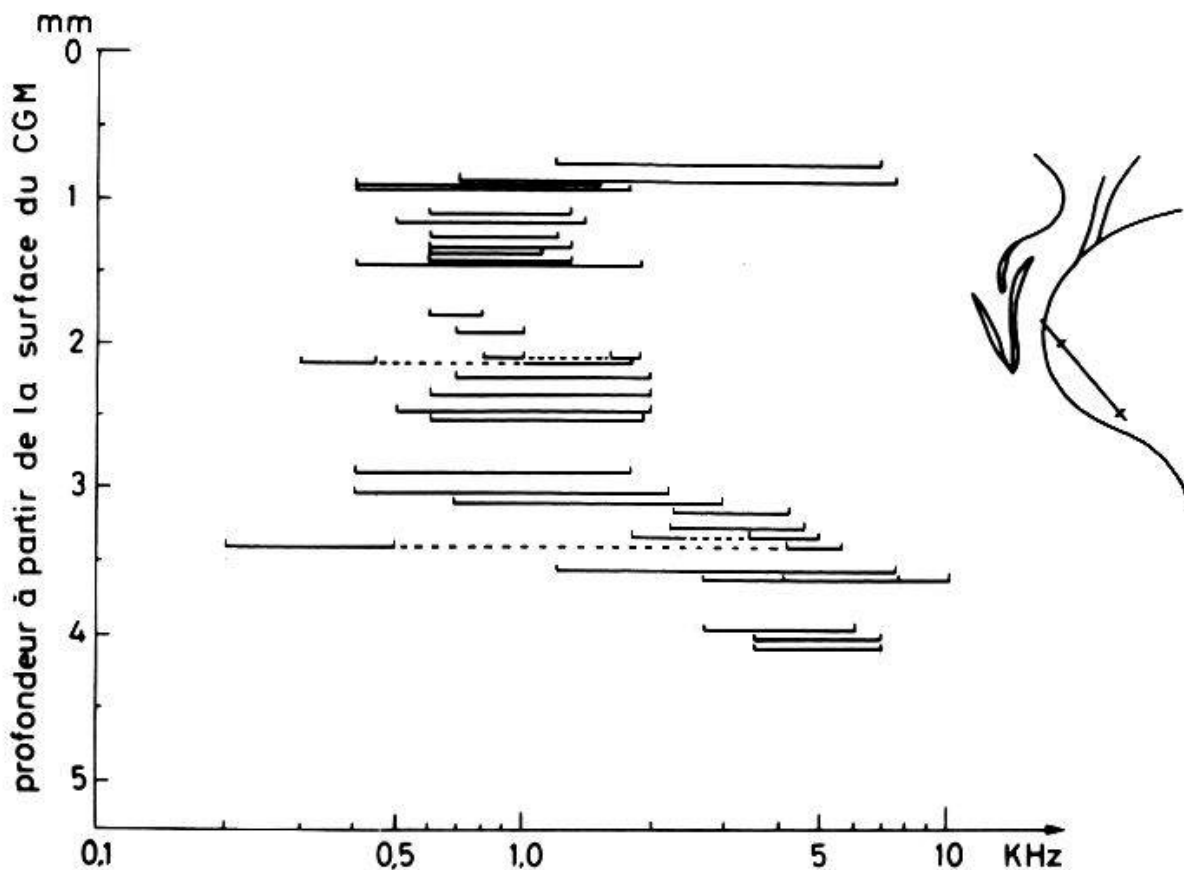


Figure 2. Reconstruction d'un tracé d'une microélectrode traversant la pars lateralis avec une orientation parallèle à l'axe général des lamelles histologiques (voir schéma inséré à droite). Plan frontal passant à 5,5 mm en avant du zéro stéréotaxique défini selon le système de coordonnées HORSLEY CLARK. La largeur et la position de la bande de fréquences pour laquelle chaque cellule rencontrée répond est représentée en fonction de sa profondeur, mesurée depuis la surface du corps genouillé médian (ordonnée). Intensité 70 dB SPL.

gnal acoustique. La distribution spatiale de la sélectivité tonale à l'intérieur de la pars lateralis peut être étudiée par la reconstruction des tracés de la microélectrode en notant, comme sur la figure 2, la position et la largeur de la bande de fréquence à laquelle la cellule répond pour une intensité moyenne en fonction de sa localisation anatomique (distance à partir de la surface du CGM). Dans la fig. 2 le tracé est à peu près parallèle à l'axe général des lamelles et n'en coupe donc qu'un nombre restreint. On observe que la sélectivité tonale est très semblable pour des cellules voisines sur des distances allant jusqu'à 1 mm, et qu'elle progresse lentement des basses fréquences vers de plus hautes fréquences lorsque l'on se dirige de la périphérie vers le centre de la structure. Les tracés parallèles situés plus médialement présentent le même type de progression, mais à partir de fréquences plus élevées. Lorsque les tracés sont perpendiculaires à l'axe général des lamelles, la progression est beaucoup plus rapide.

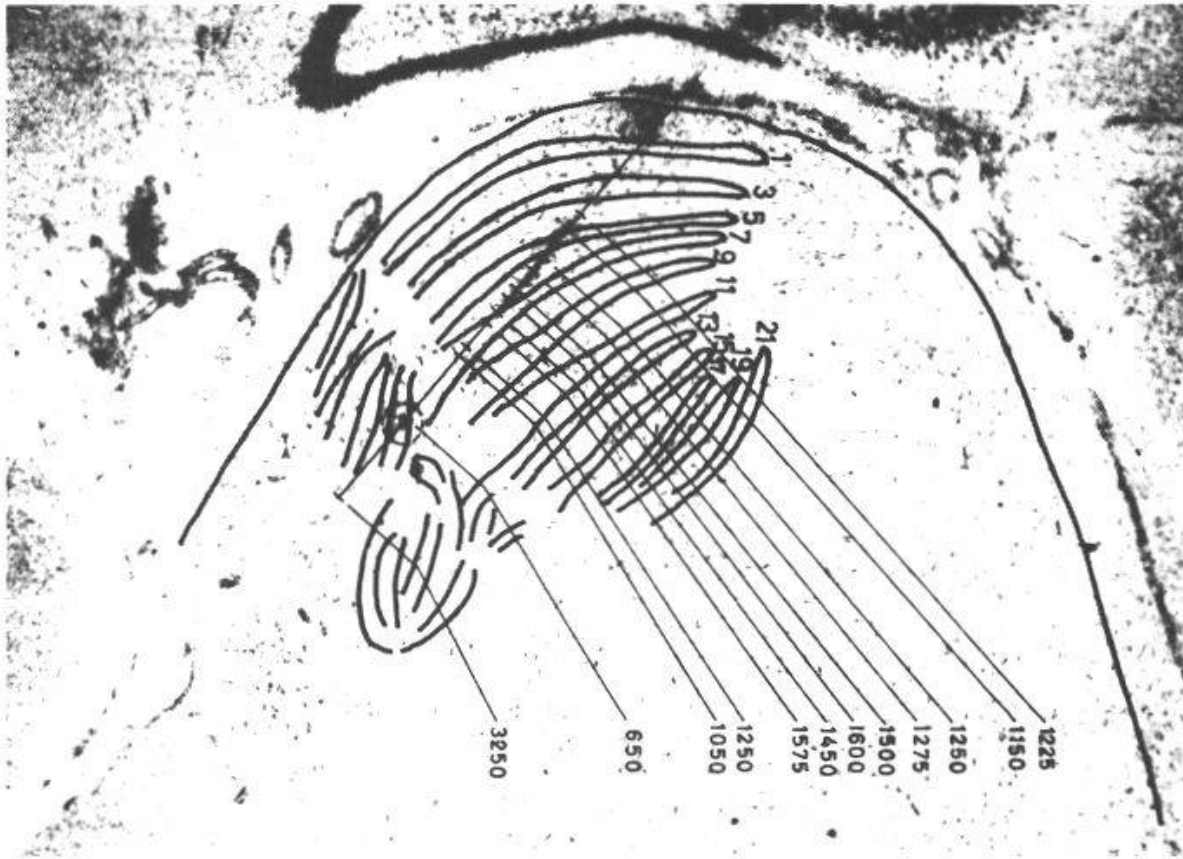


Figure 3. Reconstruction d'un tracé d'une microélectrode dans le plan frontal passant 5,2 mm en avant du zéro stéréotaxique et montrant la position de chaque cellule étudiée. "La fréquence caractéristique" correspondante est notée en Hz dans la partie droite de la figure. Le tracé est reconstruit sur un agrandissement de la coupe histologique qu'il traverse. Superposée à cet agrandissement, une reconstruction schématique (d'après MOREST) de la position des lamelles pour le même plan antéro-postérieur. Les lamelles sont numérotées arbitrairement de la périphérie vers le centre.

Enfin, si l'on veut analyser les résultats provenant d'animaux différents, on peut chercher à répartir les cellules étudiées en fonction des lamelles auxquelles elles appartiennent.

Comme ces lamelles ne sont pas visibles sur les préparations histologiques habituelles, nous avons superposé la distribution schématique de ces lamelles dans le CGM, telle qu'elle a été publiée par MOREST (6), à nos reconstructions histologiques (voir fig. 3). Ceci permet, avec une probabilité qui est limitée par les variations individuelles de la structure anatomique fine du CGM, d'attribuer à chaque cellule une lamelle correspondant à sa position. Si l'organisation tonotopique se superpose à l'organisation lamellaire, il devrait exister une corrélation étroite entre l'appartenance lamellaire et la fréquence caractéristique des cellules étudiées. La figure 4 illustre cette corrélation. Chaque cellule, représentée par des symboles différents suivant sa position antéro-postérieure, est placée sur le graphique en

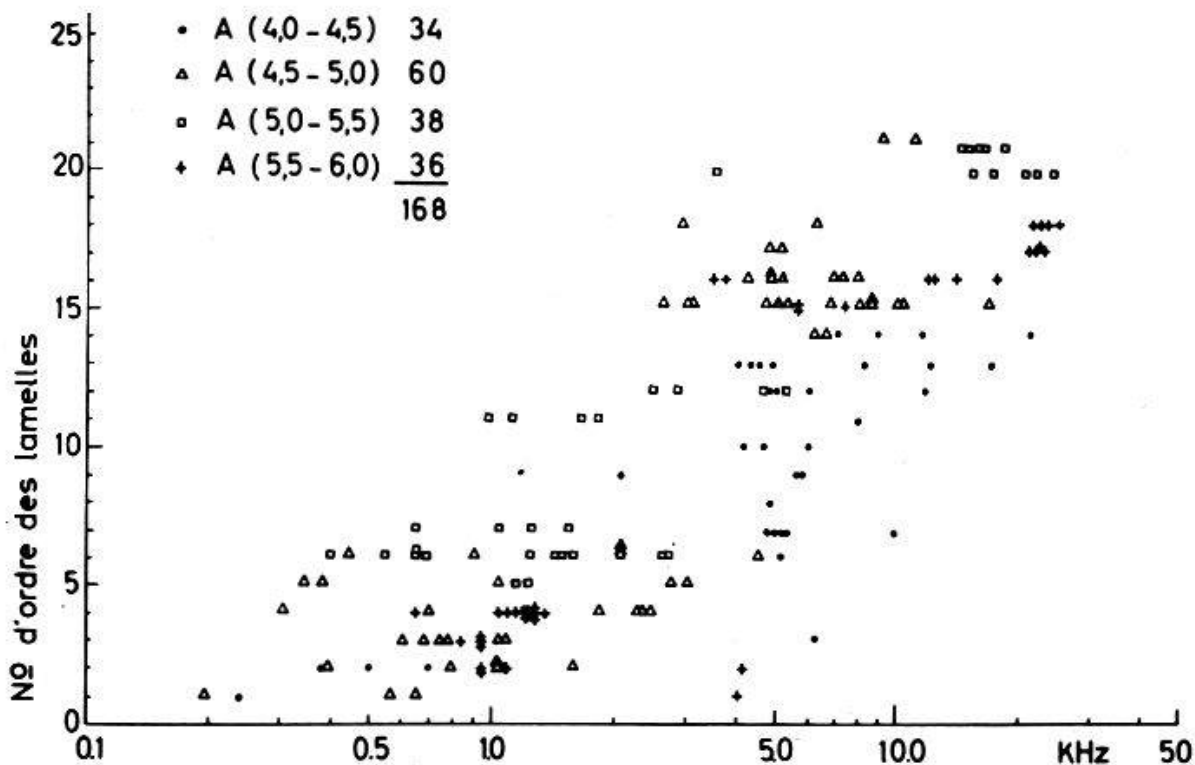


Figure 4. Distribution des fréquences caractéristiques de 168 cellules étudiées sur 8 animaux dans différents plans antéro-postérieurs. Chaque cellule est représentée en fonction de son appartenance lamellaire (ordonnée) et de sa fréquence caractéristique (abscisse en KHz). L'appartenance lamellaire de chaque cellule a été obtenue selon la technique illustrée par la figure 3.

fonction de son appartenance lamellaire (ordonnée) et de sa fréquence caractéristique (abscisse). L'analyse statistique d'une régression linéaire des points formés par l'ensemble des 168 cellules étudiées donne un coefficient de corrélation de 0,83. Ni le coefficient de corrélation, ni la pente ne varient systématiquement en fonction des plans antéro-postérieurs considérés. On voit toutefois que la dispersion des fréquences caractéristiques est importante à l'intérieur d'une lamelle donnée. Cette dispersion peut être due en partie à l'imprécision inhérent à la technique utilisée pour définir l'appartenance lamellaire de chaque cellule, mais probablement aussi à une organisation tonotopique moins rigoureuse que celle existant dans les voies auditives inférieures.

Organisation temporelle des réponses unitaires dans le cortex auditif primaire

La majorité des neurones corticaux répondent de façon phasique à des sons purs, marquant le début ou la fin du stimulus, ou encore les deux à la fois. Il est possible d'étudier au moyen d'enregistrements intracellulaires les entrées synaptiques excitatrices et inhibitrices convergeant sur un neurone, ainsi que leur rôle dans la genèse des différents types de réponses

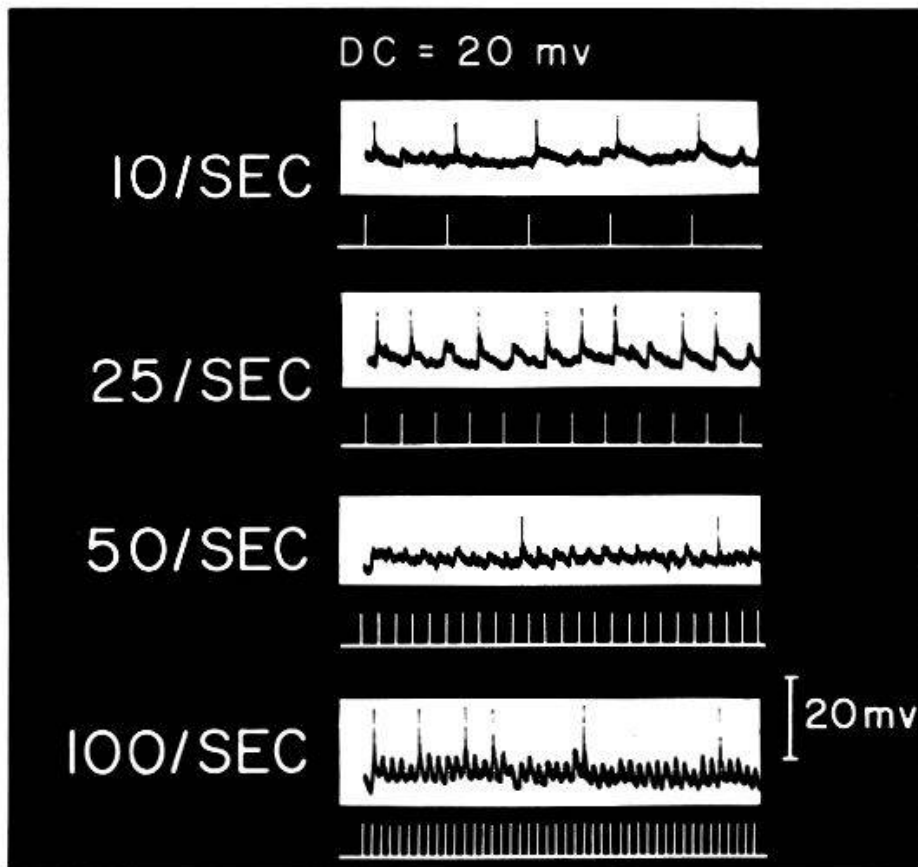


Figure 5. Enregistrement transmembranaire d'une cellule corticale. Stimulation par des trains de clicks aux fréquences indiquées dans la marge gauche, durée 500 msec, représentée par les traces inférieures en blanc.

Traces supérieures, en noir sur fond blanc, réponses intracellulaires. Noter la synchronisation et la présence d'un potentiel d'excitation postsynaptique pour chaque click, quelle que soit la fréquence.

observées. D'une façon générale, il ressort que les potentiels d'inhibition postsynaptiques jouent un grand rôle dans l'organisation temporelle des réponses observées (8).

Seul un cinquième des neurones étudiés répondent de façon soutenue pendant toute la durée du stimulus. Un trop petit nombre d'entre eux répondent à des fréquences suffisamment basses pour que l'on puisse tester l'existence d'une synchronisation à la phase du stimulus.

Aussi avons-nous utilisé un autre type de stimuli permettant de tester la persistance d'une information temporelle au niveau cortical (9). Il s'agit de trains d'impulsions de très brève durée (clicks de 10 μ sec) dont la fréquence de répétition peut être variée. Présenté à une oreille humaine, ce genre de stimuli donne une sensation tonale continue à partir d'une fréquence de répétition d'une centaine de Herz. Cette sensation ("periodicity pitch") est différente de celle donnée par un son pur de même fréquence et semble reposer en partie sur une analyse temporelle du signal (voir réf. 2). Les cellules corticales du chat répondent de

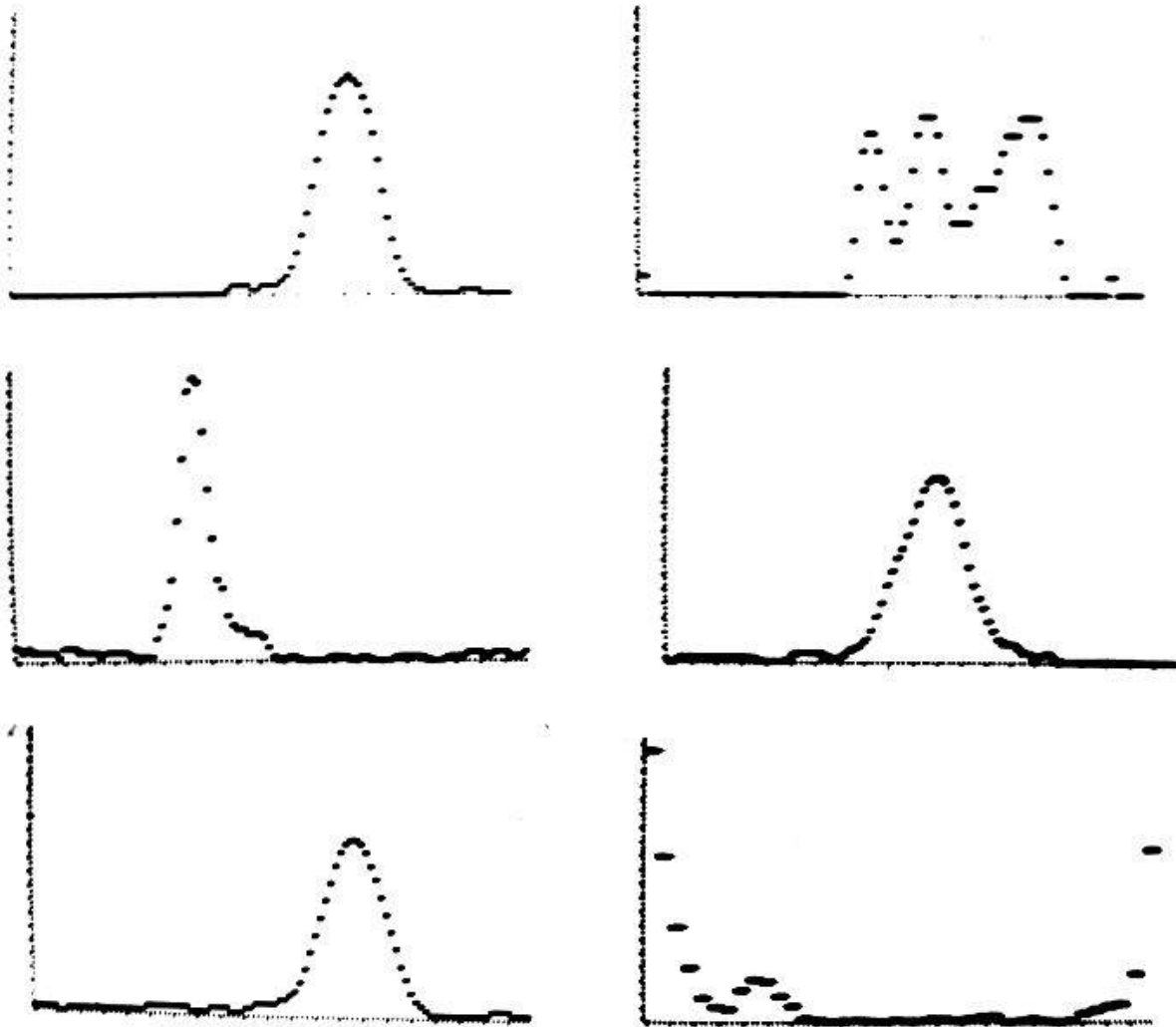


Figure 6. "period histograms". Réponse de 6 cellules différentes à des trains de clicks à 100/sec. L'abscisse représente la période qui sépare 2 clicks consécutifs (10 msec), l'ordonnée la fréquence relative d'apparition des spikes à l'intérieur de cette période divisée en une centaine d'intervalles.

différentes façons à ces stimuli (9). Environ 40% d'entre elles suivent avec précision les clicks individuels qui constituent chaque train.

Pour les très basses fréquences ces cellules répondent par un ou plusieurs potentiels d'action pour chaque click. Pour des fréquences plus élevées elles ne répondent plus pour tous les clicks du train, mais elles maintiennent leur relation temporelle précise avec les clicks auxquels elles répondent. Au delà d'une fréquence limite, qui varie entre 50 et 1000 Hz suivant les cellules, on n'observe plus cette synchronisation.

La figure 5 est un enregistrement intracellulaire d'une cellule de ce type. Elle montre que l'information arrive toujours bien synchronisée, mais atteint d'autant moins souvent le seuil d'excitation que la fréquence est élevée. En effet les potentiels post-synaptiques d'excita-

tion restent toujours synchronisés avec les clicks individuels jusqu'à la fréquence de 100 par seconde; mais pour les fréquences de 50 à 100 par seconde, ils n'atteignent que rarement le seuil, déclenchant alors un potentiel d'action qui lui aussi est synchronisé.

La précision de cette synchronisation des potentiels d'action peut être appréciée par la construction d'histogrammes reportant la probabilité d'apparition d'un spike à l'intérieur de la période qui sépare 2 clicks consécutifs ("period histogram"). Les réponses de 6 cellules différentes pour une fréquence de 100 par seconde sont illustrées de cette façon sur la fig. 6. On peut voir que les spikes arrivent à un moment précis du cycle avec une dispersion de l'ordre de ± 1 msec. Il est intéressant de constater l'existence d'une telle précision temporelle malgré les 4 ou 5 synapses qui séparent le récepteur de ces neurones. Ceci montre la persistance d'une information temporelle précise jusqu'au niveau cortical, mais ne démontre pas qu'un code temporel soit encore utilisé à ce niveau.

D'autres cellules (env. 17%) répondent de façon très différente à ce genre de stimuli: elles sont activées sélectivement pour certaines fréquences de répétition sans présenter de synchronisation aux éléments individuels des trains de clicks. Leur sélectivité ne peut généralement pas être expliquée sur la base d'une analyse spectrale du signal, leurs propriétés tonales étant différentes. On peut imaginer qu'elles reflètent une analyse temporelle exécutée par des neurones d'ordre inférieur. Cette dualité du codage de l'information acoustique (code spatial et code temporel) persiste donc jusqu'au niveau cortical pour ce genre de stimuli.

Remerciements: L'auteur aimerait exprimer ici sa profonde gratitude envers toutes les personnes qui ont pris part aux recherches mentionnées ci-dessus. Les travaux sur l'organisation fonctionnelle du corps genouillé médian ont été réalisés à l'Institut de Physiologie de l'Université de Lausanne avec la collaboration d'A. TOROS, J. WENK et Y. DE RIBAUPIERRE et supporté par le FNSR, crédit no 3.239.69.

L'étude du cortex auditif a été effectuée entre 1968 et 1970 dans le Département de Biomedical Engineering (Johns Hopkins University) avec la collaboration de M.H. GOLDSTEIN Jr. et G. YENI-KOMSHIAN. L'auteur était alors boursier de l'Académie Suisse des Sciences Médicales.

1. Helmholtz H. von: Die Lehre von den Tonempfindungen als physiologische Grundlage für die Theorie der Musik. Braunschweig: F. Vieweg, 1863.
2. Small A.M., Jr.: Periodicity pitch. In J.V. Tobias (Ed.) "Foundations of modern auditory theory", vol. 1. Academic Press, New-York, 1970, pp 1-54.
3. Kiang N.Y.: Stimulus coding in the auditory nerve and cochlear nucleus. Acta otolaryng. 59, 1965, 186-200.
4. Hind J.E.: Physiological correlates of auditory stimulus periodicity. Audiology (Basel) 11 (1/2): 42-57. 1972.

5. Sousa-Pinto A.: Cortical projections of the medial geniculate body in the cat. *Advance in Anatomy, Embryology and Cell Biology*. Vol. 48 (2), 1973, 1-42.
6. Morest D.K.: The laminar structure of the medial geniculate body of the cat. *J. Anat. (Lond)* 99, 1965, 143-160.
7. Ribaupierre F. de et Toros A.: Analyse unitaire de l'activité neuronale du corps genouillé médian en réponse à une stimulation acoustique. *Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Médicales*, 30, 1974, 118-123.
8. Ribaupierre F. de, Goldstein M.H. Jr., and Yeni-Komshian G.: Intracellular study of the cat primary auditory cortex. *Brain Research* 48, 1972, 185-204.
9. Ribaupierre F. de, Goldstein M.H. Jr., and Yeni-Komshian G.H.: Cortical coding of repetitive acoustic pulses. *Brain Research* 48, 1972, 205-225.

Adresse de l'auteur: Prof. Dr F. de Ribaupierre, Institut de Physiologie, Hôpital cantonal universitaire, 7, Rue du Bugnon, CH-1011 Lausanne

