

Analizatorul auditiv

Sunetul, din punct de vedere fiziologic, reprezintă senzația percepută prin intermediul organului auditiv de către oscilațiile mecanice ale corpurilor și transmise ca unde acustice (unde mecanice longitudinale de compresie și rarefiere).

Din punct de vedere fizic, sunetul are o definiție largă, el nefiind legat de senzația auditivă și reprezintă orice oscilație (vibrație) mecanică care se propaga printr-un mediu material sub forma unei unde. Vibrațiile pot fi în domeniul audibil cu frecvență între 20 și 20000 Hz sau în afara domeniului de sensibilitate al urechii: infrasunete cu frecvență sub 20 Hz și ultrasunete peste 20000 Hz.

Urechea umană are un maxim de sensibilitate pentru sunete cu frecvență de aproximativ 3500 Hz.
Caracteristicile sunetului

Din punct de vedere muzical (sau estetic), sunetul este o entitate caracterizată de patru atribute: înălțime, intensitate, durată și timbru:

- **Frecvenței sau tonului** muzical îi corespunde **înălțimea** (măsurată în Hz).
- **Intensității sau amplitudinii** muzicale îi corespunde nivelul de intensitate sonoră (măsurat în dB).
- **Durata** - se calculează din momentul impactului până la dispariția ultimei vibrații percepute.
- **Timbrul sau culoarea** - caracteristică unui sunet muzical de a se deosebi de alte sunete de aceeași înălțime, durată și intensitate.
 - Ex: două sau mai multe instrumente interpretează concomitent același paragraf. Deși sunt aceleași note, noi putem deosebi diferența dintre un pian și o chitară chiar dacă ele cântă în același timp.

Frecvența sunetului

Urechea umană este sensibilă la frecvențele ale sunetului între 20 și 20000 Hz. Acest interval depinde de energia undei sonore (amplitudinea vibrației) precum și de vârsta și starea de sănătate a individului.

Intensitatea sunetului reglează intervalul de frecvențe pe care o persoană tânără le poate percepe. La o intensitate a sunetului de 70 dB doar sunetele cu frecvență de 3000 Hz pot fi percepute. Când intensitatea sunetului crește la 60 decibeli intervalul de frecvențe percepute se mărește fiind situat între 500 și 5000 Hz. Creșterea intensității sunetului mărește intervalul de frecvențe audibile. Numai sunetele intense pot fi percepute în intervalul complet de 20 - 20000 Hz.

Frecvența vibrațiilor dă tonalitatea sunetului. Aceste tonuri le putem clasifica în:

- Tonurile pure sunt simple unde sinusoidale. Acestea sunt rar întâlnite în realitatea de zi cu zi.

- Tonurile emise in mod uzual de instrumente, vocea umana sunt un amestec de sunete cu frecvente diferite:
 - Frecventele cele mai joase constituie tonalitatea vocii
 - Frecventele cele mai inalte constituie timbrul vocii
- Un amestec de frecvente fara legatura intre ele cum ar fi amplitudinea sau/si periodicitatea acestora se numeste zgomot. Zgomotul, care se remarca prin lipsa obiectiva sau subiectiva a unei incarcaturi informaționale. Zgomotul deranjeaza fie prin senzația neplacuta pe care o produce, fie prin efectul negativ asupra transmiterii de informație. Orice zgomot poate fi perceptat ca sunet util daca i se atribuie o valoare informaționala.

Intensitatea sunetului

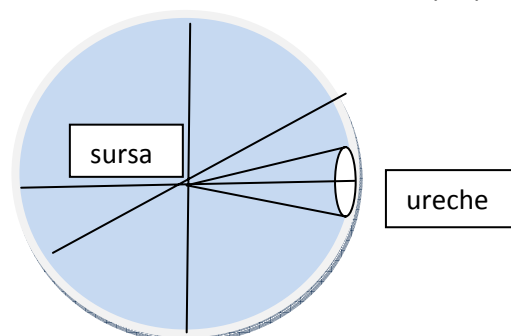
- reprezinta densitatea superficiala a puterii acustice si anume, puterea vibrației transferata printr-un element de suprafata normal pe directia de propagare a undelor sonore.

Intensitatea acustica = puterea transferata / unitatea de arie. Intensitatea sunetului are ca unitate de masura Watt/m^2 . Puterea sunetului reprezinta energia transferata de unda sonora intr-o secunda și are ca unitate de masura watt-ul - W. Deoarece variatia intensitatii sunetului (respectiv puterea sunetului) perceptat de urechea umana variaza foarte mult (de la 10^{-12} W/m^2 la 10^6 W/m^2) nivelul intensitatii sunetului se exprima in mod obisnuit ca logaritmare a raportului dintre intensitatea sunetului (IS) si intensitatea sunetului de referinta (10^{-12} W/m^2). Nivelul Intensitatii sunetului de referinta (IS referinta) este numit si pragul de audibilitate. Logaritmul raportului dintre IS si IS de referinta se exprima in beli (B) sau dB (decibeli). Masurata in decibeli, nivelul intensitatii sunetului de referinta are o valoare de 0 dB ($10 \times \log 10^{-12} \text{ W/m}^2 / 10^{-12} \text{ W/m}^2 = 10 \times \log 1 = 10 \times 0 = 0$). Rezulta ca valoarea de 0 dB nu reprezinta absenta sunetului sau audibilitatii acestuia. Valoarea de 0 dB reprezinta cel mai slab sunet pe care urechea umana il poate percepe.

Nivelul intensitatii sunetului (beli) = $\log IS / IS \text{ referinta}$

Nivelul intensitatii sunetului (dB) = $10 \times \log (IS / IS \text{ referinta})$

Observam ca intensitatea sunetului se refera la puterea sunetului transferata unui element de arie (ex. Ureche) astfel ca intensitatea sunetului perceptat de urechea umana este direct proportional cu puterea sursei si invers proportionala cu distanta pana la sursa si dimensiunea arie asupra careia se rasfrange puterea sunetului. Dimensiunea timpanului (ariei de transfer a puterii sunetului) este constanta la un individ si prezinta mici variatii in populatie. Prin urmare daca sursa isi mentine aceeasi putere, intensitatea sunetului va varia invers proportional cu distanta fata de sursa.



Cateva exemple:

Castile telefonului mobil au o putere mica a sunetului dar pentru ca distanta intre **sursa** (casca) si timpan este foarte mica intensitatea sunetului perceput de urechea umana este mare.

La concertele in aer liber, sursa de sunet trebuie sa aiba o intensitate foarte mare intrucat distanta intre difuzoare si urechea umana este mare.

Puterea sunetului ia in considerare strict sursa fara sa faca referire la receptor. Pentru ca puterea variaza la fel de mult ca si intensitatea sunetului (relatie direct proportionala) nivelul puterii sursei se exprima ca logaritmul al raportului dintre puterea sunetului si puterea sunetului de referinta.

Nivelurile puterii sunetului (beli) = $\log(\text{putere sunet} / \text{putere sunet referinta})$

Nivelurile puterii sunetului (dB) = $10 \times \log(\text{PutereS} / \text{PutereS referinta})$

Nivelul presiuni sunetului in dB (decibel sound pressure level)

Mult mai utilizat in practica este nivelul presiunii sunetului. Din definitie, sunetele sunt unde longitudinale de compresie si decompresie. Compresia si decompresia sunt echivalente presiunii pe care o realizeaza unda sonora asupra mediului. Astfel, putem caracteriza intensitatea sunetului prin presiunea sunetului.

- Intensitatea sunetului = $\text{Puterea sunetului} / \text{aria} \approx \text{patratul presiunii}$
- Putem caracteriza sunetul fara a tine cont de aria pe care actioneaza si de unitatea de timp
- Pentru ca intensitatea sunetului este direct proportionala cu patratul presiunii sunetului si aceasta variaza ca si intensitatea foarte mult, presiunea sunetului se exprima ca logaritmul al raportului dintre patratul presiunii sunetului si patratul presiunii de referinta care este presiunea atmosferica
- Nivelul de presiune al sunetului = $\log(\text{pres}^2 / \text{pres referinta}^2) = 2 \log(\text{pres} / \text{pres referinta})$
- Nivelul de presiune al sunetului (dB) = $20 \log(\text{pres} / \text{pres de referinta-atm})$

Ex. 1 Presiunea sunetului este de 10 ori mai mare decat cea de referinta ($p_x = 10 \cdot p_o = 2 \cdot 10^{-4}$)

$$\text{NPS} = 20 \log 10 p_o / p_o = 20 \log 10 = 20 \text{ dB}$$

Ex. 2 Daca doua persoane vorbesc cu o intensitate (presiune) a sunetelor de 70 dB suma presiunii sunetelor va fi:

$$\text{NPS} = 70 \text{ dB} = 20 \cdot \log p_x / p_o$$

$$\log p_x / p_o = 3,5 \Rightarrow p_x / p_o = 3162 (3.16 \cdot 10^3) \Rightarrow p_x = 3.16 \cdot 10^3 \cdot 2 \cdot 10^{-5} = 6.3 \cdot 10^{-2}$$

$$\text{NPS} = 20 \log \frac{2 \cdot 6.3 \cdot 10^{-2}}{(2 \cdot 10^{-5})} = 20 \log 6.32 \cdot 10^3 = 20 \cdot 3.8 = 76 \text{ dB}$$

Sursa sunetului	Presiunea sunetului	Nivelul de presiune al sunetului
	<u>pascal</u>	<u>dB</u> referinta 20 μPa
Limita superioara teoretica pentru un sunet nedistorsionat intr-un mediu cu presiune de o atmosfera	101,325 Pa	194.0937 dB
Turboreactor de avion la 30 m	630 Pa	150 dB
Pragul dureros	100 Pa	130 dB
Leziuni ale urechii la expuneri scurte	20 Pa	approx. 120 dB
Avion la 100m	6 – 200 Pa	110 – 140 dB
Pick hammer la 1 m	2 Pa	approx. 100 dB
Leziuni ale urechii la expunere prelungita	6×10^{-1} Pa	approx. 85 dB
Strada la 10 m	2×10^{-1} – 6×10^{-1} Pa	80 – 90 dB
Televizor la 1 metru	2×10^{-2} Pa	approx. 60 dB
Vorbirea normala la 1 metru	2×10^{-3} – 2×10^{-2} Pa	40 – 60 dB
Camera linistita	2×10^{-4} – 6×10^{-4} Pa	20 – 30 dB
Respiratie calma, fosnetul frunzelor	6×10^{-5} Pa	10 dB
Pragul auditiv la 1000 Hz	2×10^{-5} Pa	0 dB

Urechea

Organ de simt pereche adapostit in cea mai mare parte in osul temporal al cutiei craniene avand trei componente anatomo-functionale diferite dar care actioneaza ca un tot unitar in transductia undelor sonore in impulsuri nervoase.

Urechea externa formata din pavilion, canalul auditiv extern si timpan are rol in captarea sunetelor si transmiterea acestora spre urechea interna. Prin elasticitatea si forma sa, pavilionul urechii asigura o buna captare a sunetelor precum si o modulare a acestor fenomene prin care se poate distinge directia din care vin sunetele.

Urechea medie situata in stanca osului temporal este o cavitate pneumatica care comunica cu cavitatea nazala prin trompa lui Eustachio, un canal care permite egalizarea presiunii dintre urechea medie si mediu exterior. In mod cotidian presiunea din urechea medie este egala cu presiunea din exterior. Rolul acesteia apare atunci cand are loc o schimbare de altitudine (zbor, munte) sau la

scufundare. Urcarea la inaltime diminueaza presiunea exterioara si astfel apare o tensiune in timpan prin presiunea mai mare exercitata de ureche. Invers, scufundarea la adancime mare si fara sa existe o comunicare prin trompa lui Eustachio creaza o presiune crescuta a mediului cu tensionarea timpanului. In multe situatii mai ales cand apare o modificare rapida a presiunii exterioare (aterizarea dupa un zbor la inaltime) apare durere in una sau ambele urechi cauza fiind inchiderea trompelor lui Eustachio. Prin mestecare sau inspir profund in cele mai multe cazuri trompa se deschide si durerea inceteaza prin eliminarea tensiunii din timpan.

Urechea medie are in componenta trei oscioare articulate intre ele astfel:

-ciocanul este atasat pe fata interna a timpanului si se articuleaza cu nicovala

-nicovala se articuleaza cu scarita

- scarita este atasata intim de fereastra ovala a ductului cohlear

Prin cele trei oscioare vibratia timpanului se transmite ferestrei ovale. Aceasta transmisie poate fi modulata de contractia muschilor stapedius si tensor al timpanului care produc o rigiditate a sistemului de oscioare. Ca urmare a rigiditatii sistemului osicular al urechii medii transmiterea sunetelor se diminueaza protejand urechea interna de sunetele cu intensitate mare. Muschiul tensor al timpanului asa cum ii este denumirea tensioneaza timpanul creand o membrana in perfecta stare de tensiune care sa intre in rezonanta cu sunetele transmise prin canalul auditiv extern.

- Rolurile urechii medii sunt:
 - Asigura corespondenta impedantei intre aer si apa prin :
 - Scaderea amplitudinii undelor sonore dar cu cresterea fortei acestora de 1,3 ori
 - Prin raportul dintre suprafata timpanului si suprafata ferestrei ovale $55\text{mm}^2:3,2\text{mm}^2 = 17:1$
 - Forta totala creste de aproximativ 22 de ori ($17 \times 1,3$)
 - Aceasta amplificare a fortei face ca sunetele cu frecventa cuprinsa intre 300 si 3000 Hz sa se transmita in proportie de 50-75% (Doar 1-3% din energia acustica se transmite la trecerea undelor din aer in apa, restul undelor fiind reflectate)
 - Prin contractia muschiului tensor al timpanului si stapedius se produce:
 - Cresterea rigiditatii sistemului osicular determinand reducerea transmisiei sunetelor in special al celor cu frecventa joasa atunci cand acestea au o intensitate foarte mare – **reflexul acustic**

Urechea interna

- compusa din organul de auz (numit si cochilie sau melc) si aparatul vestibular cu rol in echilibru.

Cohleea sau melcul osos contine un labirint membranos, spiralat de 2,5 ori, cu o lungime de 35 mm si este alcatuit din trei canale circulare spiralate, alaturate

- Scala vestibulara (comunica cu fereastra ovala)
 - Ductul cohlear la nivelul caruia se afla organul Corti
 - Scala timpanica comunica cu fereastra rotunda. Scala timpanica comunica cu scala vestibulara la varful melcului
- Cele trei canale sunt separate de:
 - Membrana Reissner (vestibulara)
 - Membrana bazilara sau bazala.

Urechea interna este situata in melcul osos din stanca osului temporal. Melcul osos are o zona centrala numita columela. In jurul acestei columelei, melcul se spiraleaza de 2,5 ori. In interiorul melcului osos se afla melcul membranos. Din columela se desprinde spre canalul spiral lama spirala osoasa, care se rasuceste in jurul columelei pe toata lungimea canalului spiral. Melcul membranos este impartit de membrana bazilara si membrana Reissner care pornesc de pe lama spirala in doua mari rampe: rampa superioara numita si rampa vestibulara si rampa inferioara numita rampa temporală. Membrana bazilara si membrana Reissner se intinde de la limbul spiral spre exterior pe toata lungimea melcului urmand acelesi traiect spiralat cu exceptia varfului unde rampa vestibulara si rampa timpanica comunica. Intre membrana Reissner situata superior si membrana bazala situata inferior se afla ductul Cort sau rampa medie care contine organul senzorial Corti.

Rolul membranei Reissner este de a desparti continutul scalei vestibulare care contine perilimfa, un lichid asemanator lichidului cefalorahidian, de continutul ductul cohlear care contine endolimfa. Astfel, celulele organului Corti se "scaldă" in endolimfa. Din punct de vedere vibrator membrana Reissner nu are importanta fiind foarte subtire si nu modifica transmiterea undelor sonore. Membrana bazilara este o membrana fibroasa care are in componenta 20000 -30000 fibre bazilare fixate printr-un singur capat la columela (partea centrala a cohleei). Membrana bazilara desparte rampa medie (ductul cohlear) de scala timpanica si interfera cu undele sonore datorita caracteristicilor fibrelor bazilare pe care le contine.

Prezinta o elasticitate variabila de la baza pana la helicotrema deoarece:

- Lungimea fibrelor creste progresiv -> 0,04 mm baza pana la 0,5 mm varf
- Diametrul scade de 100 de ori de la baza spre varf

Undele sonore cu frecvente inalte intra in rezonanta la baza cohleei unde se gasesc fibre groase si scurte si cele cu frecvente joase la varful cohleei se gasesc fibre lungi si subtiri.

Mai multe fenomene fizice au loc la patrunderea vibratiilor sonore prin fereastra ovala:

- vibratia lichidului si a membranei bazale, vibratie care se deplaseaza de la baza spre varful cohleei

- fereastra rotunda care comunica cu scala timpanica face ca lichidul din cohlee sa poata vibra prin deplasarea inainte si inapoi intre cele doua ferestre (in absenta ferestrei rotunde melcul devine o cavitatare inchisa si practic vibratiile sunt stopate deoarece lichidele se comprima foarte greu).

- viteza de deplasare a undelor sonore de-a lungul cohlei este diferita in functie de frecventa. Undele cu frecventa inalta se deplaseaza mai rapid decat undele cu frecventa joasa care se deplaseaza mult mai lent. Fenomenul permite decodarea seriata, impiedicand fenomenul de confuzie prin decodarea simultana a tuturor frecventelor

- undele sonore au frecventa diferita, astfel ca intra in rezonanta cu fibrele bazilare la o distanta specifica fata de baza pentru fiecare frecventa. Unda sonora parcurge labirintul pana la portiunea de membrana unde fibrele bazilare intra in rezonanta. Odata ce undele au rezonat cu fibrele bazilare, energia se disipeaza si unda isi inceteaza inaintarea prin melc. Asa cum am explicat anterior undele cu frecventa joasa intra in rezonanta cu fibrele bazilare de la varful cohlei astfel ca aceste unde trebuie sa parcurga intreg melcul. Tocmai aceasta parcurgere al undelor cu frecventa joasa face ca atunci cand acestea au un nivel inalt de intensitate sa fie extrem de periculoase pentru urechea interna prin leziunile pe care le induc.

In concluzie:

- Atunci cand vibratiile intra in rezonanta cu fibrele bazilare se produce maximul de amplitudine a membranei si disiparea energiei undeii
- Undele cu frecventa joasa, 200 Hz intra in rezonanta maxima la varful cohleei si deci trebuie sa o parcurga in intregime
- Undele cu frecventa inalta intra in rezonanta la baza cohleei astfel ca energia acestora se disipeaza rapid, 8000 Hz
- Undele cu frecventa intermediara vor intra in rezonanta cu membrana bazilara intre varf si baza

Organul Corti

- Situat in ductul Corti, este format din celulele senzoriale asezate in mai multe randuri pe membrana bazilara si acoperite de o membrana subtire numita membrana tectoriala.
- Celulele senzoriale ale organului senzorial auditiv Corti se numesc celule paroase. Aceste celule sunt aranjate in trei randuri externe (celulele paroase externe) si un rand intern (celulele paroase interne). Aceste randuri de celule paroase sunt in lungimea melcului si perpendiculare pe fibrele bazilare. Celulele paroase au un capat bazal in jurul caruia se afla terminatiile nervoase si un capat apical ce prezinta cili care se indreapta si, in cazul celulelor paroase externe, se inclaveaza in membrana tectoriala. Cele trei randuri de celule paroase externe sunt alaturate intim. Intre randul celulelor paroase interne si randurile de celule paroase externe se formeaza un tunel numit tunel Corti.
- Terminatiile externe ale celulelor paroase sunt fixate de lamina reticulata sustinuta de celulele cohleare triunghiulare

- Fibrele bazilare, lamina reticulata si celulele paroase formeaza o unitate compacta

Membrana tectoriala este fixata la nivelul limbului spiral si nu se poate deplasa decat prin marginea libera. Varfurile cililor celulelor paroase sunt fixati in aceasta. Celulele paroase prezinta un pol bazal orientat spre membrana bazala si un pol apical care prezinta stereociliorientat spre membrana tectoriala. Celulele paroase auditive sunt prinse ca intr-un sandwich intre membrana bazala si membrana tectoriala. Deplasarea membranei bazilare este insotita de miscarea celulele paroase apropiindu-se sau indepartandu-se de membrane tectoriala, miscare insotita de inclinarea sau indreptarea stereocililor celulelor paroase. Totusi, prin acest mecanism doar celulele paroase externe sunt stimulate. Pentru celulele paroase interne care trimit majoritatea aferentelor auditive deplasarea membranei bazale nu poate inclina stereocilii si prin urmare nicio informatie auditiva nu este transmisa. Stimularea celulelor paroase interne este un proces mult mai complex. Acesta implica mai multe etape:

- Rezonanta fibrelor bazale cu undele sonore
- Deplasarea membranei bazale care contine fibrele bazilare impreuna cu celulele paroase spre si dinspre membrana tectoriala
- Inclinarea stereocililor celulelor paroase externe urmata de depolarizarea si contractia acestor celule
- Tractiunea membranei tectoriale spre membrana bazala si ingustarea spatiului dintre cele 2 membrane (bazala si tectoriala)
- Prin micșorarea acestui spatiu stereocilii celulelor paroase interne se inclina
- Celulele paroase interne se depolarizeaza si descarca glutamat cu stimularea fibrelor aferente ale nervului cohlear.

Mecanismul de contractie al celulelor paroase externe:

Celulele paroase sunt situate in ductul Cochlear sau scala medie scaldata de endolimfa. Endolimfa este produsa de stria vasculara avand o compozitie diferita de perilimfa, fiind bogata in K^+ (140 mEq/l) cu un potential pozitiv de +80 – +100 mV. Acest potential al endolimfei din ductul Corti este diferit de potentialul endolimfei vestibulare care are aceasi valoare cu potentialul perilimfei. Este cel mai inalt potential transepitelial si este principala forta implicata in transductia senzoriala a celulelor paroase interne si externe. Stria vasculara este formata din doua straturi epiteliale functionale. Dinspre interior (endolimfa) spre exterior (perilimfa) avem: celulele marginale, celulele intermediare, celulele bazale si fibrocitele. Mecanismul de formare a endolimfei are doua mari etape:

- o prima etapa de generare a unui fluid cu potential pozitiv cu o concentratie relativ scazuta de K si,
- o a doua etapa in care se formeaza endolimfa bogata in K, cu pastrarea potentialul pozitiv.

In stria vasculara fibrocitele capteaza potasiu din perilimfa, si prin jonctiuni GAP K este transferat in celulele bazale si apoi in celulele intermediare. Celulele intermediare elibereaza K in spatiu interstitial (spatiul dintre cele doua straturi epiteliale) cu formarea unui potential pozitiv de + 90 mV. Celulele marginale preiau K din lichidul interstitial (mentinand prin extractie permanenta un nivel scazut al K) si-l elibereaza prin canalele de K in endolimfa.

Potentialul de repaus al celulelor paroase este de -70mV . Stimularea celulelor paroase prin inclinarea cililor determina deschiderea canalelor de K cu depolarizarea celulei. Ca urmare a depolarizării se deschid canalele de Ca^{2+} care permit fuziunea veziculelor cu mediator cu membrana și exocitoza glutamatului în fanta sinaptică. Totuși, semnalele transmise de celulele paroase externe au relevanță minoră în formarea senzației auditive. Rolul celulelor paroase deriva din capacitatea de a se contracta. Contractia celulelor paroase externe este asigurată de proteine transmembranare numite prestine. Prestina nu se găsește în celulele paroase interne. În momentul depolarizării, Cl^- se deplasează de pe membrana, prestina își modifică conformația cu micșorarea ariei în planul membranei și scurtarea celulei paroase externe. Această contractie este foarte rapidă (100 microsecunde), non-dependență de Ca^{2+} și ATP.

Importanța contractiei celulelor paroase

Contractia celulelor paroase externe este influențată de eferențele primite de la nucleii olivari. Nucleii olivari pot inhiba contractia celulelor paroase externe, urmată de blocarea scurtării acestor celule și traciuni ale membranei tectoriale spre membrana bazală. Prin blocarea traciunii membranei tectoriale gradul de inclinare a stereociliilor celulelor paroase interne este diminuat și astfel sunetele fie nu mai sunt percepute, fie sunt percepute foarte slab. Nu toate celulele paroase externe sunt blocate. Celulele paroase externe din banda de frecvență din organul Corti care nu sunt inhibate vor putea să se scurteze în urma stimulării, și astfel sunetele din această bandă de frecvență se vor auzi clar. Acest fenomen se numește focus auditiv. Focusul auditiv permite percepția sunetelor în una sau mai multe benzi de frecvență și anularea sunetelor în afara benzilor de interes.

Ex. când suntem într-o încăpere cu aparate care fac zgomot, o persoană care ne adresează câteva cuvinte o percepem clar. Explicație. Celulele paroase externe sunt inhibate, cu excepția benzii de frecvență de 3000-4000 Hz specifică vocii umane. Prin urmare vocea se va auzi clar, iar zgomotele de însoțire se vor estompa.

Determinarea caracteristicilor sunetului:

- Determinarea intensității sunetului. Intensitatea sunetului este decodată prin 3 mecanisme. Creșterea amplitudinii vibrației membranei bazale cu cât sunetul este mai puternic va determina:
 - O deformare mai mare a stereociliilor → creșterea frecvenței impulsurilor
 - Creșterea numărului de celule stimulate → creșterea numărului de fibre nervoase stimulate
 - Transmiterea de către celulele paroase externe de impulsuri prin fibre aferente ale nervului cohlear
- Determinarea frecvenței sunetului.
 - Teoria localizării. Prin modul în care este construită cohleea membrana bazală intră în rezonanță cu sunetele la distanțe diferite de vârf în funcție de frecvență:
 - Se bazează pe capacitatea fibrelor bazilare de a intra în rezonanță cu sunete la distanțe variabile în funcție de frecvența acestora.

- Este eficienta pentru sunete cu frecventa mai mare de 2000 Hz
- Teoria temporală sau a frecvențelor. Pentru sunetele cu frecvență joasă rezonanța sunetelor se produce aproximativ în aceeași porțiune de membrană bazilară. Teoretic pentru sunetele cu frecvență foarte joasă ar necesita fibre extrem de subțiri și lungi. Aceste fibre sunt încorporate în membrana bazală care impune o elasticitate și plasticitate proprie astfel ca, anatomic nu este posibil realizarea unei membrane bazale capabile să rezonance amplu la frecvențe joase. Ca soluție la acest dezavantaj, celulele parocelulare asociate membranei bazale dinspre vârful cochleei răspund la mai multe frecvențe prin descărcarea de tipare diferite pentru frecvențe diferite. În concluzie:
 - Sunetele determină rafale de impulsuri nervoase sincronizate la aceleași frecvențe
 - Este eficientă pentru frecvențe joase (20 -2000 Hz)
- Determinarea direcției sunetelor
 - Este inițiată la nivelul nucleilor olivari superiori:
 - Grupul **lateral**: compară intensitatea sunetelor percepute de cele două canale auditive pentru același sunet
 1. Funcționează optim pentru sunete **cu frecvență mare**
 - Grupul **median** compară întârzierea aceluiași sunet perceput de cele două canale auditive (neuronii prezintă aferențe ipsi și contralaterale).
 1. Neuronii din marginea nucleului răspund maximal la intervale mici de timp, iar cei din marginea opusă la intervale mari
 2. Funcționează optim pentru sunete cu **frecvențe mai mici de 3000 Hz**
 - Forma urechii externe (pavilioanelor) asigură diferențierea sunetelor care vin din față respectiv din spate, prin modificarea calității acestora (creșterea intensității sunetelor când acestea provin din față)
 - Această informație (direcția sunetului) este condusă către cortex, posibil pe alte cai decât cea pentru tonuri.

Caile de conducere

- Neuron 1 – ganglionul spiral Corti → **Nervul VIII**
- Neuron 2 – nucleii cohleari dorsali și ventrali (bulb sup)
- Neuron 3 – nucleul olivar superior
 - Contralateral (majoritatea)

- Ipsilateral

Lemniscul lateral

+/- nc lemniscului lateral

- Neuron 4 – coliculul inferior
- Neuron 5 – nucleul geniculat medial → **Radiatiile auditive**

Cortexul auditiv

- Cortexul auditiv primar
 - Este situat in regiunea supratemporală a girusului temporal superior.
 - Raspunde la frecvente sonore unice
 - Neuronii raspund la intervale scurte de frecventa (prin fenomenul de inhibitie laterala)
 - Determina tiparele sonore simple
- Cortexul auditiv de asociatie
 - Asociaza diferite frecvente sonore
 - Asociaza sunetele cu informatii din alte regiuni senzoriale
 - Determina tiparele sonore tonale sau secventele complexe
 - Transmit informatia catre aria Wernicke (parte a cortexului auditiv situata in regiunea posterioara a girusului temporal superior)

Leziuni ale ariei primare :

- Unilateral: hipoacuzie usoara CL, pierderea capacitatii de a determina pozitia sursei in spatiu
- Bilateral: hipoacuzie grava

Leziuni ale ariei secundare:

- Pastreaza capacitatea de a auzi si interpreta tipare sonore simple
- Incapacitatea de a percepe semnificatia cuvintelor (lezarea ariei Wernicke)

Analizatorul vestibular

- Este format dintr-un sistem de canale si cavitati osoase (labirintul osos) care contine canale si cavitati membranoase (labirintul membranos)
- Partea functionala este data de labirintul membranos:
 - Canalele semicirculare anterior, posterior si lateral
 - Doua cavitati membranoase: utricula si sacula
- In interiorul labirintului membranos se afla endolimfa asemanatoare lichidului cohlear si intre labirintul membranos si peretii ososi se afla perilimfa asemanatoare LCR

Aparatul vestibular se poate imparti functional in doua parti:

- detectarea acceleratiei liniare: utricula si sacula
- detectarea acceleratiei angulare: canalele semicirculare

Utricula si macula sunt implicate in:

- detectarea acceleratiei liniare
- Stabilirea pozitiei capului (gravitatie)

Utricula si sacula

- Sunt cavitati membranoase, implicate in:
 - detectarea acceleratiei liniare
 - Stabilirea pozitiei capului (gravitatie)
- Contin fiecare o arie mica senzoriala (macula) de aproximativ 2 mm situata in plan orizontal pentru utricula si respectiv in plan vertical (in plan sagital) pentru sacula atunci cand capul este inclinat cu 25 grade in jos (plimbare)
- Fiecare macula este formata din celule paroase acoperite de o membrana gelatinoasa mucopolizaharidica (otolitica) care contine cristale mici de carbonat de Ca^{2+} si proteine – otoliti. Cristalele de Ca^{2+} au dimensiuni mici, de 1-5 micrometri. Membrana gelatinoasa care contine acesti otoliti are o densitate mai mare decat a endolimfei si deci o inertie mai mare. Datorita inertiei crescute a membranei otolitice in raport cu endolimfa orice miscare a capului determina o acceleratie diferita a celor doua structuri. Membrana otolitica are o accelerare mai lenta in raport cu endolimfa la miscarea capului astfel rezultand o viteza mai mare a endolimfei si o viteza mai mica a membranei otolitice. Datorita vitezei mai mici a membranei otolitice, acesta ramane in urma endolimfei rezultand o deplasare „inapoi” a acesteia insotita de inclinarea stereocililor.

- In situatia in care suntem in ortostatism si capul il mentinem drept, macula utriculei situata in plan orizontal detecteaza miscarea capului in plan orizontal, adica mersul inainte/inapoi sau in lateral. Macula saculei in plan vertical detecteaza miscarea capului in plan vertical cum ar fi sariturile.

Celulele paroase vestibulare

- In interiorul labirintului membranos se afla endolimfa: produsa de un epiteliu specializat care este format din celule vestibulare intunecate care secreta cantitati mari de K si HCO_3 . Concentratia ionilor de K in endolimfa este de 140 mEq/l si a bicarbonatului de 30 mEq/l. Potentialul endolimfei este de aproximativ 0 mV. Perilimfa scalda polul bazal al celulelor paroase, este distribuita in jurul melcului membranos si are o compozitie asemanatoare LCR.
- Transductia semnalului vestibular este asigurata de celulele paroase vestibulare. Arhitectura celulei paroase vestibulare permite detectarea miscarii membranei otolitice. La nivelul maculei vestibulare celulele paroase au un pol apical indreptat spre membrana otolitica si un pol bazal orientat spre terminatiile nervoase dendritice ale ggl Scarpa. Celulele paroase vestibulare in polul apical prezinta stereocili legati intre ei prin filamente fine numite legaturi de varf (vizibile in microscopie electronica):

Kinocil – structura de cil -9 perechi periferice si o pereche centrala de microtubuli fara un rol clar definit

- Microvil sau stereovil – 0.2-0.8 micrometri x 4-10 micrometri

Mecanismul de stimulare a celulelor paroase. Stereociliile inclavate in membrana otolitica se inclina odata cu miscarea acesteia. Inclinarea stereociliilor in directia kinocilului deschide canalele de K. Deplasarea in sens invers a stereociliilor inchide canalele de K. Potentialul de membrana al celulelor paroase este de -40 mV. Prin deschiderea canalelor de K gradientul electric 0 mV in exterior si -40mV in interior permite trecerea K in interiorul celulei urmata de depolarizarea celulei. Canalele de K fac parte din superfamiliei TRP, respectiv sunt canalele mecanosensibile de tip TRPA1.

Celulele paroase vestibulare si auditive nu sunt neuroni deci nu genereaza potential de actiune. Stereociliile in stare de repaus au o pozitie verticala si o parte din canalele de K sunt deschise, celula paroasa fiind partial depolarizata (-40mV). La aceasta valoare a potentialului de repaus o parte din canalele de Ca dependente de voltaj sunt deschise permitand un influx de ioni de Ca^{2+} urmat de eliberarea de vezicule cu mediator (glutamat) in spatiul sinaptic care il face cu dendritele neuronilor ganglionului Scarpa. Aceasta stare de depolarizare partiala a celulei paroase vestibulare permite transmiterea catre creier a gradului de inclinare a stereociliilor.

O inclinare inspre Kinocil a stereociliilor determina un grad mai mare de depolarizare prin deschiderea mai multor canale de K. Ca urmare a depolarizarii celulei paroase, Ca^{2+} patrunde masiv si concentratia crescuta de Ca^{2+} intracelular este urmata de eliberarea unor cantitati mari de glutamat in spatiul sinaptic.

Inclinarea stereociliilor in sens invers este urmata de inchiderea canalelor de K. Se produce o hiperpolarizare a celulei paroase si deci o incetare a eliberarii de glutamat in spatiul sinaptic.

Experiente recente arata ca celulele paroase sunt capabile de un raspuns motor, lent si rapid. Raspunsul motor poate fi capabil de a regla precis pozitia stereocililor si acest raspuns este strict controlat de activitatea neuronală.

Raspunsul lent este legat de concentratia K^+ intracelular. O crestere a K^+ intracelular determina o scurtare a celulei paroase pe cand o crestere a concentratiei determina o alungire a celulei.

Raspunsul rapid motor apare ca raspuns la modificarea potentialului de membrana. Celulele paroase vestibulare tip I realizeaza o scurtare longitudinala a celulei fara sa fie dependenta de ATP sau de actiunea actinei si tubulinei citoscheletului.

Exista doua tipuri de celule paroase vestibulare tip I si II. Tipul I este de data recenta el fiind identificat doar la pasari, reptile si mamifere. Tipul I se distinge de tipul II prin forma si tipul de terminatie sinaptica asociata. Tipul I are o forma flasca cu o terminatie aferenta in forma de calice. Tipul II are frecvent forma cilindrica cu terminatii aferente butonate. Terminatiile eferente ale ambelor tipuri de celule sunt butonate si descarca Ach cu actiune excitatorie contrar actiuni pe care o au asupra celulelor paroase auditive. Diferente mult mai subtile se pot identifica prin microscopie electronica.

Detectarea miscarii capului,

- Daca capul este in pozitie ridicata sau verticala avem macula utriculei situata in pozitie orizontala si acesta va detecta miscarile in plan orizontal: stanga/dreapta si inainte/inapoi . Macula saculei este situata in pozitie verticala si va detecta miscarile in plan vertical: sus/jos si inainte/inapoi
- Daca capul este in pozitie orizontala macula saculei este situata in pozitie orizontala si va detecta miscarile in plan orizontal: stanga/dreapta si inainte/inapoi

Detectarea acceleratiei liniare

- Deplasarea capului determina o miscare a otolitilor in sens opus datorita densitatii de 2-3 ori mai mare decat a lichidului din jur
- Se produce o inclinare a cililor si secundar o depolarizare respectiv hiperpolarizare a celulelor paroase (in functie de tipul de inclinare: spre kinocil sau invers)
- Deplasarea are loc atata timp cat exista acceleratie .

Canalele semicirculare

Sunt implicate in detectarea acceleratiei angulare. Organele cupulare ale canalelor semicirculare sunt stimulate de rotatia capului in orice directie. Structurile sunt extrem de sensibile fiind necesara o rotatie de $0,005^\circ$ pentru a putea fi stimulate. La baza fiecarui canal semicircular se afla creasta ampulara. Creasta ampulara prezinta zona receptoare ampula care cuprinde celule paroase tip I si tip II iar stereocilii sunt inclavati in membrana gelatinoasa laxa numita cupula. Aceasta nu contine otoliti si are aceeasi densitate ca si endolimfa.

Rotatia capului determina o miscare „in sens opus” a lichidului din canalele semicirculare (inertia) in raport cu canalul. Deoarece ampula este intim legata de canalul semicircular, va urma miscarea capului. Lichidul din canalul semicircular determina inclinarea stereocililor celulelor paroase tip I si II.

Toate celule cu par sunt orientate in aceeasi directie astfel ca, rotatia va determina fie hiperpolarizare fie depolarizare in functie de directia rotatiei.

Canalele semicircular sunt in numar de trei:

- Canalul semicircular anterior situat in plan vertical si orientat spre anterior si exterior, realizand un unghi de 45° cu planul sagital
- Canalul semicircular posterior situat in plan vertical si orientat spre posterior si exterior, realizand un unghi de 45° cu planul sagital
- Orizontal: situat in planul transvers

Detectarea sensului de rotatie se realizeaza prin pozitia pe care o au canalele si prin organizarea celulelor cu par de la nivelul ampulei.

Etapele in determinarea acceleratiei angulare

- Rotatia capului si a ductelor precum si inertia endolimfei determina o deplasare a cupulei in raport cu ampula.
- Miscarea de rotatie a capului determina rotatia endolimfei cu efect de inclinare a stereociliilor in sensul sau in sens contrar cililor din canalul semicircular implicat, si cu efect invers in canalul omonim de parte opusa. Rotatia capului spre stanga in plan orizontal, intiaza o stimulare a celulelor paroase (inclinarea cililor in directia kinocilului) in canalul semicircular orizontal stang si o inhibare a celulelor paroase (inclinare in sens opus kinocilului) in canalul semicircular orizontal drept.
- Inclinarea cililor urmata de o depolarizare sau o hiperpolarizare a celulelor paroase in functie de tipul de inclinare: spre kinocil respectiv in sens contrar kinocilului. Prin inclinarea cilului in directia kinocilului se produce o deschidere a canalelor de K cu depolarizarea celulei. Canalele de Ca^{2+} voltaj dependente permit patrunderea de Ca^{2+} si secundar eliberarea de glutamat cu stimularea terminatiilor dendritice
- Deplasarea stereociliilor are loc atata timp cat exista acceleratie angulara. Daca miscarea de rotatie continua liniar stimulul inceteaza.

Reflexul vestibulo-ocular

- La inclinarea capului se produce o modificare a pozitiei ochilor care ar duce la pierderea imaginii
- Pentru mentinerea unei imagini stabile are loc o miscare automata a globilor oculari in sens opus miscarii capului

- Reflexul include: canale semicirculare → nervul vestibular → fasciculul medial longitudinal → nucleii oculomotori

Cai de conducere

- Ganglion vestibular Scarpa → Nervul vestibulocohlear → Nucleii vestibulari
- → spre cerebel (nc fastigial si uvular si lobul floclonodular)
- → spre MS (fascicolul vestibulospinal)
- → spre nucleii ai TC (fascicolul longitudinal median)
- → spre nucleii reticulari
- → spre cortex, lob parietal in profunzimea santului Sylvius