

## Il sistema acustico

Gli stimoli acustici sono onde di pressione. Sono quindi definibili come una successione di compressioni e rarefazioni che si propagano in un mezzo elastico (vedi Fig. 1). Nell'aria, la velocità di propagazione del suono è di 340 m/sec.

Possiamo definire un'onda di pressione in termini della sua ampiezza (differenza fra il massimo ed il minimo di pressione locale rispetto alla pressione media locale), del suo periodo (tempo che intercorre fra due massimi successivi dell'onda di pressione) e dalla forma d'onda (ad esempio, sinusoidale pura, come può essere per una nota emessa da un diapason, oppure complessa, come accade per i suoni emessi da uno strumento o per la voce umana). La frequenza di un'onda è l'inverso del periodo: quindi, se un'onda ha un periodo di 100 msec, la sua frequenza sarà di 10 periodi/sec. 1 periodo (o ciclo)/sec è 1 Hertz (1 Hz). Quindi, un'onda con periodo 100 msec avrà la frequenza di 1 Hz. La frequenza di un'onda determina l'altezza del suono percepito: frequenze basse corrispondono a suoni gravi, frequenze alte corrispondono a suoni acuti. Noi siamo in grado di percepire come suono onde di vibrazione con frequenze che vanno da circa 20 Hz a circa 20.000 Hz. Come abbiamo già detto per l'intervallo del visibile, altre specie hanno intervalli dell'udibile diversi, in particolare carnivori e roditori sono sensibili a frequenze più alte di 20.000 Hz (ultrasuoni).

L'ampiezza dell'onda determina l'intensità del suono: più grande l'ampiezza, più intenso il suono. L'intensità del suono viene espressa frequentemente in maniera relativa, ovvero in rapporto alla intensità minima percepibile per le frequenze sonore cui siamo più sensibili (la frequenza di riferimento è di 4000 Hz). In questo modo, l'intensità o livello (L) di un suono la cui corrispondente onda di pressione è di ampiezza (P) verrà calcolata come

$$L = 20 \times \log_{10} (P/P_{\text{ref}})$$

e verrà espressa in decibel (dB).  $P_{\text{ref}}$  è il livello di pressione sonora di riferimento. Un suono il cui livello è di 20 dB avrà un livello di pressione 10 volte maggiore di quello minimo udibile.

La forma d'onda determina il timbro del suono, ed è data dalla cassa armonica dello strumento. A parità di frequenza di una nota, è possibile riconoscere facilmente se essa è stata emessa da un violino piuttosto che da una viola e, con un po' di esercizio, si può distinguere la "voce" di due diversi violini.

Il primo passo verso l'udito è la cattura dell'energia meccanica delle onde di pressione, la sua trasmissione all'orecchio interno e la trasduzione in segnale nervoso, compiuta dalle cellule ciliate dell'orecchio interno.

### Dallo stimolo di pressione al segnale nervoso

Orecchio esterno, scopo principale: cattura dell'onda sonora.

L'onda sonora è catturata dal padiglione auricolare e convogliata nel canale uditivo o meato acustico. La forma corrugata del padiglione auricolare rende l'efficacia della cattura del suono dipendente dalla frequenza del suono e dalla sua direzione di provenienza: suoni di una determinata frequenza sono catturati meglio quando provengono da una determinata direzione (specifica per la frequenza) rispetto alla testa. In effetti, la capacità di localizzare la direzione di provenienza del suono dipende dalla disposizione delle pliche sul padiglione auricolare e questo è particolarmente vero per la localizzazione lungo il meridiano verticale (Hofman et al., 1998) (Hofman PM Van Riswick JG Van Opstal AJ Relearning sound localization with new ears. Nat Neurosci. 1998 Sep;1(5):417-21). Torneremo su questo argomento quando affronteremo lo sviluppo delle capacità di localizzare il suono.

Il meato acustico è chiuso dalla membrana del timpano. Con la membrana del timpano termina l'orecchio esterno.

Orecchio medio, scopo principale: trasmissione dell'energia sonora dall'aria ai fluidi dell'orecchio interno.

L'orecchio medio è una cavità riempita d'aria, in continuità con la faringe. Inizia con la membrana del timpano, su cui poggia il primo dei tre ossicini, il martello. La catena degli ossicini

comprende l'incudine e la staffa, che poggia sulla membrana della finestra ovale, che è in contatto con i liquidi endococleari dell'orecchio interno. Nell'orecchio medio c'è una seconda finestra, la finestra rotonda, che separa l'aria dell'orecchio medio dai fluidi endococleari. La trasmissione del suono tramite vibrazione del timpano-catena degli ossicini-membrana della finestra ovale previene la cospicua perdita di energia sonora che si avrebbe se il suono colpisse direttamente la finestra ovale, a causa della diversa impedenza acustica fra l'aria ed i liquidi endococleari. Quando la conduzione del suono da parte dell'orecchio medio è difettosa, c'è una perdita di udito detta sordità conduttiva.

L'orecchio interno, scopo: la trasduzione del segnale

L'orecchio interno è scavato all'interno dell'osso temporale. Esso contiene la coclea, l'organo che deputato alla trasduzione uditiva ed il labirinto vestibolare (utricolo, sacco ed i canali semicircolari). La coclea umana consta di due avvolgimenti e mezzo circa in una forma simile al guscio di una lumaca. L'interno della coclea, a sua volta, è diviso in tre compartimenti: la scala vestibolare, che è il compartimento superiore e alla cui base c'è la finestra ovale; la scala media, o dotto cocleare, e la scala timpanica, il compartimento inferiore, alla cui base c'è la finestra rotonda. La scala vestibolare e timpanica sono riempite dello stesso fluido, la perilinfa e comunicano tra di loro all'apice della coclea, tramite l'elicotrema. La scala media è completamente separata dalle altre due scale ed è ripiena di un liquido, l'endolinfa, la cui composizione ionica è diversa da quella della perilinfa. La membrana che separa la scala media dalla scala timpanica è la membrana basilare, su cui poggia l'organo del Corti. L'organo del Corti contiene le cellule ciliate dell'orecchio interno, che svolgono il processo della trasduzione dell'energia dello stimolo sonoro (energia meccanica) in segnale nervoso. Ci sono tre fila di cellule ciliate esterne ed una fila di cellule ciliate interne (circa 16.000 cellule ciliate interne nell'uomo), le cui cilia sono a contatto con la membrana che funge da "tetto" all'organo del Corti e si chiama membrana.

In fig. 3 è mostrato uno schema della coclea in cui essa viene mostrata non arrotolata, ma come un tubo diritto. In questo modo si apprezza molto bene il flusso dell'energia sonora. Per

semplificare, viene mostrata solo la membrana basilare a dividere la scala vestibolare da quella timpanica.

L'arrivo di un'onda sonora mette in vibrazione la membrana del timpano, la cui vibrazione, tramite la catena degli ossicini, è trasmessa alla membrana della finestra ovale. Nella fase di compressione del ciclo dell'onda sonora, la staffa spinge sulla membrana della finestra ovale e questa affonda nella perilinfa della scala vestibolare. Data l'incomprimibilità dei liquidi, questo determina un movimento della perilinfa che spinge verso il basso la membrana basilare. Il movimento verso il basso della membrana basilare aumenta la pressione sui fluidi della scala timpanica e questo aumento di pressione causa la deflessione della membrana della finestra ovale verso l'orecchio medio. Nella fase di rarefazione avviene l'opposto e la membrana basilare si muove verso l'alto. Quindi, l'oscillazione avanti-indietro della membrana del timpano ad ogni ciclo dell'onda sonora si traduce in una oscillazione alto-basso della membrana basilare (Fig. 3). E' questo movimento verticale che determina il movimento delle cellule ciliate ed il fenomeno della trasduzione acustica.

Vediamo come accade questo. Le cellule ciliate, sia quelle esterne che quelle interne, possiedono all'apice un fascetto di cilia la cui lunghezza cresce, passando da un cilio all'altro del fascetto, fino al cilio più alto (Fig. 4). Ogni cilio è legato al successivo, più alto, da una connessione filamentosa, detta legame di punta. Quando il fascetto è a riposo, i legami di punta sono solo parzialmente in tensione ed esercitano quindi una forza meccanica piccola sulla membrana delle cilia. Quando il fascetto viene deflesso nella direzione del cilio più alto (Fig. 4b), i legami di punta si allungano e la tensione locale esercitata sulla membrana delle cilia aumenta; viceversa, quando il fascetto viene deflesso nella direzione opposta, i legami di punta si afflosciano e la tensione locale aumenta. Le cellule ciliate possiedono, sulla membrana delle cilia, canali ionici a controllo meccanico: questi sono i canali che consentono la conversione da energia meccanica ad segnale elettrico (meccano trasduzione). Tali canali sono aperti dalla tensione locale della membrana.

In condizioni di riposo, la tensione esercitata dai legami di punta è piccola e pochi canali saranno aperti: la permeabilità di questi canali consente il passaggio di una corrente depolarizzante, che renderà il potenziale di riposo delle cellule ciliate leggermente depolarizzato. Quando la tensione esercitata dai legami di punta è elevata, i canali sono in gran parte aperti ed una corrente depolarizzante fluisce all'interno della cellula; quando la tensione è bassa, la maggior parte dei canali si chiude e la cellula si iperpolarizza. A questo punto è facile capire cosa accade nell'orecchio interno all'arrivo del suono: il movimento verticale della membrana basilare determina una forza di taglio fra la membrana e le ciglia, che si piegano, alternativamente, verso il cilio più alto quando la membrana basilare deflette verso l'alto e verso il cilio più basso quando la membrana basilare deflette verso il basso. Come si vede in fig. 4c, questo movimento alternato causa un alternato aumento e diminuzione della tensione dei legami di punta, e quindi un'alternata apertura e chiusura dei canali ionici della meccanotrasduzione (vedi Hudspeth e Corey, 1977; Dallos, 1985; Hudspeth, 2005). (Hudspeth AJ, Corey DP. Sensitivity, polarity, and conductance change in the response of vertebrate hair cells to controlled mechanical stimuli. Proc Natl Acad Sci U S A. 1977 Jun;74(6):2407-11; Dallos P. Response characteristics of mammalian cochlear hair cells. J Neurosci. 1985 Jun;5(6):1591-608 ; Hudspeth AJ. How the ear's works work: mechano-electrical transduction and amplification by hair cells. C R Biol. 2005 Feb;328(2):155-62).

Mentre la pressione alla membrana del timpano oscilla, ad esempio, mille volte al secondo per l'arrivo di un suono di frequenza 1000 Hz, il potenziale di membrana delle cellule ciliate dell'orecchio interno depolarizza ed iperpolarizza 1000 al secondo. Il processo di trasduzione è, nelle cellule ciliate, estremamente rapido: per potersi aprire e chiudere affidabilmente 1000 al secondo, il meccanismo di apertura dei canali di meccanotrasduzione deve essere rapidissimo (stime attuali danno tempi di apertura dell'ordine di pochi microsecondi). A fronte del lento processo di fototrasduzione, la rapidità e semplicità della meccanotrasduzione acustica è impressionante. Del resto, la velocità e l'accuratezza nel dominio del tempo sono la caratteristica principale di lavoro del sistema acustico e vengono curate fin dal processo di trasduzione. Questo

avviene senza sacrificare l'elevata amplificazione del segnale che i processi a secondo messaggero come la fototrasduzione consentono.

L'amplificatore cocleare e la mappa tonotopica dell'orecchio interno

A causa delle caratteristiche meccaniche della membrana basilare (più larga ed elastica all'apice, più stretta e rigida alla base) e del contributo attivo dato dalle cellule ciliate esterne, la membrana basilare svolge sostanzialmente una prima analisi della frequenza dei suoni.

Sulla base delle caratteristiche della membrana basilare, già Helmholtz aveva ipotizzato che essa funzionasse come una serie di risonatori, in grado di scomporre un suono dalla forma d'onda complessa nelle frequenze componenti. Come questo possa avvenire è schematizzato in Fig. 3, dove si vede chiaramente che le onde di vibrazione che viaggiano lungo la membrana basilare mostrano la massima ampiezza di vibrazione in una ristretta regione della membrana basilare la cui posizione varia con la frequenza del suono: suoni di frequenza alta producono un massimo di vibrazione alla base della membrana basilare, suoni di frequenza intermedia nel mezzo e suoni di frequenza bassa all'apice della membrana. Di conseguenza, suoni di frequenza alta attiveranno massimamente le cellule ciliate alla base della coclea e suoni di frequenza alta attiveranno massimamente le cellule ciliate all'apice. Si crea quindi una mappa delle frequenze acustiche (mappa tonotopica) nell'orecchio interno, lungo la membrana basilare: cellule ciliate in posizioni progressivamente più lontane dalla base saranno stimulate massimamente da suoni di frequenza progressivamente più bassa.

La maggior parte dei ricercatori è d'accordo nel concludere che la sensibilità della coclea è però troppo grande e la selettività per le diverse frequenze acustiche troppo elevata per scaturire soltanto dalle proprietà passive della membrana basilare: la coclea deve possedere un modo attivo di amplificare l'energia sonora. Numerose evidenze indicano che la sorgente dell'amplificazione attiva della coclea, che contribuisce sia alla selettività per la frequenza del suono che la sensibilità cocleare, sono le cellule ciliate esterne. Le cellule ciliate esterne ricevono una scarsa e diffusa

innervazione dalle fibre del nervo acustico (molte cellule ciliate esterne inviano il loro segnale ad una sola fibra del nervo acustico) mentre una singola cellula ciliata interna può essere innervata da 10 fibre del nervo acustico: di conseguenza, la maggior parte dell'informazione trasportata dal nervo acustico ha origine dalle cellule ciliate interne, che sarebbero quindi i "veri" recettori acustici. Le cellule ciliate esterne svolgerebbero il cruciale ruolo di rendere la risposta delle cellule ciliate interne più selettiva per la frequenza del suono e di aumentare la sensibilità.

Il contributo delle cellule ciliate esterne alla costruzione della mappa tonotopica potrebbe derivare sia dalla loro peculiare capacità di cambiare lunghezza in funzione della depolarizzazione (Holley ed Ashmore, 1988) (Holley MC, Ashmore JF. A cytoskeletal spring in cochlear outer hair cells. *Nature*. 1988 Oct 13;335(6191):635-7) che da forze generate dal fascetto di cilia (per approfondimenti, vedi Oghalai, 2004; Kennedy et al., 2005; Hudspeth, 2005) (Oghalai JS. The cochlear amplifier: augmentation of the traveling wave within the inner ear. *Curr Opin Otolaryngol Head Neck Surg*. 2004 Oct;12(5):431-8; Kennedy HJ, Crawford AC, Fettiplace R. Force generation by mammalian hair bundles supports a role in cochlear amplification. *Nature*. 2005 Feb 24;433(7028):880-3).

Lo spazio della membrana basilare non è quindi dedicato alla direzione di provenienza del suono ma alla sua frequenza.

### Le vie acustiche

Le cellule ciliate inviano il loro messaggio alle cellule del nervo acustico, il cui corpo cellulare è nel ganglio del Corti, nell'orecchio interno. In corrispondenza dell'alternarsi di depolarizzazione ed iperpolarizzazione del potenziale delle cellule ciliate, ci sarà un maggiore e minor rilascio di neurotrasmettitore. Essendo tale neurotrasmettitore eccitatore, le cellule del nervo acustico verranno depolarizzate ed iperpolarizzate di conseguenza. Le cellule del nervo acustico sono dotate di assone e generano potenziali d'azione. La loro risposta sarà quindi un aumento o una

riduzione della frequenza di scarica. Data la natura delle proiezioni dalle cellule ciliate interne alle cellule del nervo acustico, queste ultime mostrano una selettività per la frequenza del suono: cellule che innervano la base della coclea avranno la massima sensibilità per le frequenze alte, quelle che innervano la base per le frequenze basse. Si definisce frequenza caratteristica di una cellula acustica la frequenza del suono per la quale la cellula mostra la massima sensibilità (Fig. 3). Visto quanto abbiamo detto, la frequenza caratteristica delle fibre del nervo acustico varia con la posizione della zona di innervazione lungo la membrana basilare.

Questo arrangiamento spaziale ha consentito lo sviluppo di protesi, dette impianti cocleari, che possono supplire a situazioni di sordità dovute alla degenerazione o al mancato sviluppo delle cellule ciliate. La protesi consta di un microfono per captare i suoni e tradurli in segnali elettrici, un processore per scomporli in frequenze semplici ed una serie di elettrodi per stimolare le fibre del nervo acustico. Sapendo che le fibre progressivamente più lontane dalla base avrebbero portato il segnale relativo a frequenze acustiche progressivamente più basse, i segnali sulle diverse frequenze in uscita dal processore vengono inviati agli opportuni elettrodi, piazzati lungo la coclea, dalla base all'apice.

Le fibre di ciascun nervo acustico terminano nei nuclei cocleari ipsilaterali. Le proiezioni del nervo acustico sui neuroni dei nuclei cocleari sono ordinate in modo che si preserva la mappa tonotopica (anzi, si generano tre distinte mappe tonotopiche nei nuclei cocleari). Le cellule di nuclei cocleari sono ovviamente tutte monoaurali e mostrano morfologie e proprietà di risposta diverse. Ad esempio, le cellule a cespuglio codificano con grande precisione per il tempo d'arrivo dei suoni e sono considerate importanti per la localizzazione della direzione di provenienza del suono lungo il meridiano orizzontale. Le cellule fusiformi hanno proprietà di risposta tali da farle considerare importanti per la localizzazione del suono lungo il meridiano verticale. Le cellule stellate codificherebbero con particolare accuratezza la frequenza del suono. Possiamo quindi dire che, come abbiamo visto per il sistema visivo, nel sistema acustico si creano vie parallele che analizzano



aspetti diversi dello stimolo (frequenza, localizzazione). Nel visivo le vie parallele iniziano a differenziarsi dalla retina, nell'acustico le troviamo in maniera netta a partire dai nuclei cocleari.

I neuroni dei nuclei cocleari inviano i loro assoni verso i centri superiori attraverso tre principali vie di proiezione:

- la stria acustica dorsale

- la stria acustica intermedia

- il via del corpo trapezoide (o stria acustica ventrale)

Per quanto riguarda la via del corpo trapezoide, i neuroni dei nuclei cocleari proiettano ai neuroni del complesso olivare superiore: oliva superiore mediale e laterale e corpo trapezoide. La parziale crociatura della via del corpo trapezoide fa sì che i neuroni dell'oliva superiore siano i primi neuroni binaurali lungo le vie acustiche.

Gli assoni dei neuroni del complesso olivare superiore costituiscono la componente principale del lemnisco laterale, la maggior parte dei cui assoni termina nel collicolo inferiore. In questa struttura mesencefalica terminano anche le fibre dei nuclei cocleari controlaterali che hanno lasciato tali nuclei attraverso la stria acustica dorsale.

Il complesso olivare superiore svolge un ruolo fondamentale nella localizzazione della direzione di provenienza di un suono lungo il meridiano orizzontale: la porzione laterale per la localizzazione di suoni a frequenza elevata, la porzione mediale per gli altri suoni.

Per quanto riguarda il nucleo mediale, la localizzazione viene fatta in base al ritardo interaurale. Il ritardo interaurale nasce dal fatto che mentre un suono collocato di fronte al soggetto, ad uguale distanza dalle due orecchie, arriva simultaneamente ad esse, un suono lateralizzato a destra o a sinistra arriverà prima all'orecchio ipsilaterale, con un certo ritardo, all'orecchio controlaterale. Nella fig. 5 è mostrato lo schema proposto da Konishi per l'utilizzo del ritardo interaurale e basato sullo studio della localizzazione del suono nei rapaci notturni (Konishi M. Coding of auditory space. *Annu Rev Neurosci.* 2003;26:31-55).

Gli elementi cruciali del modello sono due:

- 1) i neuroni del nucleo olivare superiore mediale sono detettori di coincidenza, ovvero mostrano un aumento cospicuo dell'attività solo quando gli ingressi provenienti dall'orecchio controlaterale e dall'orecchio ipsilaterale arrivano simultaneamente
- 2) l'arrangiamento anatomico dell'ingresso ai neuroni olivari dalle fibre provenienti dai nuclei cocleari ipsi e controlaterali costruisce una linea di ritardo. In questo modo, la risposta dei neuroni dei nuclei olivari sarà massima quando il ritardo nell'arrivo del suono ad un orecchio, dovuto alla collocazione del suono nell'emicampo controlaterale, sarà compensato dal ritardo nell'arrivo del segnale nervoso dall'orecchio controlaterale, dovuto al ritardo nella conduzione lungo le vie afferenti (Fig. 5). Ad esempio, se il suono si trova a destra del soggetto, i neuroni olivari massimamente attivi saranno quelli per cui la via di conduzione per i segnali dall'orecchio sinistro è più corta: il suono arriva prima all'orecchio destro ma il segnale viene ritardato dal più lungo percorso per cui arriverà insieme a quello partito dall'orecchio sinistro.

Ogni neurone del nucleo mediale avrà quindi, in base alla sua collocazione nella profondità del nucleo, un ritardo interaurale preferito: per suoni localizzati in modo da dare questo ritardo il neurone risponderà vigorosamente mentre per suoni localizzati in modo da dare ritardi differenti non darà alcuna risposta. L'attività di quel neurone segnerà la presenza di quel preciso ritardo e quindi segnerà una precisa localizzazione della direzione di provenienza del suono. Vale la pena menzionare la piccolezza dei ritardi interaurali: nell'uomo il massimo ritardo interaurale è di circa 700 microsecondi. Questo per enfatizzare la estrema precisione con cui i neuroni acustici devono lavorare nel dominio del tempo (Trussel., 1997) (Trussell LO. Cellular mechanisms for preservation of timing in central auditory pathways. *Curr Opin Neurobiol.* 1997 Aug;7(4):487-92).

Nella profondità del nucleo olivare superiore mediale si costruisce quindi una mappa dello spazio acustico in base alle differenze di tempo interaurali: la posizione di un neurone segnala una localizzazione del suono (codice di posizione)

Nella porzione laterale si costruisce una seconda mappa dello spazio acustico in base alle differenze di intensità interaurali. Tali differenze hanno origine dal fatto che, soprattutto per le frequenze acustiche elevate, le ossa del cranio sono uno schermo efficace per l'intensità sonora per cui i suoni arriveranno all'orecchio ipsilaterale con una intensità maggiore che all'orecchio controlaterale. I neuroni del nucleo laterale ricevono una afferenza diretta eccitatoria dal nucleo cocleare ipsilaterale mentre gli ingressi dal nucleo cocleare controlaterale sono disinaptici, in quanto interposto vi è un neurone del corpo trapezoide. I neuroni del corpo trapezoide sono inibitori, per cui questo arrangiamento sinaptico si traduce nel fatto che i neuroni del nucleo laterale sono eccitati da segnali provenienti dall'orecchio ipsilaterale ed inibiti da segnali provenienti dall'orecchio controlaterale. Di conseguenza, se il suono proviene dall'emicampo ipsilaterale ci sarà una vigorosa risposta, altrimenti no. L'attività di questi neuroni segnala quindi una posizione nell'emicampo ipsilaterale.

Il collicolo inferiore è una struttura estremamente complessa, suddivisibile in strati concentrici; ogni strato possiede cellule con la stessa frequenza caratteristica, per cui nel collicolo inferiore la mappa tonotopica si estende in direzione perpendicolare agli strati. I neuroni del collicolo inferiore sono binaurali, sensibili sia al ritardo che alla differenza di intensità interaurale. Questo ha suggerito che il collicolo inferiore sia coinvolto nella localizzazione della direzione di provenienza del suono.

I neuroni del collicolo inferiore proiettano al nucleo talamico acustico, il nucleo genicolato mediale. In questa struttura è presente una organizzazione tonotopica e le risposte dei neuroni sono estremamente selettive per la frequenza caratteristica, più che nei neuroni del collicolo inferiore. Sono presenti anche neuroni sensibili ai ritardi ed alle differenze di intensità interaurale.

I neuroni del nucleo genicolato mediale proiettano principalmente alla corteccia acustica primaria, area A1, (o area 41/42 di Brodman), situata nel giro di Heschl, nel lobo temporale (Fig. 5).

#### La corteccia acustica

La corteccia acustica primaria è suddivisibile in tre aree, ciascuna con una propria mappa tonotopica e ciascuna con un ingresso dal genicolato mediale: la A1 propria, l'area R e l'area RT, sinapticamente interconnesse tra di loro (Kaas e Hackett, 2000; Rauschecker e Tian, 2000) (Kaas JH, Hackett TA. Subdivisions of auditory cortex and processing streams in primates. Proc Natl Acad Sci U S A. 2000 Oct 24;97(22):11793-9; Rauschecker JP, Tian B. Mechanisms and streams for processing of "what" and "where" in auditory cortex. Proc Natl Acad Sci U S A. 2000 Oct 24;97(22):11800-6). Questo "nucleo" è circondato da una "cintura" di aree acustiche (fino a 9) che ricevono la proiezione dalle aree del nucleo e che a loro volta proiettano ad altre aree acustiche superiori.

I dati disponibili sulle caratteristiche dei neuroni della corteccia uditiva sono enormemente inferiori a quelli disponibili sulle proprietà dei neuroni corticali visivi. Nella corteccia primaria, i neuroni sono binaurali, selettivi per le frequenze acustiche e sono organizzati in colonne alternate di sommazione o soppressione. Nelle prime i neuroni sono eccitati dalla stimolazione di entrambe le orecchie, anche se l'orecchio controlaterale è in genere dominante. Nelle seconde i neuroni sono eccitati dalla stimolazione di un orecchio ed inibiti dalla stimolazione dell'altro orecchio. L'organizzazione colonnare, che abbiamo visto nella corteccia visiva, è quindi presente anche nella corteccia acustica.

Le proprietà di risposta dei neuroni delle aree acustiche della "cintura" sono più complesse. Ad esempio, neuroni di tali aree nella scimmia sono selettivi per il tipo di "chiamata", ovvero per le specifiche vocalizzazioni con cui le scimmie comunicano tra di loro. Altri sono molto selettivi per la direzione di provenienza della chiamata, ma non per il tipo di chiamata.

E' stata proposta l'ipotesi che, come per il sistema visivo, anche per il sistema acustico esistano due grandi vie di elaborazione delle informazioni e che tali vie partano dalle cortecce secondarie (in questo caso, le aree della "cintura"). Tale ipotesi è schematizzata in Fig. 7, tratta da Rauschecker e Tian, 2000. La via ventrale, che dalle aree della "cintura" anteriori (aree AL nella scimmia) proietta alle aree acustiche temporali (T2/T3) attraverso le aree temporali PB (parabelt) sarebbe implicata nel riconoscimento e nella discriminazione dei suoni (la via del "cosa è"). La via dorsale, che dalle aree caudali della "cintura" (aree CL nella scimmia), va verso la corteccia parietale posteriore (PP), sarebbe implicata nella localizzazione della direzione di provenienza del suono. Entrambe queste vie convergono sulle aree della corteccia prefrontale, per la categorizzazione degli stimoli uditivi, l'utilizzo in compiti di memoria di lavoro, caratterizzazione multimodale degli oggetti. Tale ipotesi è ancora in fase di verifica.

Nell'uomo, il sistema acustico, oltre a fornire i mezzi per orientarsi e localizzare sorgenti sonore, è implicato nell'elaborazione del linguaggio. Come è evidente da quanto detto sopra, abbiamo pochissime informazioni su come i suoni di carattere linguistico vengono elaborati dai singoli neuroni acustici. Le tecniche di neuroimmagine consentono di localizzare con precisione le aree corticali coinvolte nell'elaborazione linguistica nell'uomo ma la mancanza di modelli animali per l'elaborazione del linguaggio non consente di avere modelli in cui arrivare a livello dell'attività dei singoli neuroni.