

FISIOLOGIA DELL'ORECCHIO

Sistema uditivo

Il sistema uditivo consente di rilevare e di analizzare i suoni. L'udito è importante non solo ai fini del riconoscimento degli stimoli ambientali, ma anche per la comunicazione in genere e, nell'uomo, per il linguaggio.

Onde sonore

I suoni sono prodotti da onde alternanti di pressione trasmesse nell'aria. Le onde sonore risultano costituite dalla somma di una serie di onde sinusoidali di appropriata ampiezza, frequenza e fase. Pertanto i suoni possono essere considerati come una miscela di toni puri. "Il sistema acustico dell'Uomo agisce come un filtro sensibile ai toni puri in un ambito di frequenze variabile da 20Hz a 15kHz". La soglia varia con la frequenza. L'intensità del suono viene misurata in Decibel (dB), in relazione ad una pressione di riferimento (P^*) il cui valore è circa 0.002 dyne/cm^2 , e che corrisponde alla soglia per l'udito umano. L'intensità del suono viene espressa dalla formula:

$$\text{pressione del suono (decibel)} = 20 \cdot \log\left(\frac{P}{P^*}\right)$$

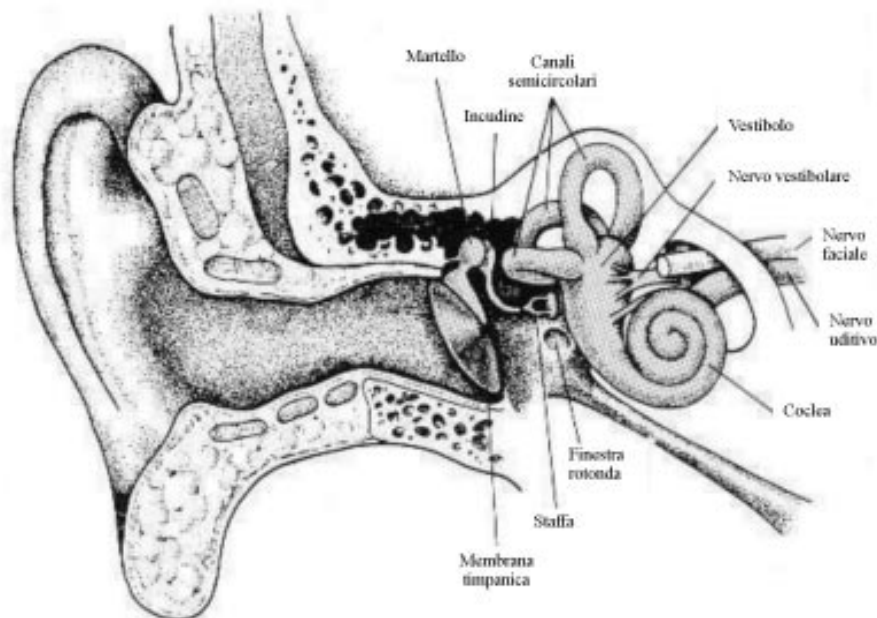


Figura 1

L'orecchio è più sensibile a toni compresi tra 1000 e 3000Hz; in questo ambito di frequenze la soglia è per definizione uguale a 0 dB. Viceversa, per frequenze inferiori a

1000Hz e superiori a 3000Hz, la soglia è più elevata (Figura 1). Ad esempio, per frequenze intorno ai 100Hz, la soglia è circa 40dB. L'intensità del suono nel corso del linguaggio è, di norma, attorno a 65dB. Suoni di intensità superiore a 100 dB possono produrre danni all'apparato acustico, mentre suoni di intensità superiore a 120 dB provocano una sensazione sgradevole e dolorosa.

Struttura dell'orecchio

L'orecchio può essere suddiviso in orecchio esterno, orecchio medio e orecchio interno.

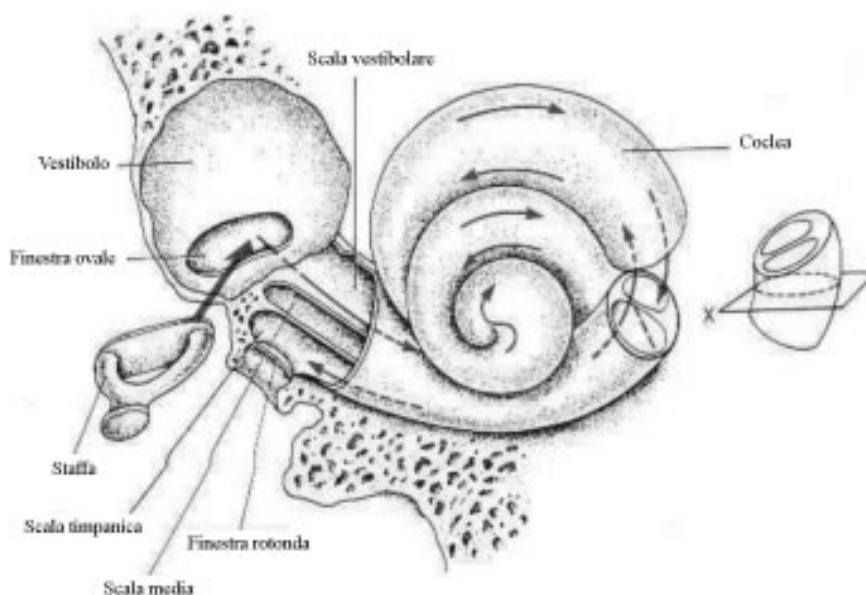


Figura 2

L'orecchio esterno include il padiglione auricolare e il meato acustico esterno che, attraverso il canale uditivo, comunica con la superficie esterna della membrana timpanica (Figura 2-3). Il canale uditivo contiene ghiandole che secernono cerume, una cera che protegge l'orecchio dagli insetti.

L'orecchio medio è costituito da una cavità che si estende in profondità a partire dalla membrana timpanica e contiene la catena degli ossicini, il martello, l'incudine e la staffa (Figura 2), che connette la membrana timpanica con un'altra membrana, che ricopre un'apertura dell'orecchio interno, denominata finestra ovale (Figura 3). Esiste inoltre una seconda apertura, la finestra rotonda, ricoperta anch'essa da una membrana timpanica secondaria, che connette l'orecchio medio con l'orecchio interno. L'orecchio medio contiene due muscoli, il tensore del timpano e lo stapedio; il primo si inserisce sul martello e il secondo sulla staffa. Nell'orecchio medio si apre inoltre la tuba di Eustachio, che mette in comunicazione questa porzione dell'orecchio con il rinofaringe, consentendo alla pressione vigente nell'orecchio medio di equilibrarsi con quella atmosferica.

L'orecchio interno è una cavità scavata nell'osso temporale e contiene la coclea e l'apparato vestibolare (Figura 2-3). La coclea è l'organo dell'udito: è costituita sia da

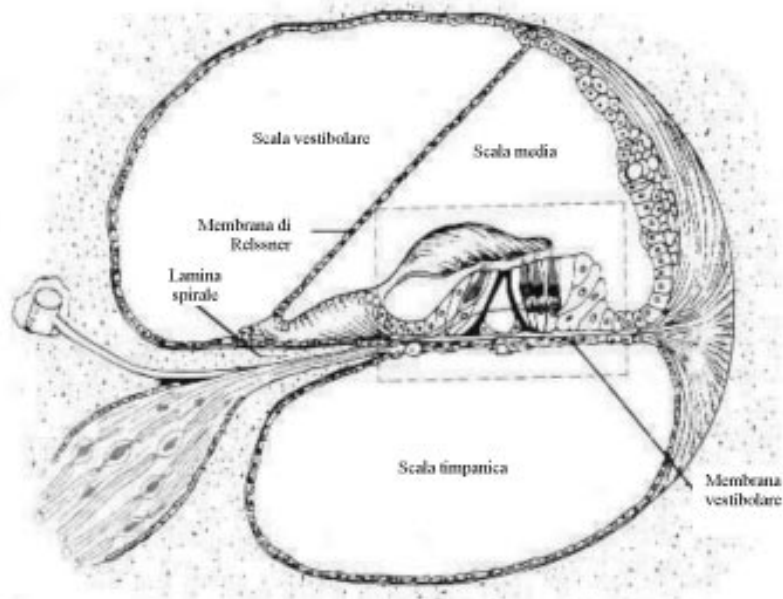


Figura 3

elementi del labirinto membranoso che da elementi del labirinto osseo. Lo spazio del labirinto situato immediatamente all'interno della finestra ovale è il vestibolo.

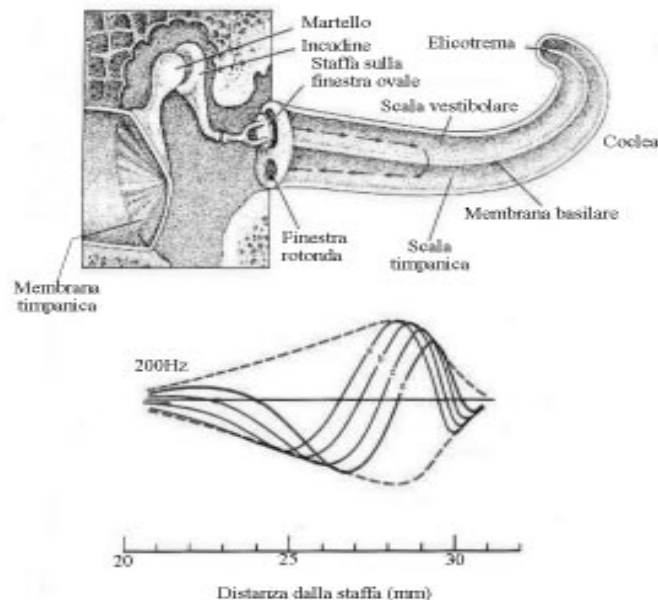


Figura 4

La coclea ha una struttura a spirale ed è formata dalla suddivisione del labirinto osseo in due compartimenti. Questa suddivisione è attuata da una componente

membranosa, denominata dotto cocleare o scala media. La porzione del labirinto osseo contigua al vestibolo è definita scala vestibolare; nella coclea umana essa si estende per due giri e mezzo e termina alla fine del dotto cocleare, dove la scala vestibolare si connette con la scala timpanica attraverso uno spazio chiamato elicotrema. La scala timpanica si spiralizza in direzione opposta all'interfaccia ossea con l'orecchio medio e termina sulla finestra rotonda. La base della coclea è situata in prossimità della finestra ovale e rotonda, mentre il suo apice corrisponde all'elicotrema (Figura 4). La porzione centrale ossea della coclea è definita modiolo.

Il dotto cocleare fa parte del labirinto membranoso (Figura 5).

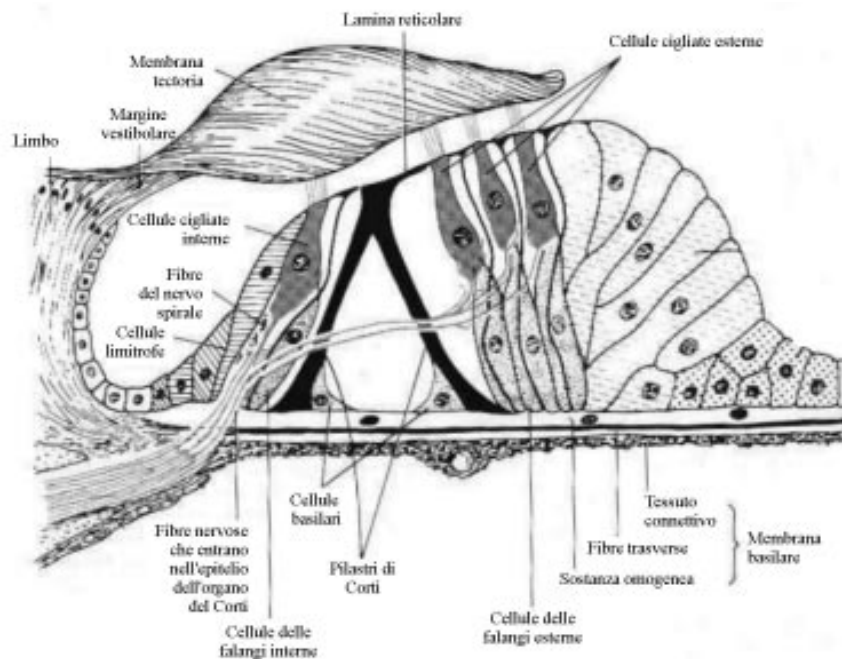


Figura 5

La membrana basilare forma la base del dotto cocleare e può essere considerata come la principale divisione esistente tra la scala vestibolare e la scala timpanica; è più stretta nelle sue porzioni prossime alla base della coclea, mentre è più ampia in prossimità dell'elicotrema. La membrana basilare è inserita internamente a una sporgenza del modiolo chiamata lamina spirale ed è esternamente connessa alla parete della coclea per mezzo del legamento spirale. Nel legamento spirale è inoltre contenuta una struttura vascolare, la stria vascolare. Il tetto del dotto cocleare è costituito dalla membrana di Reissner. Nel dotto cocleare è presente un liquido secreto dalla stria vascolare contenente un'elevata concentrazione di ioni potassio, l'endolinfa. Il labirinto osseo contiene invece la perilinfa, un liquido che presenta caratteristiche simili a quelle del liquor cefalorachidiano.

L'organo di Corti è il vero e proprio organo sensoriale del sistema uditivo (Figura 5). E' situato nel dotto cocleare, lungo la membrana basilare ed è costituito dalle cellule cigliate, dalla membrana tectoria, da cellule di sostegno e da un'intelaiatura rigida. Le stereociglia delle cellule cigliate sono a contatto con la membrana tectoria e sono innervate da fibre efferenti del nervo cocleare e da fibre afferenti primarie, i cui corpi cellulari sono localizzati nel ganglio spirale, contenuto nel modiolo. I neuroni dei gangli spirali sono

cellule bipolari i cui processi periferici raggiungono le cellule cigliate attraverso la lamina spirale, mentre i processi centrali decorrono nel nervo cocleare e terminano negli appropriati nuclei del tronco cerebrale.

Trasduzione dei suoni

L'orecchio esterno agisce come un filtro regolato su frequenze comprese fra 800 e 6000Hz. Il padiglione auricolare non svolge importanti funzioni nell'uomo, mentre è di considerevole importanza negli animali.

Le onde pressorie che raggiungono la membrana timpanica provocano un movimento della membrana stessa e della catena degli ossicini che vibrano alla stessa frequenza del suono. A sua volta, la catena degli ossicini provoca un'oscillazione della finestra ovale e dei liquidi intracocleari. La finestra rotonda completa il circuito idraulico.

I meccanismi dell'orecchio rappresentano, nel loro insieme, un sistema di adattamento di impedenza atto ad accoppiare le onde sonore con quelle condotte

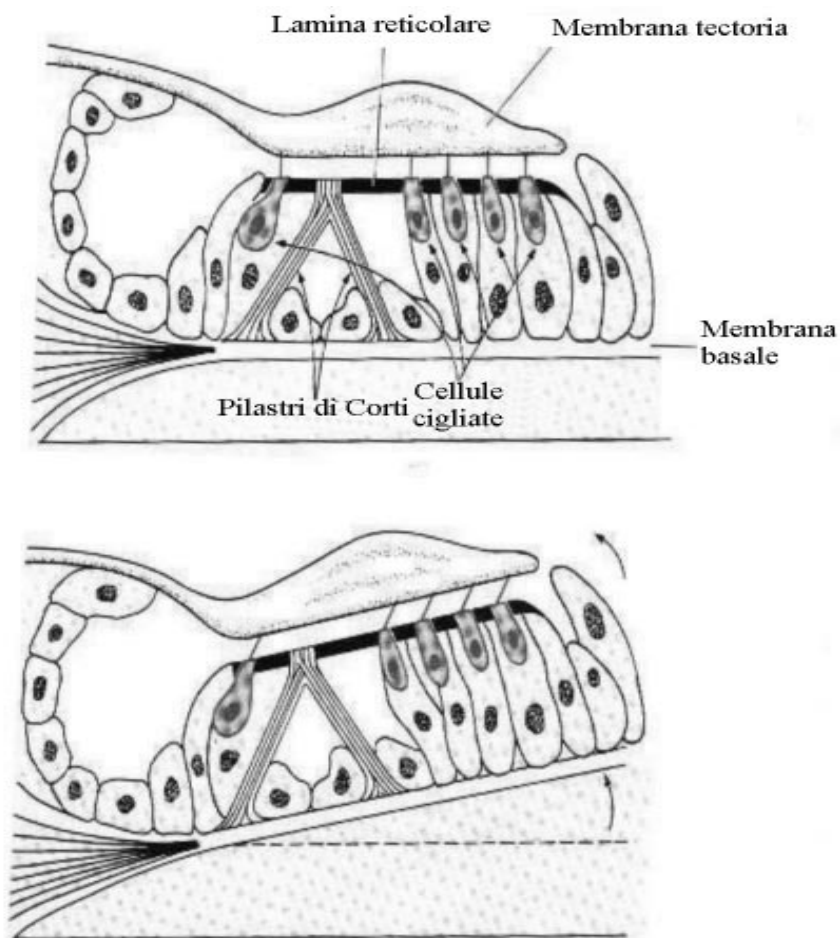


Figura 6

attraverso i liquidi cocleari (Figura 6). Infatti, se le onde sonore dovessero essere condotte per via aerea direttamente dall'aria alla finestra ovale, la maggior parte dell'energia

sarebbe riflessa e, quindi, perduta. Nel processo di adattamento dell'impedenza, invece, vengono perduti solo 10-15dB e questo è dovuto soprattutto al vantaggio meccanico derivante dal rapporto tra l'area della superficie timpanica e quella della finestra ovale e all'azione di leva esercitata dalla catena degli ossicini.

Nel dotto cocleare (Figura 7), la massima ampiezza delle oscillazioni della

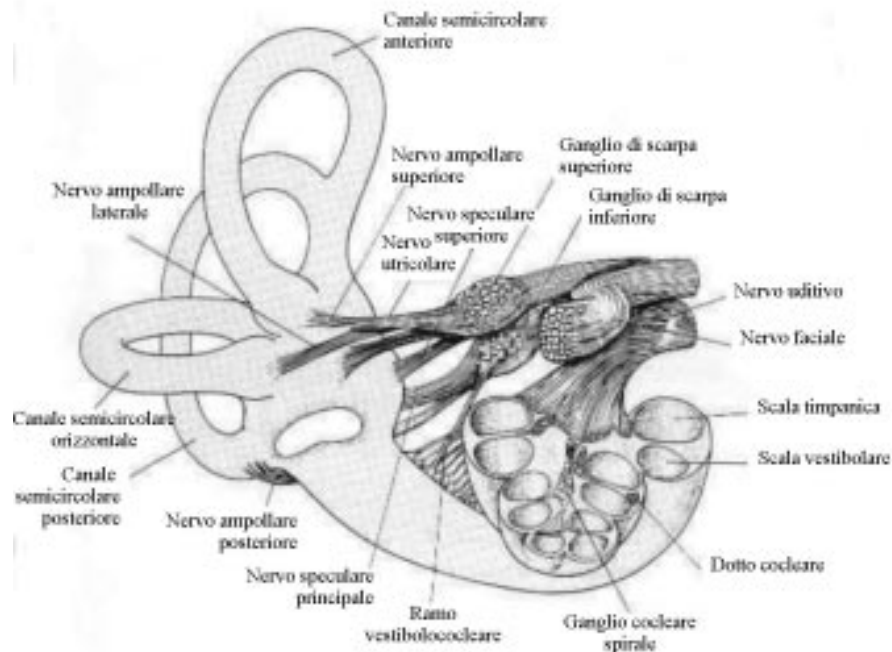


Figura 7

membrana basilare si osserva per una certa distanza, che dipende dalla frequenza delle onde sonore che hanno generato il movimento (Figura 4). Tuttavia, nonostante una notevole porzione della membrana basilare oscilli in risposta ad una particolare frequenza del suono (onda viaggiante), si osserva una selettività di oscillazione, nel senso che una determinata frequenza provocherà la massima oscillazione della membrana in un punto specifico, diverso da quelli che esibiscono la massima vibrazione in risposta a frequenze differenti. In particolare, le frequenze elevate provocano la massima oscillazione nella porzione basale della coclea, mentre le basse frequenze provocano movimenti massimi delle regioni apicali della coclea (Figura 8).

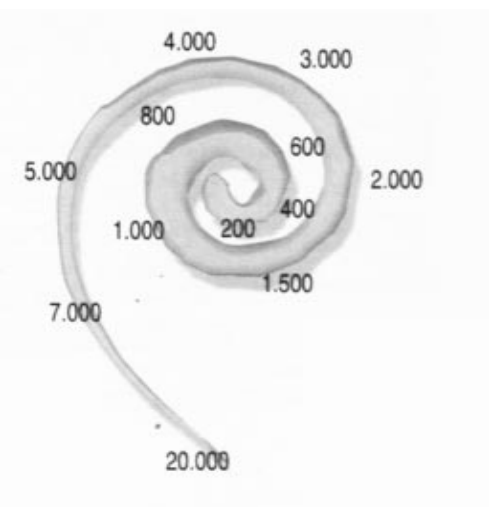


Figura 8

Il movimento della membrana basilare esercita una forza tangenziale sulle stereociglia delle cellule cigliate dell'organo di Corti, in corrispondenza della loro giunzione con la membrana tectorica (Figura 6). Se le stereociglia vengono piegate verso

il ciglio più lungo, la cellula cigliata si depolarizza, in conseguenza dell'aumento della conduttanza ai cationi che si verifica nella membrana apicale. Questa depolarizzazione è un potenziale di recettore e determina la liberazione di un trasmettitore eccitatorio che, a sua volta provoca la comparsa di un potenziale generatore nelle fibre afferenti primarie che formano sinapsi con le cellule cigliate. Se la membrana basilare si muove invece nella direzione opposta, il potenziale di membrana delle cellule cigliate diventerà più negativo, la cellula cioè si iperpolarizzerà, e sarà quindi liberata una minore quantità di neurotrasmettitore. Il potenziale generatore delle fibre afferenti primarie è, quindi, un potenziale di tipo oscillante e se, durante la fase di depolarizzazione, la sua ampiezza è sufficientemente elevata, esso determinerà la comparsa di un potenziale d'azione nella fibra afferente primaria.

Di norma, tra l'endolinfa e il liquido intracellulare delle cellule cigliate è presente una differenza di potenziale molto elevata; questa costituisce un fattore estremamente importante nella determinazione della sensibilità del sistema uditivo. Considerando come potenziale di riferimento quello della perilinfa, nello stato stazionario, l'endolinfa ha un potenziale positivo di circa 85mV. Questo potenziale viene chiamato potenziale endococleare ed è determinata dall'azione di pompe elettrogeniche delle cellule della stria vascolare. Il potenziale di riposo delle cellule cigliate è, invece, di circa 85mV (sempre in relazione alla perilinfa), ma essendo il potenziale dell'endolinfa positivo, il potenziale transmembranario esistente attraverso la membrana apicale può raggiungere il valore di 170mV e può quindi aumentare l'entità delle forze che muovono gli ioni attraverso la membrana del trasduttore.

Dal labirinto osseo della coclea è possibile registrare un potenziale oscillatorio, definito potenziale microfonico. Il potenziale microfonico è prodotto dal flusso di corrente associato all'attività delle cellule cigliate durante la risposta a un suono. Il potenziale cocleare microfonico ha la stessa frequenza dello stimolo sonoro e un'intensità proporzionale all'intensità dello stimolo.

Le fibre del nervo cocleare che innervano le cellule cigliate localizzate in diverse regioni dell'organo di Corti sono attivate da differenti frequenze del suono. Le proprietà di sintonizzazione delle fibre afferenti primarie possono essere dimostrate costruendo delle curve di sintonizzazione, nelle quali vengono messi in relazione la soglia di attivazione della fibra e le frequenze degli stimoli sonori. La frequenza che attiva una determinata fibra all'intensità più bassa viene definita frequenza caratteristica della fibra. Le fibre del nervo cocleare che innervano la porzione dell'organo di Corti situata in prossimità della base presentano tipicamente frequenze caratteristiche elevate, mentre quelle che innervano la porzione dell'organo di Corti prossima all'elicotrema hanno frequenze caratteristiche basse. L'insieme di questi dati dimostra che l'organo di Corti possiede un'organizzazione tonotopica.

Per frequenze inferiori a 4000Hz (cioè nell'ambito inferiore delle frequenze rilevate dall'orecchio umano), la scarica di una fibra cocleare si verifica sempre in coincidenza di una particolare fase dell'onda sonora, un fenomeno definito *phase locking*, per il quale la scarica di una determinata popolazione di fibre afferenti primarie segnala, di fatto, la frequenza dello stimolo. Questo fenomeno rappresenta quindi una codificazione dei segnali acustici da parte delle scariche nervose e non si verifica per le fibre afferenti primarie con frequenze caratteristiche più elevate di 4000Hz. In queste fibre, la codificazione dipende da fenomeni di codificazione spaziale: essendo l'organo di Corti organizzato tonotopicamente, le fibre che innervano le sue porzioni basali segnalano la

presenza di stimoli le cui frequenze saranno determinate dalla localizzazione delle cellule cigliate con le quali queste fibre stabiliscono contatti sinaptici. La codificazione dell'intensità dipende, invece, dal numero di scariche evocate da suoni di differente intensità e, presumibilmente, anche dal numero di neuroni attivati.

Vie uditive centrali

Le fibre afferenti primarie presenti nel nervo cocleare stabiliscono contatti sinaptici con neuroni dei nuclei cocleari ventrali e dorsali, che, a loro volta, proiettano a vari nuclei del tronco cerebrale, tra i quali devono essere ricordati il complesso olivare superiore e il collicolo inferiore. Molti assoni originati dai nuclei cocleari oltrepassano la linea mediana nel corpo trapezoide e vanno a innervare il complesso olivare superiore controlaterale o ascendono nel lemnisco laterale. Le fibre uditive ascendenti terminano nel collicolo inferiore, nel nucleo genicolato mediale e nella corteccia uditiva primaria, anche se altre aree corticali partecipano all'elaborazione delle informazioni.

Elaborazione centrale delle informazioni uditive

Il complesso olivare superiore svolge un ruolo di primaria importanza nella localizzazione dei suoni. I neuroni del nucleo olivare mediale superiore hanno la funzione di analizzare la differenza di tempo che intercorre tra la stimolazione delle due coclee provocata da uno stimolo lateralizzato, mentre i neuroni del nucleo olivare laterale superiore confrontano l'intensità dei suoni che raggiungono le due coclee. Poiché un suono originato da una sorgente situata a sinistra raggiungerà prima l'orecchio sinistro e sarà più intenso dallo stesso lato (perché la testa si frappone tra la sorgente e l'orecchio destro e, di conseguenza, diminuisce l'intensità del suono), i meccanismi di confronto binauricolari operanti nel complesso olivare permettono alle strutture uditive centrali di definire la localizzazione di una sorgente sonora.

L'elaborazione delle informazioni binauricolari (provenienti dalle due coclee) si verifica anche nella corteccia cerebrale, com'è dimostrato anche dalla presenza di colonne di sommazione e di colonne di soppressione. Le risposte dei neuroni che costituiscono queste colonne dipendono dalla lateralità dello stimolo sonoro; cioè dal fatto che il suono stimoli la coclea destra o sinistra o entrambe le coclee. Nelle colonne di sommazione, i neuroni rispondono più intensamente quando il suono stimola entrambe le coclee, mentre nelle colonne di soppressione i neuroni sono maggiormente attivati dalla stimolazione di una sola coclea.

I meccanismi di analisi della frequenza degli stimoli nel sistema uditivo centrale sono dovuti alla presenza di mappe tonotopiche in molte strutture uditive centrali. La presenza della mappa tonotopica cocleare, infatti, determina la formazione di mappe tonotopiche nei nuclei cocleari, nel collicolo inferiore, nel nucleo genicolato mediale e in varie regioni della corteccia cerebrale.

Sia il grado di sordità sia le frequenze interessate possono essere determinate utilizzando l'audiometria, nella quale le due coclee vengono stimulate con toni puri, variabili per frequenza e per intensità. Utilizzando questa tecnica, si possono definire le alterazioni in termini di decibel perduti per un certo ambito di frequenze o per l'intero

spettro delle frequenze, semplicemente confrontando, per le diverse frequenze, le soglie ottenute nel soggetto in esame con quelle normali.