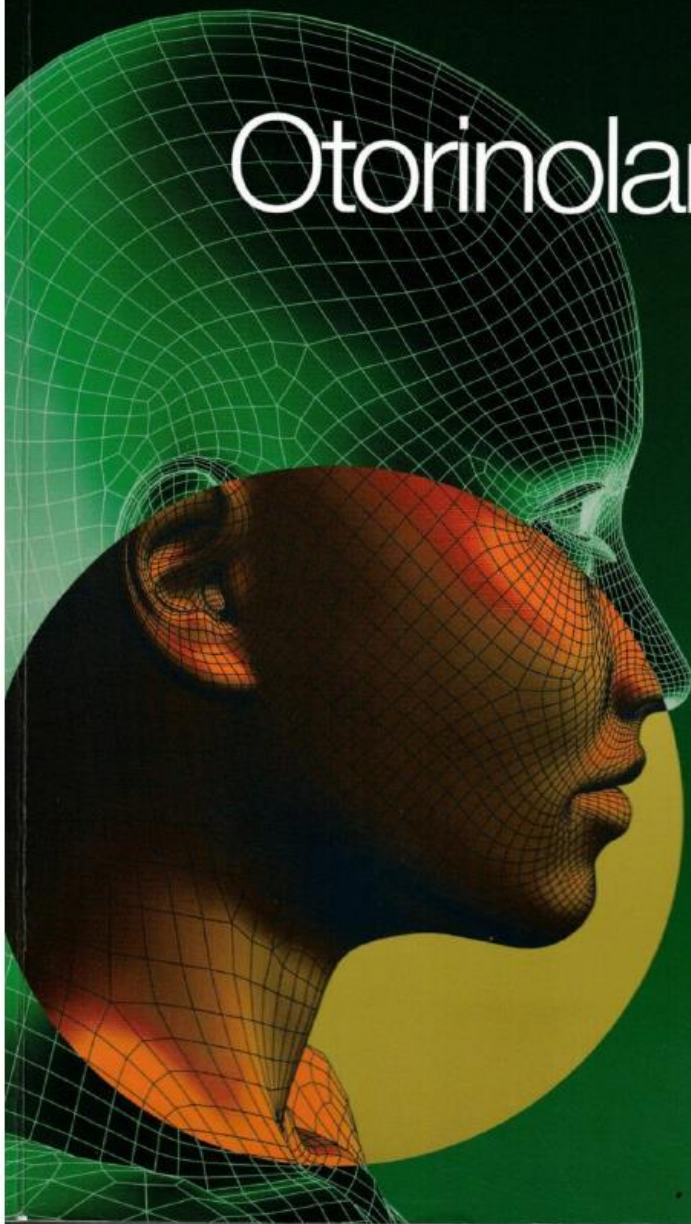


Enrico de Campora
Paolo Pagnini

Otorinolaringoiatria



www.mediquiz.it

ACCEDI AI CONTENUTI EXTRA:

- TEST DI AUTOVALUTAZIONE
- TUTTE LE IMMAGINI DEL VOLUME



Tutte le copie devono portare il contrassegno della SIAE

Publishing Director: Valeria Brancolini
Books Publishing Manager & eContent Publisher (Medicine): Tiziano Strambini
Acquisition Editor: Costanza Smeraldi
Development Editor: Paola Leschiera, Elena Mezzetti

Operations Director: Antonio Boezio
Books Team Manager: Paola Sammaritano
Books Project Manager: Chiara Cucinella
Creative Director: Giorgio Gandolfo

Redazione: SEP BaMa Srl, Vaprio d'Adda (MI)

© 2013 - Elsevier Srl - Tutti i diritti riservati

ISBN 978-88-214-3062-6
eISBN 978-88-214-3455-6

I diritti di traduzione, di memorizzazione elettronica, di riproduzione e adattamento totale o parziale, con qualsiasi mezzo (compresi i microfilm e le copie fotostatiche), sono riservati per tutti i Paesi. Le fotocopie per uso personale del lettore possono essere effettuate nei limiti del 15% di ciascun volume dietro pagamento alla SIAE del compenso previsto dall'art. 68, commi 4 e 5, della legge 22 aprile 1941 n. 633.

Le fotocopie effettuate per finalità di carattere professionale, economico o commerciale o comunque per uso diverso da quello personale possono essere effettuate a seguito di specifica autorizzazione rilasciata da CLEARedi, Centro Licenze e Autorizzazioni per le Riproduzioni Editoriali, Corso di Porta Romana 108, 20122 Milano, e-mail autorizzazioni@clearedi.org e sito web www.clearedi.org.

L'Editore ha compiuto ogni sforzo per ottenere e citare le fonti esatte delle illustrazioni. Qualora in qualche caso non fosse riuscito a reperire gli aventi diritto è a disposizione per rimediare a eventuali involontarie omissioni o errori nei riferimenti citati.

La medicina è una scienza in continua evoluzione. La ricerca e l'esperienza clinica ampliano costantemente le nostre conoscenze, soprattutto in relazione alle modalità terapeutiche e alla farmacologia. Qualora il testo faccia riferimento al dosaggio o alla posologia di farmaci, il lettore può essere certo che autori, curatori ed editore hanno fatto il possibile per garantire che tali riferimenti siano conformi allo stato delle conoscenze al momento della pubblicazione del libro. Tuttavia, si consiglia il lettore di leggere attentamente i foglietti illustrativi dei farmaci per verificare personalmente se i dosaggi raccomandati o le controindicazioni specificate differiscano da quanto indicato nel testo. Ciò è particolarmente importante nel caso di farmaci usati raramente o immessi di recente sul mercato.



ELSEVIER

Elsevier Srl
Via Paleocapa 7, 20121 Milano
Tel. 02.88.184.1
www.elsevier.it

Printed in Italy
Finito di stampare nel mese di dicembre 2012 presso "Printer Trento" S.r.l., Trento



Anatomia e fisiologia del sistema uditivo

1

Fisiologia

R. Pecci

CENNI DI FISICA ACUSTICA

Il *suono* viene generato da una struttura vibrante (*sorgente sonora*) sollecitata e messa in movimento da uno stimolo; tale vibrazione è capace di trasferirsi a un mezzo elastico, a contatto con la sorgente sonora, e di propagarsi a distanza, provocando in un organo uditivo una sensazione sonora. Per esempio, nella comunicazione umana, la sorgente sonora è rappresentata dall'apparato vocale, il mezzo elastico di propagazione è l'aria e la sensazione sonora viene generata dall'orecchio.

Quando la sorgente sonora è messa in vibrazione, nell'aria immediatamente circostante si crea una perturbazione, che si propaga a distanza attraverso una successione di onde, alternativamente di compressione e rarefazione delle molecole d'aria. Possiamo immaginare tali onde come un insieme di sfere concentriche, la cui superficie aumenta progressivamente allontanandosi dalla sorgente sonora, con una energia associata che si distribuisce su di una superficie sempre più ampia; se consideriamo che tale energia è espressione dell'intensità del suono, ne deriva che quest'ultima

diminuisce con il quadrato della distanza dalla sorgente sonora, essendo la superficie di una sfera proporzionale al quadrato del raggio.

La perturbazione che viene generata dalla vibrazione della sorgente sonora e che si propaga nel mezzo elastico può essere rappresentata graficamente con una sinusoide. La sinusoide è una funzione periodica, caratterizzata da:

- un periodo T (tempo necessario per compiere un'oscillazione completa);
- una frequenza f (numero di oscillazioni complete in un secondo);
- una lunghezza d'onda λ (distanza tra due nodi corrispondenti: punti in cui la funzione riacquista il valore di partenza);
- un'ampiezza (distanza tra due ventri opposti: punti in cui la funzione acquista il valore massimo e minimo) che nel caso dell'onda sonora corrisponde all'intensità del suono I (Fig. 1.14).

Ciascun suono si caratterizza soprattutto per una determinata frequenza e una certa intensità.

La *frequenza* di un suono corrisponde al numero di oscillazioni complete dell'onda sonora in un secondo e si misura in Hertz (Hz): i suoni che hanno una bassa frequenza sono detti gravi, quelli che hanno invece un'alta frequenza sono detti acuti. Non tutti i suoni possono essere percepiti dall'orecchio dell'uomo, anche in condizioni normali; per esempio gli *infrasuoni*, che hanno una frequenza inferiore ai 20 Hz, e gli *ultrasuoni*, che hanno una frequenza superiore ai 20.000 Hz, possono essere percepiti solo da alcuni animali; viceversa, solo i suoni che hanno una frequenza compresa tra i 20 e i 20.000 Hz possono essere avvertiti dall'uomo.

L'*intensità* invece è espressione dell'energia associata all'onda sonora e l'orecchio umano è in grado di percepire un'enorme gamma di intensità. Affinché un suono possa essere percepito deve arrivare all'orecchio con una intensità minima, al di sotto della quale non si ha sensazione uditiva. Se consideriamo un suono che abbia una frequenza di 1.000 Hz, l'intensità minima alla quale un soggetto normale ha una sensazione acustica è molto piccola (corrispondente a una energia di 10^{-11} W/cm²); tale energia acustica viene indicata come *soglia uditiva* per 1.000 Hz. All'altro estremo del campo di intensità si trovano i valori massimi che l'orecchio è in grado di sopportare. L'intensità massima è quella alla quale inizia una sensazione di fastidio: tale intensità viene indicata come *soglia del dolore* (per i 1.000 Hz corrisponde a una energia di 1 W/cm²). I valori di energia sonora che determinano la soglia uditiva e la soglia del dolore sono così distanti tra di loro che il rapporto è di circa uno a centomila miliardi: di conseguenza se l'intensità percepita di un suono fosse indicata con la corrispondente energia fisica, dovremmo usare numeri con enormi cifre. Per questo motivo, è stato proposto di misurare l'intensità del suono con una scala in unità esponenziali di base 10, in cui l'esponente rappresenta l'unità di misura: tale unità di misura è stata denominata *Bell*; tuttavia anche questa

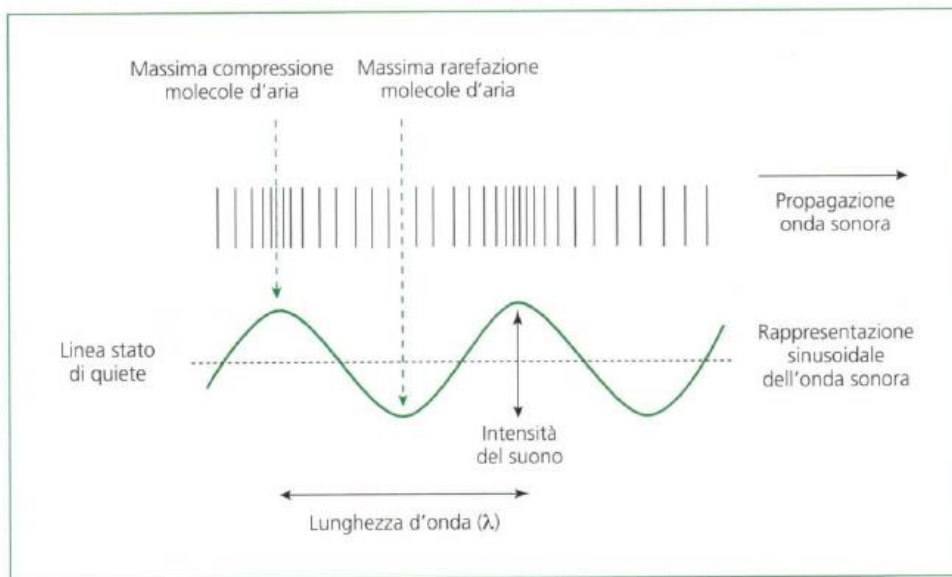


FIGURA 1.14 - Parametri dell'onda sonora. (Da: Calogero B. Audiologia. Monduzzi Editore, Bologna, 1983; modificata.)

Tabella 1.1 Misura di intensità del suono

Intensità	Formula esponenziale	Bell	dB
1	10^0	0	0
10	10^1	1	10
100	10^2	2	20
1.000	10^3	3	30
10.000	10^4	4	40

unità di misura è risultata troppo grande, per cui nella pratica si è deciso di usare la decima parte del Bell, cioè il *decibel* (dB) (Tab. 1.1).

L'uso di una scala logaritmica per misurare l'intensità di un suono ben si adatta alla fisiologia dell'orecchio. Infatti, le sensazioni soggettive di intensità (*loudness*) e altezza (*pitch*) variano con il logaritmo rispettivamente dell'intensità fisica e della frequenza del suono, almeno nel campo medio delle frequenze udibili. In altre parole, anche per l'orecchio valgono le leggi fondamentali della fisica acustica di Weber e di Fethner:

- in base alla prima legge, $\Delta I/I = K$, ovvero il rapporto tra la differenza di intensità ΔI e l'intensità I capace di provocare una sensazione uditiva è costante;
- la seconda invece stabilisce che la sensazione uditiva è proporzionale al logaritmo dell'intensità, cioè $S = K \log I$.

Bisogna comunque precisare che la soglia uditiva così come è stata definita vale solo per le frequenze medie; tale soglia risulta più elevata nel caso delle frequenze acute e ancora di più per quelle inferiori a 1.000 Hz, di conseguenza per queste ultime frequenze il campo uditivo sarà necessariamente più ristretto.

Finora si è discusso di suoni costituiti da un'unica onda sinusoidale, che ha una certa frequenza e una certa intensità: in questi casi si parla di *toni puri*, che possono essere considerati come la risultante acustica di una vibrazione armonica semplice. Tuttavia, i suoni presenti in natura sono il risultato dell'associazione di più toni di frequenza e intensità diverse: per questi ultimi si parla di *toni complessi*. Le frequenze dei singoli suoni puri che costituiscono il suono complesso sono multipli interi di una frequenza di base: il suono a frequenza di base prende il nome di *fondamentale*, gli altri a frequenza superiore sono detti *armoniche*. Il suono musicale, per esempio, è un suono complesso, in cui l'intensità, il numero e la posizione delle armoniche determinano il *timbro*, che cambia a seconda dello strumento o della voce che emette il suono (Fig. 1.15).

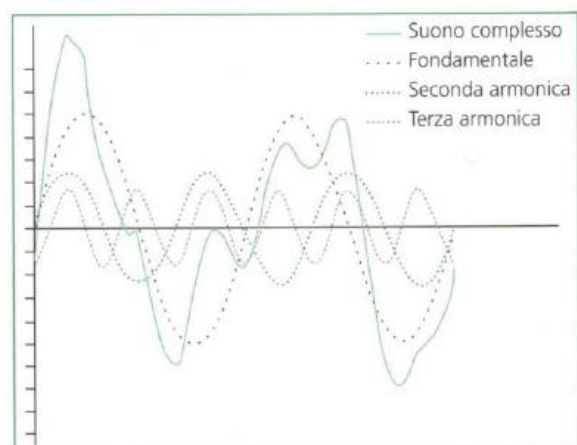


FIGURA 1.15 - Tono puro e suono complesso. (Da: Calogero B., op. cit.; modificata.)

Se due o più suoni si propagano contemporaneamente attraverso lo stesso mezzo, ognuno di essi interferisce con gli altri. Un fenomeno per cui l'ascolto di un suono subisce l'interferenza da parte di un altro suono è quello del *mascheramento*; quest'ultimo dipende dalle caratteristiche spettrali dei due suoni, oltre che dalle rispettive intensità: più precisamente, il suono più grave tende a mascherare quello più acuto, e il più forte tende a mascherare il più debole. Il motivo per cui un suono di una certa frequenza è più efficacemente mascherato da un suono a frequenza inferiore è da ricercare nella teoria cocleare dell'onda viaggiante (vedi "Vibrazione della membrana basilare" nel presente Capitolo). Quest'ultima, infatti, quando viene generata da uno stimolo acustico a bassa frequenza, mette in vibrazione la membrana basilare in tutte le sue partizioni cocleari nel progredire dalla base verso l'apice della coclea; di conseguenza tale stimolo sarà in grado di mascherare un suono acuto, che invece mette in vibrazione solo le porzioni basali della coclea.

ORECCHIO ESTERNO

Padiglione auricolare

Il padiglione auricolare ha la funzione di captare i suoni e di *convogliare* le onde sonore nel condotto uditivo esterno. Il padiglione contribuisce anche alla funzione di *localizzazione spaziale* della sorgente sonora, attraverso fenomeni di attenuazione e diffrazione dei suoni: nell'uomo tale funzione si è filogeneticamente ridotta rispetto a molti animali (per esempio, i felini) che sono ancora in grado di muovere i padiglioni, dirigendoli verso la sorgente sonora.

Condotto uditivo esterno

Il condotto uditivo esterno ha una *funzione di protezione* nei confronti dell'orecchio medio, da un punto di vista sia meccanico sia termico.

Infatti, grazie alle curvature presenti nel suo decorso, alla sua lunghezza e alla presenza di peli (tragi) nella porzione cartilaginea, il condotto protegge la membrana timpanica dagli agenti esterni; inoltre, il secreto prodotto dalle ghiandole ceruminose e sebacee, presenti nel sottocutaneo del terzo esterno, ha un pH acido (efficace contro gli agenti batterici), un odore acre (che tiene lontano gli insetti) e grazie alla sua consistenza e viscosità trattiene il pulviscolo.

La cute del condotto, poi, emana continuamente una certa quantità di calore; quest'ultimo riduce la differenza di temperatura che si crea tra le due facce della membrana timpanica, quella esterna a contatto con l'aria più fredda ambientale, e quella interna a contatto con l'aria della cassa del timpano riscaldata dalla mucosa dell'orecchio medio. Se così non fosse, l'elevato gradiente termico metterebbe in vibrazione la membrana timpanica, generando una fastidiosa sensazione di rumore di sottofondo.

Ma la funzione più importante del condotto uditivo esterno è quella di *convogliare* le onde sonore captate dal padiglione verso la membrana timpanica e di *rinforzare* i suoni che han-

no una certa frequenza. Quest'ultima funzione è legata alle caratteristiche anatomiche del condotto, che è assimilabile a un tubo chiuso a un'estremità da una membrana, proprio come la canna di un organo; quindi anche nel condotto si possono formare delle onde stazionarie e, se queste hanno una lunghezza d'onda pari a quattro volte quella del condotto, si verifica il fenomeno della risonanza. Dal momento che la lunghezza del condotto è di circa 2,5 cm, dalla formula:

$$f_0 = \frac{c}{4l}$$

dove c è la velocità di propagazione dell'onda e l è la lunghezza del condotto, si ricava che il fenomeno della risonanza si verifica per le frequenze intorno ai 3.400 Hz, con un range da 2.500 a 4.000 Hz. In questa fascia di frequenze sono comprese la maggior parte delle consonanti e, poiché ai fini della discriminazione è più importante l'amplificazione delle consonanti rispetto a quella delle vocali, il risultato è una migliore comprensione delle parole. Al contrario, il condotto taglia le frequenze più basse, cioè quelle caratteristiche dei rumori di sottofondo (tra i 125 e i 500 Hz); nel complesso, quindi, il condotto uditivo esterno migliora non solo la discriminazione delle parole, ma anche l'ascolto nel rumore.

ORECCHIO MEDIO

Sistema timpano-ossiculare

Quando un suono che si propaga attraverso l'aria incontra la superficie di un liquido, la maggior parte dell'energia (99,9%) viene riflessa e quindi dispersa, mentre solo una piccola parte (0,1%) viene trasmessa; ecco perché chi si trova fuori dall'acqua non è in grado di farsi ascoltare da chi sta sott'acqua (Fig. 1.16). Questo fenomeno si verifica tutte le volte che il suono passa da un mezzo a bassa impedenza, come l'aria, a uno ad alta impedenza, come l'acqua. Per *impedenza* di un mezzo si intende l'insieme delle caratteristiche di resistenza, massa e rigidità con le quali il mezzo si

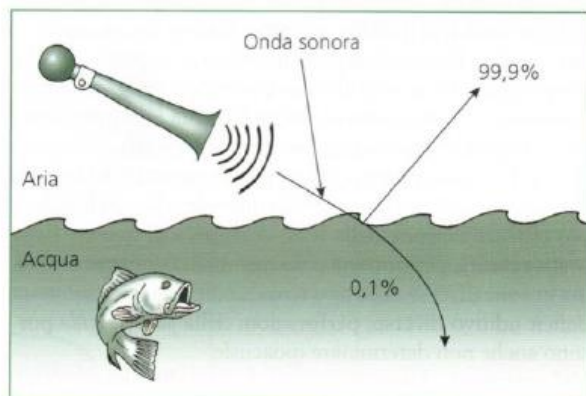


FIGURA 1.16 - Comportamento dell'onda sonora nel passaggio da un mezzo a bassa impedenza (aria) a un mezzo ad alta impedenza (acqua).

oppone al passaggio dell'energia, nel caso specifico quella del suono.

Nel caso dell'orecchio, se non ci fosse il sistema timpano-ossiculare, il suono si troverebbe a dover passare a livello della finestra ovale da un mezzo a bassa impedenza (aria) a uno ad alta impedenza (perilinfia), subendo una notevole dispersione di energia. L'orecchio medio, invece, consente la trasmissione dei suoni dal condotto uditivo esterno alla coclea, grazie a un'amplificazione che supera la dispersione di energia dovuta al passaggio da un mezzo a bassa impedenza (aria), a uno ad alta impedenza (perilinfia): in altre parole, il sistema timpano-ossiculare si comporta come un *trasformatore di impedenza*.

Il primo meccanismo attraverso il quale l'orecchio medio adempie a questa funzione è il cosiddetto *effetto chiodo*. Quando un martello colpisce un chiodo, tutta l'energia che si genera sulla capocchia si scarica sulla punta del chiodo: pertanto, tanto più ampia è la superficie della capocchia tanto maggiore è la capacità di penetrazione del chiodo. Allo stesso modo, il sistema timpano-ossiculare ha una superficie di ingresso dell'energia sonora (membrana timpanica) che è circa 20 volte più grande rispetto a quella di uscita (finestra ovale); quindi, se suddividiamo le due superfici in tanti singoli punti, l'energia che raggiunge la membrana timpanica in 20 di quei punti viene trasmessa tutta su un unico punto della finestra ovale: pertanto si ha un aumento della forza per unità di superficie con una amplificazione di 20 volte dell'energia sonora.

L'altro meccanismo, che consente all'orecchio medio di accoppiare in modo vantaggioso due mezzi a diversa impedenza, è l'*effetto leva*. Infatti, il manico del martello ha una lunghezza di circa 9,5 mm, contro i 6,3 mm dell'apofisi lunga dell'incudine, con un rapporto di 3 a 2: pertanto a livello dell'articolazione incudo-malleolare si crea una leva vantaggiosa (1,5 mm), che determina un ulteriore incremento della pressione trasmessa dalla membrana timpanica alla finestra ovale.

A questi meccanismi si devono aggiungere le caratteristiche morfologiche e strutturali della membrana timpanica, che pure contribuiscono alla funzione di trasformatore di impedenza dell'orecchio medio. La membrana timpanica ha una conformazione a *imbuto*, che consente alle onde sonore di essere convogliate verso l'*umbus*, in corrispondenza della spatola del martello; questo rende ancora più efficace l'azione della leva a livello dell'articolazione incudo-malleolare. Inoltre, la superficie della membrana timpanica ha una diversa elasticità in zone diverse: la porzione della membrana timpanica con maggiore elasticità è quella corrispondente alla porzione inferiore della *pars tensa* al di sotto dell'*umbus* (Fig. 1.17). Questo comporta un prolungamento del braccio vantaggioso della leva (manico del martello) che rende ancora più efficace l'azione della leva. A riprova di questo, nella pratica clinica, perforazioni della membrana timpanica simili, ma in zone diverse della *pars tensa*, comportano di solito un deficit uditivo diverso; perforazioni della *pars flaccida* possono anche non determinare ipoacusie.

Nel complesso, l'amplificazione dovuta alla presenza dell'orecchio medio è di circa 30-40 dB. Tuttavia, nelle patologie dell'orecchio medio in cui si verifichi un grave danno timpano-ossiculare, si possono avere delle ipoacusie trasmissive

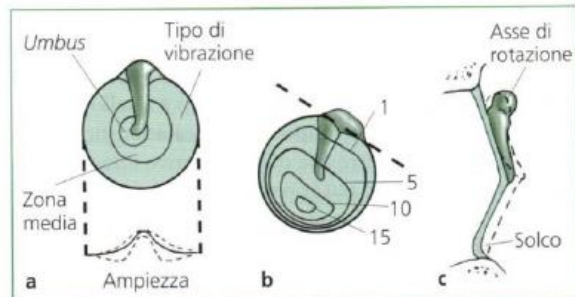


FIGURA 1.17 - Caratteristiche vibratorie della membrana timpanica. **(a)** Durante la vibrazione l'*umbus* si muove avanti e indietro come un pistone e la sua forma conica è conservata; la zona periferica fa un movimento a cerniera e la deflessione angolare avviene alla sua unione con l'*anulus*; la zona intermedia si muove con maggiore ampiezza e in modo corrispondente a quello di una membrana a bordi liberi. **(b)** Linee di eguale escursione durante stimolazione acustica a 2 KHz. **(c)** Spostamento del timpano con rotazione del martello (da Békésy).

anche di 50-60 dB; questi ulteriori 20 dB di perdita uditiva sono legati al venir meno di un'altra importante funzione del sistema timpano-ossiculare, cioè quella di *differenziatore di fase* tra i suoni che arrivano alla finestra ovale e alla finestra rotonda. I suoni raggiungono la finestra ovale attraverso un mezzo solido (catena ossiculare), mentre arrivano alla finestra rotonda per mezzo dell'aria contenuta nella cassa; questo fa sì che il suono arrivi sulle due finestre in tempi diversi e quindi con una differenza di fase: l'infossamento di una finestra corrisponde all'estroflessione dell'altra, favorendo il movimento dei liquidi endococleari. In mancanza del sistema timpano-ossiculare, i suoni arrivano in fase (o quasi, data la modesta sfasatura legata alla diversa posizione anatomica delle due finestre) con infossamento quasi contemporaneo delle due finestre e con perdita di ulteriori 20 dB.

Tuba di Eustachio

Le funzioni principali della tuba di Eustachio sono quella aerodinamica, di protezione dell'orecchio medio e di drenaggio delle secrezioni della cassa del timpano.

In condizioni normali, l'ossigeno e l'azoto presenti nell'aria contenuta nella cassa del timpano sono progressivamente riassorbiti dalla mucosa dell'orecchio medio: ciò determinerebbe una riduzione graduale dei valori pressori all'interno della cassa. A riposo, la porzione cartilaginea della tuba è collabita, per impedire che durante gli atti espiratori si abbia un costante movimento di aria nella cassa del timpano; tuttavia, l'apertura periodica della tuba (che si verifica durante la deglutizione, la masticazione, lo sbadiglio, per effetto della contrazione dei muscoli peristafilini) permette di *ripristinare la pressione d'aria* nella cassa (oltre a rifornire ossigeno e azoto). Inoltre, l'apertura della tuba consente di riequilibrare un'eventuale differenza di pressione che si crea tra la cassa del timpano e il rinofaringe, in seguito a modificazioni della pressione atmosferica; solo così si possono avere uguali valori di pressione sulle due facce della membrana timpanica (condizione ottimale per vibrare) anche

spostandosi da zone montane alla pianura e viceversa. La tuba uditiva costituisce anche un dispositivo di protezione dell'orecchio medio nei confronti delle rapide variazioni della pressione atmosferica, che si verificano per esempio durante le fasi di decollo o atterraggio in aereo, o durante l'attività subacquea. La chiusura della tuba a riposo garantisce una protezione verso tutti quei fenomeni (respirazione, fonazione, deglutizione) che provocherebbero sensazioni acustiche sgradevoli (autofonia). La tuba svolge anche una *funzione difensiva* impedendo il passaggio nell'orecchio medio di eventuali agenti patogeni presenti nel rinofaringe.

La *funzione di drenaggio*, infine, è svolta dal meccanismo di trasporto muco-ciliare, che favorisce il passaggio dalla cassa del timpano al rinofaringe sia del muco sia delle eventuali secrezioni patologiche dell'orecchio medio.

ORECCHIO INTERNO

Coclea

MOVIMENTI DEI LIQUIDI ENDOCOCLEARI

Le onde sonore arrivano all'orecchio interno attraverso la platina della staffa, il cui movimento nella finestra ovale genera un'onda di pressione, che si trasmette alla perilinfa della scala vestibolare della coclea. Tale onda pressoria, non potendosi scaricare direttamente nella scala timpanica attraverso l'elicotrema, che ha un calibro ridotto, si trasmette attraverso la membrana di Reissner all'endolinfa del condotto cocleare, quindi alla membrana basilare e infine alla scala timpanica. L'aumento di pressione che si genera in quest'ultima si scarica sulla finestra rotonda, determinando un'estroffessione della membrana di tale finestra. L'onda di rarefazione determinerà fenomeni di segno opposto, cioè uno spostamento della platina della staffa verso l'orecchio medio e un'introffessione della membrana della finestra rotonda. Questo complesso meccanismo va sotto il nome di *teoria idrodinamica cocleare* (Fig. 1.18).

VIBRAZIONE DELLA MEMBRANA BASILARE

I movimenti dei liquidi endococleari, indotti dalle variazioni di pressione che si creano tra la scala vestibolare e quella timpanica, non determinano un'oscillazione uniforme della membrana basilare. Von Békésy (1960) dimostrò che la vibrazione della membrana basilare assume l'aspetto di un movimento ondulatorio che dalla base della coclea si sposta progressivamente verso l'apice (*onda viaggiante*). Tale onda aumenta progressivamente di ampiezza, fino a raggiungere una zona di massima ampiezza, la cui localizzazione lungo la membrana basilare dipende dalla frequenza del suono che ha indotto la vibrazione: per i suoni ad alta frequenza la zona di massima ampiezza è vicina alla platina della staffa, mentre per quelli di frequenza progressivamente più bassa la massima ampiezza della vibrazione si sposterà gradualmente verso l'apice della coclea, dove l'onda andrà a smorzarsi rapidamente (Fig. 1.19). La lunghezza d'onda, invece, varia in modo costante con la distanza e si riduce progressivamente avvicinandosi all'apice della coclea; infine, la velocità con cui si propaga l'onda è direttamente proporzionale alla lunghezza d'onda, per cui si riduce progressivamente allontanandosi dalla platina della staffa.

Tutto questo suggerisce che la membrana basilare ha delle caratteristiche morfologiche e strutturali che si modificano in massa e rigidità dalla base all'apice della coclea. In particolare, la larghezza della membrana basilare aumenta gradualmente dalla base all'apice della coclea e lo spessore diminuisce nella stessa direzione, per cui il suo *grado di elasticità* cambia lungo la coclea. Quindi, in corrispondenza del giro basale, essendo più stretta e più spessa, la membrana basilare è più rigida, entrando in vibrazione preferenzialmente per suoni ad alta frequenza; viceversa, a livello del giro apicale, la membrana basilare è più elastica, essendo più larga e più sottile, venendo sollecitata preferenzialmente da stimoli a bassa frequenza. In conclusione, all'arrivo di un suono complesso, che risulta dall'associazione di più suoni o toni puri, la membrana basilare comincerà a vibrare in modo complesso, avendo

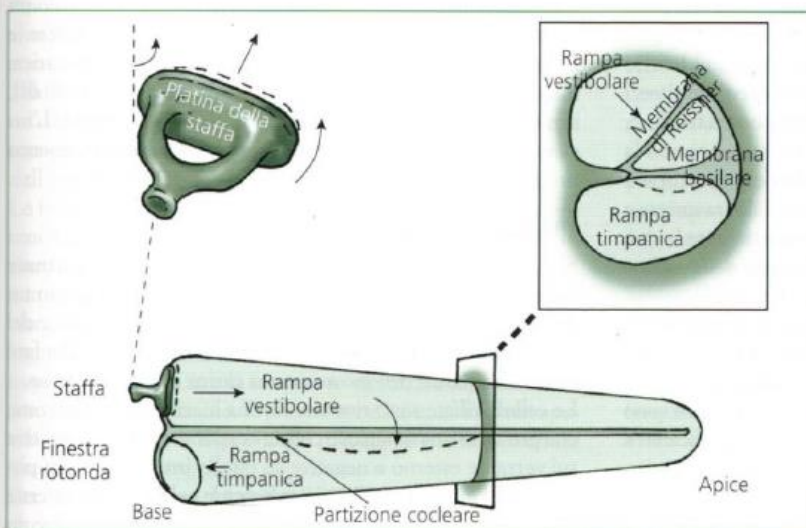


FIGURA 1.18 - Teoria idrodinamica cocleare.

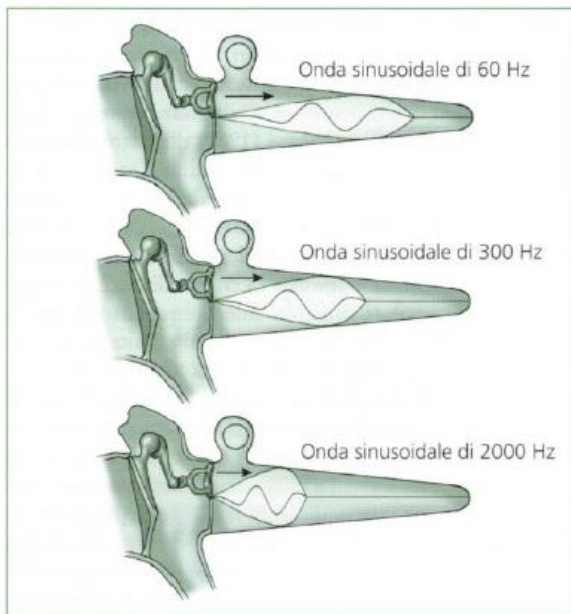


FIGURA 1.19 - Teoria dell'onda viaggiante e tonotopia cocleare.

un punto di massima ampiezza della vibrazione diverso per ciascuna frequenza. Il risultato sarà una scomposizione in senso spaziale e temporale del suono in rapporto allo spettro di frequenze che lo costituiscono: in altri termini, la coclea è capace di eseguire un'analisi in frequenza dei suoni.

ECCITAZIONE DELLE CELLULE CILIATE

La trasduzione mecano-elettrica, cioè la trasformazione dell'energia meccanica in segnale bioelettrico, è affidata alle cellule ciliate dell'organo di Corti. Infatti, le onde di pressione che si generano nella perilinfa della scala vestibolare, trasmesse alla membrana basilare, mettono in movimento le strutture dell'organo di Corti, in particolare le cellule ciliate e la membrana tectoria.

La membrana basilare è ancorata da un lato al margine libero della lamina spirale ossea e dall'altro alla base del legamento spirale; la membrana tectoria è invece ancorata solo, in corrispondenza dell'estremità mediale, al lembo della lamina spirale ossea (ispessimento periosteo). Inoltre, i corpi delle cellule ciliate si trovano sulla membrana basilare, mentre le ciglia delle cellule ciliate esterne raggiungono la membrana tectoria. Quindi, un movimento della membrana basilare determina uno scivolamento tangenziale tra questa e la membrana tectoria: lo scivolamento tangenziale tra le due membrane determina un movimento di flessione delle ciglia e un'attivazione delle cellule ciliate esterne (Fig. 1.20).

Le cellule ciliate esterne hanno la funzione di amplificare le vibrazioni della membrana basilare per stimoli acustici di intensità inferiore ai 40-50 dB. Invece, le ciglia delle cellule ciliate interne, che non raggiungono la membrana tectoria, non sono attivate da stimoli di bassa intensità, che non sono sufficienti a portare le ciglia a contatto con la membrana tectoria. Tuttavia, la depolarizzazione delle cellule ciliate esterne determina l'attivazione delle proteine contrattili presenti al loro interno e la

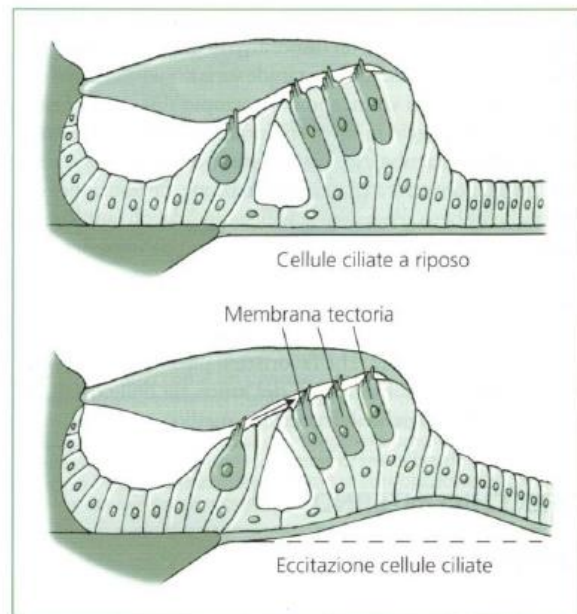


FIGURA 1.20 - Dinamica di eccitazione delle cellule ciliate.

contrazione di tali cellule riduce la distanza tra la membrana basilare e quella tectoria, che viene portata a contatto con le ciglia delle cellule ciliate interne: così anche queste ultime possono andare incontro a depolarizzazione. Stimoli di alta intensità attivano invece direttamente le cellule ciliate interne.

L'attivazione delle cellule ciliate determina la liberazione di un neurotrasmettitore che attiva la fibra nervosa afferente. Da quanto abbiamo detto, si comprende come la coclea sia in grado di eseguire anche un'analisi in intensità dei suoni: infatti, quando lo stimolo acustico ha una bassa intensità, si attiva solo un piccolo gruppo di cellule ciliate esterne che si trovano intorno al punto di massima ampiezza della vibrazione della membrana basilare; se l'intensità del suono aumenta, si allarga l'area di stimolazione intorno al punto di massima ampiezza dell'onda viaggiante, coinvolgendo un numero sempre maggiore di cellule ciliate esterne; inoltre le cellule già attivate incrementano ulteriormente la loro scarica; infine, se l'intensità dello stimolo acustico supera i 50-60 dB, si attivano direttamente anche le cellule ciliate interne. L'insieme di questi eventi, in sequenza, determina un aumento progressivo della sensazione di intensità del suono.

TRASDUZIONE MECANO-ELETTRICA

Si è detto che le cellule ciliate sono in grado di trasformare l'energia meccanica, associata alla flessione delle ciglia, in un segnale bioelettrico, rappresentato dal potenziale di azione del nervo, attraverso la liberazione di un neurotrasmettitore. Per fare questo tali cellule devono avere una carica elettrica a riposo.

Le cellule ciliate sono rivestite da una membrana polarizzata, che presenta una maggiore concentrazione di cariche positive sul versante esterno e negative su quello interno, con un potenziale di membrana di -70 mV per le cellule ciliate esterne e di circa -40 mV per quelle interne. Tale potenziale è dovuto

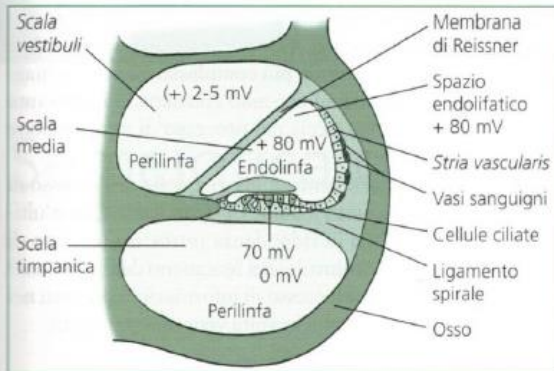


FIGURA 1.21 - Trasduzione mecano-elettrica cocleare.

a una distribuzione asimmetrica di ioni tra le due facce della membrana cellulare con una maggiore concentrazione di K^+ all'interno della cellula. Viceversa, l'endolinfa che si trova nella scala media della coclea ha un potenziale elettrico di circa $+90$ mV; tale potenziale è dovuto al trasporto attivo di K^+ all'interno della scala media da parte della stria vascolare, che si comporta come una pompa ionica, mantenendo una distribuzione asimmetrica di K^+ e Na^+ tra perilinfia (ricca di Na^+ e povera di K^+) e endolinfa (ricca di K^+ e povera di Na^+). Quindi tra l'endolinfa e le cellule ciliate dell'organo di Corti si crea una differenza di potenziale di $110-160$ mV. Nel momento in cui si verifica la flessione delle ciglia, se questa è diretta verso le ciglia più alte determina l'apertura dei canali di trasduzione: il risultato è un flusso di cariche positive all'interno della cellula, con conseguente depolarizzazione e liberazione di un neurotrasmettitore nello spazio pre-sinaptico, cui segue l'attivazione delle fibre afferenti (Fig. 1.21).

Nervo acustico

La tappa successiva dei fenomeni uditivi è la trasmissione dei suoni, analizzati dalla coclea, al sistema uditivo centrale, sottoforma di un codice, cioè di un linguaggio che tenga conto dei parametri di frequenza e intensità dello stimolo. Tale trasmissione avviene per mezzo del potenziale di azione del nervo acustico, che riflette l'attivazione sincrona di una popolazione di neuroni, e quindi di fibre, a partenza dall'organo di Corti.

Le fibre del nervo cocleare hanno un'attività di scarica spontanea a riposo che per lo più va da 60 a 120 spikes/sec. In presenza di uno stimolo acustico, ciascuna fibra è capace di aumentare la sua frequenza di scarica fino a un valore soglia oltre il quale si genera il potenziale di azione, che segue la legge del "tutto o nulla". L'intensità minima di stimolazione in grado di aumentare la frequenza di scarica dipende dalla frequenza dello stimolo. Ogni neurone ha una diversa capacità di evocare una risposta alla minore intensità di stimolo (frequenza caratteristica).

Per la codificazione dei parametri di frequenza e di intensità dello stimolo, il nervo cocleare ha a disposizione diversi

meccanismi. L'informazione relativa alla frequenza può essere trasmessa per mezzo di un codice spaziale, poiché a ogni elemento neurosensoriale specializzato in frequenza di ciascuna partizione cocleare corrispondono una o più fibre nervose selettive per la stessa frequenza (anche il nervo conserva una *organizzazione tonotopica*). Altro codice per trasmettere l'informazione relativa alla frequenza è quello temporale, che consiste nella modificazione della cadenza degli impulsi: ciascuna fibra nervosa sarebbe in grado di modificare il numero di scariche nell'unità di tempo a seconda della frequenza dello stimolo. In questo caso bisogna considerare che anche le fibre uditive obbediscono al fenomeno del *periodo refrattario*, cioè il potenziale d'azione è seguito da un periodo in cui il neurone non è eccitabile; di conseguenza esiste un limite nella frequenza di scarica di ciascuna fibra, che è di circa $1.000-2.000$ Hz. È probabile che quando la frequenza da decodificare supera tale valore, entri in azione un gruppo di neuroni in cui ciascuno scarica in alternanza con gli altri quando questi si trovano nel periodo di refrattarietà (*volley theory*).

La codificazione del parametro di intensità, invece, sarebbe affidata a una variazione del numero di fibre nervose eccitate e a una variazione della velocità di scarica di ciascuna fibra. In pratica, all'aumentare dell'intensità, verrebbe stimolato un numero maggiore di fibre nervose selettive per quella specifica frequenza e diventerebbe più rapida la velocità di scarica di ciascuna di tali fibre.

SISTEMA Uditivo CENTRALE

Il segnale bioelettrico associato allo stimolo acustico raggiunge, attraverso il nervo cocleare, i centri nervosi delle vie uditive centrali, dove viene trasformato in sensazione acustica (*percezione uditiva*).

La prima stazione delle vie uditive centrali sono i nuclei cocleari, comprendenti numerosi raggruppamenti cellulari; di questi, i più importanti ai fini del fenomeno uditivo sono il nucleo cocleare dorsale e i nuclei cocleari ventrali (anteriore e posteriore). Il significato funzionale dei due gruppi di nuclei sembra essere diverso: il nucleo cocleare dorsale è da mettere in relazione presumibilmente con fenomeni discriminativi (differenziazione dei toni dai rumori e riconoscimento dei toni modulati in frequenza e/o ampiezza), mentre i nuclei cocleari ventrali sono implicati nei fenomeni acustici riflessi e nella localizzazione spaziale.

I successivi centri acustici del tronco encefalico (complesso olivare superiore, nuclei del lemisco laterale, collicolo inferiore e corpo genicolato mediale) contribuiscono alla discriminazione di frequenza-intensità e alla localizzazione spaziale dei suoni: hanno una organizzazione tonotopica in quanto rispondono in modo specifico a suoni di una certa frequenza. In particolare:

- il *complesso olivare superiore* è in grado di comparare le afferenze dei due lati ai fini della localizzazione spaziale del suono (utilizzando differenza di intensità e fase);

- i *nuclei del lemisco laterale* hanno estese connessioni con la sostanza reticolare, che probabilmente vengono utilizzate per generare uno stato di allarme;
- il *collicolo inferiore* è un'importante area di integrazione multisensoriale delle vie uditive con quelle somatosensitive;
- a livello del *corpo genicolato mediale* è probabile che le afferenze uditive subiscano un'elaborazione qualitativa, garantendo un ruolo di integrazione e di elaborazione associativa.

Infine, le aree uditive della corteccia cerebrale, oltre ad avere anch'esse un'organizzazione tonotopica, sono capaci

di decodificare il messaggio acustico, di eseguirne un'analisi qualitativa e di integrare l'afferenza uditiva con le altre afferenze sensoriali. Quindi, più complesso è il suono, maggiori sono le informazioni che esso contiene, più rilevante è l'intervento della corteccia nel processo di informazione uditiva.

Una caratteristica del sistema uditivo è quella dell'eccesso di informazioni che va sotto il nome di *ridondanza*. Quest'ultima può essere distinta in *ridondanza intrinseca* (eccesso di strutture anatomiche coinvolte nel fenomeno dell'audizione) e *ridondanza estrinseca* (eccesso di informazioni presenti nei segnali acustici che di volta in volta vengono percepiti).