

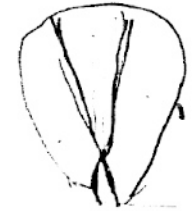
Høresans

Hvad er lyd?

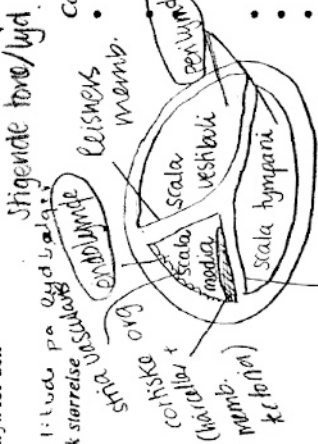
- Lyd er den gentagne forplantning af trykbølger gennem luft.
- Frekvensen måles som antal lydtryk/bølger/sek. og angives i Hz.
- Et normalt menneske kan høre lyde i frekvensområdet fra 20 Hz til cirka 20000 Hz.
- Høretærsklen er pr. definition angivet til at være $2 \cdot 10^{-5}$ Pa og er et udtryk for den lydstrykke som lige netop kan opfattes.
- Lydstrykke angives i decibel (dB). (intensity) $dB = 20 \cdot \log \left(\frac{\text{Lydtryk}}{\text{Høretærskel}} \right) \Rightarrow dB = 20 \cdot \log \left(\frac{\text{Lydtryk}}{2 \cdot 10^{-5} \text{ Pa}} \right)$
- dB er en **logaritmisk måleenhed, som udtrykker forholdet af en fysisk størrelse relativt til et specificeret eller underforstået referenceniveau.**

lydens gæng:

- lyd opfanges
- trommehinde bevæges
- høreknogler bevæg.
- tryk på memb.
- til ovale vindue
- cochlea
- væske bevæg.
- cortex org.
- aktiveres
- lyd bølge omsættes til nerveimp



div. styrker v. stigende tone/lyd



- Taleområdet ligger mellem 500 og 4000 Hz.
- Ørets opbygning og lydens vej ind gennem øret:
- Øret opdèles i det ydre øre, mellemøret og det indre øre.
- Det ydre øre består af øremuslingen og meatus acusticus externus, der forårsager ca. 2,5 cm ind i kraniet indtil det når trommehinden.
- Mellemøret udgøres af trommehinden, trommehulen og de 3 høreknogler.
- Her sætter lydenergi trommehinden i bevægelse, og denne bevægelse overføres til bevægelser i høreknoglerne (malleus, incus og stapes). Stapes overfører høreknoglerne bevægelser til det indre øre ved at trykke ind på en membran i det ovale vindue, der fører ind til cochlea.
- Det indre øre udgøres af cochlea, der består af en osses og hindet del fyldt med væske.
- Her sætter stapes væsken i bevægelse og dette fører til en aktivering af det Cortiske organ, der omsætter lydenergi til en nerveimpuls.

Forstærkning af lyd

- Under "the travelling wave" overføres lyden fra bevægelser i luften til bevægelser i væske. Da det er sværere at bevæge væske i forhold til luften er det nødvendigt at der sker en forstærkning så at lyden ikke "mistes" undervejs.
- Forstærkningen sker på følgende måde:

Tryk = Kraft / Areal

- Kraften overføres af høreknoglerne fra trommehinden til det ovale vindue.
- Arealet af det ovale vindue er mindre end arealet af trommehinden.
- Dette gør at lufttrykket forstærkes ca. 20 gange og derved bliver i stand til at sætte væsken i det indre øre i bevægelse.

M. stapedius-refleksen - dæmpningsrefleksen:

- M. stapedius og m. tensor tympani har en dæmpende effekt på lydtransmissionen til det indre øre.
- M. stapedius hæfter på stapes og m. tensor tympani hæfter på malleus.

Ved høj lyd kontraherer disse muskler reflektorisk:

- M. stapedius → svinger stapes' fodplade ud af det ovale vindue hvorved væske-trykket i cochlea mindskes.
- M. tensor tympani → spænder trommehinden.
- Herved dæmpes lydtransmissionen til det indre øre.
- Denne dæmpningsrefleks beskytter også det indre øre mod høje lyde, men refleksen har en latensid på 50-100 ms, og derfor er det muligt at få et lydskaume ved pludseligt opståede lyd, fx eksplosioner.

Cochlea anatomi:

- Cochlea, der også kaldes labyrinthet, er den del af det indre øre hvori lydølger omsættes til nerveimpulser.
- Den membranøse del er fyldt med **endolyf** (lukket system).
- Mellem den ossese og membranøse del findes det perilyfatiske rum, der indeholder **perilymfen**. → står i forbindelse med subaracnoidalrummet og dermed cerebrospinal-væsken igennem aqueductus cochleae.
- Den **ossese snegl** har form som et sneglehus og danner 2 1/2 vinding.
- **Modiolus** er den centrale pille i sneglehus midte hvorom vindingerne snor sig.
- Ved basis af cochlela findes det ovale vindue og det runde vindue.
- Ved tværsnit af sneglen ses det at vinding er opdelt i 3 væskefyldte rum:

- Scala vestibuli = **ductus cochlearis (endolyf)**
- Scala tympani.

- Reisers membran adskiller scala vestibuli fra scala media.
- Basilarmembranen adskiller scala media fra scala tympani.
- Ovenpå basilarmembranen sidder det cortiske organ, det indeholder de sensoriske hårceller.
- Høret det cortiske organ ligger tectorialmembranen.
- I spidsen af cochlea er scala media lukket af og scala vestibuli bliver sammenhængende med scala tympani igennem et hul der kaldes helicotrema.
- Scala vestibuli og scala tympani indeholder perilymf, der er en væske der kan sammenlignes med cerebrospinalvæske. [K] = Na, Na, Na [H₂O] og lav [K].
- Scala media indeholder endolyf, der høj [K] og lav [Na].

Tegning af tværsnit af cochlea, fig. 11.7 i Expl s. 358:

- **Cochleas funktion:**
- Stapes trykker på det ovale vindue.
- Dette bevirker at perilymfen i scala vestibuli sættes i bevægelse. Denne trykændring i scala vestibuli forplanter sig gennem Reisers membran til scala media og ned til scala tympani, hvor der sker en udbuling af det runde vindue.
- I scala media bevirker trykændringen at basilarmembranen trykkes ned → idet den svinger tilbage kommer hårcellerne i kontakt med membrana tectoria og der sker en deformation af hårcellerne → dannes en nerveimpuls der sendes til hjernen.

Det cortiske organ:

- Består af cortis stave, hårceller samt diverse støtteceller. (cells of cortex)

- Hårceller er de audiatoriske receptorceller, der står for omsetningen af lydølger til generering af en nerveimpuls.
- En hårcell består af ca. 100 stereocilia.
- Hårcellerne står klemte mellem basalmembranen (nederst), membrana tectoria (øverst) og lamina reticularis (mellem de to celletyper)
- Der skelnes mellem 2 slags hårceller:

- Indre hårceller:** ca. 3500 stk. i én række → står bagved cortis stave under tectorialmembranen.
- Ydre hårceller:** ca. 15-20.000 stk. i 3 rækker → står foran cortis stave i tectorialmembranen.

- Hårcellerne danner synapser med bipolare ganglieceller, hvis cellegeme ligger i ganglion spirale i modiolus → *lamina spiralis cochlearis*
- ⇒ Axonerne fra ganglion spirale løber i n. vestibulocochlearis til nucleus cochlearis i medulla oblongata.

Transduktion af hårcellerne: *kan. s. 357!*

- Basalmembranen bevæges hvilket bevirker at stereocilierne bøjes.
- Stereocilierne er indbyrdes forbundet og bevæges dermed som en enhed.
- Hvis hårcellerne bevæges mod kinocilium → depolarisering
- Hvis hårcellerne bevæges væk fra kinocilium → hyperpolarisering.
- Cellernes følsomhed er meget stor, blot en ændring på 50 nm → aktionspotential.
- Ændringer i potentialet skyldes åbning af K^+ -kanaler i stereocilierne.
- Ved depolarisering åbnes spændingsafhængige Ca^{2+} -kanaler

Bil. s. 359 → hvilket medfører at hårcellen frigiver neurotransmitter til synapsen.

- aktivitet af bipolare ganglieceller i ganglion spirale
- impuls løber nu i n. cochlearis → n. vestibulocochlearis
- Der er ca. 40.000 nerveceller i ganglion spirale. 95% af dem innerverer de indre hårceller.

Forstærkning af de ydre hårceller: *Bil. s. 361*

- De ydre hårceller fungerer som motorceller: de indeholder små motorproteiner der gør at de kan ændre længde.
- herved kan de trække lamina reticularis tættere på eller/længere væk fra de indre hårceller.

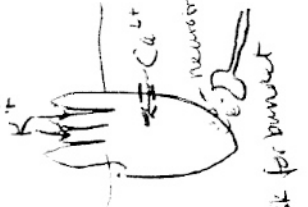
deres ydre hårceller vil lige

- derved forstærkes basalmembranens bevægelser og derved også lydølger.
- Forstærkningen er ca. en faktor 100 og kaldes cochlear forstærkning.
- Der findes ca. 1000 efferente fibre der projiceres fra hjernen ind til cochlea: de påvirker aktivt de ydre hårcellers aktivitet. → påvirker de indre hårceller.

De centrale hørebaner - transmission af aktionspotentialer til cortex: *medsæt hårceller i hørebanen.*

- *audiototale der kan påvirke ydre hårceller kan stadig give elektriske signaler til cortex: medsæt hårceller i hørebanen.*
- Fra cochlea føres nerveimpulsen nu via de centrale hørebaner til auditorisk cortex.
- Ledningsbanens forløb:
- 1. neuron har trofisk centrum i cochlea** i det indre øre (i ganglion cochlearis).
- 2. neuron har trofisk centrum i nuclei cochlearis** i hjernestammen (i recessus lateralis, der er det laterale hjørne 4. ventrikel).
- axon projiceres henover midtlinjen (dannelse af **corpus trapezoideum**) til **nucleus olivarius superior**.

bestemte hørebaner for retning af lydølger og



- axon fortsætter rostralt op gennem hjernestammen i **lemniscus lateralis** til **colliculus inferior** i mesencephalon.
- 3. neuron har trofisk centrum i colliculus inferior.** (*konkret 4.1 colliculus sup. og 4.2 colliculus inf.*) → herfra løber axon **retrograd** i **radiatio acustica** til **auditorisk cortex i temporalappen.** (*ca. 41. 42*)
- 4. neuron har trofisk centrum i corpus geniculatum mediale** → herfra løber axon **retrograd** i **radiatio acustica** til **auditorisk cortex i temporalappen.** (*ca. 41. 42*)
- 5. neuron har trofisk centrum i corpus geniculatum laterale** → herfra løber axon **retrograd** i **radiatio acustica** til **auditorisk cortex i temporalappen.** (*ca. 41. 42*)

Basilmembranens egenskaber:

- Basilmembranen er bred og slap ude i spidsen og tynd og stram inde ved basis.
- Dette gør at basalmembranen svinger forskellige steder alt afhængig af frekvensen.
- Lavfrekvente lyde genererer lydølger der transporteres helt op til apex.
- Højfrekvente lyde genererer lydølger der kun transporteres til basis af basilmembranen *for* de forplanter sig og forsvinder.

Tuningkoder:

- En neuron modtager som oftest kun respons fra én bestemt hårcelle lokaliseret et bestemt sted på basilmembranen.
- herved bliver den enkelte neuron følsom for et bestemt frekvensområde.
- Dette område kaldes **neurons karakteristiske frekvens.**

Kodning af frekvens og intensitet:

- Lydintensiteten kodes på 2 måder:
- Neuronernes fyrringsrate
- Antallet af aktive neuroner
- Dette kan forklares således at når lydintensiteten stiger:
 - bevæges basilmembranen med større amplitude (svingninger).
 - herved sker der en større de-/hyperpolarisering af hårcellerne.
 - Højere fyrringsfrekvens af AP.
 - Overni medfører en større lydintensitet at basilmembranen bevæges over et større areal og derved aktiverer flere hårceller.

Tonotopi:

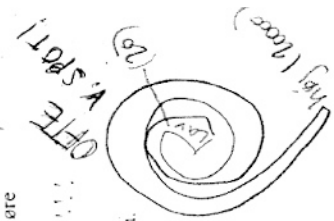
- Neuroner der udspringer for forskellige dele af basilmembranen danner et "kort" i nuclei cochlearis = tonotopi.
- I **nucleus cochlearis** er neuronerne fra de forskellige dele af basilmembranen arrangeret således, at neuronerne med lav frekvens ligger anterior i kernen, mens dem med høj frekvens ligger posterior i kernen.
- denne tonotopi kortlægning af neuronerne fortsætter i nucleus geniculatum mediale og i auditorisk cortex.
- Dette betyder at **lokaliseringen af aktive neuroner i auditorisk cortex er en indikator for frekvens af lyd.**

Det er nødvendigt med flere kodningsmekanismer for frekvensen fordi:

- Følsomheden for en neuron ligger indenfor området af ca. 200 Hz (dvs. en tone på 50 Hz og 199 Hz aktiverer samme neuron) på basilmembranen
- Lydintensiteten spiller en rolle for hvor basilmembranen bringes til at svinge.

Phase-locking:

phase-locking er en mekanisme der sikrer at de aktive neuroner



- Phase-locking: Tonotopi: fra 200 Hz og op
- Hovedkilden til information om lydfrekvens der komplementerer tonotopien er tiningen af neuronens fyring.
- Et phase-locked neuron fyrer aktionspotentialer med samme fase, dvs. på samme sted på lydølgen hver gang. \Rightarrow hørsens af frekvens på lydølgen \Rightarrow f. h. p.
- \Rightarrow neuronet behøver ikke at fyre med samme frekvens som lydølgen, men når det fyrer vil det hver gang ramme samme sted på lydølgen.

Tegning af fig. 11.2 i Expl. s. 33: 367

- Man kan således vha. fase-locking bestemme frekvensen idet:
 - Lyde ved frekvenser op til 4 kHz udløser et phase-locked response.
 - Mellemfrekvenser: både phase-locking og tonotopi bruges. \Rightarrow hørsens
 - Lyde ved høje frekvenser: adviser ikke fase-locking og her bestemmes frekvensen udelukkende vha. tonotopi.

Lokalisering af lyden:

- Man bruger forskellige metoder for lydlokalisering i hhv. det horisontale og vertikale plan:
 - Horisontal lokalisering: kræver begge ører. (om. ligning af tidsforskel og faseforskel)
 - Vertikal lokalisering: kræver kun ét øre.
- Horisontal lokalisering: Duplex theory of sound
 - Kræver at man kan sammenligne ankomsttidspunkter og intensitetsforskel for de 2 ører.
 - Ved pludselige korte lyde: forsinkelsen (interaural tidsforskel) mellem de 2 ører registreres nemt. \rightarrow med. olivarius sup.
 - Lange monotone lyde med lav frekvens (20-2.000 Hz): her bruges tidsforskellen mellem ankomsten til de 2 ører til at angive retningen. \Rightarrow CNS måler på frekvenstoppene og registrerer hvornår den samme fase af en lydølge rammer det andet øre - dvs. fasesammenligning.
 - Lange monotone lyde med høj frekvens (2.000-20.000 Hz): her kan interaural tidsforskel ikke bruges, da lydølgen er mindre end afstanden mellem ørene. Derfor bruges interaural intensitetsforskel. \Rightarrow CNS måler på lydintensitetsforskellen idet der er en direkte sammenhæng mellem lydretningen og den lydskygge som hovedet kaster. (dvs. levende intensitet i det øre, der er skjullet af hovedet)
- Binårale neuroner er følsomme overfor lydlokalisering.
- Nucleus cochlearis modtager kun fibre fra den samsidige (ipsilaterale) hørsensnerv = monoaurale neuroner.
- Herefter modtager alle strukturerne (nucleus olivarius superior) fibre fra begge ører, dvs. der er binårale neuroner. \Rightarrow lydlokaliseringen bestemmes her vha. interaural forsinkelser, idet hvert neuron kommer for en bestemt placering i det horisontale plan.

Tegning af fig. 11.2 i Expl. s. 37:

- Forklaring til tegning: Hvis en lyd den venstre øre genereres der i den venstre nucleus cochlearis et AP der løber op til nucleus olivarius superior.
- Indenfor 0,6 ms efter lyden har ramt venstre øre rammer lyden højre øre hvorved der genereres et AP i den højre nucleus cochlearis, der så løber op til nucleus olivarius superior, hvor de 2 AP'er mødes.

- AP'er fra hver side ankommer på forskellige tider til nucleus olivarius superior. Da AP fra venstre side genereres først og når derfor at løbe til neuron nr. 3 i nucleus olivarius superior (se fig) før den møder AP fra den højre nucleus olivarius superior. Idet de to AP'er ankommer på præcis samme tid dannes et summeret EPSP, der exciterer neuron nr. 3 mere end hvis EPSP'et kun kom fra det ene øre.

Findes også en anden slags neuroner i nucleus olivarius superior, der er følsomme overfor interaural intensitetsforskelle:

- EE-neuroner exciteres maksimalt når de stimuleres af begge ører.
- EI-neuroner exciteres ved stimulation af et øre, men inhiberes ved lyd fra det andet øre.

Vertikal lokalisering:

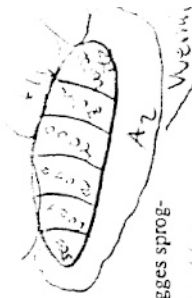
- Muliggøres af det ydre øres tragtformede udseende: lyden reflekteres på pinna og koder derfor for forskellige vertikale planer.

Opfattelse af lyd - auditorisk cortex:

- Axonerne fra corpus geniculatum mediale løber via radiata acustica op til primær auditorisk cortex (A1), Brodmans area 41 i temporallappen.
- Auditorisk cortex består af 6 lag:
 - Lag I: indeholder få cellelegemer.
 - Lag II og III: små pyramideceller.
 - Lag IV: har ender axonerne fra corpus geniculatum mediale. Fyldt med granuleceller.
 - Lag V og VI: Større pyramideceller.

Der er en tonotopisk opbygning af auditorisk cortex:

- Lave frekvenser ligger rostralt og lateralt.
- Høje frekvenser ligger kaudalt og medialt. \rightarrow dog ofte afvigelse
- Findes søjler med de samme binårale interaktioner.
- EE-neuroner: exciteres ved samtidig stimulation af begge ører.
- EI-neuroner: inhiberes ved samtidig stimulation af begge ører.
- Wernickes område: specialiseret område, ved destruktion af dette vedlægges sprogsforståelsen.



Laesjoner i cortex:

- Bilateral skade \rightarrow døvhed
- Ved unilaterale skade \rightarrow ringe grad af mistet evne. Dog svarer at lokalisere lyden. \rightarrow modsat i synscortex hvor der ses total blindhed på det ene øje. Wernickes område: ansvarlig for in
- Der er indikationer for parallel processing af lydindtryk, idet destruktioner af bil. hjerne \rightarrow f. stave. neuroner med en bestemt karakteristisk frekvens, ikke medfører en total manglende evne til at høre disse frekvenser.

konduktiv hørselsbane: v. gen. med. til øret fra 6. nerv

Rimmed prøve: Proc. Mustierien

Perceptiv hørselsbane: cortex

Webers prøve: midt hovedet

Perceptiv \Rightarrow hørsels bane til hørsels

Wernickes \Rightarrow hørsels bane på synst. øre pga. øres følsomhed

Høresans

- ① Generelt
- ② Lydens gang + inddeling af øre
- ③ Forstærkning + dæmpningsmekl.
- ④ Cochlea anatomi + dkt (inkl. hårceller)
- ⑤ Hårceller → transduktion + forstærkn.
- ⑥ Basilarmembraner
- ⑦ Centrale hørebåner
- ⑧
- ⑨
- ⑩
- ⑪

① - Lyd = gentagne forplantn. af trykbølger gen. luft
- Frekv. = Hz, intensitet = dB
- Høleomt. → 20 - 20.000 Hz

② - Ydre øre:

- øremusling
- dkt: lydlokalisering

- Mi. øre:

- trommehinde, øreknogler, trommehule
- overfører lydbølger rha. trom. hinde + knogle → indre øre

- indre øre:

- Cochlea
- aktiv. cortisk org. ⇒ lyd omsættes til AP

- Lydens gang:

- lyd opfanges
- trommehinde bevæges
- øreknogler bevæges
- tryk på ovale vindue
- cochlea vaskes i bevæg.
- aktiv cortisk org
- ⇒ lydbølge omsættes til AP

③ - Forstærkn. hervedvinding → kraft fra øreknogler → trommehinde → VII
- M. tensor tympani^① + M. stapedius^② → dæmpende effekt (Forskel i areal ⇒
- ① spænder trommehinde ② hiver stapes fra ovale vindue. (forstærkn. × 20)

④ - Cochlea = labyrinten

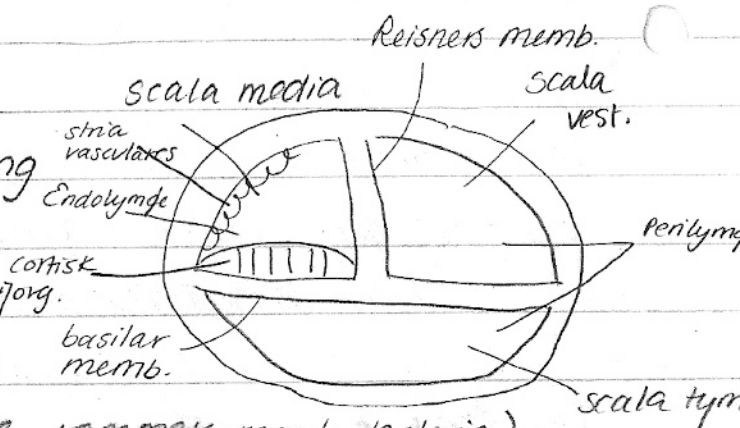
- OSSØS snegl → 2 1/2 vinding

- TEGN!

- Endolyngde → høj $[K^+]$, lav $[Na^+]$ org.

- Fkt: lydbølge → nerveimp.

(deformering af hårceller → de rammer memb. tectoria)



⑤ - Hårceller = auditoriske receptorceller

- Fkt: omsætn. af lydbølger til

- 2 slags:

- indre 3500 stk. → under memb. tectoria

- ydre 15-20.000 stk → i memb. tectoria

- danner synapser m. bipolare ggl. celler → celle leg. i ggl. spirale cochlea → n. VIII

- Ydre hårceller fungerer som motorceller → motorprot.

⇒ Kan ændre længde → kan trække lamina reticularis væk / tættere på de indre hårceller

⇒ forstærker lyden (faktor 100)

- 1. ydre hårceller ⇒ døthed

⑥ - Basilar memb. → som en svømmegod, slip hvor den er tyk / bred



⑦ - Hørebaner

- 1. cochlea

- 2. nucl. cochleares → corpus trap. → nucl. olivaris sup.

- 3. colliculus inf.


- 4. CGM

- 5. Auditorisk cortex, gyrus temp. tranv.

- Bilateral projektion (sker v. nucl. olivaris sup)

⑧ - Et neuron, en h rcelle \rightarrow normalt \rightarrow gaa bestemt sted
 \Rightarrow neuronets karakteristiske frekvens

- Lydintensitetskodning:
 - neuroners fyrringsrate
 - antal aktive neuroner

⑨ - Tonotopi \rightarrow lave frekv. ant., h je post. 
 \rightarrow starter i CGM \rightarrow cortex

⑩ Phaselocking

- phaselocked neuron fyrer p  b lgen p  samme sted hver gang \Rightarrow nemt at detektere frekv.

(lave frekv.) - Lyde \rightarrow frekv. op til 4 KHz \Rightarrow phaselocked pot.

- Ml. frekv. \rightarrow phaselocking + tonotopi

- Lyde v. h je frekv. \rightarrow tonotopi

⑪ Lydlokalisering

- Horisontal (begge  rer \rightarrow der sam. lign. ankomst + intensitet forsk.)

(20-2000) - plvds. korte lyde \rightarrow inter neural forsk. (nuc. olivaris sup.)

- lange monotone, lav frek. \rightarrow fase sammenligning

- - - - - h j frekv. \rightarrow inter neural intensitets forsk.

- Vertikal

- Ydre  res form

⑫ Auditorisk cortex

- hertil via radiata acustica

- tonotopi

- ender prim rt i lag IV

⑬ KLINIK

- l sioner \rightarrow bilat. \Rightarrow d vth d

- konduktiv \rightarrow ml.  re

- perceptiv \rightarrow neuralt

} Rinne + Webers test!