

Propagazione dell'onda sonora nell'Orecchio

- Rappresentazione visiva del funzionamento dell'orecchio Medio e Interno
- Focus sui movimenti dell'Organo del Corti
 - <https://www.youtube.com/watch?v=1JE8WduJKV>
4

Come avviene la trasduzione?

- L'organo del Corti e le sue strutture annesse svolgono il ruolo principale
- L'onda sonora piega la membrana basilare
- le stereociglia seguono il movimento e si flettono avanti-indietro contro la membrana tectoria

Come avviene la trasduzione?

- La flessione delle stereociglia dà inizio a una catena di reazioni biochimiche che ha come risultato il rilascio di neurotrasmettitori nelle sinapsi tra cellule ciliate e dendriti delle fibre
- Le scariche dei neuroni completano il processo di trasduzione dei segnali da onde sonore a segnali neuronali

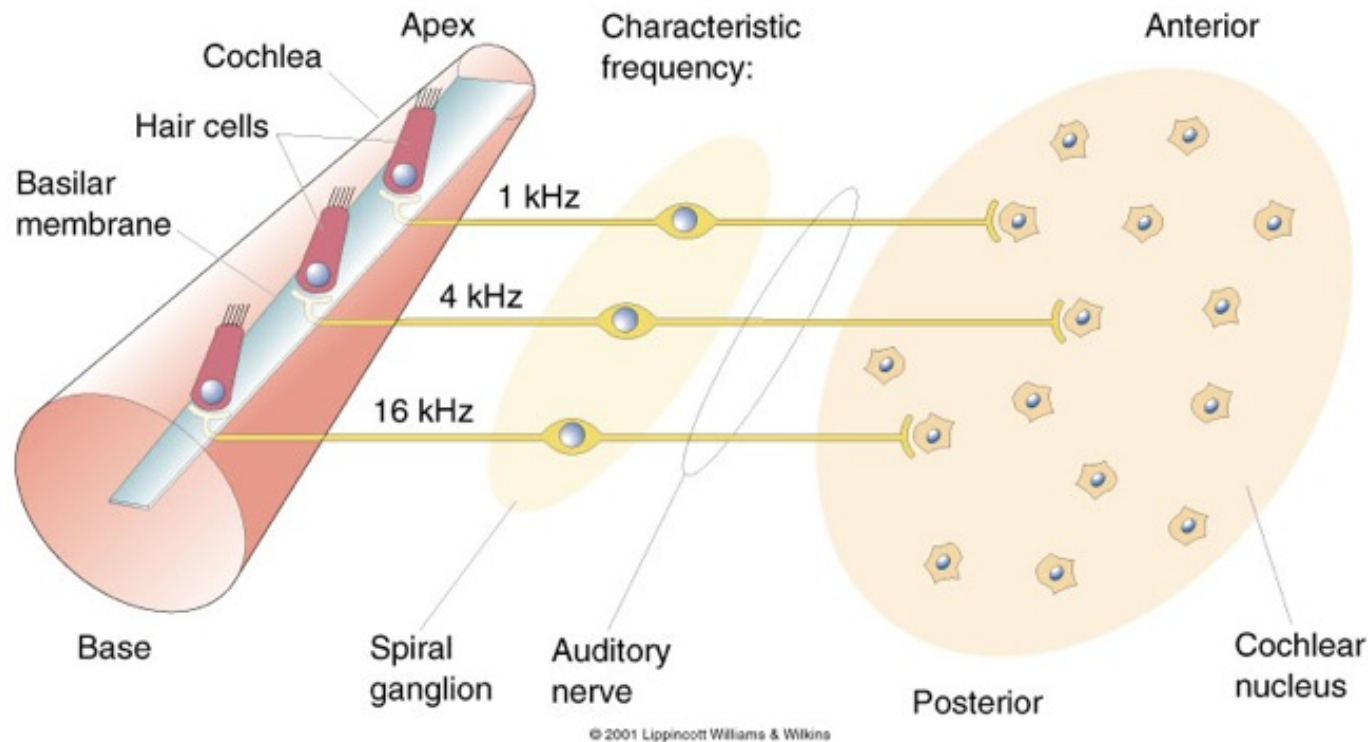
Codifica di intensità e frequenza

- All'aumentare dell'ampiezza dell'onda sonora la finestra ovale e la membrana timpanica oscillano ancora di più
 - La partizione cocleare si muove maggiormente in su e in giù, determinando un maggior piegamento delle cellule ciliate
 - La membrana tettoria striscia con più forza sull'organo del Corti
 - Una quantità maggiore di neurotrasmettitore è rilasciata che provoca una scarica più rapida di potenziali di azione

Codifica di intensità e frequenza

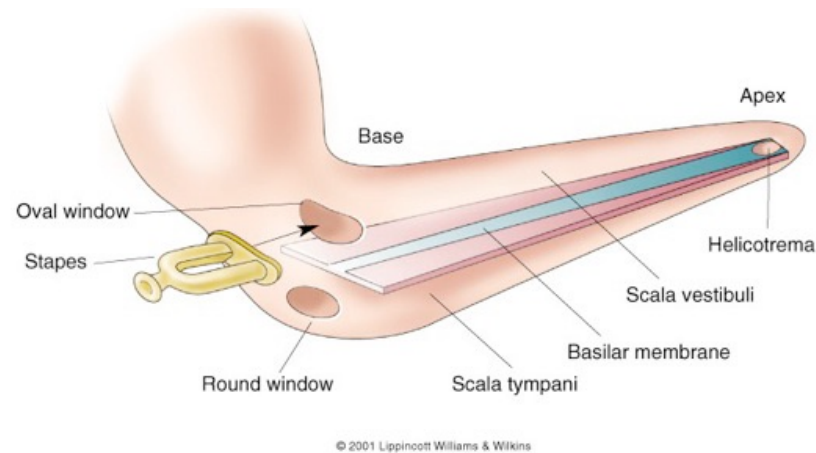
- La codifica della frequenza è funzione del cambiamento della struttura della membrana basilare
- Codifica tonotopica: Parti diverse della coclea sono sensibili a frequenze diverse cioè ogni particolare zona della coclea risponde in maniera più robusta ad una determinata frequenza e meno ad altre

Codifica di intensità e frequenza



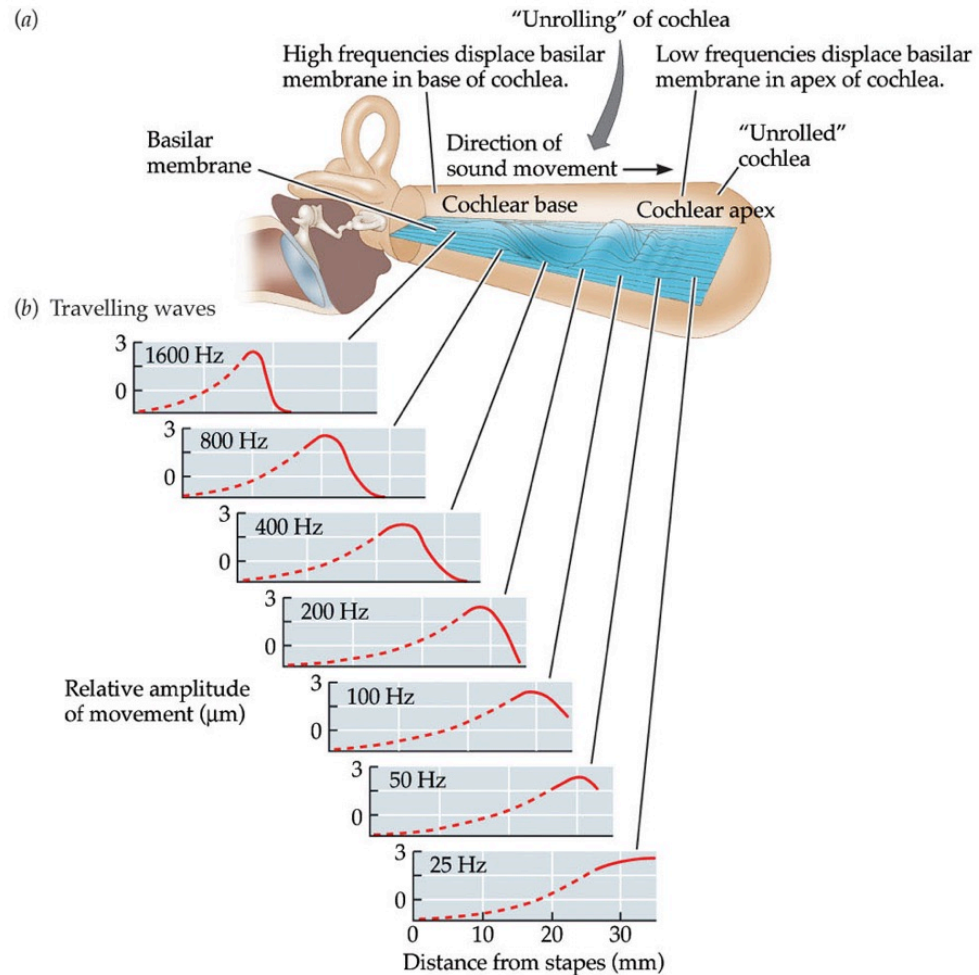
Codifica di intensità e frequenza

- Nel suo insieme la coclea diventa sempre più stretta dalla base all'apice
 - La membrana basilare è più spessa alla base e più sottile all'apice



- Le alte frequenze fanno vibrare maggiormente le parti più strette e rigide vicine alla base
- Le basse frequenze fanno vibrare le parti più larghe e flessibili della zona dell'apice

Codifica di intensità e frequenza



SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.13 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Cellule ciliari interne ed esterne

- Cellule ciliari interne: Convogliano quasi tutta l'informazione sui suoni al cervello
 - Ogni cellula ciliata interna è connessa a 10-30 fibre afferenti del nervo acustico
 - sono meno numerose delle esterne (3500 vs 15000) ma sono in comunicazione col 95% dei neuroni del ganglio spirale
- Cellule ciliari esterne: portano le informazioni dal cervello (uso di fibre efferenti)
 - sono coinvolte in processi di feedback molto elaborati
 - Influenzare la selettività alla frequenza o la sensibilità alle vibrazioni in presenza di uno specifico segnale (tipo rumore di fondo)

Struttura del nervo acustico

- Il nervo acustico trasporta le informazioni dalla coclea, generate dalle cellule ciliate interne, verso l'area della corteccia per l'elaborazione dell'udito
- Come riesce il cervello a decodificare le informazioni di ampiezza e frequenza dell'onda sonora attraverso i potenziali di azione trasmessi dal nervo acustico?
 - Le risposte di ogni fibra del nervo acustico sono relative al loro posizionamento lungo la coclea
 - Il funzionamento delle cellule ciliate interne è connesso con le informazioni temporali e di intensità dello stimolo sonoro

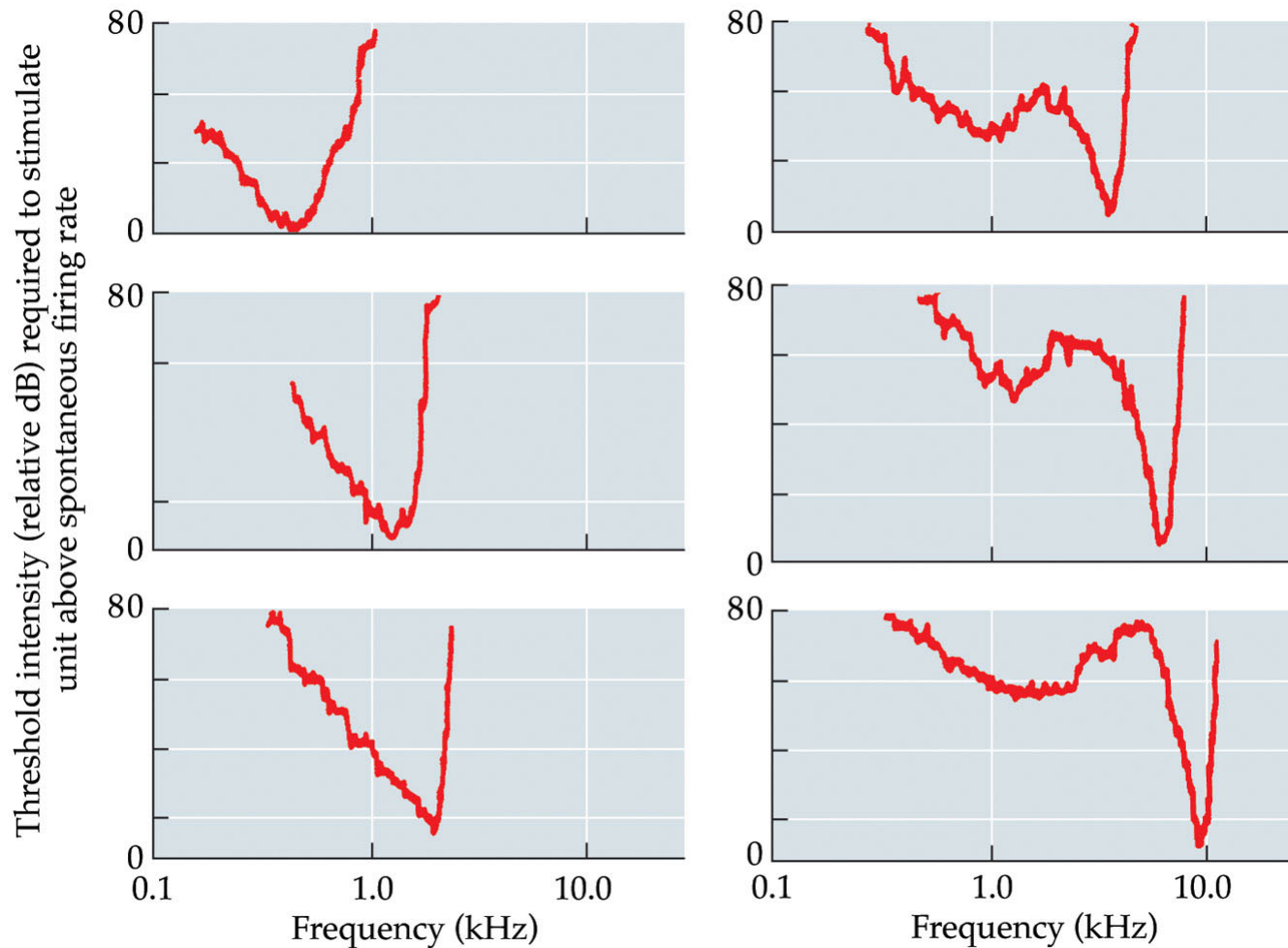
Struttura del nervo acustico

- La scarica di un assone aumenta solo in risposta a un range ristretto di frequenze
- Curva della selettività alle frequenze: Mappa riportante le soglie di un neurone o una fibra in risposta a una onda sinusoidale che varia in frequenza alla più bassa intensità da essi percepibile
 - Selettività alle frequenze: E' più evidente quando i suoni sono molto deboli
 - come la sensibilità al contrasto visivo

Selettività alla frequenza

- Per ottenere la Curva della selettività alle frequenze, i ricercatori posizionano un elettrodo direttamente a contatto con una fibra nervosa
- Si registra la risposta del neurone sottoposto a onde sonore a diversa frequenza e intensità
 - Accelerazione della frequenza di scarica
- La frequenza con minore intensità che fa aumentare la velocità di scarica è la **frequenza caratteristica del neurone**

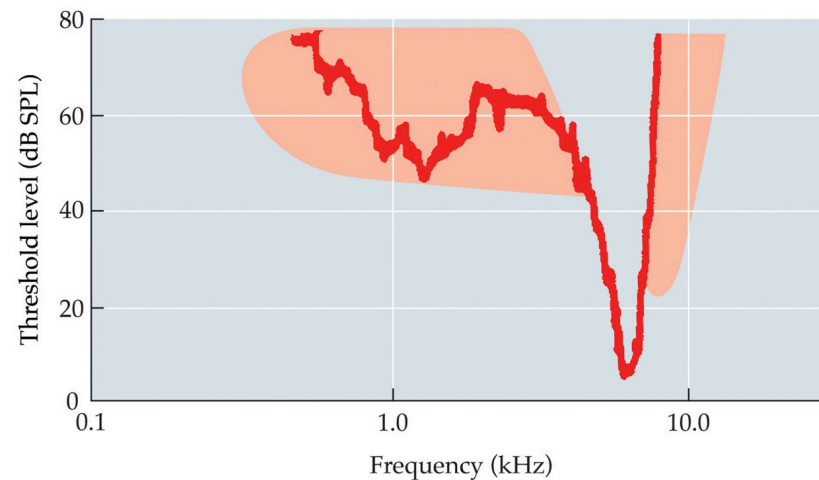
Curva della selettività alle frequenze



SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.14 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Selettività alla frequenza

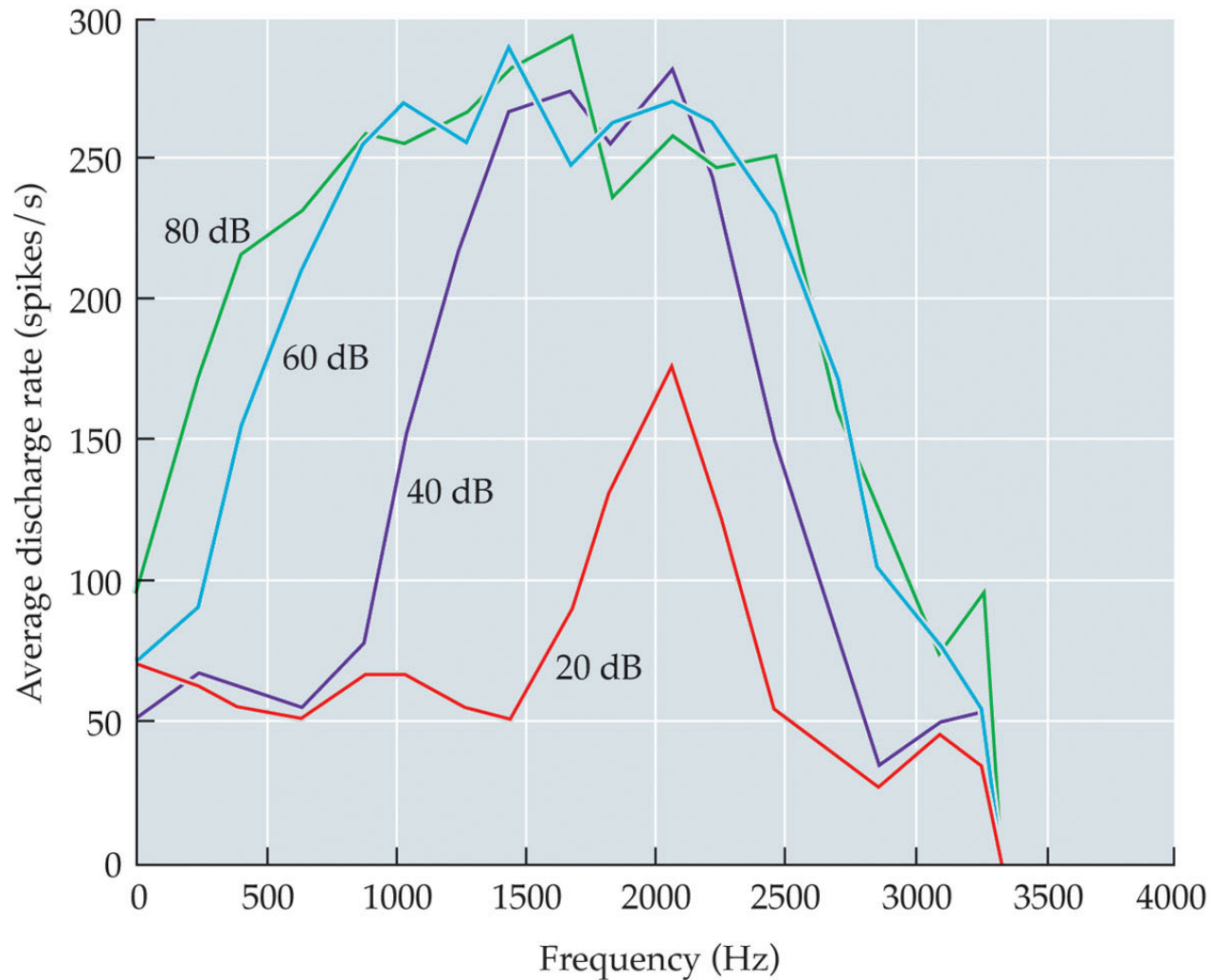
- La frequenza di scarica di un assone influenzata dalla presentazione contemporanea di altre onde sonore di frequenza simile
- Soppressione a due toni: Un decremento nel tasso di scarica di una fibra del nervo acustico dovuto alla presentazione di un tono quando un secondo tono è presente allo stesso tempo
 - La risposta del nervo acustico è più complessa della semplice somma delle risposte ai singoli toni semplici



Saturazione di scarica

- Le fibre del nervo acustico sono selettive per ben determinate frequenze (come accade per suoni molto deboli) anche quando i suoni sono molto sopra soglia?
- Curve di isointensità: indicano il profilo del tasso di scarica di una fibra del nervo acustico per un'ampia gamma di frequenze tutte presentate ad una certa intensità
- Saturazione di scarica: Punto in cui una fibra del nervo acustico scarica al massimo della sua possibilità
 - un ulteriore aumento della intensità di stimolazione non comporta alcun incremento nel tasso di scarica

Curva di isointensità



SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.16 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

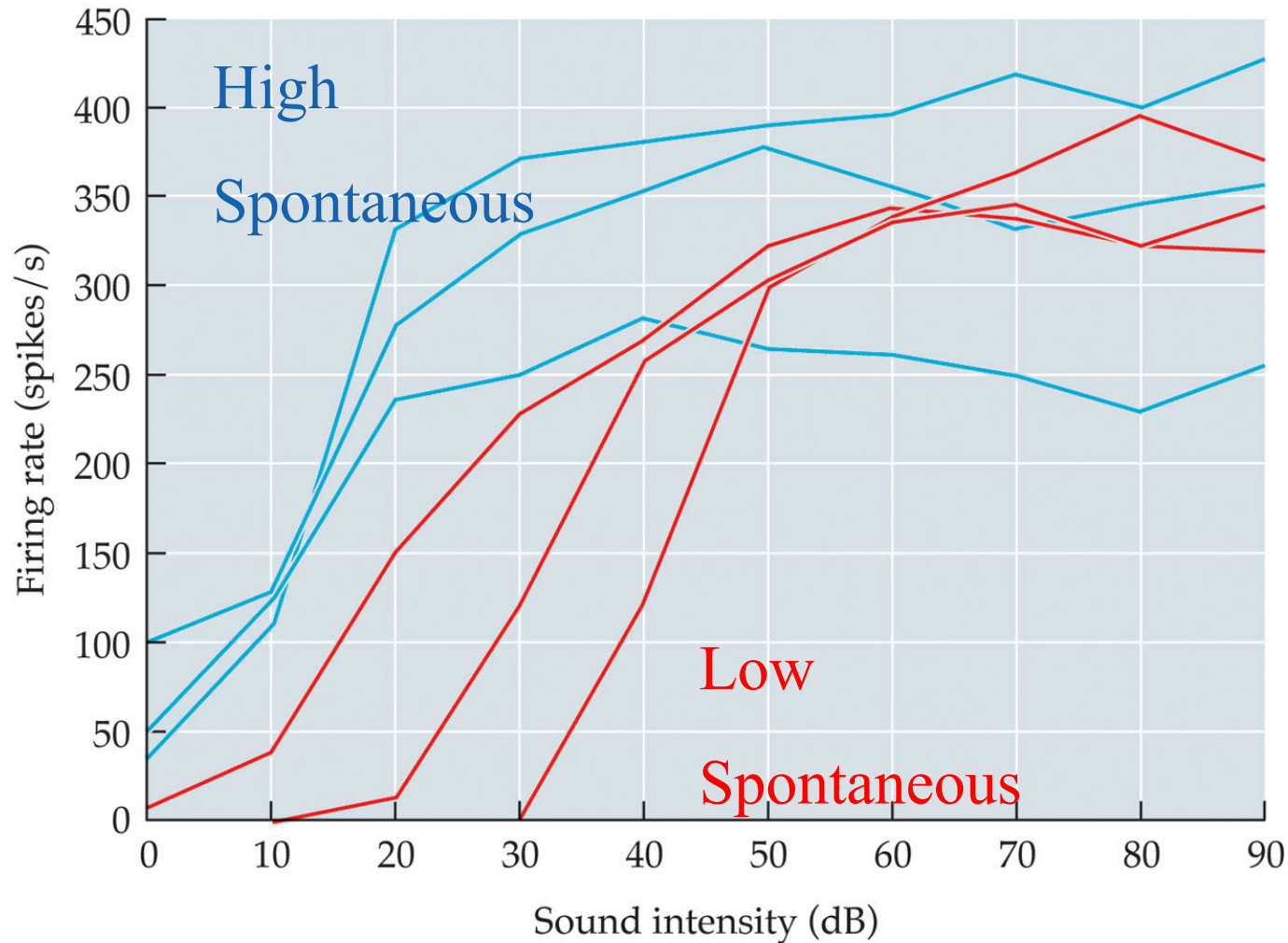
Selettività alla frequenza

- Per suoni moderatamente intensi il cervello non può basarsi su un solo assone per determinare la frequenza di un suono
- Il trucco per il sistema percettivo è allora quello di monitorare fibre con diverso tasso di scarica spontaneo collegate alla stessa cellula ciliare
 - 10-30 fibre per ogni cellula ciliare interna
 - Integrando le informazioni da moti assoni e considerando il pattern delle loro frequenze di scarica

- Una mappa del tasso di scarica di una fibra del nervo acustico in risposta ad un suono di frequenza costante ma di intensità crescente
- Fibre del nervo acustico che hanno un diverso tasso di scarica nella condizione di riposo
- Si possono allora distinguere
 - Neuroni a bassa attività spontanea
 - Neuroni a alta attività spontanea

- **Neuroni a bassa attività spontanea**
 - Analoghi ai coni: richiedono più energia per iniziare a rispondere, ma mantengono la loro selettività di risposta per una gamma di intensità più ampia
- **Neuroni a alta attività spontanea**
 - Analoghi ai bastoncelli: rispondono già a basse intensità sonore
 - Selettività altamente scarsa alle alte intensità

Frequenza di scarica vs. Intensità

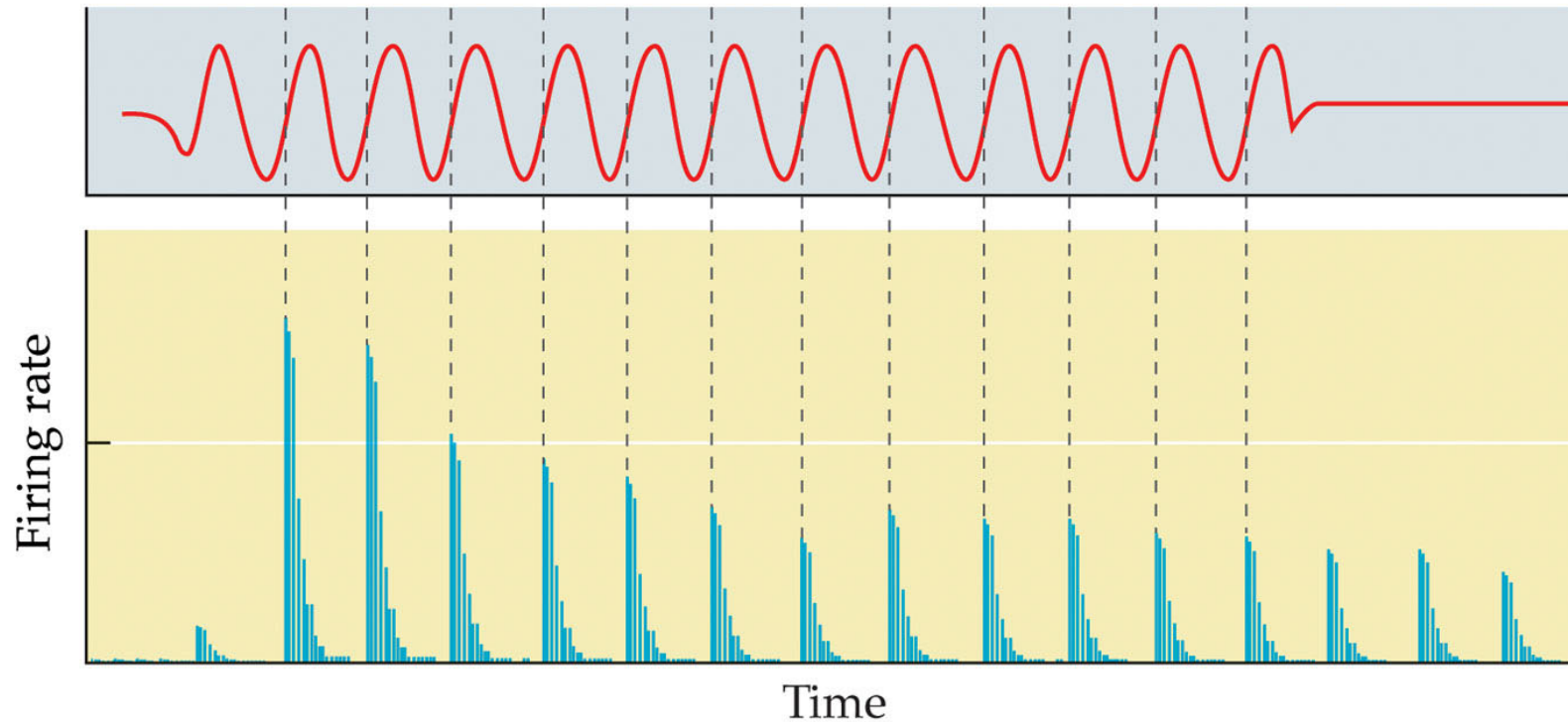


SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.17 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

La Codifica temporale

- Il sistema acustico utilizza un secondo sistema per codificare le varie frequenze oltre alla codifica tonotopica della coclea (codifica spaziale)
- Aggancio di fase: un singolo neurone scarica in un determinato punto del periodo di un suono ad una certa frequenza
- Esistenza dell'aggancio di fase: Pattern di scarica di fibre del nervo acustico creano un **codice temporale**

Agganciamento alla fase



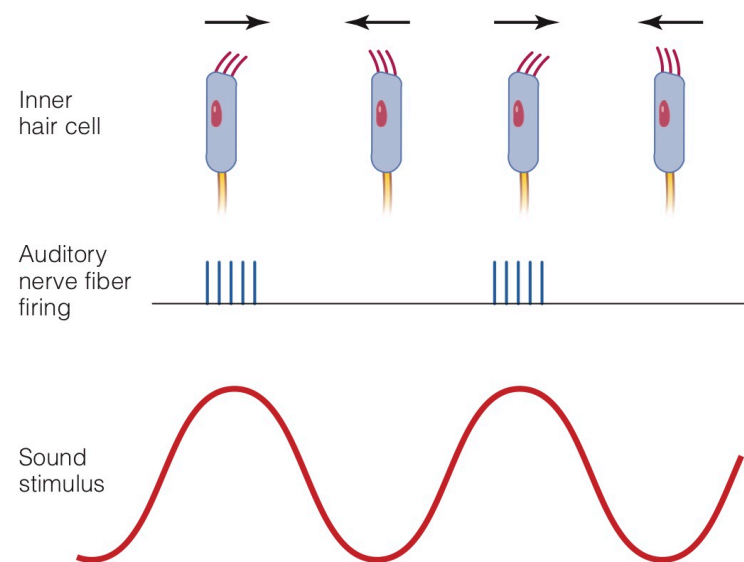
SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.18 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Codice temporale

- Sintonizzazione di parti diverse della coclea su diverse frequenze
- L'informazione circa la frequenza di un suono in entrata è codificata dal profilo temporale di scarica dei neuroni che sono selettivi per una determinata fase dell'onda sonora percepita
 - Correlata al periodo del segnale stimolo
- La codifica temporale è meno precisa per frequenze maggiori di 1000Hz
 - Limitata al range frequenziale [20 – 5000] Hz

Spiegazione Codifica Temporale

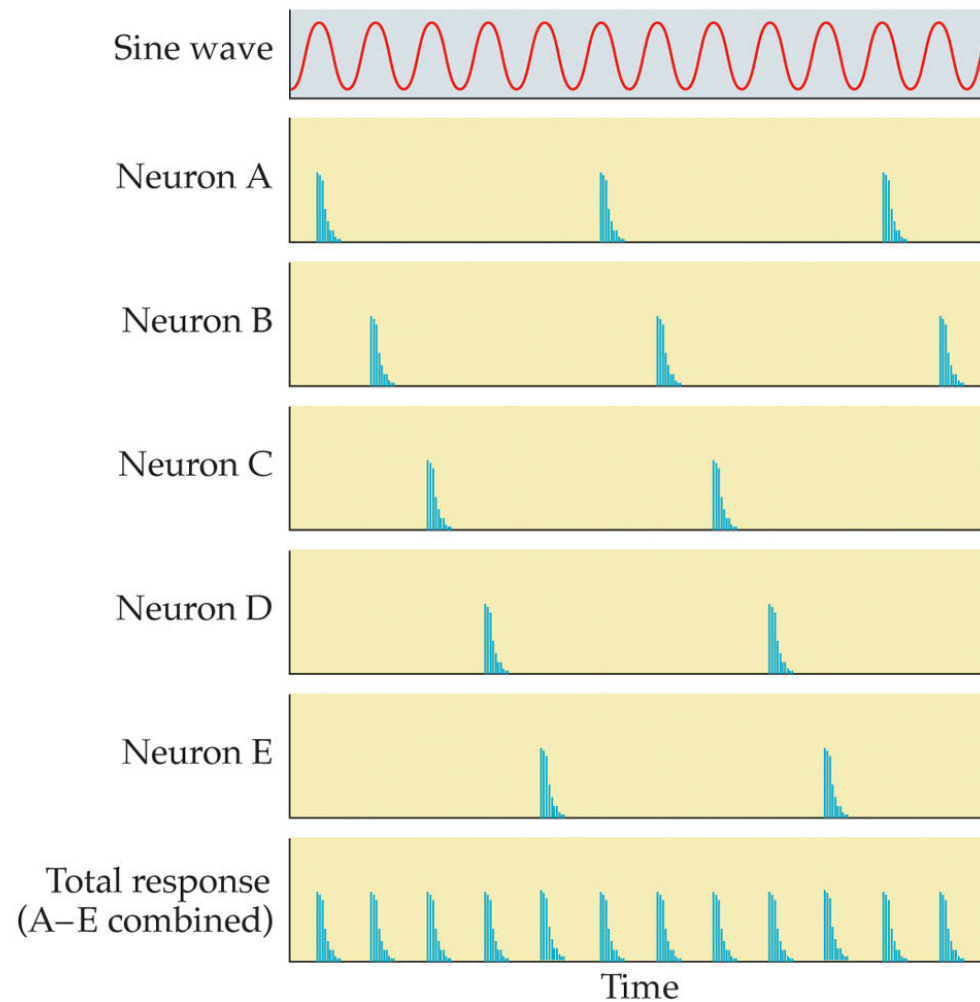
- Quando la pressione sonora aumenta le stereociglia si piegano a destra e le fibre scaricano
- Quando la pressione diminuisce le stereociglia si piegano a sinistra e le fibre non scaricano



Il principio di scarica (volley principle)

- Questa teoria propone che una popolazione di neuroni possano creare un codice temporale se ogni neurone scarica in un determinato punto del periodo del suono ma non scarica per tutti i periodi.
- Teoria volta a spiegare come si possano percepire suoni ad alte frequenze (oltre i 4000 Hz)
 - quando il tasso di scarica di un solo neurone non potrebbe mai codificarli

Il principio di scarica (volley principle)

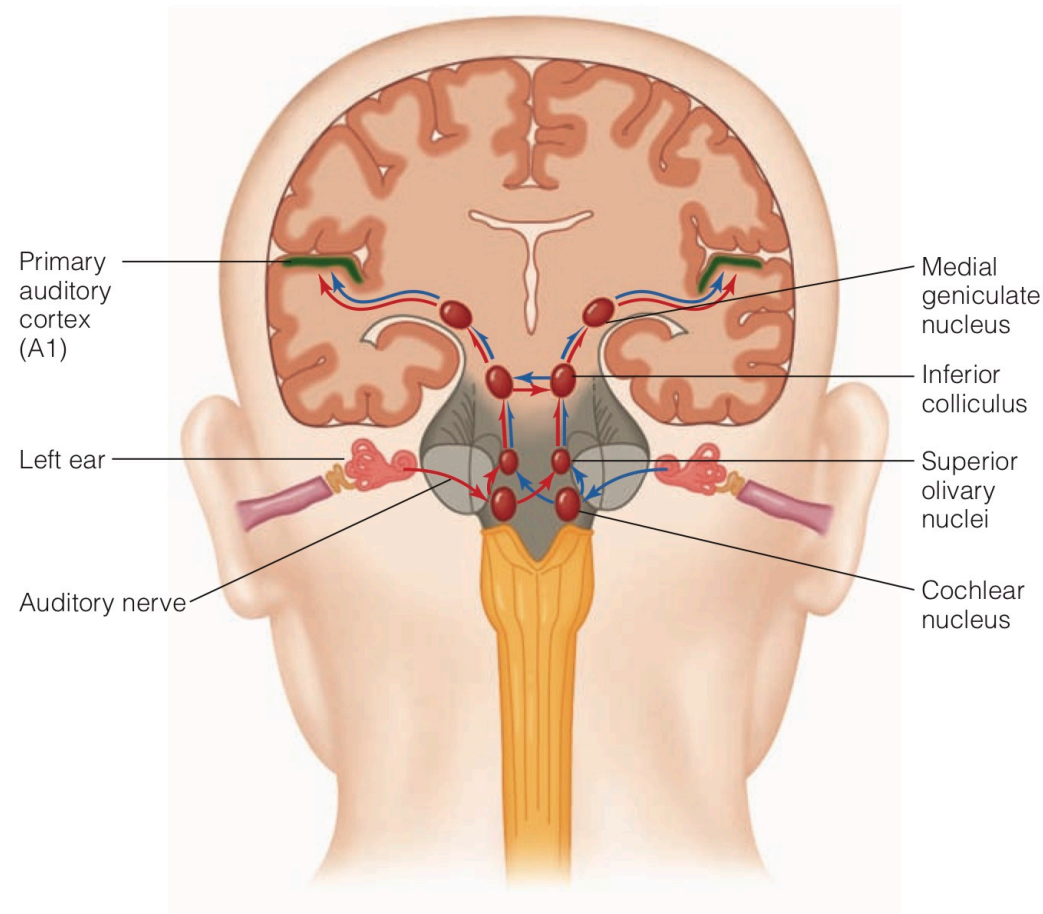


SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.19 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Trasmissione del segnale acustico

- Strutture della corteccia acustica
 - Nervo acustico (VIII nervo cranico) trasporta segnali della coclea al tronco encefalico
 - Qui tutte le fibre del nervo acustico fanno sinapsi con il nucleo cocleare

Percorso del segnale Acustico



Percorso del segnale Acustico

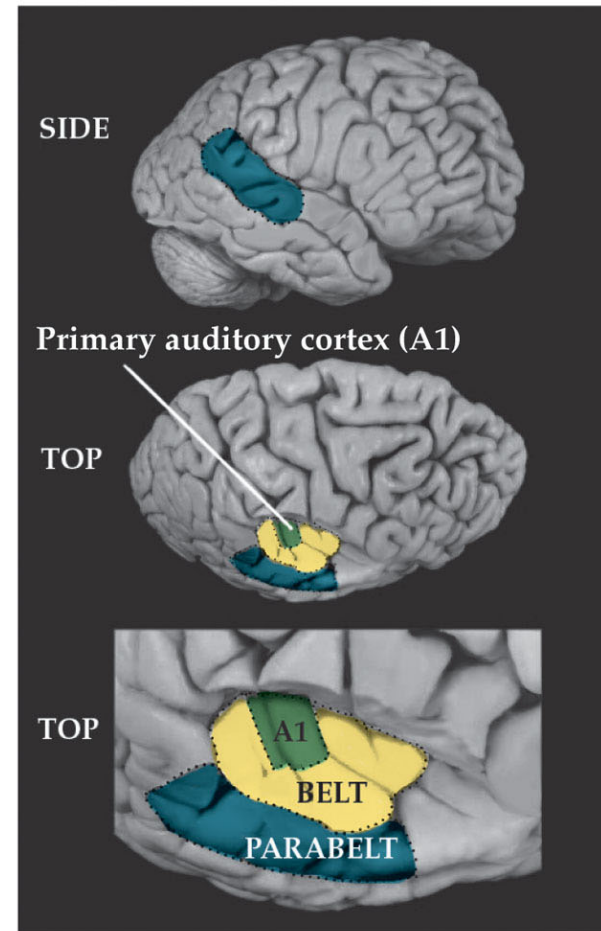
- Oliva superiore, collicolo inferiore e nucleo genicolato mediale giocano tutti un ruolo nella percezione acustica
- Oliva superiore: area mesencefalica primaria del sistema uditivo in cui giungono le informazioni da entrambe le orecchie
- Collicolo inferiore: in questa struttura vengono convogliate le informazioni dell'orecchio controlaterale
- Nucleo genicolato mediale: è l'ultima stazione del sistema uditivo prima della corteccia cerebrale
 - Come per il sistema visivo, ci sono molti più neuroni che proiettano dalla corteccia al nucleo genicolato che viceversa

Percorso del segnale Acustico

- Organizzazione tonotopica: Un dispiegamento per cui neuroni che rispondono a frequenze diverse sono organizzati in maniera ordinata per la frequenza caratteristica
 - Dalla membrana basilare, nucleo cocleare oliva superiore e al nucleo genicolato mediale mostrano una organizzazione simile
 - Questa organizzazione è mantenuta nella corteccia Acustica primaria (A1)
 - I neuroni di A1 sono connessi e passano l'informazione all'aria belt e questa poi all'area parabelt

Percorso del segnale Acustico

- Quasi tutti i suoni attivano l'area primaria
- Le altre due aree rispondono debolmente ai suoni semplici



SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.21 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Percorso del segnale Acustico

- Un confronto fra il sistema visivo e quello acustico
 - Sistema acustico : La gran parte delle elaborazioni è fatta prima di A1 (tranne linguaggio)
 - Sistema visivo: La gran parte delle elaborazioni è fatta dopo V1
 - Queste differenze potrebbero essere dovute a ragioni evuzionistiche
 - I primissimi mammiferi erano piccoli animali notturni, tra i principali sensi l'udito
 - Con lo sviluppo della vita diurna, espansione enorme della corteccia, quindi le capacità visive si elaborano e integrano in queste aree

Analisi della risposta acustica

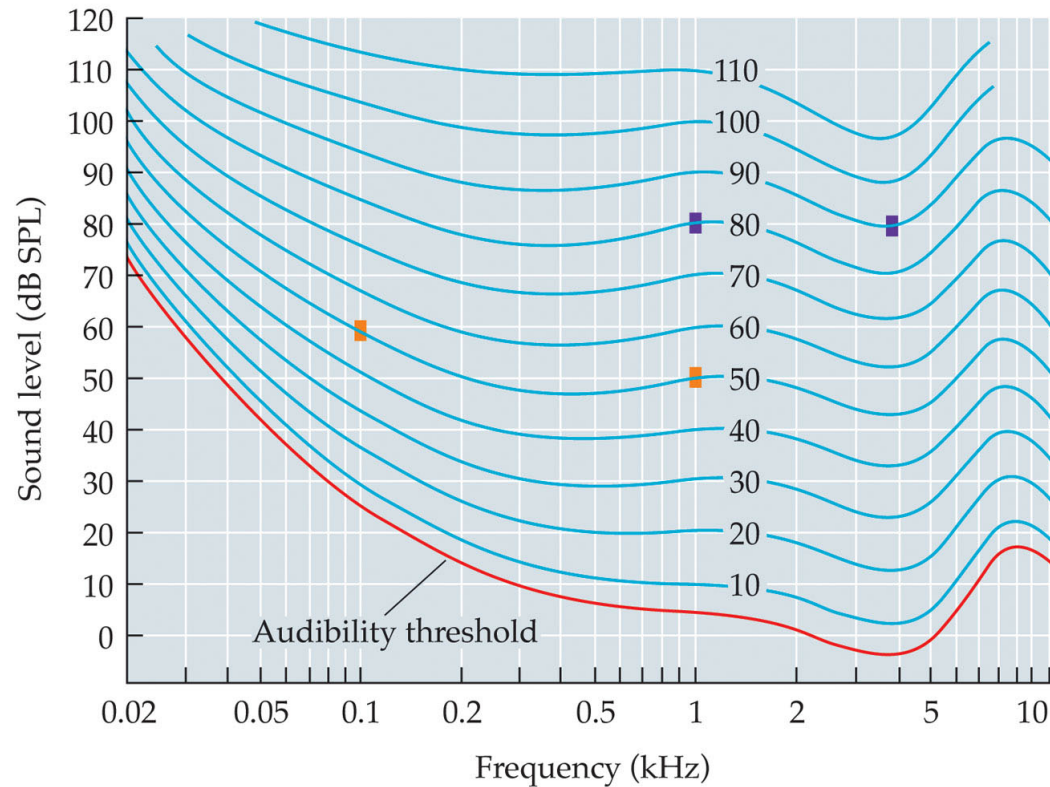
- Psicoacustica: Lo studio dei correlati psicologici alla dimensione fisica degli stimoli acustici. Questa è una branca della psicofisica
 - Processi psicofisici che permettono di risalire alle specifiche funzionalità del sistema uditivo umano
 - Vogliamo ottenere le informazioni sulle caratteristiche dello stimolo sonoro dal punto di vista percettivo
 - Intensità → Volume
 - Frequenza → Altezza

Intensità e Volume

- Si vuole studiare se esiste una relazione tra variazione di Intensità dell'onda sonora e Volume percepito
- Determinazione della soglia acustica e delle curve isovolume

Intensità e Volume

- Soglie acustiche: Una mappa dei suoni appena percepibili per tutto il range di frequenze udibili



Intensità e Volume

- Curve di isovolume: si ottengono chiedendo ai soggetti di paragonare l'intensità di suoni a diversa frequenza
- I rettangoli arancioni ricadono sulla stessa curva a 50dB, anche se i suoni presentati avevano caratteristiche diverse
 - Il soggetto percepisce lo stesso volume anche per stimoli sonori diversi
 - 1) 60dB, 100Hz; 2) 50dB, 1000Hz
 - Suoni di uguale ampiezza possono essere percepiti come più o meno intensi in funzione della loro frequenza

Intensità e Volume

- Un altro modo per poter valutare la relazione tra Intensità e Volume
- Sottoporre il soggetto a stimoli sonori con frequenza fissa e ampiezza variabile
 - Viene richiesto di poter indicare la variazione di volume percepito
- Questi esperimenti dimostrano che non è facile determinare una relazione univoca tra Intensità e Volume
 - Valida per tutti i soggetti

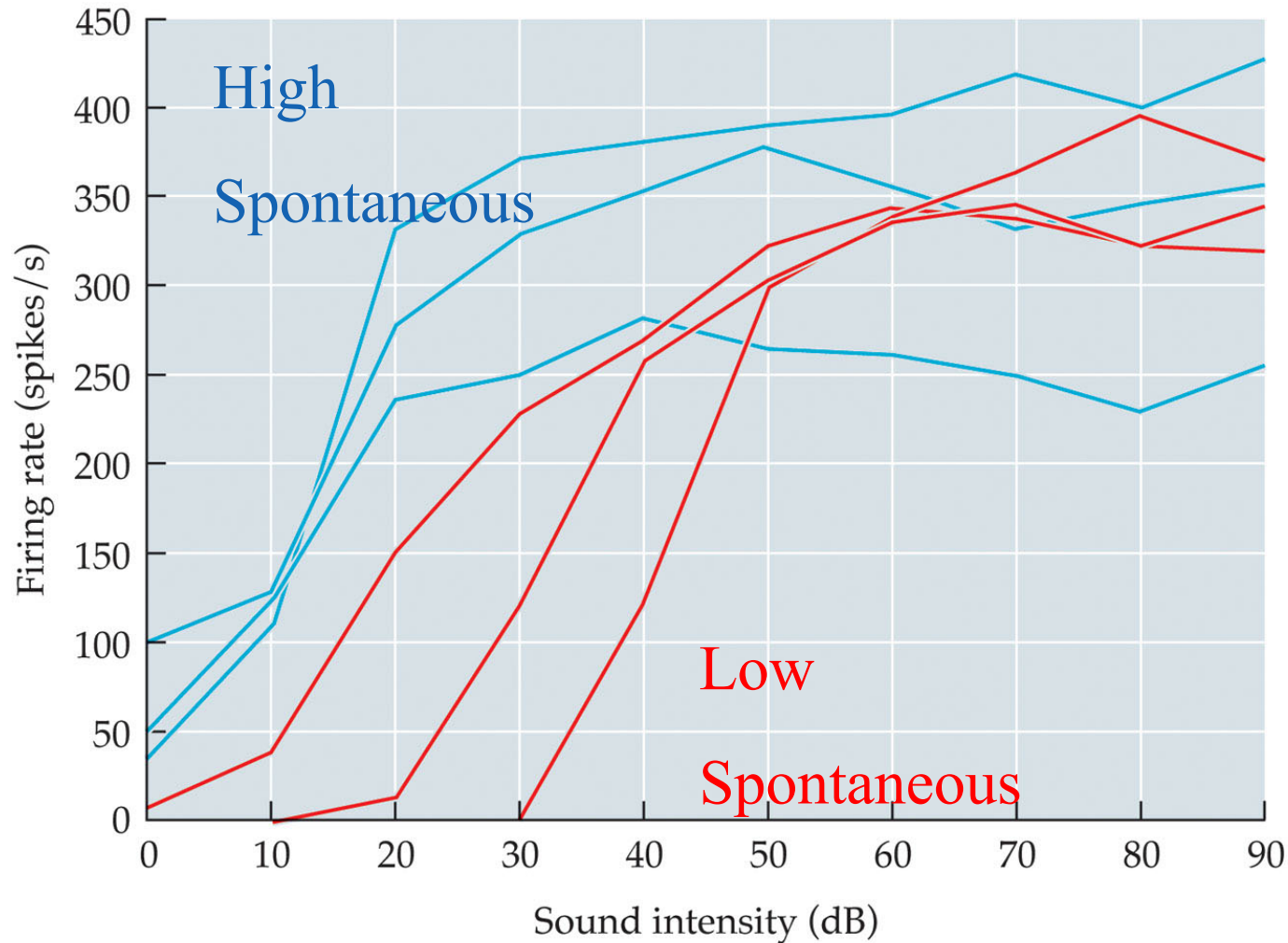
Intensità e Volume

- Il volume dipende dalla durata del tono
 - Spesso suoni più lunghi sono percepiti come più intensi
- Integrazione temporale: Il processo per cui un lungo suono ad intensità costante è percepito essere più intenso di un identico suono che dura meno
- Il periodo di integrazione è circa 100-200 ms
 - Un suono che dura 100ms sarà percepito come meno intenso di quello mantenuto per 300ms
 - Superato il valore limite di 200ms, poi le differenze di percezione sono veramente piccole

Intensità e Volume

- Metodi per discriminare i livelli di volume di due toni
 - i risultati hanno mostrato la capacità dell'udito umano di percepire la più piccola variazione di intensità rilevabile
 - Sensibilità a variazioni inferiori a 1dB
- L'intensità di un onda sonora è segnalata al cervello attraverso la variazioni di velocità di scarica del neurone
 - Intensità maggiore → velocità di scarica maggiore
- I neuroni rispondono fino a una variazione di intensità sonora di 30dB
 - Dopo la risposta del neurone satura
- Come è possibile coprire tutto il range di intensità rilevabile 0-100dB?
 - Fibre del nervo acustico rispondono selettivamente a diverse gamme di ampiezze sempre di 30dB
 - Una popolazione di neuroni con soglie differenti riesce a coprire tutto l'intero range di interesse

Volume vs. Intensità



SENSATION AND PERCEPTION, Figure 9.17 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Frequenza e Altezza

- L'organizzazione tonotopica del sistema acustico suggerisce che la composizione delle frequenze rivesta un ruolo fondamentale su come noi sentiamo i suoni
- Test basati su determinare la relazione tra frequenza e altezza sonora percepita
- Si percepisce meglio una variazione di altezza se la frequenza iniziale è bassa invece che alta
 - Esempio: meglio riconosciuta una variazione nel range 500-1000 Hz che nel range 5000-5500 Hz

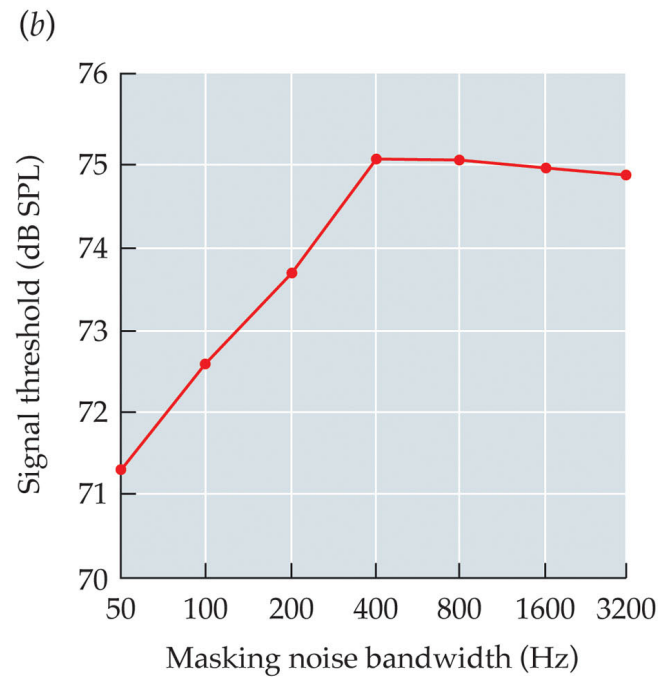
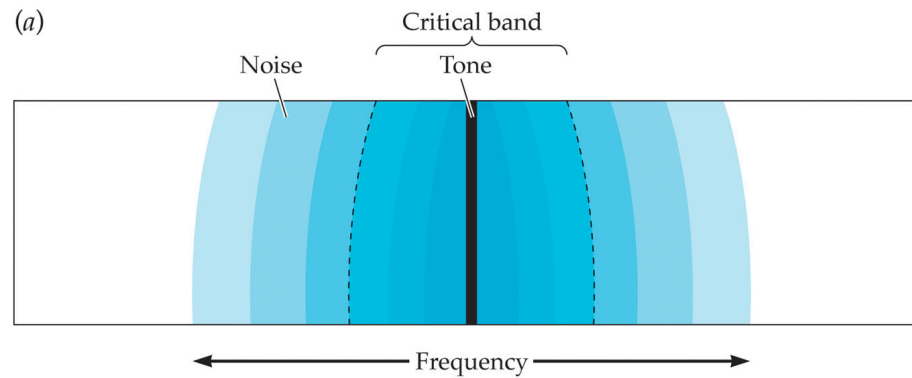
Frequenza e Altezza

- Ricerche condotte su toni puri suggeriscono come gli umani siano bravi a discriminare anche piccole differenze di frequenze
 - Capacità di discriminare una differenza dello 0.1% di variazione frequenziale
- Non è costante per tutto il range di frequenze
 - Per toni più alti diminuisce la capacità
 - Una delle ragioni risiede nel funzionamento della codifica temporale
 - Inizia a funzionare peggio superando i 1000 Hz e non funziona del tutto per frequenze maggiori di 5000Hz
 - Per le altre frequenze si riesce a distinguere le diverse altezze in base alla codifica spaziale

Frequenza e Altezza

- Masking: Usare un secondo suono, un rumore in frequenza, per rendere la percezione di un suono target più difficile.
- Questa metodologia è usata per investigare la selettività su un ampia banda di frequenze
 - **Rumore bianco:** Un suono in cui tutte le frequenze sono presenti nella stessa quantità. Il rumore bianco è molto usato nel *masking*
 - **Banda critica:** Gamma di frequenze che caratterizzano un masking stimulus (rumore) oltre la quale la capacità di mascheramento del rumore non aumenta più.

Frequenza e Altezza



Frequenza e Altezza

- In un esperimento di mascheramento si combinano insieme molte frequenze e si vede se i soggetti sono in grado di individuare quella relativa al tono stimolo
- Nell'esempio si usa un tono test di 2000Hz presentato insieme a una banda di rumore inizialmente ristretta a 50Hz
 - Rumore compreso tra 1975 e 2025 Hz
- I soggetti hanno bisogno di aumentare l'intensità del tono test per poterlo rilevare rispetto al rumore
- Si aumenta la banda del rumore fino al punto in cui il segnale di mascheramento (rumore) non influenza il rilevamento del tono test
 - Nell'esempio la banda critica è 400Hz