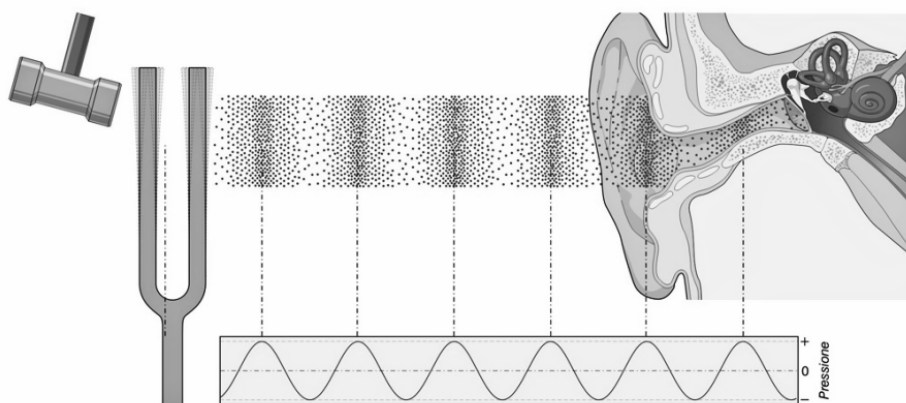
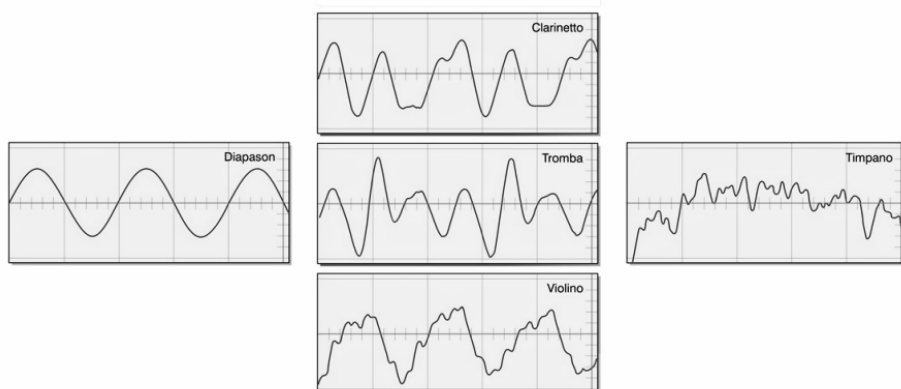


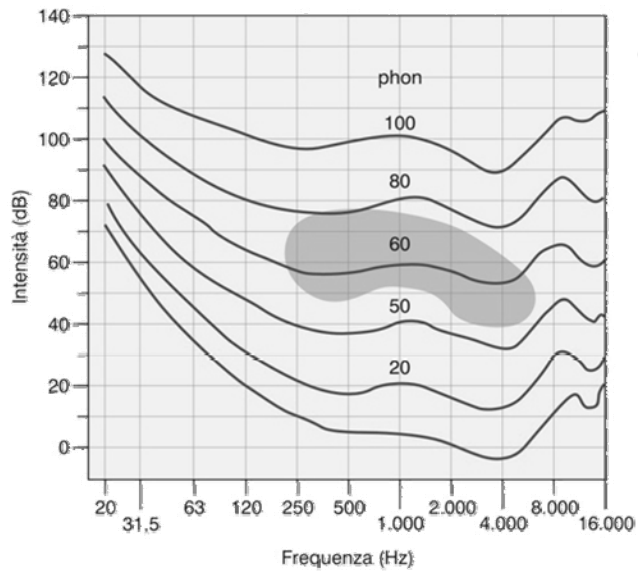
Onde sonore



Toni, suoni e rumori



Sensibilità dell'orecchio umano



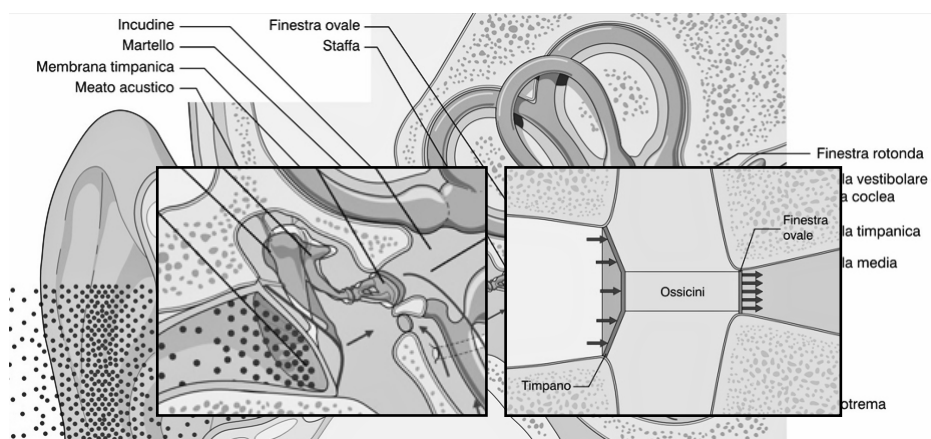
$$dB = 20 \log P_x / P_r$$

$$P_r = 2 \cdot 10^{-5} \text{ N/m}^2$$

0 dB è l'intensità minima udibile a 1000 Hz.

20 dB è un suono 10 volte più intenso, mentre 40 dB è 100 volte più intenso

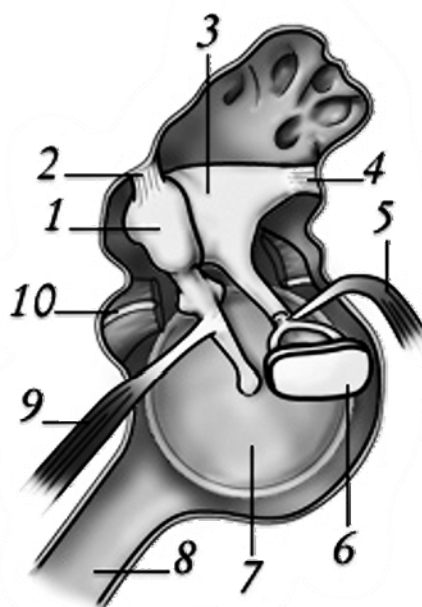
Orecchio medio



Gli ossicini dell'orecchio medio hanno un duplice scopo:

innanzitutto funzionano da adattatori di impedenza, per consentire il passaggio delle onde sonore dall'ambiente gassoso (orecchio esterno e medio) a quello liquido (orecchio interno);

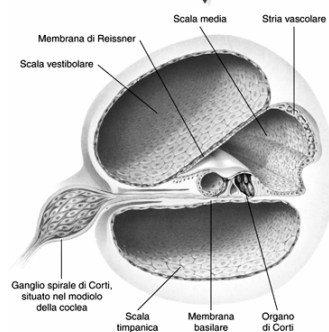
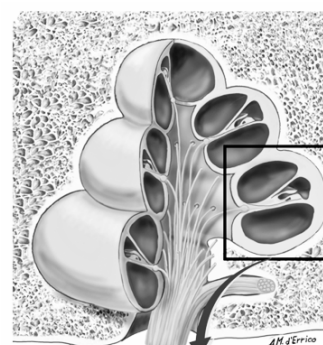
in secondo luogo, grazie ai particolari bracci di leva con cui lavorano, consentono una amplificazione del segnale di circa 20 dB.



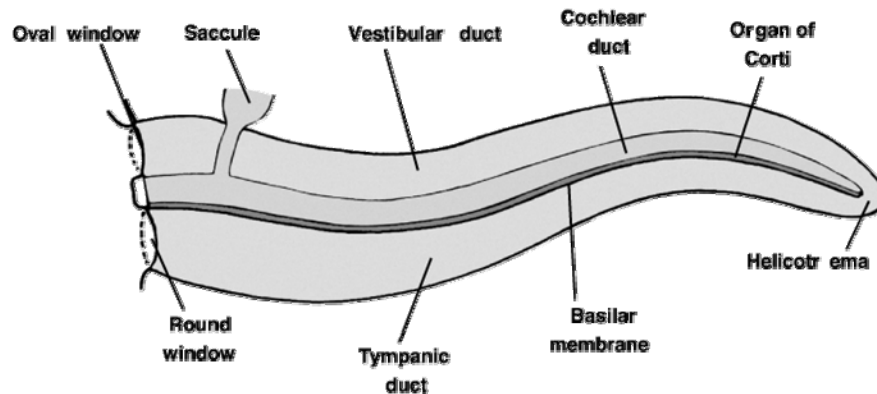
Le onde sonore, trasmesse attraverso la **finestra ovale**, mettono in oscillazione il contenuto liquido della coclea.

Questa struttura è costituita da un condotto che, come indica il nome, è avvolto su se stesso, ed è suddiviso per tutta la sua lunghezza in tre compartimenti:

- il dotto (o scala) vestibolare
- il dotto (o scala) cocleare
- il dotto (o scala) timpanica

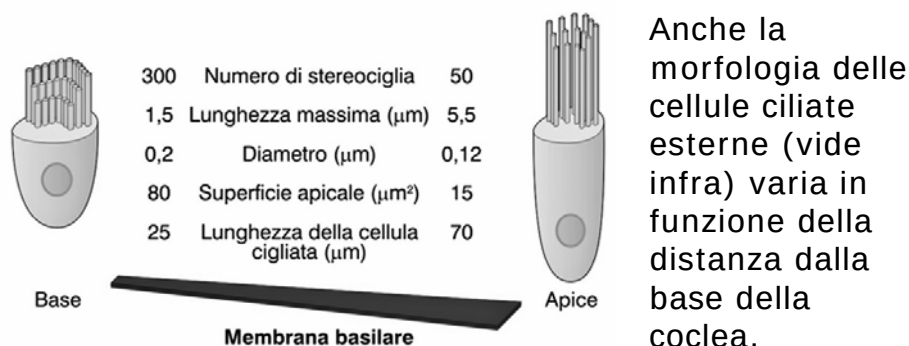


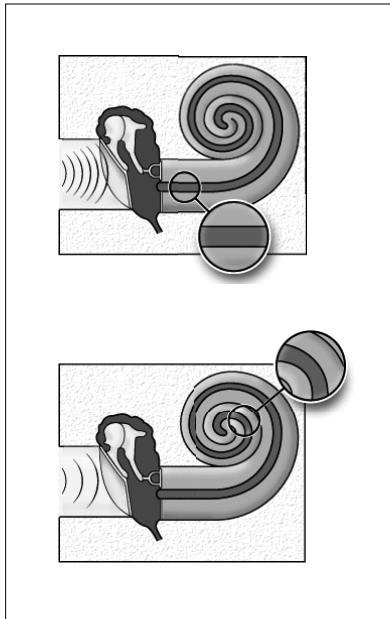
Benché il dotto vestibolare e quello timpanico siano in comunicazione all'estremità della coclea (elicotrema), dalla finestra ovale le onde elastiche giungono alla finestra rotonda attraversando il dotto cocleare. Nel far questo mettono in oscillazione la membrana di Reissner e soprattutto la membrana basilare.



Variazioni morfologiche

Le caratteristiche meccaniche della membrana basilare variano (in modo continuo) dalla base all'apice della coclea: alla base la membrana è più corta e più rigida, mentre all'apice è più lunga e più lassa.

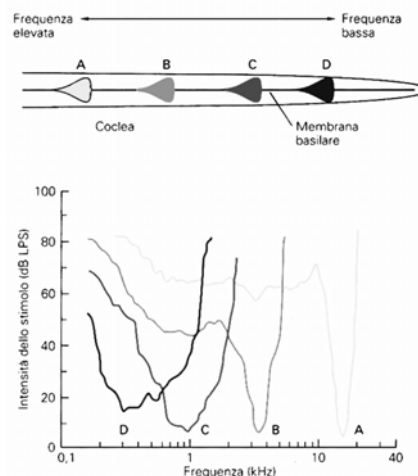
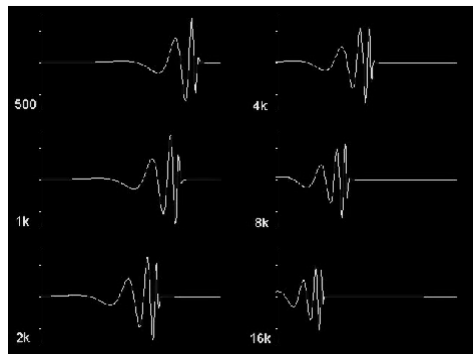




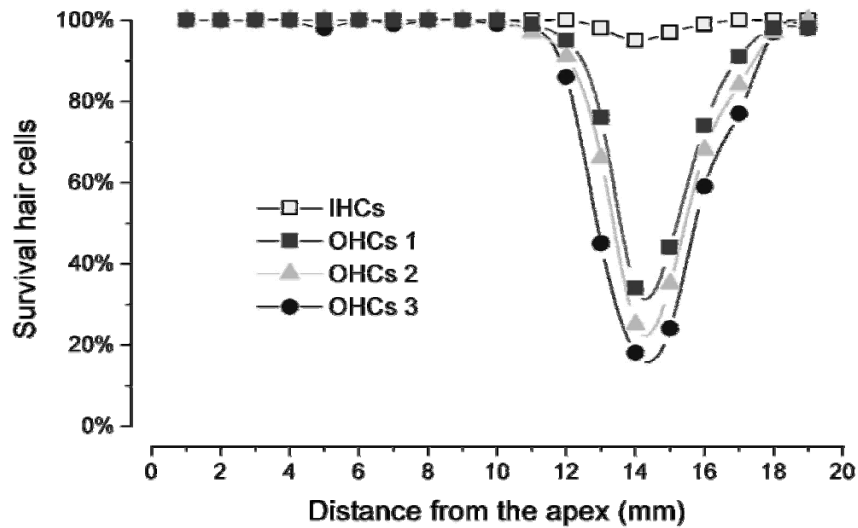
A causa delle caratteristiche meccaniche della membrana basilare, l'oscillazione è più marcata in prossimità delle finestre (giro basale) se il suono è acuto, mentre è più marcata in prossimità dell'elicotrema (giro apicale) se il suono è grave.

L'onda elastica tende ad attraversare il dotto cocleare in corrispondenza della porzione della membrana basilare "accordata" sulla sua frequenza.

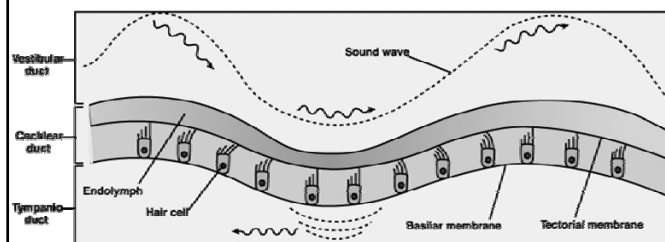
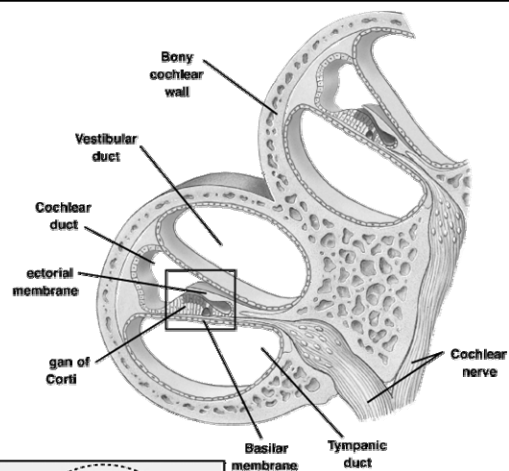
In realtà l'oscillazione assume l'aspetto di un'onda viaggiante, che parte dalla base della coclea e che raggiunge la sua massima ampiezza in corrispondenza della porzione della membrana basilare "accordata" sulla sua frequenza.



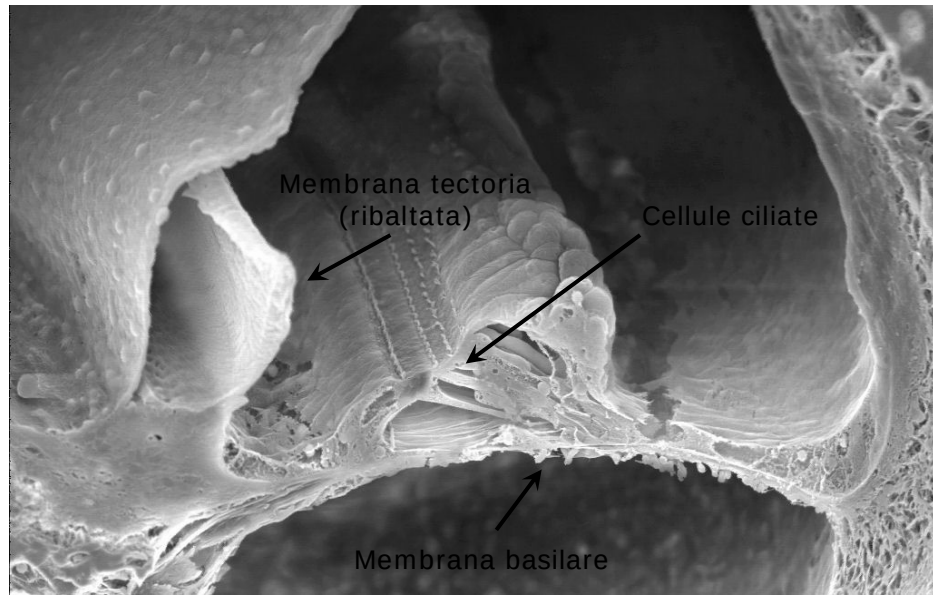
A causa delle caratteristiche tonotopiche della membrana basilare, la lesione da trauma acustico (nella figura: 120 dB, 6 kHz) interessa soltanto una porzione limitata della coclea.



L'oscillazione delle pareti della membrana basilare provoca la deformazione dell'organo del Corti, una complessa struttura in esso contenuta, che rappresenta la struttura cardine per la trasduzione del segnale.

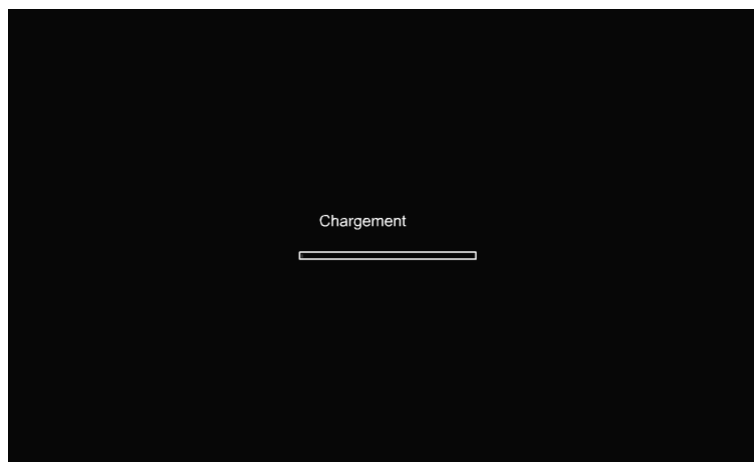


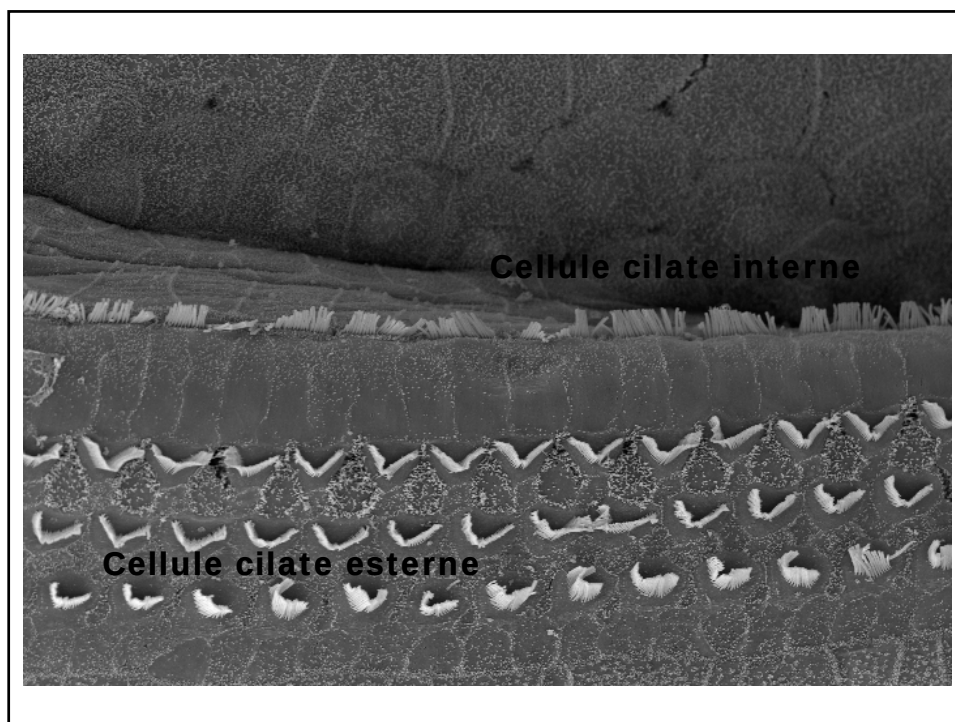
L'organo di Corti



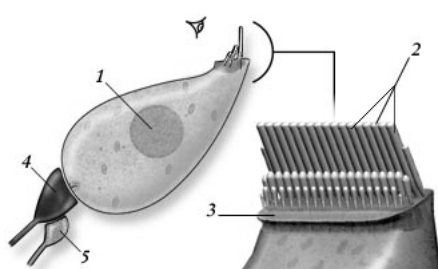
La particolare struttura meccanica dell'organo del Corti fa sì che, quando oscillano le pareti del dotto cocleare, ed in particolare la membrana basilare, si abbia una deformazione dell'intera struttura.

Questa deformazione, a sua volta, provoca la flessione delle ciglia delle cellule recettoriali (cellule ciliate) e conseguentemente la loro attivazione.

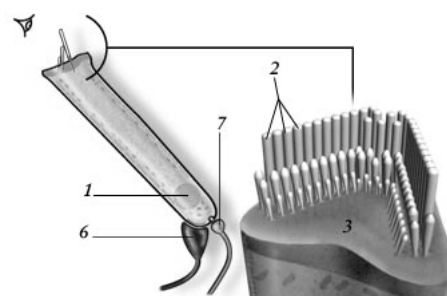




Le cellule ciliate



Esistono due tipi di cellule ciliate: le ciliate interne (IHC), disposte in un'unica fila, e le ciliate esterne (OHC), disposte in tre file parallele.



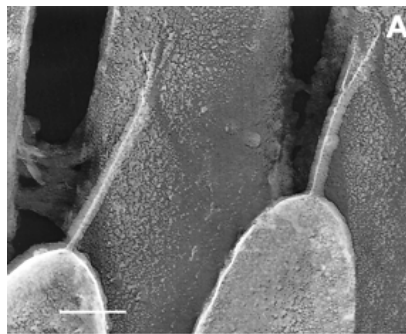
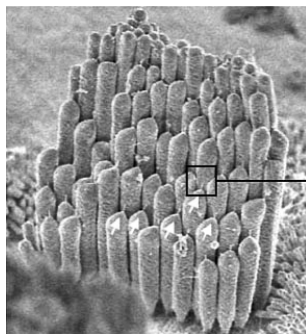
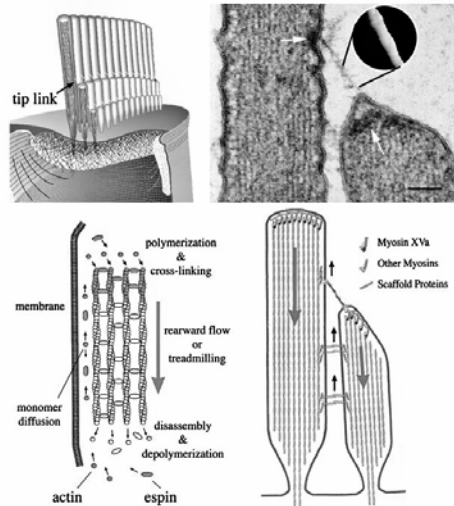
Sia la morfologia che il tipo di innervazione delle due popolazioni sono differenti, il che lascia supporre una differenza nel ruolo che esse giocano nel processo di trasduzione.

Trasduzione del segnale

Sia nelle IHC che nelle OHC la depolarizzazione avviene per la deflessione delle stereociglia ricche di proteine del citoscheletro, tra cui la fimbrina, espina e l'**actina** che gioca un ruolo essenziale nel mantenere la rigidità delle ciglia.

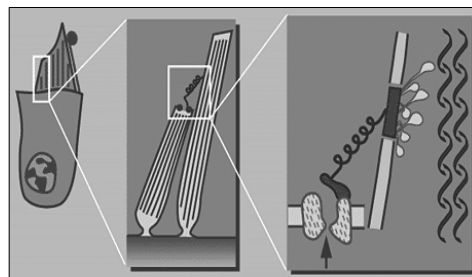
La spectrina, localizzata sul piano cuticolare, ha capacità elastiche e facilita la giunzione della parete laterale delle HC e le cellule di supporto.

Infine, le miosine, localizzate a livello delle stereociglia e del piano cuticolare, sono responsabili delle capacità di deflessione ciliare.



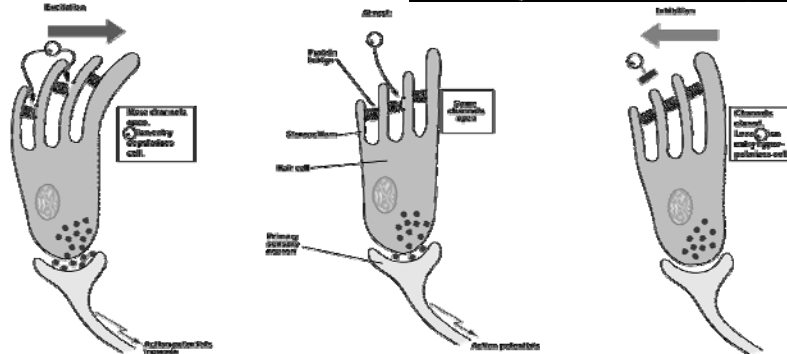
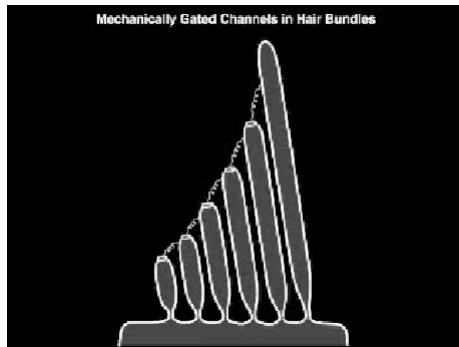
La trasduzione mecano elettrica inizia con l'apertura di canali mecano-sensibili.

La deflessione delle stereociglia stira i tip-links, che a loro volta aumentano il grado di apertura dei canali cationici e l'ingresso di ioni K^+ .



La depolarizzazione della cellula ciliata (condizionato dal numero di canali mecano-sensibili aperti) induce l'apertura di canali del Ca^{2+} voltaggio dipendenti nella parete laterale della IHC.

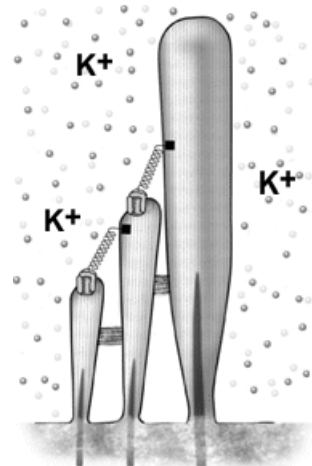
L'afflusso del Ca^{2+} stimola il rilascio di glutammato a livello sinaptico.



Sensibilità e adattamento

Il meccanismo di trasduzione è estremamente sensibile, potendo rispondere a deflessioni delle ciglia di pochi angstroms.

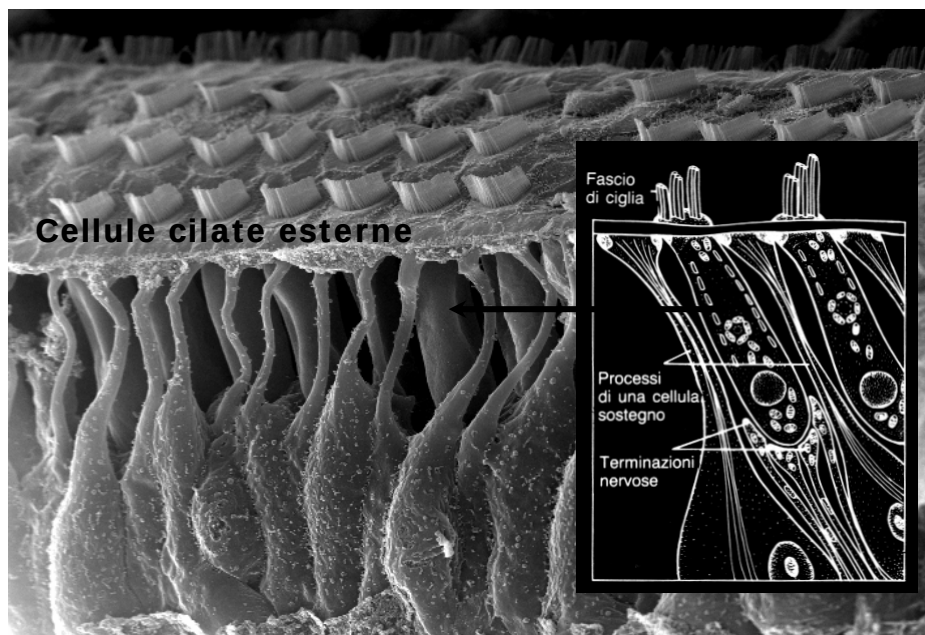
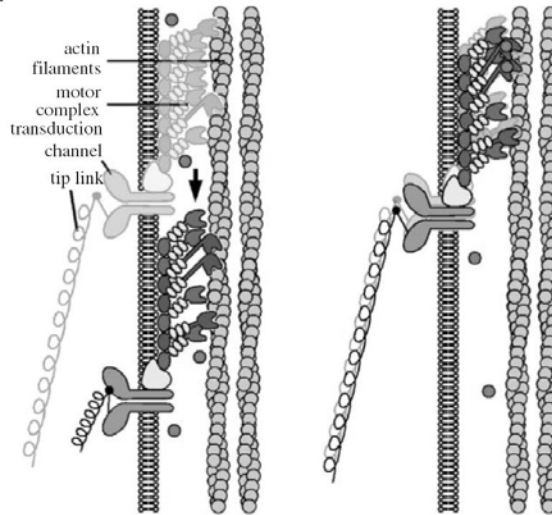
D'altra parte, un movimento di circa 100 nm (equivalente a circa 1°) satura completamente la capacità di risposta di una cellula; per questo motivo si rende necessario un sistema di adattamento.



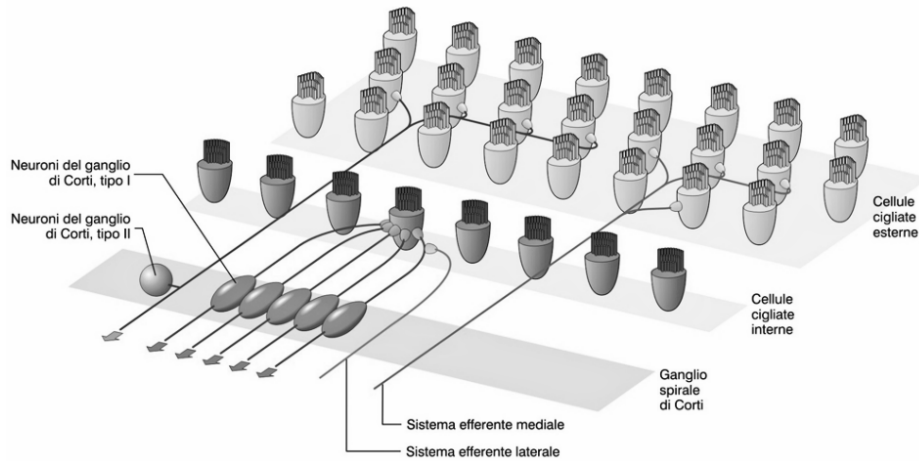
Meccanismi dell'adattamento

L'adattamento è legato all'ingresso dello ione Ca^{2+} , che attiva la Miosina 1c, responsabile della *slow adaptation*, con una TC di circa 20 ms.

Esiste anche una *fast adaptation*, con una TC di pochi ms, che potrebbe essere legata ad una inattivazione diretta del canale da parte del Ca^{2+} .

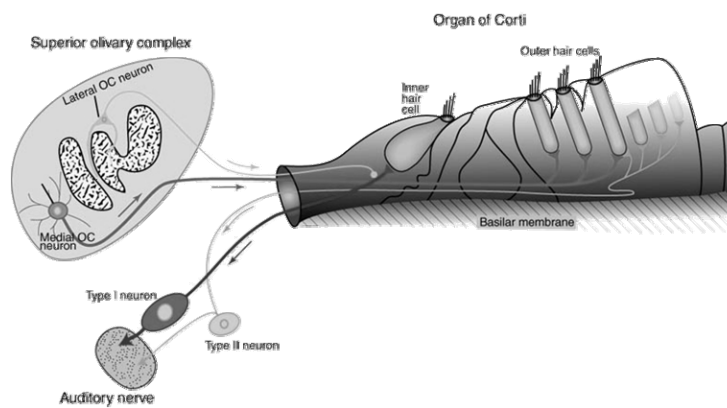


Differenza di innervazione



Mentre le cellule cigliate interne sono innervate prevalentemente in maniera afferente, l'innervazione delle cellule cigliate esterne è prevalentemente efferente.

Infatti le cellule ciliate esterne, quando sono attivate (deflessione delle ciglia) modificano la loro forma, accorciandosi. L'accorciamento di queste cellule avviene molto rapidamente, potendo sostenere frequenze di 20 kHz.



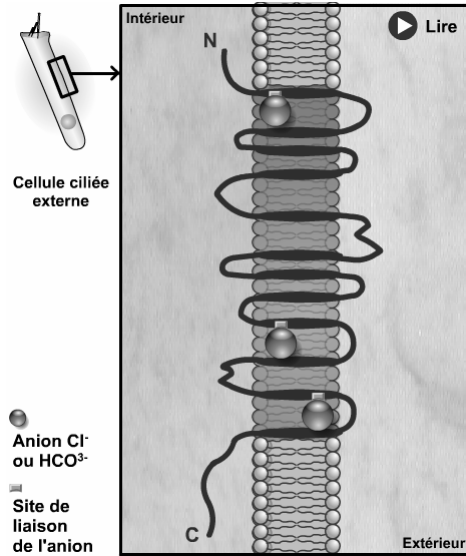
Copyright © 2002, Elsevier Science (USA). All rights reserved.



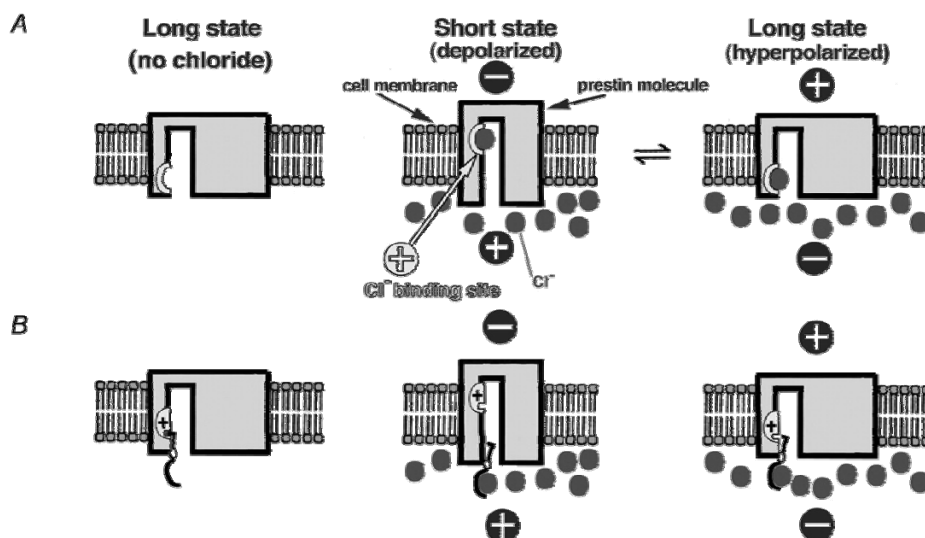
La prestina

La contrazione delle OHC è il risultato della somma della contrazione di una serie di elementi “motori” localizzati a livello della parete cellulare.

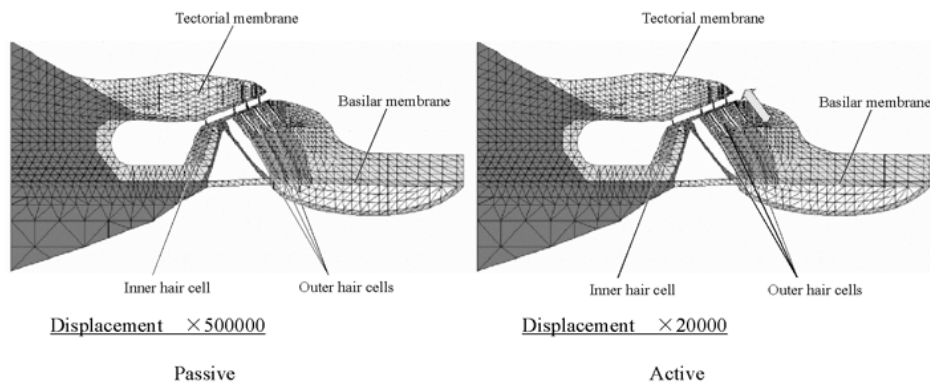
Questi “motori” sono costituiti da molecole di prestina, una proteina di membrana in grado di modificare la sua geometria quando la cellula si depolarizza.



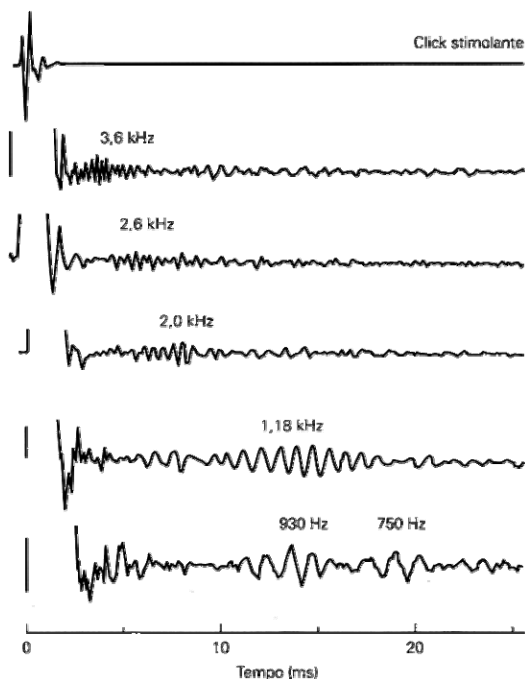
Meccanismo d'azione della prestina

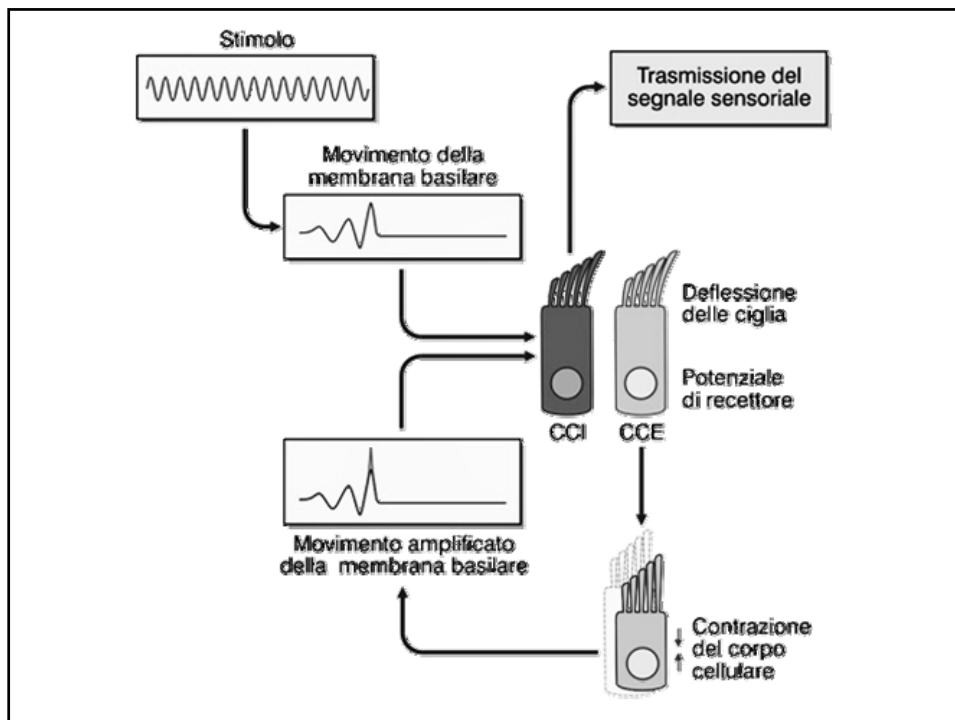


La deformazione delle cellule ciliate esterne modifica, amplificandolo, il movimento della membrana tectoria, il che si traduce in un aumento dell'attivazione delle cellule ciliate interne (vedi l'animazione), che rappresentano i veri recettori. Grazie a questo meccanismo, detto **amplificatore cocleare**, il suono viene amplificato di circa 100 volte, ossia di circa 40 dB.



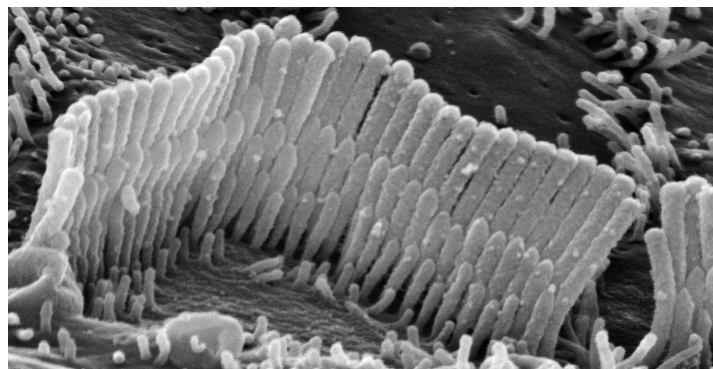
L'attività meccanica delle cellule ciliate esterne produce, tra l'altro, delle oscillazioni che si propagano in maniera retrograda fino a raggiungere il timpano. Quando il timpano entra in oscillazione vengono prodotte le cosiddette "otoemissioni", che negli ultimi anni sono state ampiamente utilizzate come metodo di screening.





Oltre all'elettromotricità, le OHC isolate presentano altre caratteristiche contrattili: in particolare la contrazione lenta calcio-dipendente che modula l'elettromotricità controllata del sistema efferente mediale.

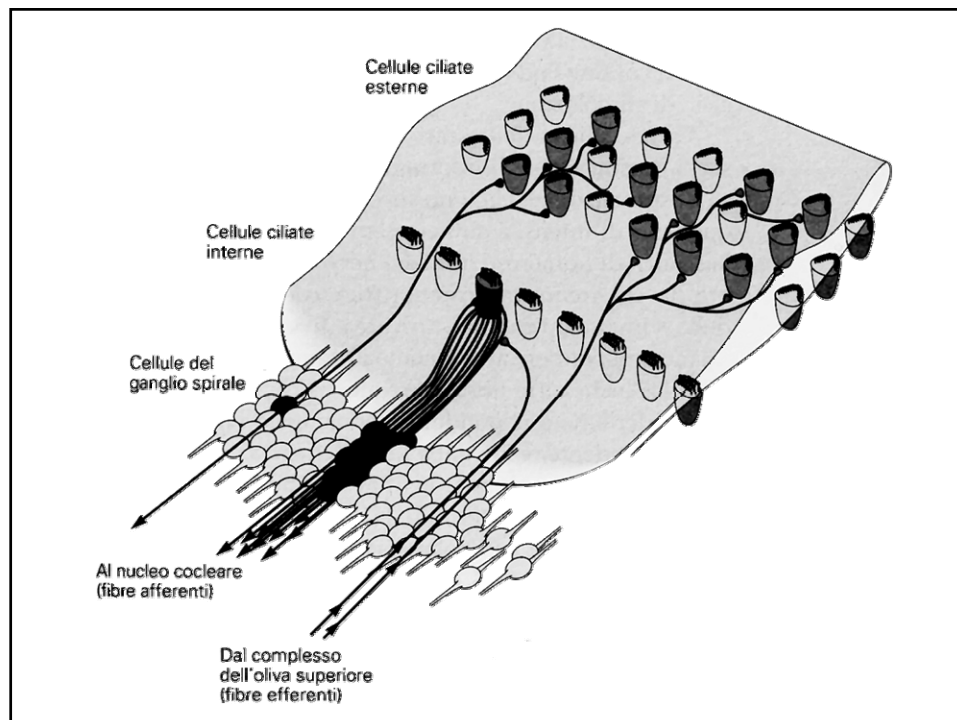
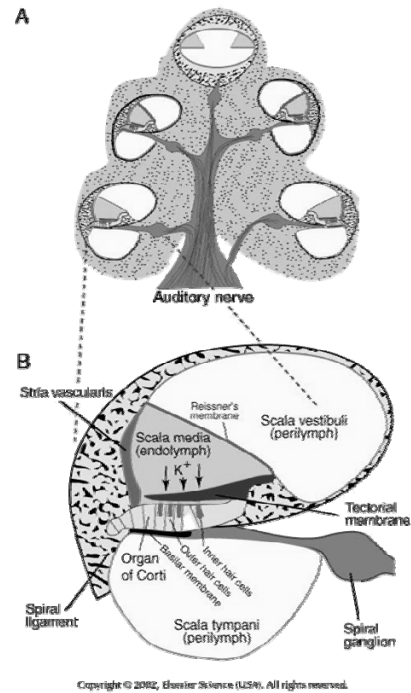
L'accoppiamento tra le OHC e le Cellule di Deiter's costituisce un meccanismo di "dumping" della contrazione e di filtro delle frequenze specifiche. Questo ha un gradiente di crescita dalla base all'apice della coclea: predominante per le frequenze acute e medie e meno importante per le frequenze gravi.



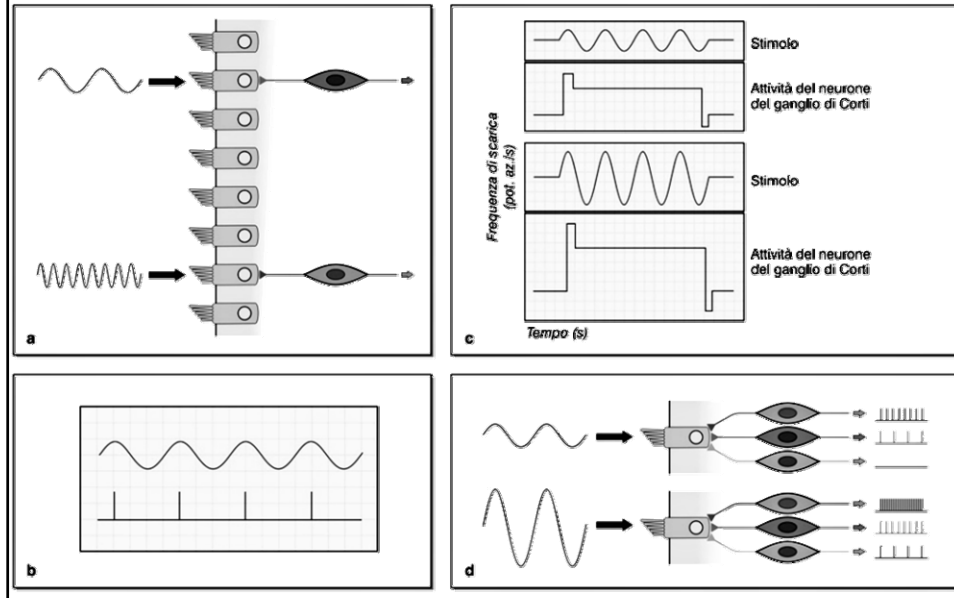
I neuroni sensitivi connessi alle cellule recettoriali hanno il pirenoforo nel ganglio spirale che, come indica il nome, si adatta alla morfologia della coclea.

Gli assoni di queste cellule formano il nervo acustico.

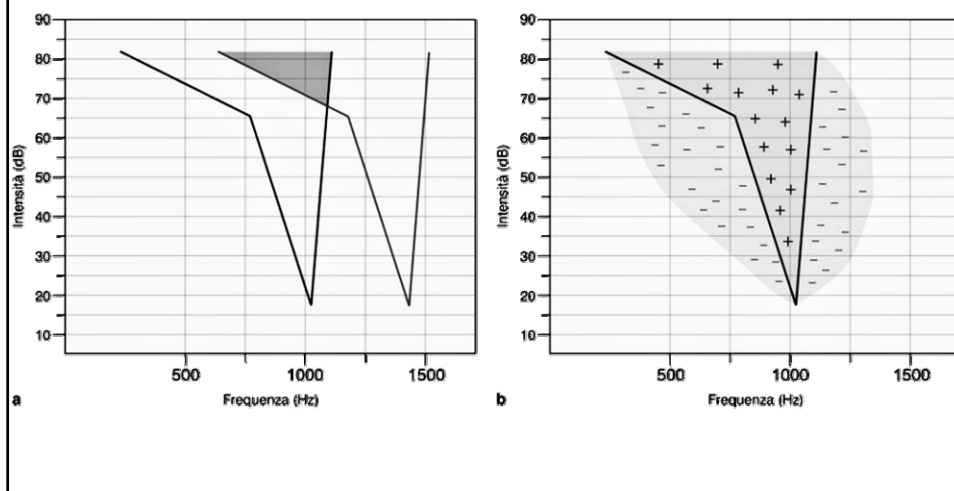
Dato che ogni sezione della coclea è particolarmente sensibile ad una determinata frequenza, tanto nel ganglio spirale che nel nervo acustico le fibre sono ordinate proprio in base alla frequenza cui rispondono (tonotopia).

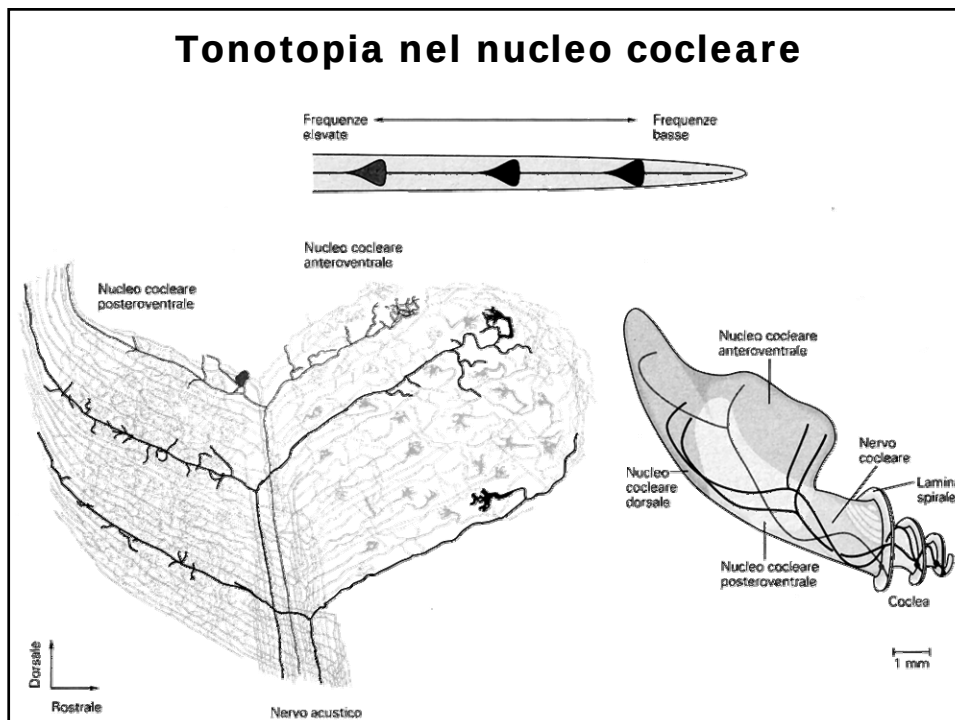
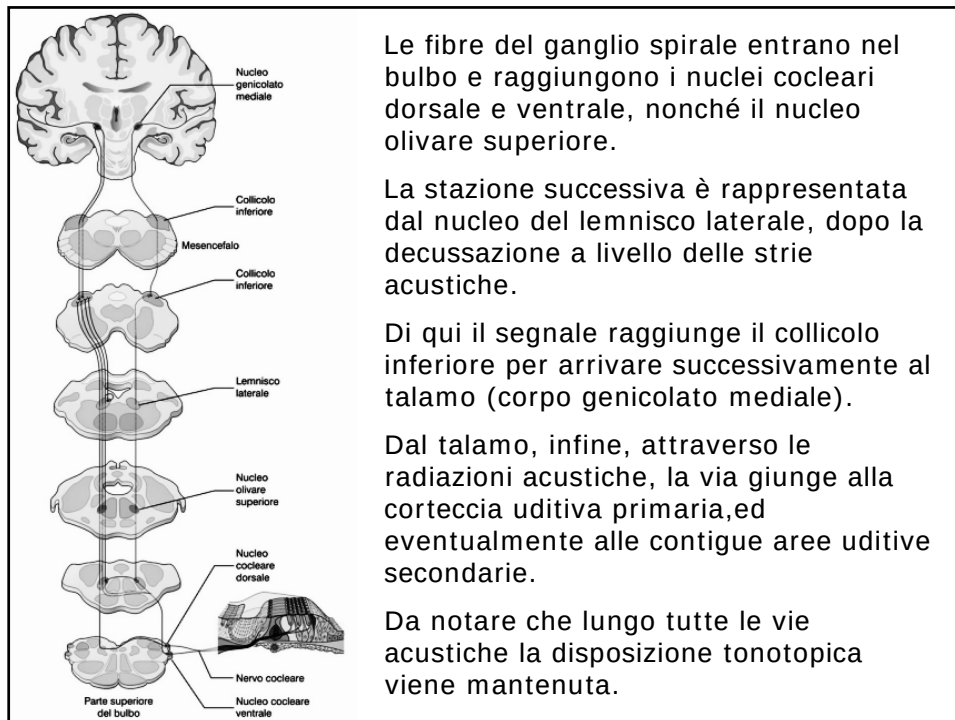


Codifica del segnale

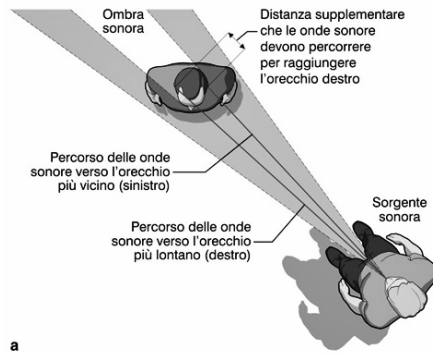


Discriminazione



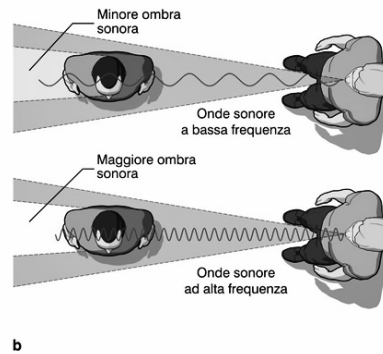


Percezione direzionale



a

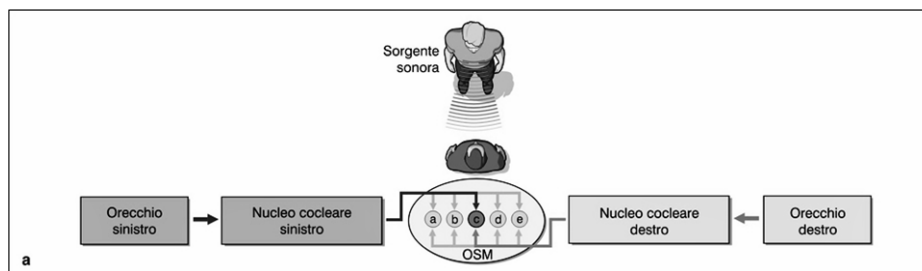
Differenza di fase, più importante per le basse frequenze



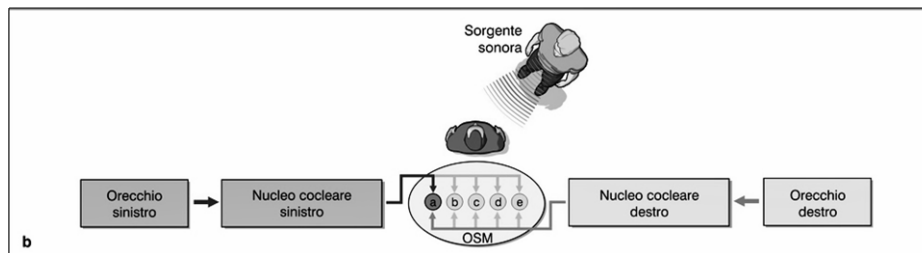
b

Differenza di intensità, più importante per le alte frequenze

Differenza di fase

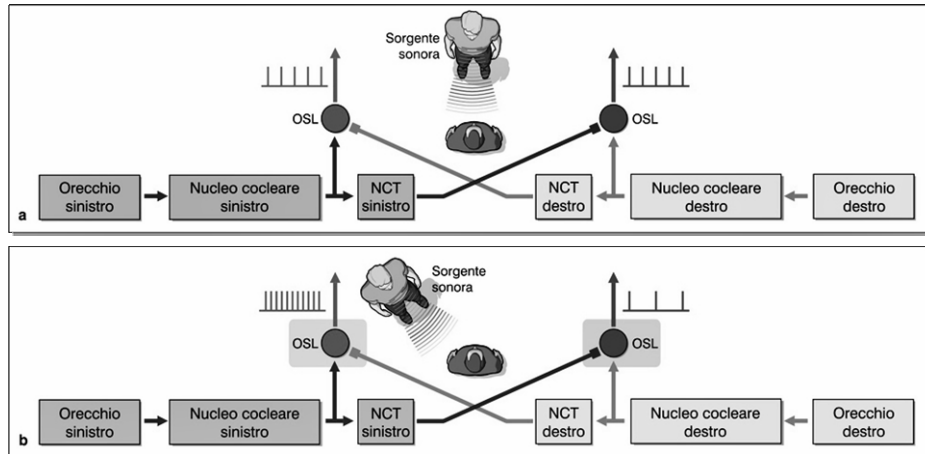


a



b

Differenza di intensità



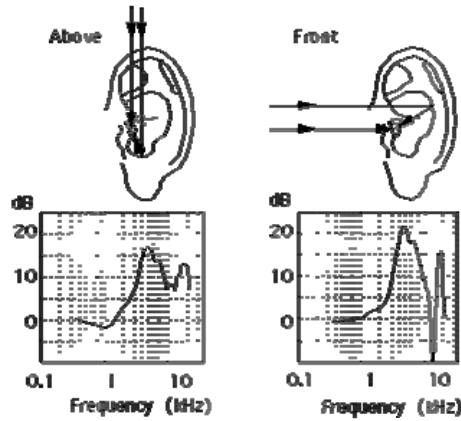
Ruolo del padiglione



Il padiglione auricolare ci aiuta a capire se un suono viene da davanti o da dietro.

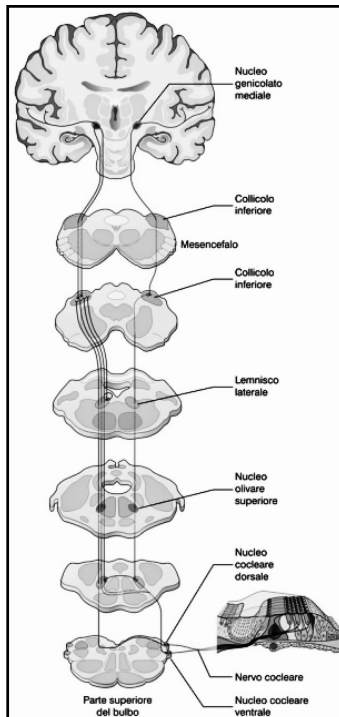
Inoltre sembra che la complessità della sua forma sia alla base della nostra capacità di localizzare un suono nel piano verticale, che sfrutterebbe la configurazione di riflessioni e le rifrazioni (HRTF) caratteristica di ogni elevazione.

Localizzazione verticale



Ogni HRTF identifica un particolare punto dello spazio [elevazione].

L'elevazione potrebbe essere appresa nel corso della vita [con rinforzi dai feedback visivi].



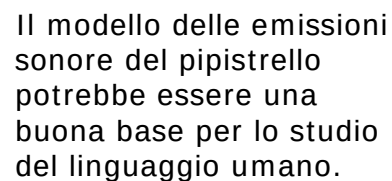
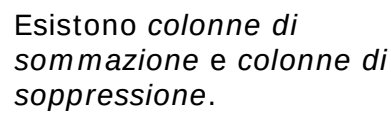
Le fibre del ganglio spirale entrano nel bulbo e raggiungono i nuclei cocleari dorsale e ventrale, nonché il nucleo olivare superiore.

La stazione successiva è rappresentata dal nucleo del lemnisco laterale, dopo la decussazione a livello delle strie acustiche.

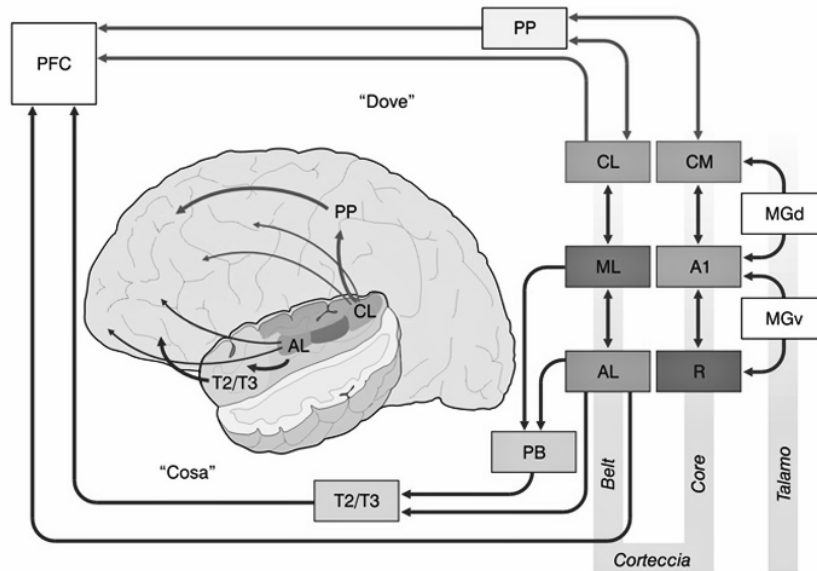
Di qui il segnale raggiunge il collicolo inferiore per arrivare successivamente al talamo (corpo genicolato mediale).

Dal talamo, infine, attraverso le radiazioni acustiche, la via giunge alla corteccia uditiva primaria, ed eventualmente alle contigue aree uditive secondarie.

Da notare che lungo tutte le vie acustiche la disposizione tonotopica viene mantenuta.



Aree corticali uditive



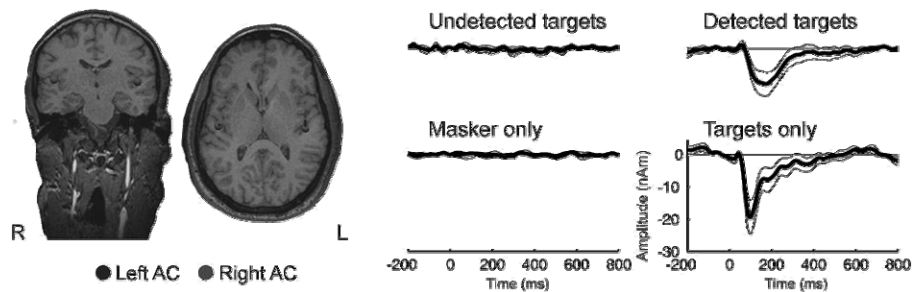
Il “cocktail party effect”

Quando molte persone parlano contemporaneamente, riusciamo a seguire il discorso di una persona, distinguendolo dagli altri.

Allo stesso tempo, tuttavia, siamo capaci, in qualche modo, di seguire “inconsiamente” altri discorsi, tanto è vero che siamo in grado, ad esempio, di renderci conto se qualcuno pronuncia il nostro nome o parla di un argomento che ci interessa.

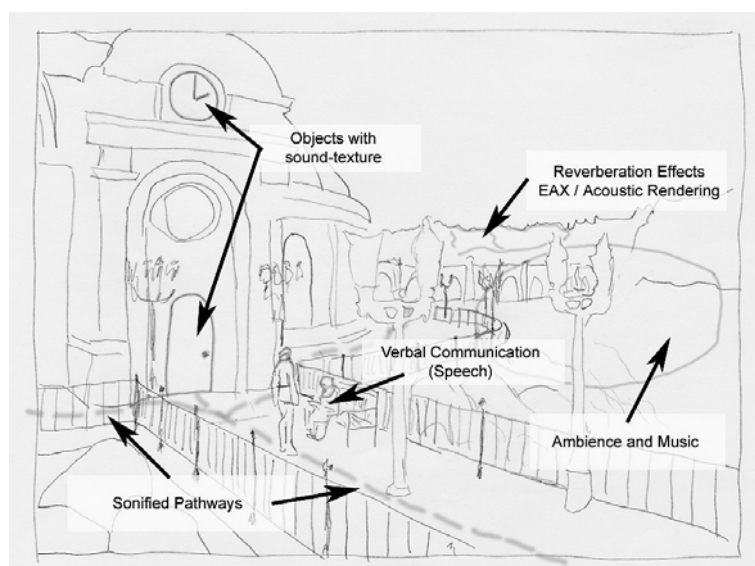


AC and informational masking

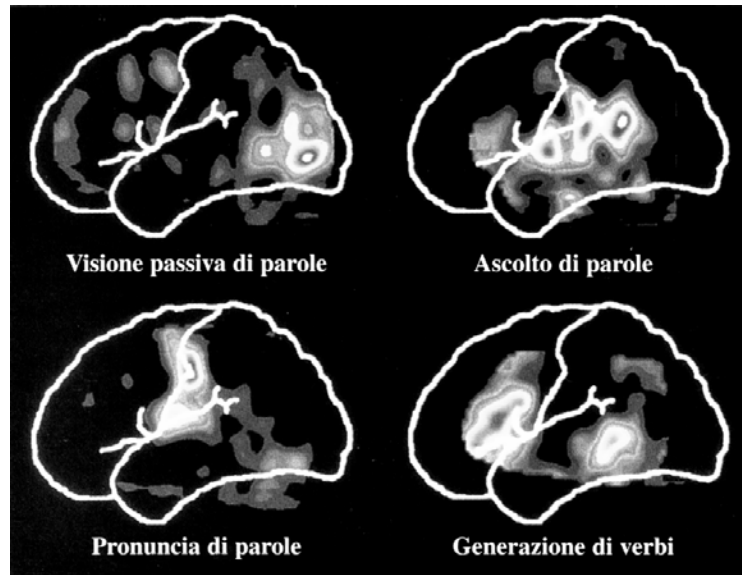


A livello della corteccia uditiva si registrano potenziali a lunga latenza (50-250 ms) solo nel caso in cui il suono campione venga riconosciuto in mezzo ai suoni di mascheramento (Gutschalk et al, 2008)

Auditory scene analysis



Speech perception



Speech perception

- Acoustic cues
 - Voice onset time or VOT
 - Fonemi
- Linearity and the segmentation problem
 - Overlapping
- Lack of Invariance
 - Perceptual constancy and normalization
- Categorical perception
- Top-down influences