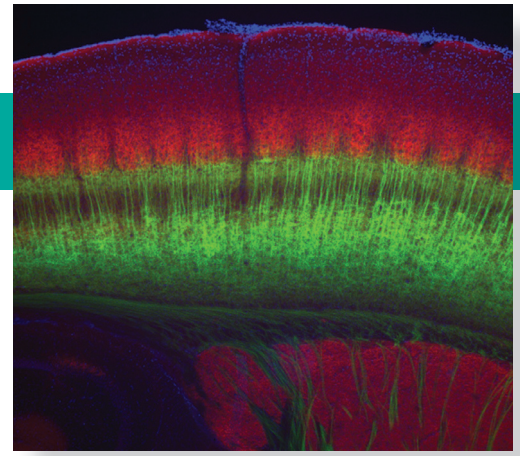


CAPÍTULO 11

Os Sistemas Auditivo e Vestibular



INTRODUÇÃO

A NATUREZA DO SOM

QUADRO 11.1 DE ESPECIAL INTERESSE: Ultrassom e Infrassom

A ESTRUTURA DO SISTEMA AUDITIVO

O OUVIDO MÉDIO

- Componentes do Ouvido Médio
- Amplificação da Força do Som pelos Ossículos
- O Reflexo de Atenuação

O OUVIDO INTERNO

- Anatomia da Cóclea
- Fisiologia da Cóclea

A Resposta da Membrana Basilar ao Som
O Órgão de Corti e as Estruturas Associadas

QUADRO 11.2 DE ESPECIAL INTERESSE: Que os Surdos Ouçam: Implantes Cocleares

A Transdução pelas Células Ciliadas
As Células Ciliadas e os Axônios do Nervo Coclear
A Amplificação pelas Células Ciliadas Externas

QUADRO 11.3 DE ESPECIAL INTERESSE: Audição com Ouvidos Barulhentos

PROCESSOS AUDITIVOS CENTRAIS

- A Anatomia das Vias Auditivas
- Propriedades das Respostas dos Neurônios na Via Auditiva

CODIFICAÇÃO DA INTENSIDADE E DA FREQUÊNCIA DO SOM

- Intensidade do Estímulo
- Frequência do Estímulo, Tonotopia e Sincronia de Fase
 - Tonotopia*
 - Sincronia de Fase*

QUADRO 11.4 A ROTA DA DESCOBERTA: Captura do Ritmo, por Donata Oertel

MECANISMOS DE LOCALIZAÇÃO DO SOM

- A Localização do Som no Plano Horizontal
 - A Sensibilidade dos Neurônios Binauriculares à Localização do Som*
- A Localização do Som no Plano Vertical

CÓRTEX AUDITIVO

- Propriedades das Respostas Neurônias
- QUADRO 11.5 DE ESPECIAL INTERESSE:** Como Funciona o Córtex Auditivo? Pergunte a um Especialista
- Os Efeitos de Lesões e Ablações do Córtex Auditivo

QUADRO 11.6 DE ESPECIAL INTERESSE: Distúrbios Auditivos e Seus Tratamentos

O SISTEMA VESTIBULAR

- O Labirinto Vestibular
- Os Órgãos Otolíticos
- Os Ductos Semicirculares
- Vias Vestibulares Centrais e Reflexos Vestibulares
 - O Reflexo Vestíbulo-Ocular (RVO)*
- Patologia do Sistema Vestibular

CONSIDERAÇÕES FINAIS

INTRODUÇÃO

Neste capítulo, descreveremos dois sistemas sensoriais que têm funções muito diferentes, mas surpreendentes similaridades quanto à estrutura e ao mecanismo: o sentido da **audição** e o sentido do equilíbrio, fornecidos pelo **sistema vestibular**. A audição é uma parte vívida de nossa vida consciente, ao passo que o equilíbrio é algo que nós utilizamos diariamente, mas raramente pensamos a respeito.

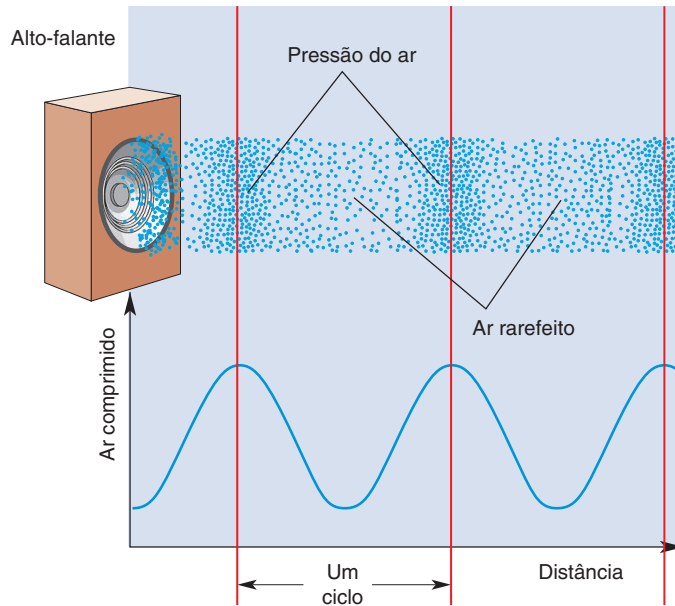
Quando não podemos ver alguma coisa ou alguém, podemos detectar sua presença, identificar a sua origem e até mesmo receber uma mensagem apenas escutando seus sons. Qualquer um que já tenha caminhado por uma floresta em uma área onde existem ursos ou cobras sabe que o som do roçar das folhas pode ser um poderoso estímulo para chamar a atenção. Além da habilidade para detectar e localizar o som, somos capazes, também, de perceber e interpretar suas nuances. Podemos distinguir de imediato o latido de um cão, a voz de um amigo, uma onda do mar quebrando. Como os seres humanos são capazes de produzir uma ampla variedade de sons, bem como de ouvi-los, a linguagem falada e a sua recepção pelo sistema auditivo tornaram-se um meio de comunicação extremamente importante. A audição dos seres humanos tem evoluído além das funções estritamente utilitárias de comunicação e sobrevivência; os músicos, por exemplo, exploram as sensações e emoções provocadas pelo som.

Ao contrário da audição, o sentido do equilíbrio é um processo estritamente pessoal e internalizado. O sistema vestibular informa ao nosso sistema nervoso onde estão nossa cabeça e corpo e como estão se movimentando. Essa informação é utilizada, sem esforço consciente, para controlar as contrações musculares que mantêm o nosso corpo, ou posicionam-no, aonde nós queiramos ficar, a fim de nos orientar quando algo nos desloca e mover nossos olhos para que o mundo visual esteja fixo em nossas retinas, mesmo enquanto nossa cabeça se movimenta.

Neste capítulo, estudaremos os mecanismos que, no ouvido e no encéfalo, fazem a transdução do som do meio ambiente em sinais neurais significativos e dos movimentos de nossa cabeça em informação acerca de onde estamos. Veremos que essas transformações são realizadas em etapas, em vez de todas de uma única vez. No ouvido interno, as respostas neurais são geradas por receptores auditivos, a partir da energia mecânica do som, e pelos receptores vestibulares, a partir das inclinações e rotações da cabeça. Em etapas subsequentes no tronco encefálico e no tálamo, ocorre a integração da sinalização dos receptores antes de alcançar, por fim, os córtices auditivo e vestibular. Ao examinar as propriedades das respostas dos neurônios em vários pontos do sistema, passaremos a compreender a relação entre a atividade neural e a nossa percepção de som e equilíbrio.

A NATUREZA DO SOM

Os sons são variações audíveis na pressão do ar. Quase todas as coisas que possam mover moléculas do ar podem gerar um som, incluindo as pregas vocais da laringe humana, a vibração de uma corda na guitarra e a explosão de fogos de artifício. Quando um objeto se move em uma direção, um trecho de ar é comprimido, aumentando a densidade das moléculas. De maneira recíproca, o ar fica rarefeito (menos denso) quando o objeto se afasta. Isso é particularmente fácil de visualizar no caso de um alto-falante estéreo, no qual um cone de papel ligado a um magneto vibra para dentro e para fora, rarefazendo e comprimindo o ar de forma alternada (Figura 11.1). Essas mudanças na pressão do ar são transmitidas, distanciando-se do alto-falante na velocidade do som, a qual é aproximadamente 343 m/s para o ar à temperatura ambiente.

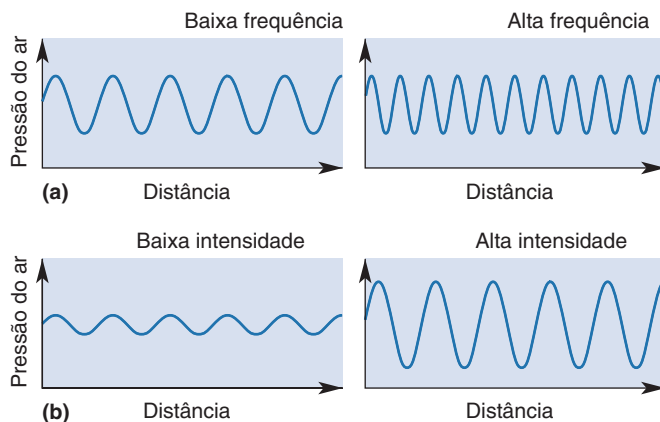


◀ FIGURA 11.1

A produção do som pelas variações na pressão do ar. Quando o cone de papel de um alto-falante é empurrado para fora, ele comprime o ar; quando o cone é puxado para dentro, ele rarefaz o ar. Se os movimentos para dentro e para fora são rítmicos, ocorrerá também uma variação rítmica na pressão do ar, como é mostrado no gráfico. A distância entre os sucessivos trechos de ar comprimido (alta pressão) é um ciclo de som (indicado pelas linhas verticais). A onda sonora propaga-se, distanciando-se do alto-falante na velocidade do som. A linha azul é um gráfico da pressão do ar versus distância.

Muitas fontes de som, como cordas vibrando ou um alto-falante reproduzindo o som de um instrumento de cordas, produzem variações periódicas na pressão do ar. A **frequência** do som é o número de trechos de ar comprimidos ou rarefeitos que passam pelos nossos ouvidos a cada segundo. Um ciclo de som é a distância entre trechos comprimidos sucessivos; a frequência do som, expressa em unidades chamadas de **hertz (Hz)**, é o número de ciclos por segundo. Como a propagação de todas as ondas sonoras ocorre na mesma velocidade, as ondas sonoras de alta frequência têm mais regiões comprimidas e rarefeitas em um determinado espaço do que as ondas de baixa frequência (Figura 11.2a).

Nosso sistema auditivo pode responder a ondas de pressão dentro da faixa detectável de 20 a 20.000 Hz (embora essa faixa audível diminua significativamente com a idade e com a exposição a ruídos, principalmente no limite das



▲ FIGURA 11.2

A frequência e a intensidade das ondas sonoras. Cada gráfico representa a pressão do ar em relação à distância para sons de frequência ou de intensidade constantes. Observe que o eixo de X também representa tempo, já que a velocidade do som é constante. **(a)** Frequência é o número de ondas sonoras por unidade de tempo ou distância. Nós percebemos sons de alta frequência como sons mais agudos. **(b)** Intensidade é a diferença de pressão do ar entre os picos e os vales das ondas sonoras. Nós percebemos sons de alta intensidade como sons de maior volume, ou mais barulhentos.

frequências mais altas). A percepção do som, ou **tom**, como agudo ou grave é determinado pela frequência. Para entender a frequência, considere que uma nota grave (baixa) de um órgão de igreja, capaz de fazer tremer a sala, é de aproximadamente 20 Hz, e uma nota aguda (alta) de um flautim, que nos parece “perfurar os tímpanos”, é de aproximadamente 10.000 Hz. Embora os seres humanos sejam capazes de ouvir uma faixa ampla de frequências, existem ondas sonoras de frequências altas e baixas que nossos ouvidos não conseguem ouvir, assim como existem ondas eletromagnéticas da luz que nossos olhos não podem ver (Quadro 11.1).

Outra importante propriedade de uma onda sonora é a sua **intensidade**, ou amplitude, a qual é a diferença de pressão entre os trechos de ar rarefeitos e comprimidos (Figura 11.2b). A intensidade de som determina o *volume* que nós percebemos; sons altos, ou de maior volume, têm maiores intensidades. A faixa de intensidade para a qual o ouvido humano é sensível é surpreendente: a intensidade do som mais alto, que não lesione nossos ouvidos, é aproximadamente 1 trilhão de vezes maior do que a intensidade do som mais baixo que pode ser ouvido. Se o nosso sistema auditivo fosse um pouco mais sensível, seríamos capazes de ouvir o zumbido constante dos movimentos aleatórios das moléculas do ar.

Na verdade, os sons raramente consistem em ondas sonoras periódicas simples de apenas uma frequência e uma intensidade. É a combinação simultânea de ondas sonoras de distintas frequências e de diferentes intensidades que dá qualidades tonais peculiares aos sons dos diferentes instrumentos musicais e da voz humana.



QUADRO 11.1 DE ESPECIAL INTERESSE

Ultrassom e Infrassom

A maioria das pessoas está familiarizada com o *ultrassom* (som acima do limite de 20 kHz da nossa audição), devido às suas aplicações cotidianas, desde limpadores ultrassônicos até exames médicos de imagens. Muitos animais são capazes de escutar essas altas frequências. Por exemplo, os apitos para cães funcionam porque esses animais podem ouvir até cerca de 45 kHz. Alguns morcegos vocalizam em frequências acima de 100 kHz e podem, portanto, escutar os ecos de seus chamados para localizar objetos (ver Quadro 11.5). Alguns peixes da família das savelhas e dos arenques detectam sons tão agudos quanto 180 kHz, permitindo-os ouvir o ultrassom da ecolocalização gerada pelos golfinhos que são seus predadores. Obviamente, os golfinhos também são capazes de ouvir seus próprios chamados ultrassônicos. Da mesma forma, as mariposas noturnas podem ouvir o ultrassom dos morcegos famintos, o que as permite escaparem de seus predadores.

Infrassom é o som com frequências inferiores às que os seres humanos podem ouvir, abaixo de aproximadamente 20 Hz. Alguns animais podem ouvir frequências infrassônicas; um exemplo é o elefante, que pode detectar tons de 15 Hz, inaudíveis pelos seres humanos. As baleias produzem sons de baixa frequência, que são considerados um meio de comunicação para distâncias de muitos quilômetros. Vibrações de baixa frequência também são produzidas pelo subsolo e acredita-se que alguns animais possam sentir um terremoto iminente por ouvir esses sons.

Embora comumente não possamos ouvir frequências muito baixas com nossos ouvidos, elas estão presentes em nosso meio e podemos senti-las algumas vezes como vibrações com o nosso sistema somatossensorial (ver Capítulo 12). O infrassom é produzido por aparelhos, como condicionadores de ar, aquecedores de água, aeronaves e automóveis, podendo provocar efeitos subconscientes desagradáveis. Ainda que o infrassom intenso dessas máquinas não ocasione perda de audição, ele pode causar tontura, náusea e cefaleia. Muitos carros produzem som de baixa frequência em rodovias de alta velocidade, deixando pessoas sensíveis com cinetose, doença do movimento. Em níveis muito altos, o som de baixa frequência pode produzir ressonâncias nas cavidades corporais, como o tórax e o estômago, o que pode prejudicar órgãos internos.

Além dos equipamentos mecânicos, nosso corpo também gera som de baixa frequência inaudível. Quando os músculos mudam seu comprimento, cada fibra vibra, produzindo som de baixa intensidade à aproximadamente 25 Hz. Apesar de, em geral, não podermos ouvir esses sons, você pode demonstrá-los para si, colocando cuidadosamente seus polegares sobre seus ouvidos e cerrando os punhos de cada mão. À medida que você for fechando a mão, poderá ouvir um ressoo baixo, produzido pela contração dos músculos de seu antebraço. Outros músculos, incluindo o seu coração, produzem sons inaudíveis em frequências próximas a 20 Hz.

A ESTRUTURA DO SISTEMA AUDITIVO

Antes de estudarmos como as variações na pressão do ar são traduzidas em atividade neural, examinaremos rapidamente a estrutura do sistema auditivo. Os componentes do ouvido (ou orelha) são mostrados na Figura 11.3. A porção visível do ouvido consiste basicamente em cartilagem coberta por pele, formando um tipo de funil, chamado de **pavilhão** do ouvido, que permite capturar o som oriundo de uma extensa área. A forma do pavilhão nos torna mais sensíveis aos sons que chegam de frente do que de trás. As eminências e depressões do pavilhão assumem um papel na localização dos sons, como discutiremos mais adiante neste capítulo. Nos seres humanos, o pavilhão tem uma posição mais ou menos fixa, mas os animais, como gatos e cavalos, possuem controle muscular considerável sobre a posição de seu pavilhão e podem orientá-lo em direção a uma fonte de som.

A entrada para o ouvido interno (ou orelha interna) é chamada de **meato acústico externo** e estende-se cerca de 2,5 cm para o lado interno do crânio até terminar na **membrana timpânica**, também conhecida como *tímpano*. Conectada à superfície medial da membrana timpânica, está uma série de ossos, chamados de **ossículos** (do latim para “pequenos ossos”; os ossículos são, de fato, os menores ossos do corpo). Localizados em uma pequena câmara preenchida de ar, os ossículos transferem os movimentos da membrana timpânica para uma segunda membrana que cobre um orifício no osso do crânio, chamado de **janela oval**. Atrás da janela oval, está a **cóclea** preenchida por fluido, a qual contém o mecanismo que transforma o movimento físico da membrana da janela oval em uma resposta neural. Assim, os primeiros estágios da via auditiva seguem basicamente uma sequência como esta:

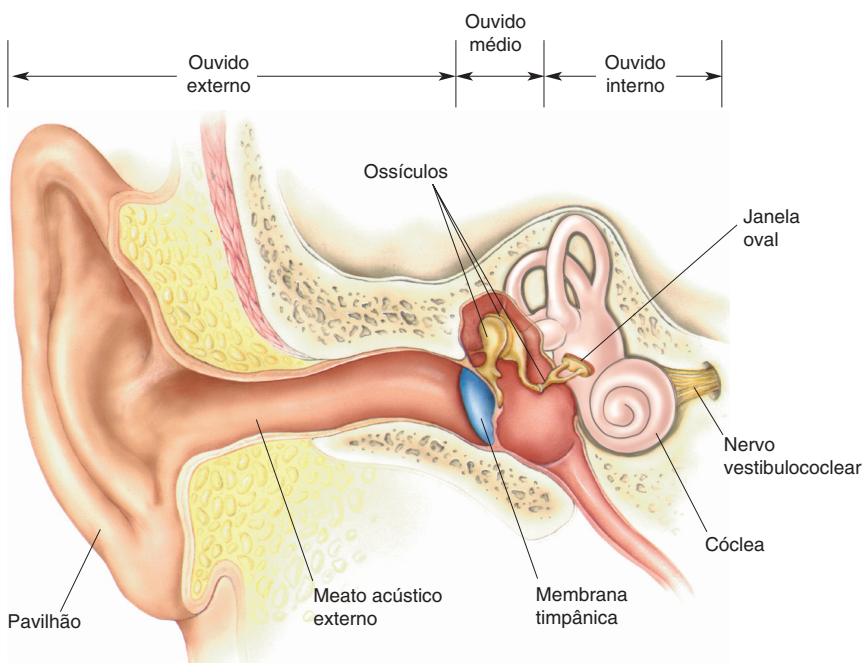
A onda sonora move a membrana timpânica. →

A membrana timpânica move os ossículos. →

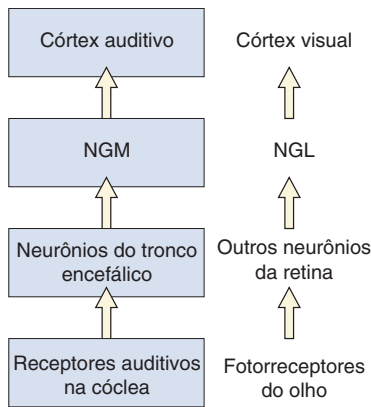
Os ossículos movem a membrana da janela oval. →

O movimento da janela oval move o fluido da cóclea. →

O movimento do fluido na cóclea causa uma resposta nos neurônios sensoriais.



◀ FIGURA 11.3
Os ouvidos externo, médio e interno.



▲ FIGURA 11.4
Comparação entre as vias auditiva e visual. A partir dos receptores sensoriais, ambos os sistemas possuem estágios de integração no início da via, um núcleo de retransmissão talâmico e uma projeção ao córtex sensorial.

O pavilhão e todas as estruturas mais internas são consideradas componentes do ouvido, o qual é, convencionalmente, constituído por três principais divisões. As estruturas do pavilhão até a membrana timpânica constituem o **ouvido externo**, a membrana timpânica e os ossículos constituem o **ouvido médio**, e a estrutura medial à janela oval é o **ouvido interno**.

Uma vez que a resposta neural ao som é gerada no ouvido interno, o sinal é transferido para uma série de núcleos no tronco encefálico, onde é processado. A eferência desses núcleos é enviada a um núcleo de retransmissão no tálamo, o **núcleo geniculado medial (NGM)**. Por fim, o NGM projeta-se ao **córtex auditivo primário**, ou **A1**, localizado no lobo temporal. Sob um aspecto, a via auditiva é mais complexa do que a via visual, pois existem mais etapas intermediárias entre os receptores sensoriais e o córtex. Entretanto, os sistemas possuem componentes análogos. Cada um inicia com receptores sensoriais que fazem conexões nas etapas iniciais de integração sináptica (na retina, para a visão, e no tronco encefálico, para a audição), seguindo, assim, a um núcleo de retransmissão talâmico e, então, ao córtex sensorial (Figura 11.4).

O OUVIDO MÉDIO

O ouvido externo direciona o som ao ouvido médio, uma cavidade preenchida com ar, contendo os primeiros elementos que vibram em resposta ao som. No ouvido médio, as variações na pressão do ar são convertidas em movimentos dos ossículos. Nesta seção, exploraremos como o ouvido médio realiza uma transformação essencial da energia sonora.

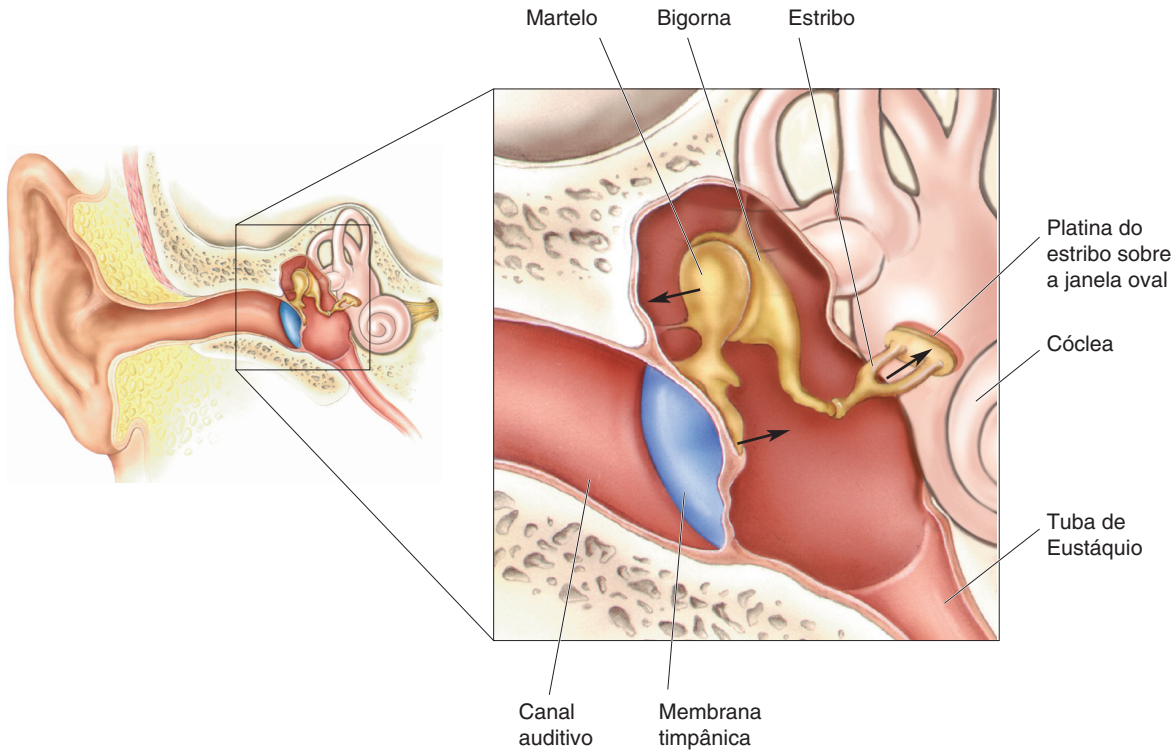
Componentes do Ouvido Médio

As estruturas do ouvido médio são a membrana timpânica, os ossículos e dois músculos pequenos que se ligam aos ossículos. A membrana timpânica tem um formato levemente cônico, com a ponta do cone estendendo-se para dentro da cavidade do ouvido médio. Existem três ossículos, cada um denominado de acordo com um objeto com que se assemelha superficialmente (Figura 11.5). O ossículo ligado à membrana timpânica é o *martelo* (*malleus*), o qual forma uma conexão rígida com a *bigorna* (*incus*). A bigorna forma uma conexão flexível com o *estribo* (*stapes*). A porção basal achatada do estribo, a *platina*, move-se para dentro e para fora, como um pistão, na janela oval. Os movimentos da platina transmitem as vibrações sonoras aos fluidos da cóclea no ouvido interno.

O ar no ouvido médio está em continuidade com o ar nas cavidades nasais através da **tuba** (ou trompa) **de Eustáquio**, embora este tubo esteja normalmente fechado por uma válvula. Quando você está em um avião ascendendo ou em um carro seguindo para o alto de uma montanha, a pressão do ar ambiente diminui. Contudo, enquanto a válvula na tuba de Eustáquio estiver fechada, o ar no ouvido médio permanece na pressão do ar antes de você começar a subir. Pelo fato de a pressão no interior do ouvido médio estar mais alta do que a pressão do ar no exterior, a membrana timpânica protraí, e você sente uma pressão desagradável ou dor no ouvido. Bocejo ou deglutição abrem a tuba de Eustáquio e podem igualar a pressão do ar do ouvido médio à pressão do ar do ambiente, aliviando, assim, a dor. O oposto pode acontecer à medida que você estiver descendo. A pressão do ar exterior será, então, mais alta do que a pressão interna do ouvido médio e a abertura da tuba de Eustáquio poderá, novamente, aliviar o desconforto que você pode sentir.

Amplificação da Força do Som pelos Ossículos

As ondas sonoras movem a membrana timpânica, e os ossículos movem a membrana da janela oval. Por que o ouvido não está arranjado de maneira que



▲ FIGURA 11.5

O ouvido médio. Como as setas indicam, quando a pressão do ar empurra a membrana timpânica, a base do martelo é empurrada para dentro, e o efeito alavanca, realizado pelos ossículos, faz a platina do estribo empurrar a janela oval para dentro. A pressão que empurra a janela oval é maior do que sobre a membrana timpânica, em parte porque a área de superfície da platina do estribo é menor do que a área de superfície da membrana timpânica.

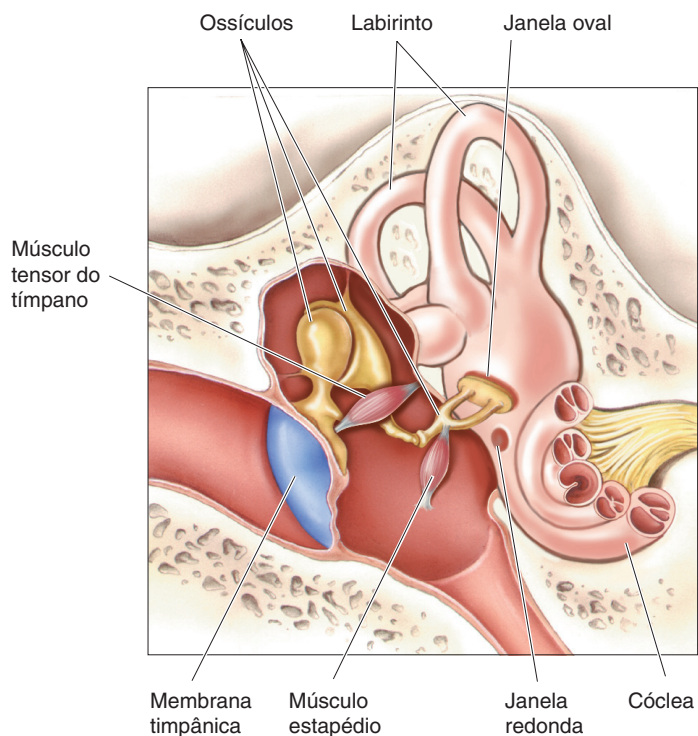
as ondas sonoras movam diretamente a membrana da janela oval? O problema é que a cóclea está preenchida com fluido, e não com ar. Se as ondas sonoras colidissem diretamente sobre a janela oval, a membrana mal se moveria, e quase toda a energia sonora, exceto 0,1%, seria refletida devida à pressão que o fluido coclear exerce contra a janela oval. Se você alguma vez notou quão silencioso é sob a água, teria uma boa ideia de como a água reflete o som vindo de cima. O fluido no ouvido interno resiste muito mais ao movimento do que o ar (i.e., o fluido tem maior inércia), de modo que é necessária uma pressão maior para vibrar o fluido do que vibrar o ar. Os ossículos fornecem essa indispensável amplificação da pressão.

Para compreender o processo, consideremos a definição de pressão. A pressão sobre uma membrana é definida como a força que lhe é imposta dividida pela sua área de superfície. A pressão na janela oval torna-se maior do que a pressão na membrana timpânica se (1) a força sobre a membrana da janela oval for maior do que sobre a membrana timpânica ou se (2) a área de superfície da janela oval for menor do que a área da membrana timpânica. O ouvido médio utiliza ambos os mecanismos. Ele aumenta a pressão na janela oval pela alteração tanto da força como da área da superfície. A força na janela oval é maior porque os ossículos atuam como alavancas. O som causa grandes movimentos da membrana timpânica, os quais são transformados em vibrações menores, porém mais fortes, da janela oval. Além disso, a área de superfície da janela oval é muito menor do que a da membrana timpânica. Esses fatores combinados tornam a pressão sobre a janela oval cerca de 20 vezes maior do que sobre a membrana timpânica, e esse aumento é suficiente para mover o fluido no ouvido interno.

O Reflexo de Atenuação

Os dois músculos ligados aos ossículos têm um efeito significativo sobre a transmissão do som ao ouvido interno. O *músculo tensor do tímpano* está ancorado por uma extremidade ao osso da cavidade do ouvido médio e, pela outra extremidade, está ligado ao martelo (Figura 11.6). O *músculo estapédio* também se estende desde o ponto de sua fixação no osso até onde se liga ao estribo. Quando esses músculos se contraem, a cadeia de ossículos torna-se muito mais rígida e a condução do som ao ouvido interno fica muito diminuída. O início de um som barulhento dispara uma resposta neural que faz esses músculos se contraírem, uma resposta chamada de **reflexo de atenuação**. A atenuação do som é muito maior para frequências baixas do que para frequências altas.

Uma série de funções tem sido proposta para esse reflexo. Uma função pode ser a de adaptar o ouvido ao som contínuo de alta intensidade. Os sons de maior volume, que de outro modo saturariam a resposta dos receptores no ouvido interno, podem ser reduzidos a um nível de baixa saturação pelo reflexo de atenuação, aumentando, assim, a faixa dinâmica em que podemos escutar. O reflexo de atenuação também protege o ouvido interno de sons barulhentos que poderiam o danificar. Infelizmente, o reflexo tem um retardo de 50 a 100 ms em relação ao momento em que o som alcança o ouvido, não oferecendo, assim, muita proteção aos sons repentinos muito intensos; o dano já pode ter ocorrido quando os músculos se contraírem. Essa é a razão pela qual, apesar dos melhores esforços de seu reflexo de atenuação, uma forte explosão ainda pode danificar a sua cóclea. Como o reflexo de atenuação suprime mais as frequências baixas do que as altas, isso facilita o discernimento dos sons de alta frequência em um ambiente repleto de ruídos de baixa frequência. Essa capacidade nos permite compreender a fala mais facilmente em um ambiente barulhento do que seríamos capazes sem o reflexo. Considera-se que o reflexo de atenuação também está ativado quando falamos, de modo que não ouvimos a nossa própria voz tão alta quanto ouviríamos sem esse reflexo.



► FIGURA 11.6

Os ouvidos médio e interno. O músculo estapédio e o tensor do tímpano estão ligados por uma extremidade à parede do ouvido médio e, pela outra, aos ossículos.

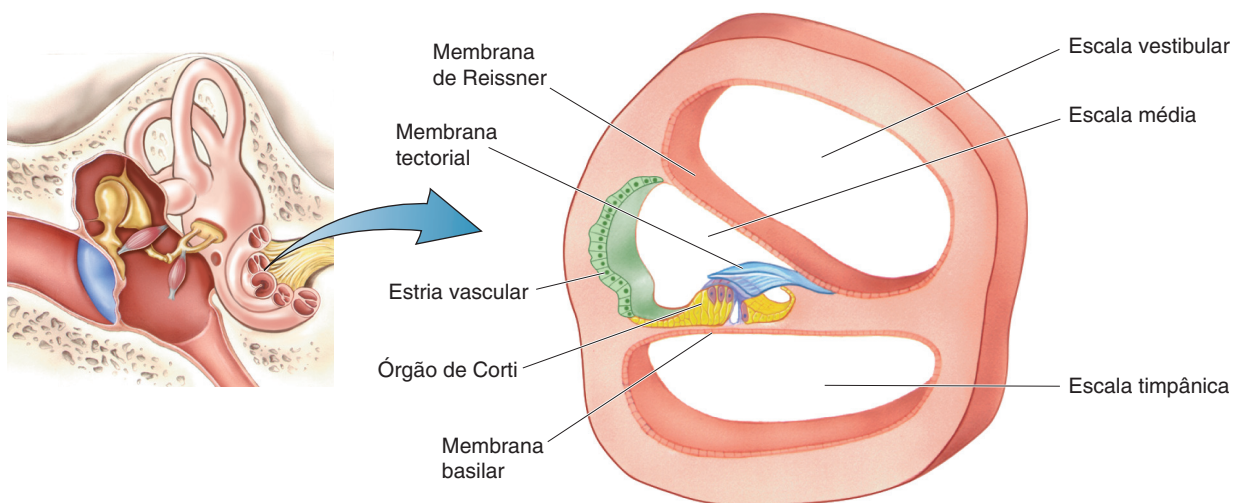
O OUVIDO INTERNO

Embora considerado como parte do ouvido, nem todo o ouvido interno está relacionado com a audição. O ouvido interno é constituído pela cóclea, que é parte do sistema auditivo, e pelo labirinto, que não faz parte desse sistema. O labirinto é uma parte importante do *sistema vestibular*, o qual auxilia a manter o equilíbrio corporal. O sistema vestibular será discutido mais adiante neste capítulo. Agora, estamos interessados somente na cóclea e no papel que esta assume na transformação do som em um sinal neural.

Anatomia da Cóclea

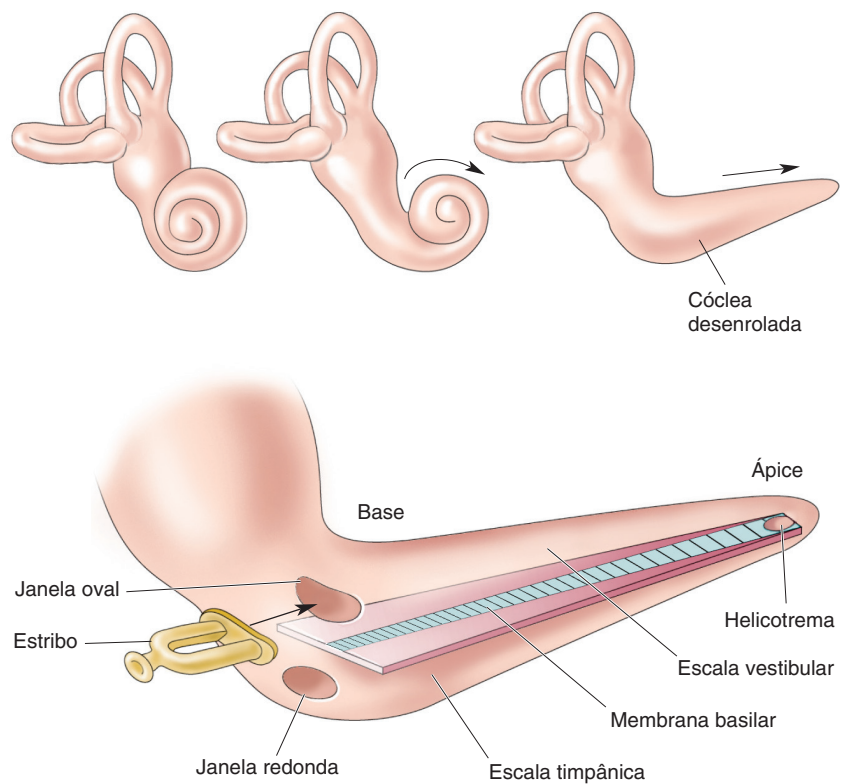
A cóclea (do latim para “caracol”) tem uma forma em espiral que lembra uma concha de caracol. A Figura 11.6 mostra a cóclea seccionada ao meio. A estrutura da cóclea pode ser representada por um canudinho de beber enrolado por duas voltas e meia a três voltas ao redor da ponta de um lápis. Na cóclea, o tubo oco (representado pelo canudo) tem paredes constituídas por osso. O pilar central da cóclea (representado pela ponta do lápis) é uma estrutura óssea cônica. As dimensões reais são muito menores do que o modelo canudo e lápis; o tubo oco da cóclea tem aproximadamente 32 mm de comprimento e 2 mm de diâmetro. A cóclea humana enrolada é aproximadamente do tamanho de uma ervilha. Na base da cóclea, existem dois orifícios cobertos por membrana: a janela oval, a qual vimos que está abaixo da platina do estribo, e a **janela redonda**.

Com a cóclea cortada em secção transversal, podemos ver que o tubo está dividido em três câmaras preenchidas por fluido: a *escala vestibular*, a *escala média* e a *escala timpânica* (Figura 11.7). As três escalas se dispõem ao redor da porção interna da cóclea como uma escada em espiral. A *membrana de Reissner* separa a escala vestibular da escala média, e a **membrana basilar** separa a escala timpânica da escala média. Apoiado na membrana basilar está o **órgão de Corti**, o qual contém as células receptoras auditivas; suspensa sobre esse órgão está a **membrana tectorial**. No ápice da cóclea, a escala média está fechada, e a escala timpânica tem continuidade com a escala vestibular através de um orifício nas



▲ FIGURA 11.7

As três escalas da cóclea. Vista em secção transversal, a cóclea contém três pequenas câmaras paralelas. Essas câmaras, as escalas, são separadas pela membrana de Reissner e pela membrana basilar. O órgão de Corti, que contém os receptores auditivos, está situado sobre a membrana basilar e coberto pela membrana tectorial.



▲ FIGURA 11.8

A membrana basilar em uma cóclea desenrolada. Embora a cóclea se estreite a partir da base em direção ao ápice, a membrana basilar alarga-se nesse mesmo sentido. Observe que a membrana basilar é apenas a faixa estreita em azul. O helicotrema é um orifício no ápice da membrana basilar, que conecta a escala vestibular à escala timpânica.

membranas, chamado de *helicotrema* (Figura 11.8). Na base da cóclea, encontra-se a janela oval, na escala vestibular, e a janela redonda, na escala timpânica.

O fluido na escala vestibular e na escala timpânica, chamado de **perilinf**a, tem uma constituição iônica similar à do líquido cefalorraquidiano: concentrações relativamente baixas de K^+ (7 mM) e altas de Na^+ (140 mM). A escala média está preenchida pela **endolinf**a, que é um líquido extracelular incomum, pois possui concentrações iônicas similares às do líquido intracelular, com alta concentração de K^+ (150 mM) e baixa de Na^+ (1 mM). Essa diferença na concentração iônica é gerada por processos de transporte ativo que ocorrem na **estria vascular**, o endotélio que recobre a parede da escala média em contato com a endolinf (Figura 11.7). A estria vascular reabsorve sódio da endolinf e secreta potássio para ela. Devido às diferenças de concentração iônica e à permeabilidade da membrana de Reissner, a endolinf tem um potencial elétrico que é aproximadamente 80 mV mais positivo que o da perilinf; isso é chamado de **potencial endococlear**. Veremos que o potencial endococlear é importante, pois aumenta a transdução auditiva.

Fisiologia da Cóclea

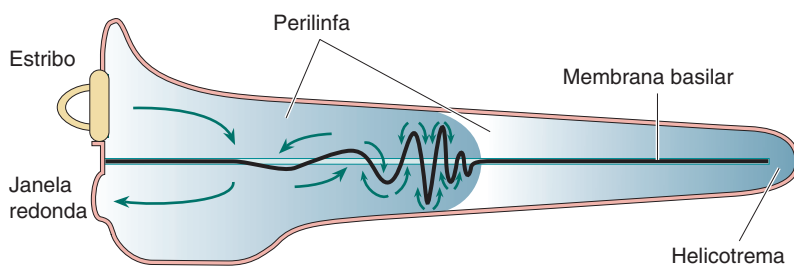
Apesar de sua complexidade estrutural, o funcionamento básico da cóclea é consideravelmente simples. Observe a Figura 11.8 e imagine o que acontece quando os ossículos movem a membrana que cobre a janela oval. Eles funcionam como um pequeno pistão. O movimento da janela oval para dentro empurra a perilinf na escala vestibular. Se a membrana no interior da cóclea

fosse completamente rígida, o aumento da pressão do fluido na janela oval subiria pela escala vestibular, passaria pelo helicotrema e desceria pela escala timpânica até a janela redonda. Como a pressão do fluido não tem nenhum outro lugar para escapar, a membrana da janela redonda deve se abaular para fora em resposta ao movimento da membrana da janela oval para o interior da cóclea. Qualquer movimento da janela oval deve ser acompanhado por um movimento complementar da janela redonda. Esse movimento deve ocorrer pelo fato de a cóclea estar preenchida por um fluido incompressível, mantido em um compartimento sólido ósseo. A consequência da pressão sobre a janela oval é similar a uma pressão sobre uma extremidade de um balão tubular contendo água: a outra extremidade se expandirá para fora.

Essa simples descrição dos eventos na cóclea fica complicada por um fator adicional: algumas estruturas internas da cóclea não são rígidas. Como é o caso da mais importante dessas estruturas, a membrana basilar, que é flexível e se movimenta em resposta ao som.

A Resposta da Membrana Basilar ao Som. A membrana basilar tem duas propriedades estruturais que determinam a maneira como ela responde ao som. Primeiro, a membrana é cerca de cinco vezes mais larga no ápice do que na base. Segundo, a rigidez da membrana diminui da base em direção ao ápice, com a base sendo aproximadamente 100 vezes mais rígida. Imagine-a como uma nadadeira (pé-de-pato) utilizada na natação, com uma base estreita e rígida e um ápice amplo e flexível. Quando o som empurra a platina do estribo sobre a janela oval, a perilinfa desloca-se dentro da escala vestibular, e, como a membrana de Reissner é muito flexível, a endolinfa desloca-se na escala média. O som também puxa a platina, invertendo o gradiente de pressão e provocando um movimento contínuo de puxa e empurra da platina, como um pequeno pistão.

Devemos muito de nossa compreensão sobre a resposta da membrana basilar à pesquisa do biofísico húngaro-americano Georg von Békésy. Von Békésy estabeleceu que o movimento da endolinfa faz a membrana basilar se movimentar próxima à sua base, iniciando a propagação de uma onda em direção ao ápice. A onda que percorre a membrana basilar se assemelha à onda que percorre uma corda quando você a segura com a mão por uma extremidade e a sacode (Figura 11.9). A distância que a onda percorre na membrana basilar depende da frequência do som. Se a frequência for alta, a base da membrana, mais rígida, vibrará mais, dissipando a maior parte da energia, e a onda não se

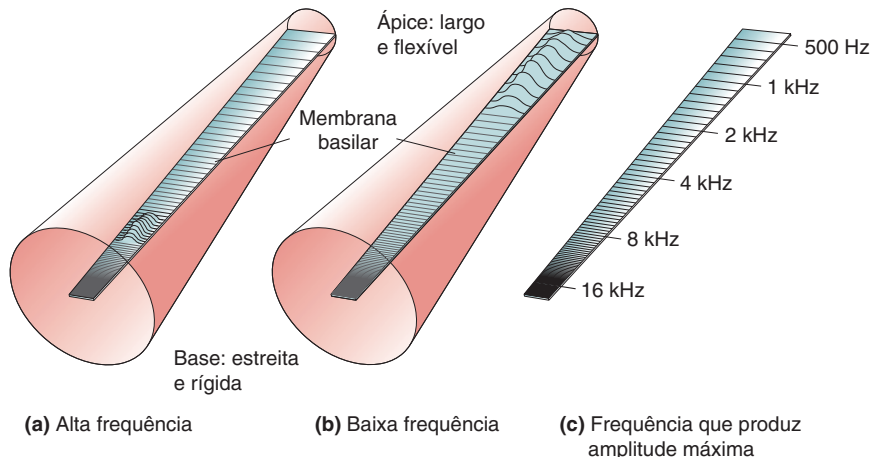


▲ FIGURA 11.9

Propagação de uma onda na membrana basilar. À medida que o estribo se move para dentro e para fora, ele faz a perilinfa fluir, como indicado pelas setas. Isso gera uma onda que se propaga na membrana basilar. (O tamanho da onda está aumentado cerca de 1 milhão de vezes nesta ilustração.) Na frequência de 3.000 Hz, o movimento do fluido e da membrana terminam de forma abrupta, aproximadamente no meio do trajeto entre a base e o ápice. Observe que a escala média não está ilustrada aqui. (Fonte: adaptada de Nobili, Mammano e Ashmore, 1998, Fig. 1.)

► FIGURA 11.10

A resposta da membrana basilar ao som. A cóclea está mostrada desenrolada. **(a)** Os sons de alta frequência produzem a propagação de uma onda, a qual se dissipa próxima à base estreita e rígida da membrana basilar. **(b)** Os sons de baixa frequência produzem uma onda que se propaga por toda a membrana basilar até o seu ápice, antes de se dissipar. (A deformação da membrana basilar está exagerada para fins de ilustração.) **(c)** Existe um código de localização na membrana basilar para a frequência que produz a deflexão de amplitude máxima.



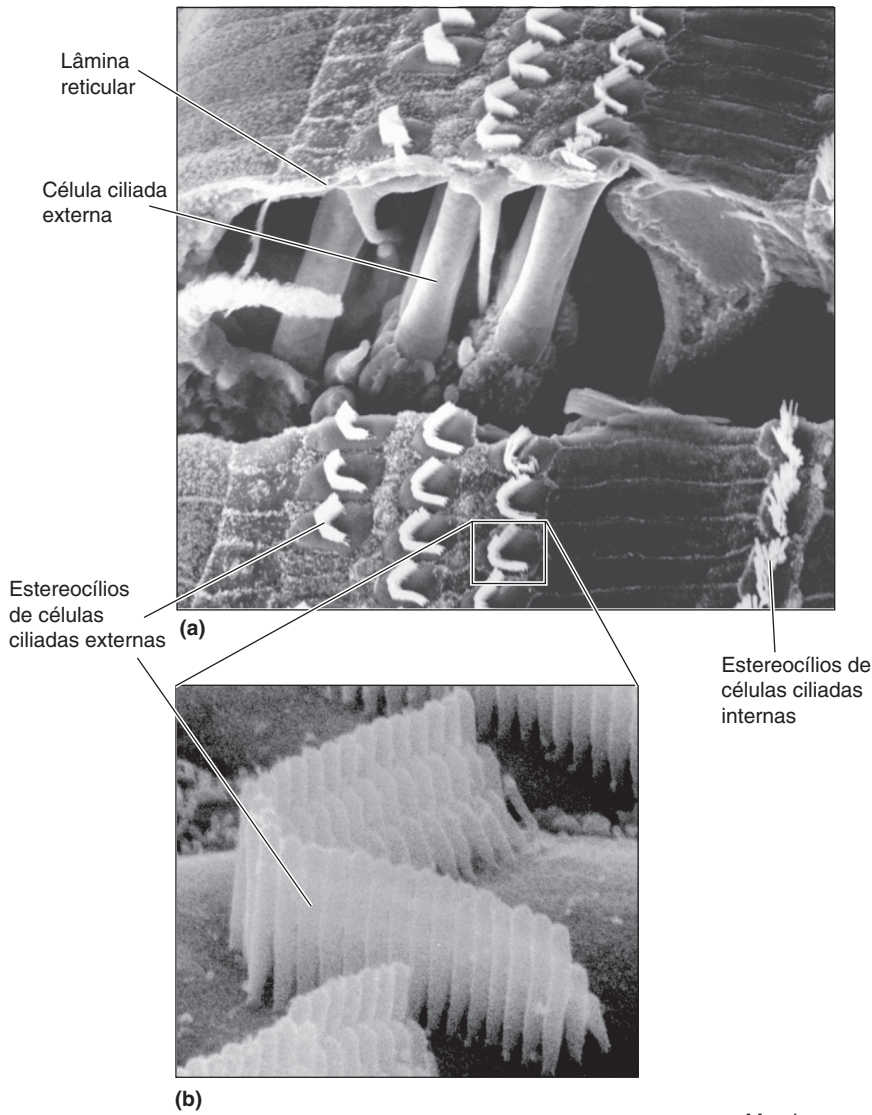
propagará muito mais (Figura 11.10a). Sons de baixa frequência, contudo, geram ondas que se propagarão por toda a membrana até o seu ápice flexível, antes que a maior parte da energia tenha se dissipado (Figura 11.10b). A resposta da membrana basilar estabelece um *código de localização*, pelo qual diferentes posições da membrana estão deformadas ao máximo para as diferentes frequências de som (Figura 11.10c). A organização sistemática de frequências características em uma estrutura auditiva é denominada **tonotopia**, análoga à retinotopia no sistema visual. Mapas tonotópicos existem na membrana basilar, em cada um dos núcleos de retransmissão auditivos, no NGM e no córtex auditivo.

Como veremos, as diferenças na propagação das ondas produzidas pelas diferentes frequências sonoras são responsáveis pelo código neural do tom.

O Órgão de Corti e as Estruturas Associadas. Tudo que discutimos até aqui envolve as transformações mecânicas da energia sonora que ocorrem nos ouvidos médio e interno. Agora, passaremos à parte do sistema em que, pela primeira vez, os neurônios estão envolvidos. As células receptoras auditivas, as quais convertem a energia mecânica em uma alteração na polarização da membrana, estão localizadas no órgão de Corti (assim denominado devido ao nome do anatomista italiano que primeiro o identificou). O órgão de Corti é constituído por células ciliadas, pelos pilares de Corti e por várias células de sustentação.

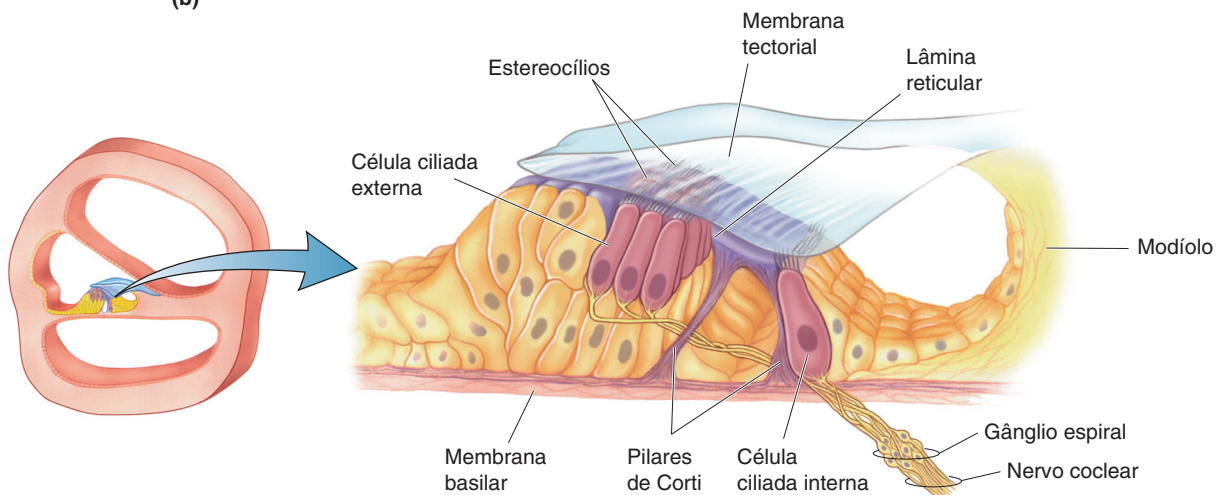
Os receptores auditivos são chamados de **células ciliadas**, uma vez que cada uma possui aproximadamente de 10 a 300 **estereocílios** (microvilosidades rígidas que lembram cílios) que se projetam de sua porção apical. As células ciliadas não são neurônios. Elas não possuem axônio e, nos mamíferos, não geram potenciais de ação. As células ciliadas são, de fato, células epiteliais especializadas. As células ciliadas e os estereocílios são mostrados na Figura 11.11 vistos em microscopia eletrônica de varredura. O evento crítico na transdução do som em um sinal neural é a inclinação dos estereocílios. Por essa razão, examinaremos o órgão de Corti em mais detalhes para ver como o movimento da membrana basilar leva à inclinação dos estereocílios.

As células ciliadas estão fixas entre a membrana basilar e uma fina lâmina de tecido, chamada de *lâmina reticular* (Figura 11.12). Os *pilares de Corti* estendem-se entre essas duas membranas e fornecem sustentação estrutural. As células ciliadas localizadas entre o modíolo e os pilares de Corti são chamadas de **células ciliadas internas** (cerca de 4.500 dispostas em uma única fileira), e as células dispostas mais externamente aos pilares de Corti são chamadas de **células ciliadas externas** (em seres humanos, existem aproximadamente entre 12.000 e 20.000, dispostas em três fileiras). Os estereocílios estendem-se do limite apical das células ciliadas, para acima da lâmina reticular, no interior



◀ FIGURA 11.11

Células ciliadas visualizadas por meio de microscopia eletrônica de varredura. (a) As células ciliadas e os seus estereocílios. (b) Uma visão com maior resolução dos estereocílios em uma célula ciliada externa. Os estereocílios possuem aproximadamente 5 μm de comprimento. (Fonte: cortesia de I. Hunter-Duvar e R. Harrison, Hospital para Crianças Doentes de Toronto, Ontario, Canadá.)



▲ FIGURA 11.12

O órgão de Corti. A membrana basilar sustenta o tecido que inclui as células ciliadas internas e externas e os pilares de Corti. A membrana tectorial estende-se do modiolo ósseo para cobrir as pontas dos estereocílios que se projetam da porção apical das células ciliadas.



QUADRO 11.2 DE ESPECIAL INTERESSE

Que os Surdos Ouçam: Implantes Cocleares

A lesão ou perda das células ciliadas é a causa mais comum da surdez humana (Quadro 11.6). Na maioria dos casos, o nervo coclear permanece intacto, tornando possível recuperar alguma audição com um *implante coclear*, isto é, uma cóclea artificial eletrônica. A origem desta tecnologia pode ser rastreada até dois séculos atrás, no trabalho pioneiro do físico italiano Alessandro Volta (em cuja memória foi dado o nome *volt* à unidade elétrica). Em 1800, logo após ter inventado a bateria, Volta inseriu, por brincadeira (alguns diriam por tolice), os dois contatos de uma bateria de 50 volts em seus ouvidos. Eis como descreveu o resultado:

No momento em que o circuito se fechou, recebi um choque na cabeça e, alguns momentos depois, eu comecei a ouvir um som, ou mais como um ruído, nos ouvidos, os quais eu não pude definir bem: foi um tipo de estalo com colisões, como se alguma cola ou uma substância espessa estivesse borbulhando... A sensação desagradável, que acredito ser perigosa devido ao choque no cérebro, me impediu de repetir esse experimento....¹

Advertimos enfaticamente a vocês para que *não* tentem isso em casa.

A técnica de estimular eletricamente os ouvidos tem melhorado consideravelmente desde o experimento singular de Volta. De fato, atualmente os sistemas de implantes cocleares têm revolucionado o tratamento de lesão do ouvido interno para muitas pessoas. A maior parte do sistema é, na verdade, externa ao corpo (Figura A). O sistema consiste em um micro-

fone externo à cabeça, que recebe o som e o converte em um sinal elétrico. Esse sinal é enviado a um processador digital com bateria. Um pequeno rádio transmissor colocado sobre o couro cabeludo transmite o código digital a um receptor implantado cirurgicamente abaixo da pele, sobre o osso mastoide, atrás da orelha. O transmissor e o receptor são próximos entre si com magnetos, sem fios penetrando a pele.

O receptor traduz o código em uma série de impulsos elétricos que envia ao implante coclear – um feixe de fios muito finos e flexíveis que foram inseridos por um pequeno buraco na cóclea (Figura B). O aparato de eletrodos cocleares possui de 8 a 22 sítios de estimulação que o permite ativar o nervo coclear em vários pontos ao longo da cóclea, desde a sua base até o ápice. A característica mais engenhosa do implante coclear é que ele aproveita a vantagem do arranjo tonotópico dos axônios do nervo coclear; a estimulação próxima à base da cóclea gera uma percepção de sons de alta frequência, ao passo que a estimulação em direção ao ápice causa sons de baixa frequência.

Em 2012, havia mais de 340 mil usuários de implantes cocleares no mundo, e a popularidade desses mecanismos segue crescendo. Somente nos Estados Unidos, cerca de 38 mil crianças possuem implantes. Infelizmente, eles são muito caros.

Os implantes cocleares podem fornecer uma capacidade auditiva extraordinária para muitas pessoas que eram surdas. Com alguns meses de treino, as pessoas podem adquirir uma compreensão notavelmente boa da conversação, até mesmo quando estiverem ouvindo em um telefone. A maioria consegue compreender mais de 90% das palavras faladas, quando estiver ouvindo em uma sala sem ruídos. O sucesso dos implantes é muito variável por razões, muitas vezes, pouco cla-

¹Extraído de Zeng F-G. 2004. Trends in cochlear implants. *Trends in Amplification*, 8:1-34.

da endolinfa, mantendo suas extremidades distais na substância gelatinosa da membrana tectorial (células ciliadas externas) ou logo abaixo da membrana tectorial (células ciliadas internas). Para guardar corretamente em sua memória as membranas internas do órgão de Corti, lembre-se que a *basilar* está na *base* do órgão de Corti, a *tectorial* forma um *teto* sobre a estrutura e a *reticular* está no *meio*, apoiada sobre as células ciliadas.

As células ciliadas fazem sinapses com neurônios cujos corpos celulares estão no **gânglio espiral**, dentro do modíolo. As células do gânglio espiral são bipolares, com os neuritos estendendo-se para as porções lateral e basal das células ciliadas, onde estabelecem conexões sinápticas com as células ciliadas. Os axônios do gânglio espiral entram no *nervo coclear*, um **ramo do nervo vestibulococlear** (VIII nervo craniano), que se projeta aos núcleos cocleares no bulbo. É possível tratar certas formas de surdez com a utilização de mecanismos eletrônicos que, sem passar pelo ouvido médio e pelas células ciliadas, ativam diretamente os axônios do nervo coclear (Quadro 11.2).

A Transdução pelas Células Ciliadas. Quando a membrana basilar se move em resposta a um movimento do estribo, toda a estrutura que sustenta as células ciliadas se movimenta, pois a membrana basilar, os pilares de Corti, a lâmina reticular e as células ciliadas estão rigidamente conectadas entre si.

ras. Os pesquisadores estão trabalhando intensamente para melhorar a tecnologia dos implantes cocleares, para reduzir seu tamanho e para determinar a melhor maneira de treinar o seu uso pelos pacientes.

Os melhores candidatos para os implantes cocleares são as crianças menores (com ótimos resultados para crianças com apenas um 1 ano de idade), como também para crianças maiores ou adultos cuja surdez foi adquirida após terem aprendido a falar. Por outro lado, para os adultos cuja surdez precedeu a aprendizagem da fala, os implantes cocleares pa-

recem fornecer apenas uma percepção grosseira dos sons. Parece que o sistema auditivo, como os demais sistemas sensoriais no cérebro, necessita experimentar aferências normais nos primeiros anos de vida para o seu desenvolvimento apropriado. Se for privado da exposição aos sons em uma etapa precoce da vida, o sistema auditivo nunca desenvolverá seu funcionamento de forma completamente normal, mesmo se a audição for recuperada mais tarde. O conceito de períodos críticos no desenvolvimento encefálico está descrito no Capítulo 23.

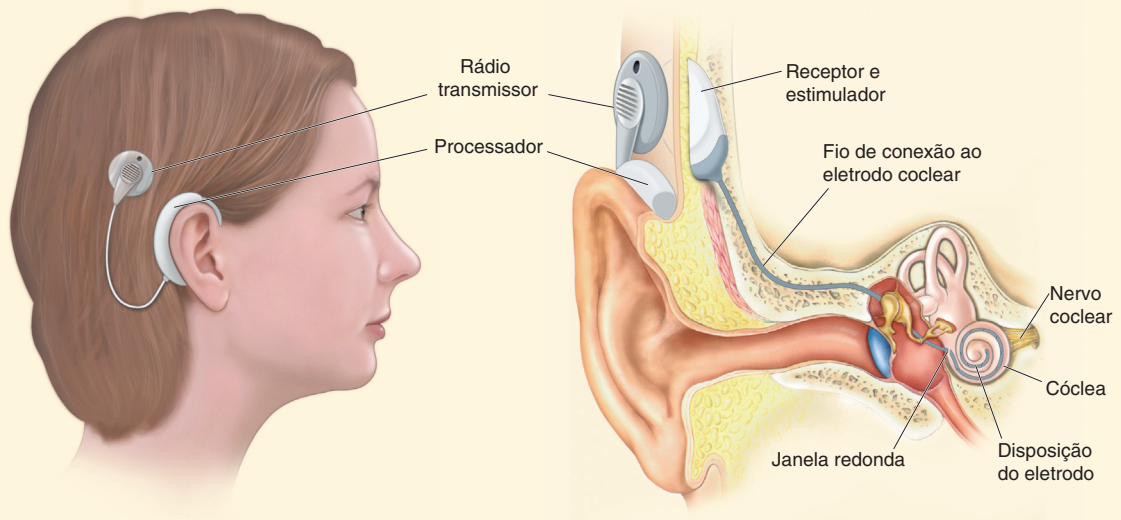
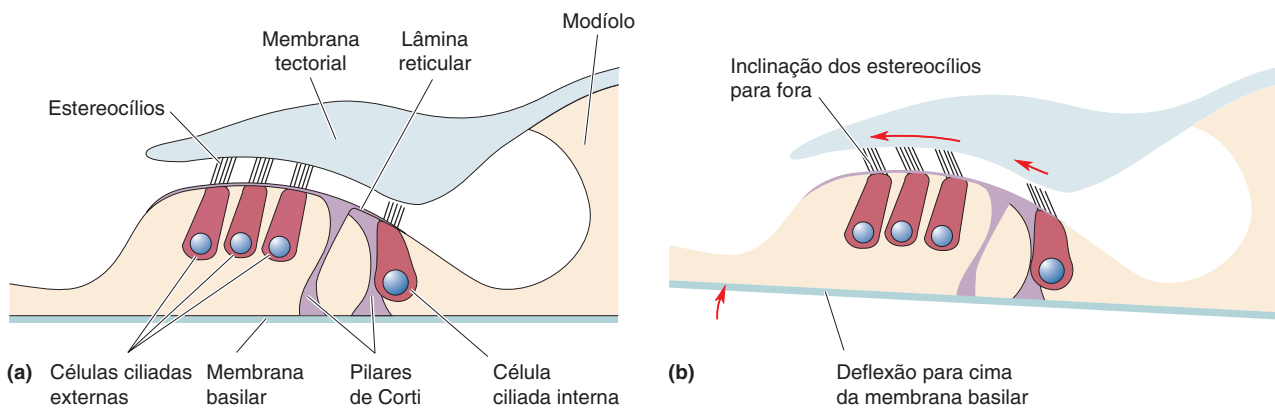


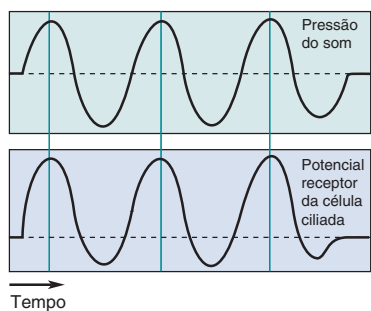
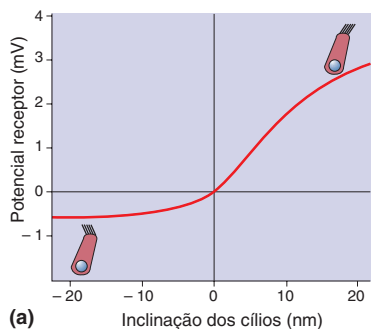
Figura A
O dispositivo externo de um implante coclear, posicionado atrás da orelha.

Figura B
Um implante coclear na sua posição dentro do ouvido.



▲ FIGURA 11.13

A inclinação dos estereocílios produzida pelo movimento para cima da membrana basilar. (a) Em repouso, as células ciliadas estão estáticas entre a lâmina reticular e a membrana basilar, e as extremidades dos estereocílios das células ciliadas externas estão conectadas à membrana tectorial. (b) Quando o som provoca a deflexão para cima da membrana basilar, a lâmina reticular move-se para cima e para o centro da cóclea, na direção do modíolo, provocando o deslocamento dos estereocílios no sentido oposto.



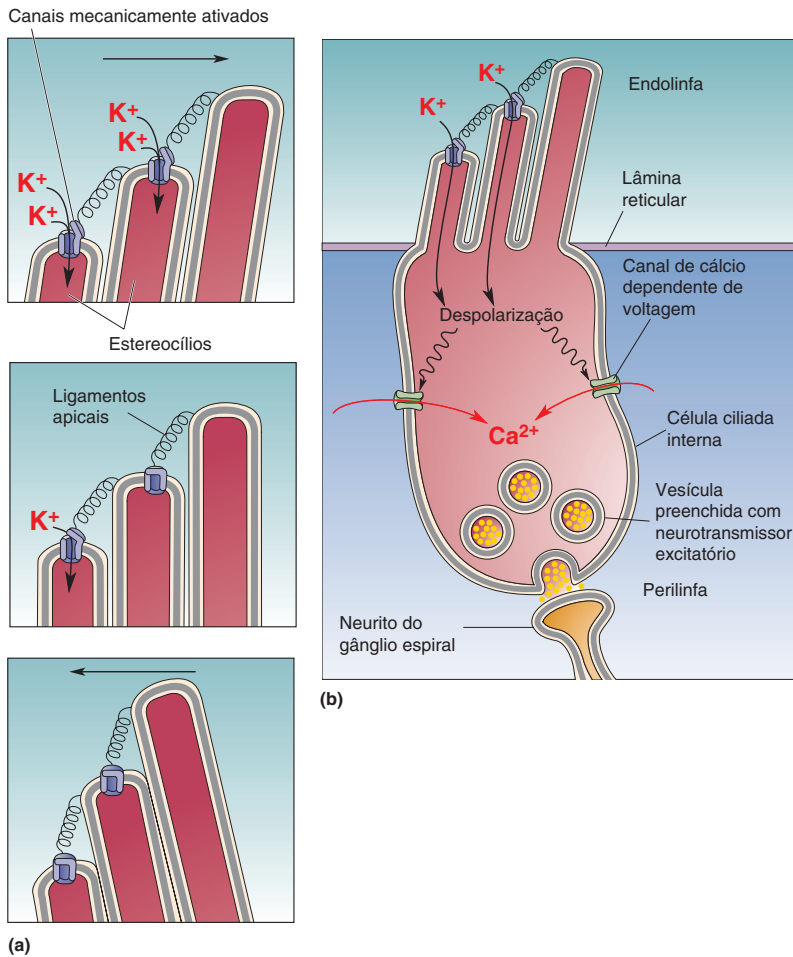
▲ FIGURA 11.14
Potenciais receptores da célula ciliada. (a) A célula ciliada despolariza ou hiperpolariza, dependendo da direção para a qual os estereocílios se inclinam. (b) O potencial receptor da célula ciliada segue precisamente as variações da pressão do ar durante um som de baixa frequência.

Essas estruturas se movem como uma unidade, como um pivotante, em direção à membrana tectorial ou afastando-se dela (Figura 11.13). Quando a membrana basilar se move para cima, a lâmina reticular move-se para cima, na direção do modiolo. De modo inverso, o movimento para baixo da membrana basilar faz a lâmina reticular mover-se para baixo, afastando-se do modiolo. Quando a lâmina reticular se move, aproximando-se ou afastando-se do modiolo, também o faz igualmente com relação à membrana tectorial. Como a membrana tectorial mantém firme a extremidade dos estereocílios das células ciliadas externas, a movimentação lateral da lâmina reticular em relação à membrana tectorial desloca os estereocílios das células ciliadas externas para um lado ou para o outro. As extremidades dos estereocílios das células ciliadas internas também são deslocadas de maneira similar, provavelmente por serem empurradas pela endolinfa em movimento. Os estereocílios contêm filamentos de actina alinhados, que os mantêm como bastões rígidos, de modo que eles se inclinam apenas pela articulação na base, onde se ligam à porção apical da célula ciliada. Filamentos transversais mantêm os estereocílios de cada célula ciliada ligados entre si, permitindo, assim, que todos os estereocílios de uma célula ciliada se movam juntos, como uma unidade. Imagine, agora, uma onda sonora fazendo a membrana basilar se movimentar entre as duas posições mostradas nas partes a e b da Figura 11.13 e ficará mais claro como os estereocílios das células ciliadas são inclinados para um lado e para o outro em relação à membrana tectorial.

A compreensão sobre como as células ciliadas convertem o deslocamento dos estereocílios em sinalizações neurais era um problema desafiador. Pelo fato de a cóclea estar em um envoltório ósseo, fica muito difícil o registro eletrofisiológico das células ciliadas. Na década de 1980, A. J. Hudspeth e colaboradores, do Instituto de Tecnologia da Califórnia, foram pioneiros em uma nova abordagem, na qual as células ciliadas são isoladas do ouvido interno e estudadas *in vitro*. A técnica *in vitro* revelou muita informação sobre o mecanismo de transdução. Os registros das células ciliadas indicam que, quando os estereocílios se inclinam em uma direção, a célula ciliada despolariza, e, quando os estereocílios se inclinam na outra direção, a célula hiperpolariza (Figura 11.14a). Quando uma onda sonora causa a inclinação dos estereocílios para um lado e para o outro, a célula ciliada gera um potencial receptor que, alternadamente, hiperpolariza e despolariza a partir do potencial de repouso de -70 mV (Figura 11.14b).

Para avaliar exatamente a forma eficiente de funcionamento dos ouvidos, examine com atenção a escala do eixo das abscissas, na Figura 11.14a. A unidade está em nanômetros; lembre-se que 1 nm equivale a 10^{-9} m. O gráfico mostra que o potencial receptor da célula ciliada está saturado no momento em que as extremidades de seus estereocílios se inclinam cerca de 20 nm para o lado; isso é o que um som extremamente alto pode fazer. Todavia, o som mais delicado que você consegue ouvir move os estereocílios apenas 0,3 nm para cada lado, que é uma distância espantosamente pequena – o diâmetro aproximado de um átomo grande. Uma vez que cada estereocílio tem cerca de 500 nm (ou 0,5 mm) de diâmetro, um som muito delicado moverá os estereocílios apenas cerca de um milésimo de seu diâmetro, a fim de produzir um ruído perceptível. Como a célula ciliada realiza a transdução de quantidades infinitesimais de energia sonora?

A extremidade de cada estereocílio possui um tipo de canal especial, cuja abertura e fechamento é determinado pela inclinação dos estereocílios. Quando esses canais de transdução mecanossensíveis estão abertos, ocorre um influxo de corrente iônica, o que gera o potencial receptor da célula ciliada. Apesar de consideráveis esforços na pesquisa sobre esses canais, a sua identidade molecular ainda é incerta. Uma razão pela qual tem sido difícil a identificação dos canais é que existem muito poucos destes; na ponta de cada estereocílio há apenas um ou dois



◀ FIGURA 11.15

Despolarização de uma célula ciliada. (a) Os canais iônicos das extremidades dos estereocílios abrem quando os ligamentos apicais que unem os estereocílios são estirados. (b) A entrada de potássio despolariza a célula ciliada, a qual abre canais de cálcio dependentes de voltagem. O influxo de Ca^{2+} leva à liberação de neurotransmissor das vesículas sinápticas, que se difunde às terminações pós-sinápticas dos neuritos do gânglio espiral.

desses canais e em toda a célula ciliada pode haver apenas 100. Alguns experimentos recentes sugerem que os canais de transdução das células ciliadas pertencem à família de proteínas como as *proteínas-canais transmembranas* (TMC, do inglês, *transmembrane channel-like protein*), porém outros estudos questionam essa conclusão. Tudo que sabemos com certeza é que essa questão seguirá sob intensa investigação.

A Figura 11.15 ilustra como se supõe que os canais de transdução funcionem. Um filamento inflexível, chamado de *ligamento apical*, conecta cada canal à parte superior da parede do estereocílio adjacente. Quando os estereocílios estão apurados, a tensão sobre o ligamento apical mantém, por um tempo, o canal em um estado aberto, permitindo um pequeno escoamento de K^+ da endolinfa para dentro da célula ciliada. A inclinação dos estereocílios em um sentido aumenta a tensão sobre os ligamentos apicais, aumentando a corrente de influxo de K^+ . A inclinação no sentido oposto alivia a tensão sobre os ligamentos apicais, permitindo, desse modo, que o canal permaneça mais tempo fechado, reduzindo o influxo de K^+ . A entrada de K^+ na célula ciliada causa uma despolarização, que, por sua vez, ativa os canais de cálcio dependentes de voltagem (Figura 11.15b). A entrada de Ca^{2+} dispara a liberação do neurotransmissor glutamato, o qual ativa os axônios do gânglio espiral que estão em contato pós-sináptico com as células ciliadas.

O fato interessante é que a abertura dos canais de K^+ produz uma despolarização na célula ciliada, ao passo que a abertura dos canais de K^+ hiperpolariza a maioria dos neurônios. A razão para as células ciliadas responderem diferentemente dos neurônios está na concentração excepcionalmente alta de K^+ na

endolinfa, a qual produz um potencial de equilíbrio de K^+ de 0 mV, comparado com o potencial de equilíbrio de - 80 mV dos neurônios típicos. Outra razão para o K^+ ser conduzido para dentro da célula ciliada é o potencial endococlear de 80 mV, o qual auxilia a criar um gradiente de 125 mV através da membrana dos estereocílios.

PROCESSOS AUDITIVOS CENTRAIS

As vias auditivas parecem mais complexas do que as vias visuais, uma vez que existem mais núcleos intermediários entre o órgão sensorial e o córtex cerebral. Além disso, ao contrário do sistema visual, existem muito mais vias alternativas pelas quais a sinalização pode seguir de um núcleo ao próximo. No entanto, a quantidade de processamento da informação nos dois sistemas não difere quando você considera que as células e as sinapses do sistema auditivo no tronco encefálico são análogas às interações nas camadas da retina. Estudaremos, agora, a circuitaria auditiva, principalmente as transformações da informação auditiva que ocorrem ao longo da via.

A Anatomia das Vias Auditivas

As aferências do gânglio espiral entram no tronco encefálico pelo nervo vestibulococlear. No nível do bulbo, cada axônio ramifica-se de modo a fazer sinapse simultaneamente com neurônios do **núcleo coclear posterior** e do **núcleo coclear anterior**, ipsilaterais à cóclea, de onde os axônios se originam. A partir desse ponto, o sistema torna-se mais complicado, e as conexões são menos compreendidas, pois existem múltiplas vias paralelas. Em vez de tentarmos descrever todas essas conexões, seguiremos uma via particularmente importante dos núcleos cocleares ao córtex auditivo (Figura 11.18). As células do núcleo coclear ventral projetam seus axônios à **oliva superior** (também chamada de *núcleo olivar superior*) de ambos os lados do tronco encefálico. Os axônios dos neurônios olivares ascendem pelo *lemnisco lateral* (um lemnisco é um conjunto de axônios) e inervam o **colículo inferior**, no mesencéfalo. Muitos axônios eferentes do núcleo coclear posterior seguem por uma rota similar à via do núcleo coclear anterior, mas a via posterior segue diretamente, sem parar na oliva superior. Embora existam outras vias dos núcleos cocleares ao colículo inferior com outros núcleos de retransmissão intermediários, *todas as vias auditivas ascendentes convergem para o colículo inferior*. Os neurônios do colículo inferior enviam seus axônios ao núcleo geniculado medial (NGM) do tálamo, o qual, por sua vez, projeta-se ao córtex auditivo.

Antes de analisarmos as propriedades das respostas dos neurônios auditivos, devemos fazer várias considerações:

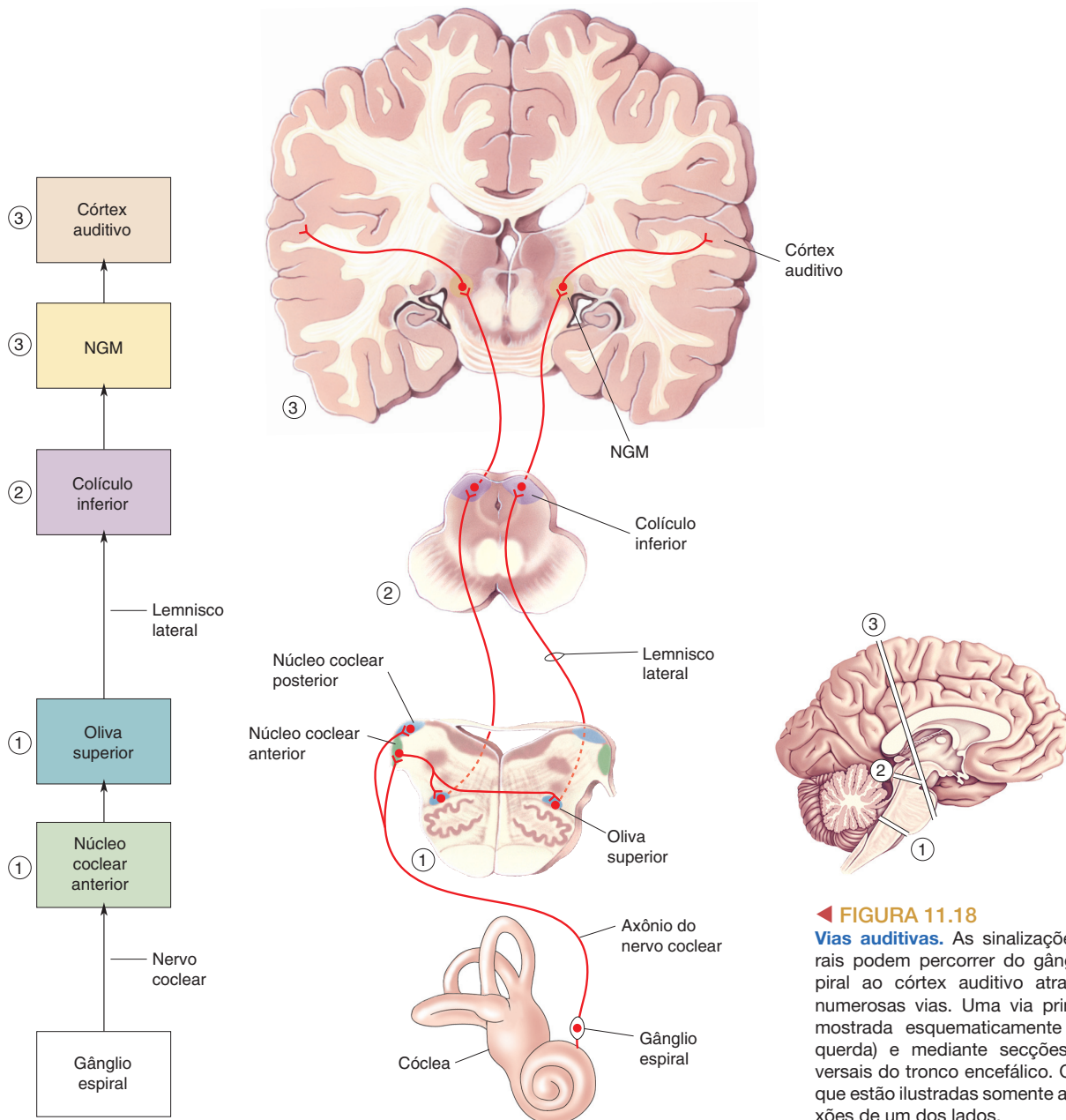
1. Outras projeções e núcleos do tronco encefálico, além dos descritos anteriormente, contribuem para a via auditiva. Por exemplo, o colículo inferior envia axônios não apenas para o NGM, mas também ao colículo superior (onde ocorre a integração das informações auditiva e visual) e ao cerebelo.
2. Existem amplas retroalimentações nas vias auditivas. Por exemplo, os neurônios do tronco encefálico enviam axônios que fazem contato com as células ciliadas externas, e o córtex auditivo envia axônios ao NGM e ao colículo inferior.
3. Cada núcleo coclear recebe aferência apenas do ouvido ipsilateral; todos os demais núcleos auditivos no tronco encefálico recebem aferência de ambos os ouvidos. Isso explica o fato clinicamente importante de que a única maneira pela qual uma lesão no tronco encefálico pode resultar em surdez para um ouvido é se for destruído um núcleo coclear (ou o nervo vestibulococlear) de um lado.

Propriedades das Respostas dos Neurônios na Via Auditiva

Para compreender as transformações das sinalizações auditivas que ocorrem no tronco encefálico, devemos considerar primeiramente a natureza das aferências dos neurônios do gânglio espiral da cóclea. Pelo fato de a maioria dos neurônios do gânglio espiral receber aferência de uma única célula ciliada interna

com uma localização determinada na membrana basilar, esses neurônios dispararam potenciais de ação apenas em resposta ao som de uma faixa limitada de frequência. Afinal, as células ciliadas são excitadas pelas deformações da membrana basilar, e cada porção da membrana basilar é sensível ao máximo para uma determinada faixa de frequências.

A Figura 11.19 mostra os resultados de um experimento no qual os potenciais de ação foram registrados de uma única fibra do nervo coclear (i.e., um axônio de uma célula do gânglio espiral). O gráfico representa a frequência de disparo em resposta aos sons de diferentes frequências. O neurônio é mais responsivo ao som de uma frequência, conhecida como **frequência característica** do neurônio, sendo menos responsivo às frequências vizinhas. Esse tipo de sintonia da frequência é descrito para muitos neurônios de cada um dos núcleos retransmissores da cóclea ao córtex cerebral.



◀ **FIGURA 11.18**
Vias auditivas. As sinalizações neurais podem percorrer do gânglio espiral ao córtex auditivo através de numerosas vias. Uma via primária é mostrada esquematicamente (à esquerda) e mediante secções transversais do tronco encefálico. Observe que estão ilustradas somente as conexões de um dos lados.

À medida que a via auditiva ascende no tronco encefálico, as propriedades de resposta das células tornam-se mais diversificadas e complexas, exatamente como na via visual. Por exemplo, algumas células dos núcleos cocleares são especialmente sensíveis a sons que variam de frequência ao longo do tempo (imagine o som de um trombone passando de notas graves a agudas). No NGM, existem células que respondem a sons muito complexos, como as vocalizações, além de outras células que mostram simples seletividade para frequências, como fazem os neurônios do nervo coclear. Um importante processamento que ocorre na oliva superior depende de seus neurônios receberem aferências dos núcleos cocleares de ambos os lados do tronco encefálico. Como será discutido a seguir, estes neurônios de característica binauricular são importantes provavelmente para a localização do som.

MECANISMOS DE LOCALIZAÇÃO DO SOM

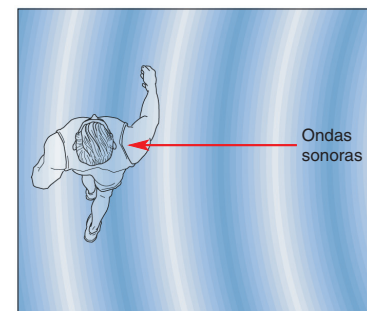
Enquanto o uso da informação da frequência é essencial para a interpretação dos sons de nosso ambiente, a localização do som pode ser de importância crítica para a sobrevivência. Se um predador está prestes a alcançar você, encontrar a fonte de um som repentino e fugir é muito mais importante do que analisar as sutilezas do som. Os seres humanos não são mais devorados frequentemente por animais selvagens, mas existem outras situações nas quais a localização do som pode ser útil. Se você tenta atravessar a rua sem nenhum cuidado, a localização da buzina de um carro poderá ser tudo o que o salvará. O conhecimento atual dos mecanismos subjacentes à localização do som sugere que empreguemos técnicas diferentes para localizar as fontes de som no plano horizontal (esquerdo-direito) e no plano vertical (acima-abaixo).

Se você fechar os seus olhos e tapar um ouvido, poderá localizar um pássaro cantando enquanto ele voa sobre a sua cabeça quase tão bem como se você estivesse com os dois ouvidos abertos. Entretanto, se você tentar localizar a posição horizontal de um pato grasnando enquanto nada em um lago, descobrirá que é muito menos capaz de fazer isso utilizando apenas um ouvido. Assim, uma boa localização horizontal requer uma comparação dos sons que alcançam os dois ouvidos, ao passo que, para uma boa localização vertical, isso não é necessário.

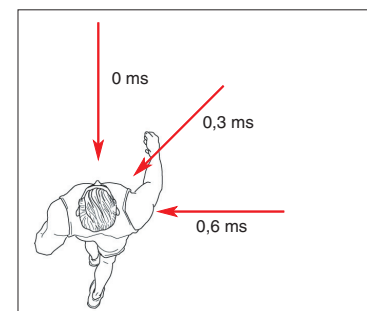
A Localização do Som no Plano Horizontal

Uma informação óbvia para a localização da fonte sonora é o tempo que o som leva para alcançar cada ouvido. Se nós não estivermos de frente diretamente para a fonte sonora, o som levará mais tempo para alcançar um ouvido que o outro. Por exemplo, se um ruído repentino vem da sua direita, este alcançará primeiro o seu ouvido direito (Figura 11.22a) e, depois, seu ouvido esquerdo, o que é conhecido como *retardo temporal interauricular*. Se a distância entre os seus ouvidos for de 20 cm, o som que vem da direita, perpendicular à sua cabeça, alcançará o seu ouvido esquerdo 0,6 ms após alcançar o seu ouvido direito. Se o som vier diretamente de frente, não há retardo interauricular. Em ângulos intermediários entre a direção frontal e a direção perpendicular, o retardo terá valores entre 0 e 0,6 ms (Figura 11.22b). Sons da esquerda produzirão retardos de tempo inversos aos da direita. Assim, existe uma relação simples entre a localização e o retardo interauricular. Detectado por neurônios especializados do tronco encefálico, o retardo permite-nos localizar a fonte sonora no plano horizontal. Os retardos interauriculares que somos capazes de detectar são impressionantemente curtos. As pessoas podem discriminar a direção de uma fonte sonora no plano horizontal com uma precisão de cerca de 2 graus. Para isso, é necessário que se discrimine uma diferença de 11 ms entre o tempo que o som leva para alcançar os dois ouvidos.

Se não ouvirmos o início de um som, por este ser um tom contínuo e não um ruído repentino, não poderemos saber os tempos de chegada inicial do som aos dois ouvidos. Assim, tons contínuos acrescentam uma certa dificuldade para a localização do som, por estarem sempre presentes em ambos os ouvidos. Ainda podemos, contudo, utilizar o tempo de chegada para localizar o som contínuo de uma maneira um pouco diferente daquela para localizar o som repentino. A única coisa que pode ser comparada entre tons contínuos é o tempo no qual a mesma fase da onda sonora alcança cada ouvido. Imagine que você está exposto a um som de 200 Hz vindo da direita. Nessa frequência, um ciclo de som alcança 172 cm, o que é muito maior do que os 20 cm de distância entre os dois ouvidos. Após um pico da onda de pressão sonora passar pelo ouvido direito, demorará 0,6 ms, o tempo que o som leva para percorrer 20 cm, antes de você detectar o pico no ouvido esquerdo. Obviamente, se o som vem diretamente de sua frente, os picos da onda de um tom contínuo alcançam os ouvidos simultaneamente.



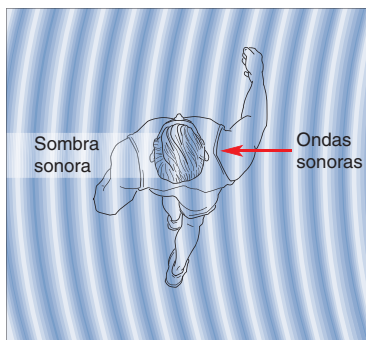
(a)



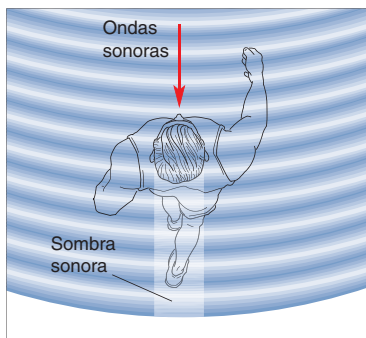
(b)

▲ FIGURA 11.22

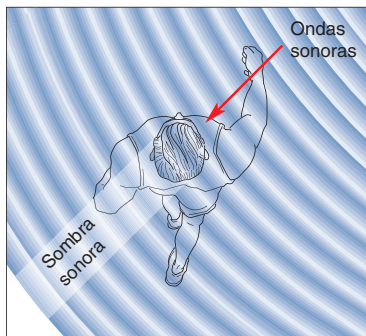
Retardo temporal interauricular como uma informação para a localização do som. (a) As ondas sonoras provenientes do lado direito alcançarão primeiro o ouvido direito e ocorrerá um considerável retardo interauricular antes de o som chegar ao ouvido esquerdo. (b) Se o som vem diretamente da frente, não ocorre nenhum retardo interauricular. São mostrados os retardos de tempo para três direções diferentes do som.



(a)



(b)



(c)

▲ FIGURA 11.23

Diferença de intensidade interauricular como uma informação para a localização do som. (a) Quando o som de alta frequência vem da direita, a cabeça projetará uma sombra sonora à esquerda. O som de menor intensidade na orelha esquerda é uma informação de que o som veio da direita. (b) Se o som vem diretamente da frente, uma sombra sonora é projetada para trás da cabeça, porém o som atinge os dois ouvidos com a mesma intensidade. (c) O som vindo de um ângulo oblíquo gera uma sombra parcial ao ouvido esquerdo.

Pelo fato de a onda sonora ter um comprimento maior do que a distância entre os dois ouvidos, podemos utilizar o retardo interauricular do pico da onda de maneira confiável para determinar a localização do som.

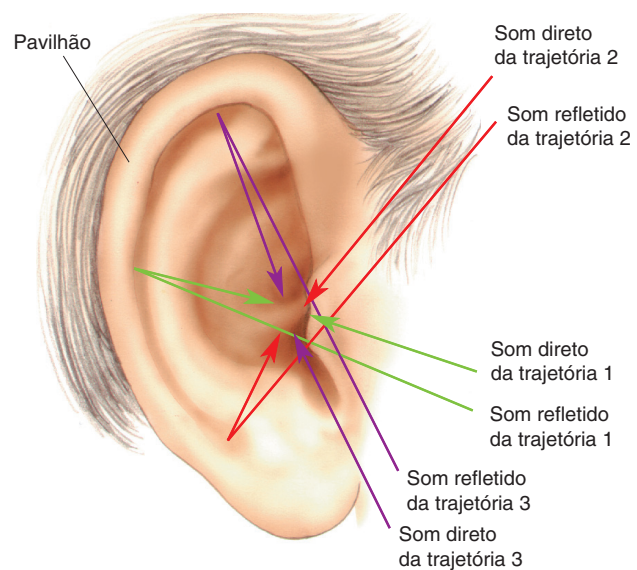
As coisas são mais complicadas com tons contínuos de frequências altas. Suponha que o som vindo da direita tenha, agora, uma frequência de 20.000 Hz, ou seja, um ciclo do som alcança 1,7 cm. Após o pico alcançar o ouvido direito, este ainda terá 0,6 ms para alcançar o ouvido esquerdo? Não! Ele leva muito menos tempo, porque muitos picos de onda de alta frequência se formam na distância entre os seus ouvidos. Não existe mais uma relação simples entre a direção do som e o tempo de chegada dos picos aos dois ouvidos. O tempo de chegada interauricular simplesmente não é mais útil para a localização dos sons contínuos com frequências altas, para as quais um ciclo da onda sonora seja menor do que a distância entre os seus ouvidos (i.e., maior do que aproximadamente 2.000 Hz).

Felizmente, o encéfalo dispõe de outro processo para a localização de sons de altas frequências. Existe uma *diferença de intensidade interauricular* entre os dois ouvidos, uma vez que a sua cabeça efetivamente lança uma sombra sonora (Figura 11.23). Existe uma relação direta entre a direção do som que chega e a direção para a qual a sua cabeça emite uma sombra sonora para um ouvido. Se o som vem diretamente da direita, o ouvido esquerdo o escutará com uma intensidade significativamente menor (Figura 11.23a). Com sons oriundos diretamente da frente, a mesma intensidade alcança os dois ouvidos (Figura 11.23b), e com sons vindos de direções intermediárias, ocorrem diferenças de intensidade intermediárias (Figura 11.23c). Os neurônios sensíveis às diferenças de intensidade podem utilizar essa informação para localizar o som. A informação da intensidade não pode ser utilizada para localizar sons com frequências mais baixas, uma vez que as ondas sonoras nessas frequências sofrem difração, contornando a cabeça, e as intensidades serão aproximadamente equivalentes para os dois ouvidos. Não se forma nenhuma sombra sonora sob baixas frequências.

Resumiremos os dois processos para a localização do som no plano horizontal. Com sons na faixa de 20 a 2.000 Hz, o processo envolve *retardo temporal interauricular*. De 2.000 a 20.000 Hz, utiliza-se a diferença de intensidade interauricular. Esses dois processos em conjunto constituem a **teoria duplex de localização do som**.

A Localização do Som no Plano Vertical

A comparação das aferências provenientes de ambos os ouvidos não é muito útil para localizar sons no plano vertical, pois, como as fontes sonoras emitem sons que se movem para cima ou para baixo, não há diferença no retardo de



► FIGURA 11.26
A localização vertical do som com base nas reflexões do som pelo pavilhão do ouvido.

tempo interauricular, nem na variação de intensidade interauricular. Essa é a explicação de por que tapar um dos ouvidos afeta muito menos a localização dos sons no plano vertical do que no plano horizontal, como foi mencionado anteriormente. Para dificultar a localização dos sons verticais, você deve colocar um tubo no canal auditivo que evite o efeito do pavilhão. As curvas sinuosas do ouvido externo são essenciais para estimar a elevação de uma fonte sonora. As saliências e as depressões aparentemente produzem reflexões do som que entra no ouvido. Os retardos de tempo entre as vias direta e refletida mudam à medida que a fonte sonora se move verticalmente (Figura 11.26). A combinação dos sons, direto e refletido, é sutilmente diferente quando vem de cima ou de baixo. Além disso, o ouvido externo permite que os sons de frequência mais alta entrem no canal auditivo de forma mais eficiente quando estes vêm de uma fonte elevada. A localização vertical do som é seriamente prejudicada se as emiências e depressões do pavilhão forem cobertas.

Alguns animais são extremamente habilidosos para localizar som vertical, mesmo sem possuir um pavilhão. Por exemplo, uma coruja de celeiro pode arremeter em descida rápida sobre um camundongo que guincha no escuro, localizando-o precisamente por meio do som, e não com sua visão. Embora as corujas não possuam pavilhão, elas utilizam as mesmas técnicas que utilizamos para a localização horizontal (diferenças interauriculares), pois seus ouvidos estão em alturas diferentes na cabeça. Alguns animais possuem um sistema mais “ativo” para a localização do som do que os seres humanos e as corujas. Certos morcegos emitem sons que são refletidos pelos objetos, e esses ecos são utilizados para localizar objetos sem empregar a visão. Muitos morcegos detectam e capturam insetos por meio de sons refletidos, de forma análoga ao sonar utilizado por navios. Em 1989, James Simmons, da Universidade Brown, fez a surpreendente descoberta de que os morcegos podem discriminar retardos temporais tão mínimos quanto 0,00001 ms. Essa descoberta, a princípio, desafia a nossa compreensão de como o sistema nervoso, utilizando potenciais de ação que duram quase um milissegundo, pode realizar discriminações temporais tão precisas.