

FISIOLOGIA DA AUDIÇÃO

1- CONCEITOS BÁSICOS

O som é um tipo de energia mecânica, resultado da transmissão de energia de partículas de ar em vibração, de uma fonte sonora em direção a partes mais distantes. Frequência sonora é um conceito que caracteriza a altura de um som, definindo-o como grave, médio ou agudo. A frequência é expressa em Hertz (Hz), ou ciclos por segundo, e é inversamente proporcional ao comprimento de onda. Os sons comuns apresentam uma ampla gama de frequências, tendo a fala frequências que variam entre 300 e 3000 Hz. Intensidade sonora corresponde à amplitude das vibrações periódicas das partículas de ar e está associada à pressão e energia sonora (som fraco e forte), e é expressa em decibéis, a unidade de sensação sonora. O timbre ou qualidade do som é dado pelas diferenças de amplitude dos sons harmônicos, que são sons de frequências múltiplas em relação à frequência do som fundamental.

2- ORELHA EXTERNA

Possui a função de coletar e encaminhar as ondas sonoras até a orelha média, amplificar o som, auxiliar na localização da fonte sonora e proteger a orelhas média e interna.

A função do pavilhão auricular como captador de ondas sonoras é discutível, pois sua ausência é compatível com boa acuidade auditiva. O meato acústico externo transfere e amplifica o som para a orelha média, principalmente em frequências de 2000 a 5000 Hz, sendo máxima entre 200 e 3000 Hz (aproximadamente 20 dB). Também serve para auxiliar na localização da fonte sonora, que consiste na impressão de volume sonoro causada pela aplicação de pressão sobre as orelhas. Há o efeito sombra (“shadow effect”) da cabeça, no qual ondas de pequeno comprimento são bloqueadas pela cabeça e a pressão sonora é reduzida no lado oposto à fonte sonora.

Entretanto, a principal função da orelha externa é a proteção da membrana do tímpano, além de manter um certo equilíbrio de temperatura e umidade necessários à preservação da elasticidade da membrana. Contribuem para essas funções as glândulas ceruminosas produtoras de cerúmen, os pêlos, e a migração epitelial da região interna para a externa. (Figura 1)

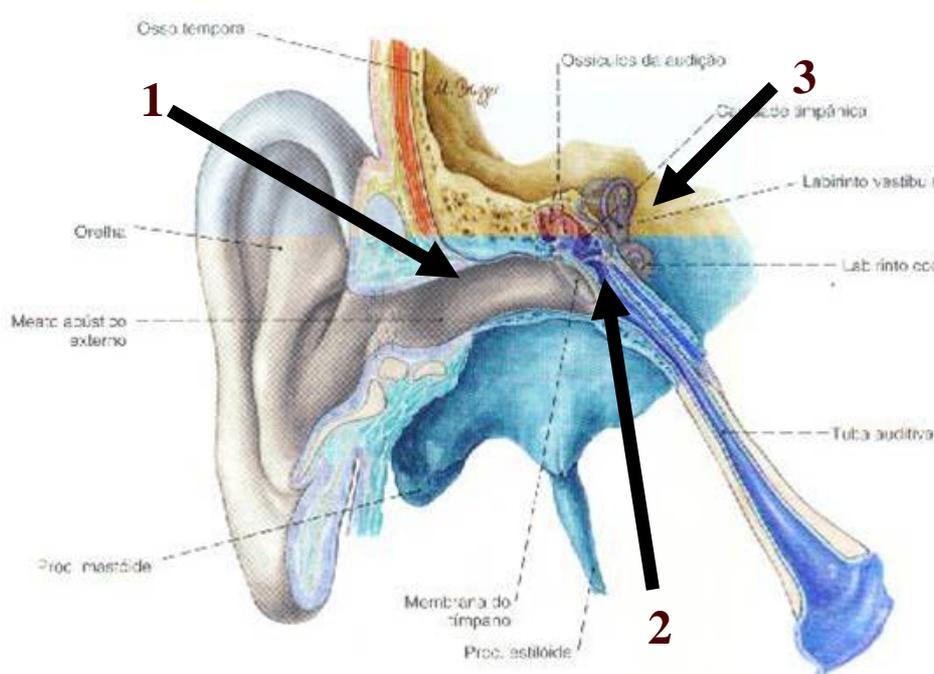


Figura 1:

1: Orelha Externa

2: Orelha Média

3: Orelha Interna

3- ORELHA MÉDIA

Trata-se de uma “bolsa” preenchida por ar, comunica-se com a nasofaringe através da tuba auditiva (Figura 1). Possui em seu interior a cadeia ossicular, composta por: martelo (em contato direto com a membrana timpânica); bigorna e estribo (em contato com a cóclea através da janela oval).

Seu papel mais importante é a equalização das impedâncias da orelha média (vibrações aéreas que invadem a membrana timpânica) e da interna (variações de pressão nos compartimentos líquidos da orelha interna).

Sob o impacto de ondas sonoras sucessivas a membrana timpânica vibra no seu todo, deslocando-se para dentro e para fora da orelha média (fases de compressão e de rarefação), como um pistão, juntamente com o cabo do martelo, ao qual está intimamente fixado. Segundo Békésy somente 55 mm² (de 85 mm²) da área entram em vibração. O deslocamento da membrana timpânica apresenta a capacidade de variar de amplitude em cada zona da membrana timpânica de acordo com a frequência sonora, porém o deslocamento máximo sempre ocorre na região pósterio-superior. À medida que a frequência aumenta, o deslocamento da membrana é cada vez mais complexo.

A cadeia ossicular (Figura2) transmite a vibração acústica desde a membrana até a base do estribo, passando pelo martelo e bigorna.

3- a) *Unidade Tímpano-Ossicular*

As vibrações sonoras originadas no meio atmosférico são refletidas no meio líquido e perdem 999 milésimos de sua força e somente 1 milésimo da energia consegue chegar ao meio líquido. Deste modo, os animais aquáticos ficam isolados dos ruídos do mundo atmosférico, porém a energia sonora originada no líquido é totalmente aproveitada.

A orelha média serve para corrigir esta perda que ocorre na transmissão da onda sonora do meio aéreo para o meio líquido da cóclea. Isto ocorre por dois mecanismos:

1- Mecanismo hidráulico: a relação de superfície entre a área de vibração útil da membrana (55 mm²) e a platina do estribo (3,2 mm²) é de 17/1 (varia até 25/1, segundo diferentes estudos), o que significa um aumento de pressão que chega à janela oval de 17 - 25 vezes (aproximadamente 26 dB).

2- Mecanismo de alavanca martelo-bigorna, que vibram em conjunto em torno do seu eixo de rotação. O ramo longo da bigorna, que é menor que o cabo do martelo faz com que as ondas sonoras transmitidas à janela oval aumentem a pressão acústica numa relação de 2/1 (2,5 dB).

O eixo de rotação é, a princípio, fixo e é formado pela linha que une o ligamento anterior do martelo ao ligamento posterior da bigorna. O movimento de deslocamento da cadeia ossicular é complexo e compreende dois movimentos: de rotação (já descrito), que ocorre nas frequências baixas e o de translação, que ocorre nas frequências altas e pode ser mais proeminente que a rotação.

A amplificação global da pressão transmitida da membrana do tímpano até a platina do estribo é de 22 vezes, correspondendo a 27-35 dB. Portanto, a adaptação da impedância entre o meio aéreo e a cóclea é indispensável à boa transmissão sonora. Sem este mecanismo de adaptação de impedâncias, haveria uma perda auditiva de aproximadamente 30 dB.

Deste modo, há predomínio intenso de pressão acústica das ondas que chegam à janela oval em relação às que chegam à janela redonda e as ondas alcançam as janelas em oposição de fase: compressão na janela oval e rarefação na redonda. Esta diferença de pressão acústica e de fase entre as duas janelas é indispensável para a mobilização da perilinfa e conseqüente ativação da membrana basilar que aloja o órgão de Corti.

A impedância de entrada da energia sonora na orelha interna depende da pressão acústica na rampa vestibular (janela oval), da pressão acústica na platina do estribo (janela oval => rampa vestibular) e do volume de perilinfa deslocado pela platina por unidade de tempo. Os movimentos da platina são limitados pela inércia da perilinfa e pela extensibilidade da membrana basilar. Portanto, a impedância da orelha interna é "resistiva", tendo como conseqüências: toda a energia acústica incidente dissipa-se na cóclea e as ressonâncias que aparecem na orelha média são amortecidas.

3- b) Função de proteção da orelha interna

Realizada pela presença mecânica da membrana timpânica e reflexo do estapédio.

O reflexo do estapédio é desencadeado por um estímulo sonoro intenso e consiste de uma contração bilateral do músculo do estribo (estapédio). A contração isolada do m. do estapédio faz com que ele gire em torno de um eixo vertical, facilitando a transmissão de sons fracos. Sob estímulos de grande intensidade, ele se desloca sob o eixo longitudinal e se desloca de cima para baixo com amplitude máxima superior, aumentando a rigidez e a resistência à transmissão de sons graves, principalmente.

A aferência é feita pelo NC VIII (nervo auditivo) e a eferência pelo nervo do estapédio, ramo do NC VII (nervo facial).

Porém, alguns estudos indicam que a atenuação do som pelo reflexo estapediano possa ser de apenas 2 dB para uma intensidade de 20 dB acima da intensidade desencadeadora do reflexo. Este reflexo possui um período de latência (14 a 16 ms), não oferecendo proteção contra ruídos bruscos e apresenta fadigabilidade, limitando a duração do seu papel protetor em casos de sons intensos e prolongados. Também há outras hipóteses para a sua função: redução dos ruídos da fonte sonora; atenuação seletiva de frequências graves, com a finalidade de não deixar que os sons graves mascarem os agudos, melhorando a percepção de sons complexos (agudos); redução da excitação da orelha interna, diminuindo o ruído provocado por ela mesma.

Também colabora com a proteção o m. tensor do tímpano, em menor importância.

3- c) Tuba Auditiva

Função de manter o arejamento das cavidades da orelha média, o que é assegurado pela sua abertura intermitente. O equilíbrio entre a pressão atmosférica e a do ar contido na cavidade timpânica é indispensável para que a unidade tímpano-ossicular vibre sem obstáculos.

4- ORELHA INTERNA

4- a) Cóclea

A cóclea (do grego: *coclos*- caracol) constitui o labirinto anterior. Trata-se de um órgão de cerca de 9 mm de diâmetro com estrutura cônica composta por três "tubos" paralelos que se afinam da base para o ápice. Têm uma parede extremamente delgada e se dispõem em espiral, em torno de um osso chamado columela ou modíolo, ao redor do qual dão de duas e meia a três voltas. Suas paredes externas são ósseas. É responsável pela transdução de energia acústica (mecânica) em energia elétrica.

A base da cóclea é mais alargada e possui duas janelas, a oval e a redonda (Figura 4). Os três "tubos" são denominados

1) Rampa vestibular: Mais superior, limita-se com a orelha média pela janela oval

2) Rampa média ou ducto coclear: Posição intermediária; contém o órgão de Corti e é delimitada em sua base pela membrana basilar

3) Rampa timpânica: Mais inferior; limita-se com a orelha média pela janela redonda

As rampas vestibulares e timpânica comunicam-se entre si através do helicotrema, situado no ápice da cóclea. Em seu interior contém perilinfa, um fluido semelhante ao extracelular, rico em sódio ($\text{Na}^+=139 \text{ mEq/L}$ e $\text{K}^+=4 \text{ mEq/L}$), O interior do ducto coclear contém endolinfa, semelhante ao líquido intracelular, rico em K^+ ($\text{Na}^+=13 \text{ mEq/L}$ e $\text{K}^+=144 \text{ mEq/L}$).

A lâmina espiral é uma lâmina óssea separada da columela e completada pela membrana basilar, que se insere sobre sua borda livre. A rampa vestibular está separada do ducto coclear pela membrana vestibular de Reissner e o ducto coclear está separado da rampa timpânica pela membrana basilar, onde está situado o órgão de Corti. A membrana tectória projeta-se sobre o órgão de Corti, com sua borda interna fixa ao modíolo e a borda externa livre.

4- b) A membrana basilar

Durante a transmissão sonora através da cadeia ossicular, a platina do estribo se projeta para o interior do vestíbulo pela janela oval, impulsionando a perilinfa. Como esse líquido se encontra dentro de uma caixa óssea rígida a pressão aplicada acaba sendo direcionada inferiormente sobre a membrana basilar e anteriormente em direção ao ápice; com isso, a onda mecânica se desloca ao longo da rampa vestibular, atinge o helicotrema e retorna pela rampa timpânica alcançando por fim a janela oval, empurrando-a em direção à caixa timpânica

Nesse deslocamento de “ida e volta” da onda sonora, obtém-se uma diferença de pressão hidrostática que se aplica sobre a membrana basilar, fazendo-a vibrar de cima para baixo.

As propriedades mecânicas da membrana basilar são a chave para a fisiologia adequada da cóclea. Caso a membrana fosse uniforme em toda a sua extensão, durante o processo de variação de pressão entre as escalas vestibular e timpânica ela se moveria de maneira similar em toda a sua extensão, independentemente da frequência e da intensidade sonora, pois as forças mecânicas tenderiam a se distribuir uniformemente por toda a membrana.

No entanto, a principal característica da membrana, é que ela não é uniforme, de forma que suas propriedades mecânicas variam ao longo de seu comprimento: no ápice, a membrana é mais delgada e solta enquanto na base ela é mais espessa e fixa. Além disso, ela é mais larga no ápice, afinando-se em direção à base, ao contrário da estrutura da cóclea, que vai se alargando em direção à base.

Com isso, de acordo com a teoria de von Békésy, para um dado estímulo vibratório (som puro), ele se propagará através de toda a membrana basilar, causando maior amplitude de movimento em determinado ponto dela (formando os “envelopes” da membrana), enquanto os demais pontos permanecem próximos da inércia (Figura 8-A). Essa estrutura também permite que dois sons distintos estimulem simultaneamente a cóclea, de modo que provocarão vibrações em diferentes locais (Figura 8-B, C, D), ou seja, não haverá interposição de ondas.

Isso atribui à membrana uma estrutura tonotópica, ou seja, sons agudos (até 20 kHz) têm seu pico na espira basal do ducto coclear e sons graves, na espira apical. Sons muito graves (menor que 200 Hz) provocam mobilização de toda a membrana basilar. Assim, a cóclea provoca uma segmentação do som que chega ao ouvido, confinando a cada tom uma região diferente da membrana (Figura 8-E). As deformações ondulatórias da membrana basilar repercutem sobre as células ciliadas do órgão de Corti.

4- c) Órgão de Corti

O órgão de Corti é a estrutura transdutora de energia mecânica para energia elétrica; localiza-se ao longo e sobre a membrana basilar, sendo formado por cinco tipos básicos de células (Figura 9):

1) Células ciliadas internas (CCI): são as principais células receptoras auditivas. Formam a coluna mais interna ao longo do órgão de Corti (aproximadamente 3500 células), são piriformes. Seu potencial de ação no repouso é de -40 mV na base e -32 mV no ápice

2) Células ciliadas externas (CCE): formam as três fileiras mais externas; são em número três vezes maior (12000 a 16000) e são cilíndricas. O potencial de ação de repouso é de -53 mV no ápice e -70 mV na base. Têm alta seletividade freqüencial.

3) Células de sustentação: Deiters, Hensen, Claudius.

Além desses tipos celulares, o órgão de Corti também possui as aferências neuronais. Dos 30000 a 50000 neurônios aferentes que inervam a cóclea, 90 a 95% são neurônios do tipo I e fazem sinapse com as CCI e cada CCI é inervada por 15 a 20 neurônios tipo I. Os outros 5 a 10% são do tipo II e inervam as CCE e cada neurônio tipo II inerva 10 CCE.

Por fim, recobrando o órgão de Corti, existe a membrana tectória. Em íntimo contato com os estereocílios das CCI e CCE, é responsável pela deflexão e hiperflexão dessas estruturas durante a vibração da membrana basilar.

4 -d) Estereocílios das Células Ciliadas

Tanto as CCI como as CCE possuem feixe de estereocílios (Figura 10).

CCI: Seu pólo apical está recoberto de estereocílios, dispostos em várias fileiras de tamanho decrescente (são maiores no exterior). Estereocílios em forma de “V”.

CCE: Seus estereocílios estão localizados no ápice da célula, organizados em três ou quatro fileiras, cuja altura aumenta do interior para o exterior e têm forma de “W” com suas pontas para fora. A abertura do “W” aumenta da primeira para a terceira fileira de CCE. A parte apical dos cílios maiores está implantada na membrana tectória. O ápice dos estereocílios é mais rígido que a base. A estrutura protéica dos cílios é complexa. Seu centro é constituído por um filamento de actina formado pela associação em hélice de monômeros de actina. Sua parte basal está presa à placa cuticular por proteínas contráteis como a actina, miosina e tropomiosina.

4- e) A resposta freqüência- dependente

Cada célula ciliada tem uma resposta eletrofisiológica dependente da freqüência sonora, relacionada com a sua posição na membrana basilar. A sensibilidade de uma dada célula para cada freqüência pode ser visualizada numa curva “tuning”. Tal curva demonstra a intensidade mínima (em dBNA) de vários tons puros que devem ser dado para uma determinada célula ciliada interna para que essa varie seu potencial de repouso numa voltagem pré-estabelecida.

Na curva em exemplo (*Figura 11*), o critério de resposta (variação do potencial de repouso) foi de 1mV. Observamos que a curva “tuning” apresenta forma de “v”, ou seja, há uma sensibilidade muito alta para dadas freqüências sonoras (aquelas da tonotopia onde a célula está inserida), e muito baixa para as demais freqüências. Isso é mais um fator de aumento de sensibilidade do órgão de Corti para as várias freqüências sonoras.

4- f) Etapas da fisiologia coclear

1- Transdução mecanoelétrica nas células ciliadas externas:

As vibrações mecânicas da membrana basilar e órgão de Corti provocadas pelas vibrações da perilinfa causa a deflexão mecânica do feixe de estereocílios, que se deflete como um todo, devido às conexões laterais existentes entre cada estereocílio e pelo fato da base ser mais estreita em relação ao corpo. As conexões laterais permitem que a pressão aplicada a um estereocílio seja aplicada ao cílio vizinho. Há também uma conexão (“tip link”) que une a extremidade de um estereocílio ao vizinho mais alto e se acredita que aí exista um canal iônico de transdução. No repouso este canal oscila entre aberto e fechado, mas fica fechado a maior parte do tempo. Se o feixe é defletido, cada estereocílio desliza sobre o vizinho, fazendo com que o tip link (conexão) seja esticado, abrindo o canal de transdução e permitindo o influxo de cálcio e principalmente potássio, despolarizando a membrana celular.

2-Transdução eletromecânica nas células ciliadas externas: (cóclea ativa)

Os potenciais elétricos assim formados provocariam contrações mecânicas rápidas das células ciliadas externas, que constituem a base da eletromotilidade e ocorrem em fase com a frequência sonora estimulante. Estas contrações determinariam uma amplificação da vibração da membrana basilar numa área restrita do órgão de Corti, devido ao acoplamento que as células ciliadas externas realizam entre a membrana basilar e a membrana tectórica. Tais contrações rápidas poderiam ocorrer por um mecanismo de eletromose que depende da presença do sistema de cisternas laminadas das células ciliadas externas.

3-Transdução mecanoelétrica nas células ciliadas internas:

A amplificação das vibrações da membrana basilar provocaria o contato dos cílios mais longos das células ciliadas internas com a membrana tectórica e conseqüente inclinação dos mesmos (Figura 12).

Isto nas células de uma área delimitada pequena onde é liberada a energia pelo mecanismo ativo. Nesta área, um pequeno número de células ciliadas internas é estimulado com máxima intensidade. A inclinação e estimulação dos cílios determinaria a despolarização das células ciliadas internas, com formação de potenciais receptores pela entrada de potássio pelos canais iônicos dos cílios. Em seguida, há a liberação de neurotransmissores e a formação de uma mensagem sonora codificada em impulsos elétricos, que é transmitida ao SNC pelo nervo acústico

4- g) Potenciais globais da cóclea

Correspondem à soma das atividades individuais, são registradas por microeletrodos colocados contra o promontório, na janela redonda ou nas rampas vestibular ou timpânica.

São quatro potenciais:

1- Potencial endococlear de repouso: é o único que não é gerado em resposta à estimulação sonora. Dependente da estria vascular (localizada na parede lateral da cóclea), que é considerada a “bateria” da cóclea, sua fonte de energia essencial para a transdução. A cóclea em repouso mantém um gradiente bem elevado. O potencial da endolinfa é de $+80\mu\text{V}$ (pela alta concentração de potássio) e da perilinfa é de $-60\mu\text{V}$, pela alta concentração de sódio, resultando num potencial de

140 μ V. Alterações nos mecanismos envolvidos na produção de endolinfa e do potencial podem produzir perda auditiva (algumas vezes é chamada de presbiacusia metabólica).

2- Potencial microfônico coclear: é a primeira transformação no potencial de ação que ocorre após a estimulação sonora. Representa o influxo de K⁺ nas CCE, proporcional ao deslocamento da membrana basilar. Reproduz a frequência do som estimulante. É um potencial de corrente alternada, que segue a morfologia da onda sonora que o desencadeou. Não têm latência, ocorrendo simultaneamente ao som.

3- Potencial de somação: É a segunda alteração elétrica de corrente contínua, simultânea a um tom contínuo ou a um estímulo sonoro transitório. Tem a mesma direção do potencial de ação do nervo auditivo e é geralmente registrado como uma pequena deflexão que antecede o potencial do nervo. Está relacionado com os movimentos da membrana basilar e pode ser captado quando existe uma diferença entre a amplitude de movimento da membrana basilar. Segue o envelope da estimulação sonora. Seu valor depende da frequência, da intensidade e do nível de registro na cóclea. É gerado pelas CCI e CCE, principalmente. Há relação entre sua amplitude e a intensidade sonora. Só pode ser registrado com sons de alta intensidade, pois nesta situação e excursão da membrana basilar em direção à escala média será muito maior que aquela em direção à escala timpânica. Na hidropsia endolinfática, a escala média está dilatada e a diferença de movimento da membrana basilar em direção à escala média em relação à timpânica será maior que o esperado e o potencial de somação será maior. Essa alteração de potencial é muito sugestiva de hidropsia.

4- Potencial de ação do nervo auditivo: resultado do disparo sincrônico de muitas fibras do nervo auditivo, após a estimulação sonora ser processada em energia bioelétrica, através das CCI. O tempo de ocorrência de cada potencial depende da velocidade da onda viajante pela membrana basilar. A velocidade é maior na espira basal e diminui progressivamente na direção da espira apical.

5- NC VIII (NERVO AUDITIVO OU COCLEAR)

O nervo auditivo possui ao redor de 30000 a 50000 fibras. O corpo celular de suas fibras está no gânglio espiral, que recebe dendritos da lâmina espiral (lâmina óssea onde está inserida a membrana basilar) e manda axônios para o núcleo coclear.

5- a) *Inervação Aferente*

É composta dos neurônios tipo I (90-95%) que inervam as CCI e pelos neurônios tipo II (5-10%), que inervam as CCE (Figura 13). Os neurônios tipo I são células grandes, mielinizadas e bipolares, apresentam condução rápida e o provável neurotransmissor envolvido é o glutamato. Os dendritos tipo I são conectados de forma radial com as CCI, configurando um corpo sináptico rodeado de vesículas.

Os neurônios tipo II são células pequenas com axônio não mielinizado de pequeno diâmetro. A sinapse neurônio tipo II e CCE é do tipo balão, de tamanho pequeno com presença inconstante do corpo sináptico na CCE e sua extremidade é pobre em organelas especializadas. O neurotransmissor é desconhecido.

As fibras do nervo auditivo também têm seletividade frequencial, dependente da tonotopia coclear. A frequência característica de uma fibra é aquela que possui um limiar de resposta mais baixo.

Respostas do n. auditivo a dois estímulos com frequências diferentes: quando dois tons são apresentados simultaneamente, a resposta do nervo não é a soma das respostas individuais. Vários estudos demonstraram que a descarga elétrica em resposta a dois tons pode ser menor que a resposta a um só. Um tom pode suprimir a resposta do outro. Há semelhanças entre os efeitos supressores de dois tons das fibras auditivas, células ciliadas e vibração da membrana basilar, sugerindo que a origem deste fenômeno está na resposta mecânica da membrana basilar.

Propriedades de adaptação: as interações sonoras podem ocorrer também com a estimulação não simultânea. O termo adaptação é usado para explicar a alteração de resposta a um estímulo causado por estimulação prévia a outro. A recuperação de adaptação ocorre em tempos diferentes, dependente do nível e duração do estímulo adaptador. Se a duração é curta (menor que um segundo) a recuperação é rápida.

Respostas a vários estímulos: o efeito de “ruído de fundo” na percepção de um estímulo sonoro é estudado como um fenômeno psico-físico. O ruído de fundo pode diminuir a sensibilidade e o nível de resposta a um tom, por efeitos de supressão e adaptação.

6- SISTEMA NERVOSO CENTRAL

Composto de:

- núcleos cocleares
- complexo olivar superior
- núcleos do lemnisco lateral
- colículo inferior
- corpo geniculado medial
- córtex auditivo

Têm organização tonotópica, dependente da frequência e nem todas as fibras passam por todas as estruturas (Figura 14).

6- a) Núcleos Cocleares

Constituem as primeiras estruturas auditivas centrais da via ascendente. Localizados na face dorsolateral do tronco cerebral, próximo ao ângulo ponto-cerebelar.

Recebem aferências do n. auditivo, aferências centrais auditivas e não auditivas. As fibras do nervo auditivo se dividem rapidamente ao entrar no tronco cerebral em dois ramos, caracterizando a tonotopia do núcleo coclear:

- anterior ou ascendente: projeção para o núcleo coclear ântero-ventral.
- posterior ou descendente: projetam-se no núcleo coclear póstero-ventral e no núcleo dorsal.

1- *Núcleo ântero-ventral*: é a maior parte do núcleo coclear. Rica inervação aferente ascendente e algumas descendentes provenientes dos centros superiores (complexo olivar superior e cerebelo). Algumas aferências são inibitórias e parecem melhorar a seletividade.

Eferência para o corpo trapezóide e bilateralmente para o complexo olivar superior, núcleos do lemnisco lateral e colículo inferior.

2- *Núcleo póstero-ventral*: aferências do nervo auditivo e centrais. Eferência para a estria auditiva intermediária e núcleos contra-laterais do lemnisco lateral e colículo inferior.

3- *Núcleo dorsal*: Algumas células do núcleo dorsal respondem à orelha contra-lateral e associadas a uma excitação ipsilateral, podem inibir ou estimular um estímulo contra-lateral. Esse núcleo também tem função localizatória do som no eixo vertical.

As fibras dos núcleos cocleares também se dispõem de forma tonotópica, de forma que as frequências mais altas são representadas na região mais distal do eixo longitudinal do núcleo (Figura15); As fibras da base da cóclea se dirigem à região dorsal e do ápice à região ventral.

Os neurotransmissores provenientes das aferências do nervo auditivo são excitatórios (ácido glutâmico e/ou ácido aspártico) e os centrais são acetilcolina, GABA, glicina, noradrenalina.

Os núcleos cocleares têm organização dependente da frequência. Há quatro tipos de respostas:

- Primárias: reproduz o conteúdo da mensagem das fibras do nervo auditivo. Possui parte fásica inicial seguida de uma parte tônica que se mantém ao longo do estímulo sonoro, no núcleo coclear ântero-ventral.
- Transitórias: importante pico de descarga no início do estímulo, seguido por uma diminuição rápida. Ocorre nos núcleos cocleares ventrais.
- Resposta em “dentes de serra” – picos de descargas que dependem da duração e intensidade do estímulo. Em todas as divisões.
- Resposta crescente e com pausa: caracterizada por reatividade que cresce progressivamente após um tempo de latência longo. Observada nas células da porção dorsal.

6- b) Complexo Olivar Superior

É considerado o primeiro centro do sistema nervoso auditivo ascendente onde ocorre a convergência de aferências de ambas as orelhas, dado que muitas fibras não cruzam a linha média através do corpo trapezóide.

Constitui um conjunto de núcleos situados na ponte, caracterizado por grande variabilidade a função de várias espécies. Os núcleos no homem são: oliva superior lateral, oliva superior medial, núcleos periolivares e núcleo medial do corpo trapezóide. Sua função é complexa: localização espacial do som, reflexo estapediano, fisiologia do sistema eferente olivo-coclear.

1- Núcleo medial do corpo trapezóide:

As células são principalmente inibitórias. Não têm um papel bem conhecido. Aferências do núcleo coclear contralateral e eferências para a oliva superior medial e lateral.

2- Oliva superior lateral:

Possui organização tonotópica: altas frequências: medial
baixas frequências: lateral

Seu principal papel é a localização dos sons de alta frequência no espaço.

Tipos de células encontradas neste núcleo:

- células E0: respondem a estímulos puramente monoaural.
- células EI (excitação-inibição): maioria das células. Respondem a estímulos binaurais. São sensíveis a uma diferença interaural de tempo e de intensidade (raramente de intensidade).
- Células EE (excitação-excitação): respondem a estímulos binaurais.

Aferência: núcleo coclear ântero-ventral contra-lateral
núcleo medial do corpo trapezóide ipsilateral

Eferência: lemnisco lateral bilateral
colículo inferior

outros núcleos do complexo olivar superior

A maior parte dos neurônios têm excitação ipsilateral e inibição contra-lateral. Sua função é a de localização da fonte sonora, usando para isso a diferença de intensidade que cada som chega à orelha externa

3-Oliva superior medial

As frequências graves estão na região dorsal e as agudas na ventral.

Aferência: núcleo coclear ântero-ventral (glutamato +, GABA/glicina -)

Eferência: lemnisco lateral bilateral.

Função: detecção das diferenças interaurais (localização do som no espaço). A localização é realizada pela percepção das diferenças de fase (frequências baixas) da onda sonora de cada orelha. É capaz de distinguir sons com até 10 μ s de intervalo. Sua percepção da diferença de intensidade em cada orelha é pequena.

4- Núcleos Periolivares

Situados na periferia das olivas superior medial e lateral e do núcleo medial do corpo trapezóide.

Eferências: núcleos cocleares, lemnisco lateral, cóclea.

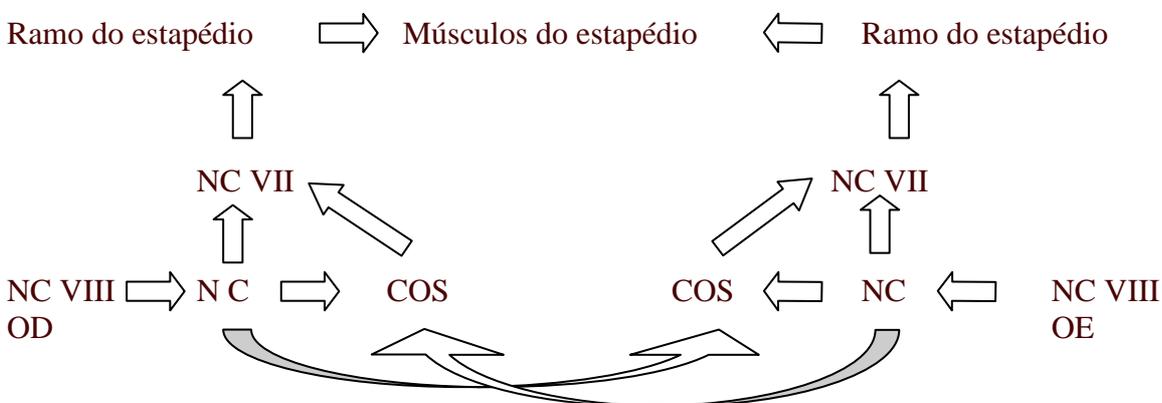
Sua função é indefinida.

Audição Binaural

Quando a acuidade auditiva é semelhante em ambas as orelhas, a direção de um som pode ser definida com grande acurácia. Esta habilidade é baseada na diferença de tempo de chegada e de intensidade do som que chega nas duas orelhas. Quando a fonte sonora está localizada diretamente na frente ou atrás da cabeça, o som chega em ambas as orelhas ao mesmo tempo. Quando vem de outra direção, alcança cada orelha em tempos diferentes, devido à diferença da distância de cada orelha e a fonte. Os neurônios do complexo olivar superior respondem especificamente à diferença temporal entre as estimulações e sua presença é fundamental para a audição binaural. A intensidade sonora depende da onda sonora e do tamanho da cabeça (efeito sombra) e a diferença de intensidade tem uma relação complexa com a distância angular e é altamente dependente do espectro sonoro.

Reflexo do Estapédio

O arco reflexo envolve a orelha e estruturas do sistema nervoso ascendente, desde o núcleo coclear até o complexo olivar superior e a via eferente envolve o nervo facial (ramo do stapédio). Envolve a cóclea, o nervo auditivo, o núcleo coclear ântero-ventral e corpo trapezóide, existindo comunicações para os núcleos motores do NC VII ipsi e contra-laterais. No homem, o arco reflexo causa contração só do m. do stapédio. Mesmo que só uma orelha seja estimulada, a resposta do reflexo é bilateral, na mesma intensidade. O limiar de ativação ipsilateral é um pouco mais baixo que o da ativação contra-lateral (aproximadamente 85 dB acima do limiar auditivo nas frequências de 500 a 4000 Hz). A força de contração aumenta com a intensidade do estímulo.



NC VII = Nervo facial
NC VIII = Nervo auditivo

NC = Núcleo coclear
COS = Complexo olivar superior

Reflexo alterado: limitação sensorial na via aferente
 patologias da porção eferente
 patologias do nervo facial
 lesão do troco cerebral

Recrutamento:

Em indivíduos normais o reflexo do estapédio é desencadeado com intensidade entre 70 e 100 dB NA acima do limiar auditivo. Quando a diferença entre o limiar do reflexo e o limiar auditivo é menor que 60 dB dizemos que há recrutamento, o que é sugestivo de lesão coclear. O recrutamento é definido como um aumento desproporcional da sensação de intensidade em relação ao aumento da intensidade física, implicando em uma redução do campo dinâmico de audição. A diferença entre o que o indivíduo detecta em seu limiar auditivo mínimo, e o que ele tolera, em seu limiar de desconforto, é bastante reduzida. A fisiopatologia do recrutamento é, ainda hoje, objeto de discussões e controvérsia. Segundo a teoria de Tumarkin e Kobrak, nas lesões recrutantes estariam lesadas apenas as CCE, e a orelha afetada, conquanto não reagisse a estimulações de baixa intensidade, ao se aumentar sua amplitude gradativamente recuperaria sua capacidade de resposta, à medida que fossem entrando em ação as CCI. As teorias atuais propõem que as CCE funcionariam como uma resistência variável que pode modificar a ressonância do complexo membrana basilar – órgão de Corti – membrana tectória, em face das suas propriedades contrárias e, com isso, permitindo uma maior tonotopicidade às CCI, opondo-se desta maneira a teoria de Tumarkin e Kobrak.

6- c) Núcleos do Lemnisco Lateral

Situam-se na ponte, no interior das fibras do lemnisco lateral. São as grandes vias ascendentes da sensibilidade. Recebe aferências das fibras dos núcleos cocleares e do complexo olivar superior.

São três núcleos: dorsal, ventral e intermédio. A aferência do núcleo dorsal é binaural, do ventral é contra-lateral e do intermédio é ipsilateral. Sua função é desconhecida.

6- d) Colículo Inferior

Localiza-se na porção dorsal do mesencéfalo. É essencial, funcionando como centro de integração da mensagem auditiva. Sem ele, a percepção do som seria impossível. Tem aferências auditivas e extra-auditivas (por exemplo, tátil).

Divisão: núcleos central, dorso-medial, lateral e dorsal.

Quase todos os neurônios respondem a estímulos ipsilaterais e contra-laterais, predominantemente contra-laterais. Menos de 40% são excitados por estímulos ipsilaterais.

Recebe diversos tipos de informações, como frequência, intensidade, complexidade temporal, localização no espaço. Parece estar envolvido com a localização sonora e com funções motoras, como por exemplo, medula espinhal e colículo superior, que ativa a musculatura extra-ocular, formando mapas de representações funcionais que permitem representar os parâmetros do “espaço sonoro”.

Aferências: periféricas – todos os núcleos inferiores, exceto núcleo ventral contralateral do lemnisco lateral.

descendentes (centrais) – córtex auditivo e corpo geniculado medial.

Eferências para o corpo geniculado medial, núcleos auditivos do tronco cerebral e estruturas extra-auditivas: colículo superior, formação reticular, mesencéfalo, cerebelo.

6- e) *Corpo Genuculado Medial*

Localiza-se no tálamo. Tem rica inervação descendente, que juntamente com a ascendente, forma os tratos auditivos tálamo-corticais.

Três divisões: dorsal, ventral e medial. Recebe aferências auditivas, vestibulares, visuais e somáticas. Parece estar relacionado com a vigília do córtex auditivo (atenção auditiva) e também com a codificação da intensidade e da frequência do som.

6- f) *Córtex Auditivo*

O córtex auditivo primário se localiza dentro da cisterna de Sylvius do lobo temporal (áreas 41 e 42 de Brodman). Além da área primária (AI) há a área secundária (AII), área terciária (AIII), zona ectosilviana posterior, franja suprasilviana e ínsula.

Também tem organização tonotópica.

Os neurônios corticais não são sensíveis a estímulos sonoros contínuos, diferentemente dos núcleos do tronco cerebral, o que é importante para separar um sinal auditivo de um ruído de fundo, pois a presença do ruído de fundo não modifica o grau de descarga do estímulo. O tipo de resposta de cada célula cortical pode variar em função do espectro, intensidade e localização espacial do som. No corpo genuculado medial, em resposta a um estímulo tonal simples há diversos tipos de respostas temporais: respostas transitórias no início (respostas “on”) ou de cessação (respostas “off”) e respostas sustentadas durante toda a duração do estímulo. As características do espectro das respostas corticais se parecem com as do tálamo. A codificação da intensidade pode se fazer de duas maneiras: algumas células têm um aumento progressivo de sua descarga até a sua saturação quando o aumento da intensidade é em torno de 30 dB e outras não saturam. Também têm propriedades binaurais, com interações excitatórias e inibitórias. Não há um consenso sobre seu funcionamento.

Alguns autores citam a existência da especialização hemisférica do córtex auditivo central, característica muito discutível e que estaria fortemente influenciada pelo aprendizado.

Lobo temporal direito: análise auditiva da mensagem sonora (discriminação de intensidade, duração e timbre do som).

Lobo temporal esquerdo: tratamento fonético da mensagem sonora e compreensão verbal ou semântica.

Lobo parietal e/ou opérculo temporal direito: compreensão da entonação emocional da mensagem sonora.

7- SISTEMA EFERENTE

É um sistema complexo, compreendendo um conjunto de núcleos do tronco cerebral, do complexo olivar superior e córtex auditivo.

Há dois sistemas eferentes principais: o trato olivo-coclear (que termina na orelha) e um que termina em vários núcleos do sistema auditivo ascendente.

O trato olivo-coclear é dividido em medial e lateral.

7-a) *Trato Olivo-Coclear Medial*

As fibras são mielinizadas e de condução rápida, que inervam principalmente as CCE. 80% são contra-laterais. Têm origem na parte medial do complexo olivar superior, principalmente núcleo medial do corpo trapezóide. Há fibras cruzadas (mais importantes) e não cruzadas. O principal neurotransmissor parece ser a acetilcolina.

7-b) *Trato Olivo-Coclear Lateral*

As fibras não são mielinizadas, com núcleos pequenos e inervam principalmente as CCI. 90% são ipsilaterais. Os corpos celulares se localizam no complexo olivar superior (principalmente oliva superior lateral), que manda projeções cruzada e não cruzada sobre o órgão de Corti. São mediados por neurotransmissores múltiplos (metencefalina, GABA, acetilcolina) e têm papel desconhecido.

7- c) *Neurotransmissores do Sistema Eferente*

- Excitatórios: - Acetilcolina
 - Opióides endógenos (endorfina, encefalina): aumentam a descarga elétrica sobre as CCI e sobre os neurônios aferentes tipo I.
 - Glutamato: associado à lesão celular da senescência (apoptose/presbiacusia ?).
- Inibitórios: - Dopamina: proteção das CCI e NC VIII em situações de exposição a ruídos intensos.
 - Óxido Nítrico: vasodilatador coclear e libera acetilcolina e glutamato.

7- d) *Ações do Sistema Eferente*

Não são totalmente conhecidas. Algumas delas foram descobertas através de experimentos com animais, entre elas:

- Modular a atividade das CCE: o sistema eferente inibe a contração mecânica das CCE, portando diminui as otoemissões acústicas. Ocorre provavelmente pela liberação de GABA e dopamina e leva à proteção da via auditiva.
- Diminuição do potencial de ação do NC VIII em ambientes silenciosos e aumento do potencial em ambientes ruidosos, aparentemente contribuindo na percepção sonora seletiva para melhorar a discriminação sonora.
- Aumento do microfonismo coclear.
- Diminuição do potencial endococlear.
- Diminuição do potencial de somação.

8- **BIBLIOGRAFIA**

1. Hungria, H. *Otorrinolaringologia*. Oitava edição, 2000, 299-318.
2. Miniti, A; Bento RF; Butugan, O . *Otorrinolaringologia Clínica e Cirúrgica*. Segunda edição, 2000, 77-100.
3. Mills, JH; Adkins. *Anatomy and Physiology of Hearing*. In Bailey, JB *Head and Neck Surgery-Otolaryngology* , 1993, 1441-146.
4. Abbas, PA; Miller, CA. *Physiology of the Auditory System*. In Cummings, *Otolaryngology-Head and Neck Surgery*, 1993, vol 4, 2831-2867.
5. Verchen, S. *Encyclopédie Medico-Chirurgicale Otorrinolaringologiae*, vol 1, 2000. E-20-020A10, E20-022-A-10, E20-030-A-10.
6. Moller, AR. *Physiology of the Ear and the Auditory Nervous System*. In Brackman, *Neurotology*, 19-37.
7. Lopes Filho, O. *Anatomofisiologia Clínica dos Órgãos da Audição*. In Otacílio & Campos, *Tratado de Otorrinolaringologia*, 1994, 481-509.
8. Oliveira, JA. *Fisiologia Clínica da Audição – Cóclea Ativa*. In Otacílio & Campos, *Tratado de Otorrinolaringologia*, 1994, 510-530.
9. Caovilla, HH; Ganança, MM; Munhoz, MSL; Silva MLG. *Audiologia Clínica. Eletrococleografia*. Ed. Atheneu, 2000, Cap 11, 173-177.
10. Kurc, M. *O Amplificador Coclear*. *Arquivos da Fundação Otorrinolaringológica*, 3(2) 1999, 48-56.

11. Frolenkov GI; Atzori A; Kalinec F; Mammano, F; Kachar, B. The Membrane-based Mechanism of Cell Motility in Cochlear Outer Hair Cells. *Molecular Biology of the Cell*, 1998, vol 9, 1961-1968.
12. Hudspeth JA : Hearing. In Kandell ER, Schwartz JH, Jessel TM: Principles of Neural Science; McGraw- Hill, 2000; 590-613.
13. Zenner HP, Plinkert PK: A.C. and D.C. motility of mammalian auditory sensory cells-a new concept in hearing physiology. *Otolaryngol Pol.* 1992;46(4):333-49
14. Agaeva M: Velocity discrimination of auditory image moving in vertical plane. *Hear Res.* 2004 Dec;198(1-2):1-9.

Bruno Peres Paulucci
R1- ORL- HCFMUSP- 2005