

## Øret og hørelsen-fra lyd til sansning

Jakob Christensen-Dalsgaard,  
Biologisk Institut, SDU  
jcd@biology.sdu.dk

## Fire funktioner af hørelse

- Refleksagtige reaktioner på (kraftige) lyde
- Akustisk billedannelse (hvem/hvad/hvor?)
- Kommunikation (sprog)
- Ekkolokalisering (sonar)



## Indhold

- Hvad kan vores hørelse?
- Hvordan virker hørelsen?
- Hvad kan gå galt med hørelsen?

## Akustisk billedannelse (auditory scene analysis)

- Analogt med visuel billedannelse – processer, der gør det muligt at tilordne lyd til objekter – lydkilder
- **Auditory streaming** – de processer, hvorved man skiller lyde i forskellige kanaler eller 'strømme'

## Hvad er funktionen af hørelse?

- Helt generelt: lyd er et tegn på, at der sker et eller andet i nærheden
- Hørelsen kan give information om noget, der bevæger sig udenfor vort synsfelt..

## Auditory streaming - problemet

De to øren modtager lyd fra mange lydkilder; mekanismer i nervesystemet må 'beregne' hvilke komponenter, der hører sammen for at tilordne dem til de rigtige lydkilder



Blandingen, som øret modtager:



## Auditory scene analysis/imaging antager at

En af hørelsens vigtigste funktioner er at

- sortere lydkomponenter i denne blanding og
  - gruppere dem efter lydkilde
- (Bregman AS, Auditory Scene Analysis, MIT Press 1990
  - Yost WA, Sheft S: Auditory perception, i Yost, Popper, Fay: Human psychophysics, Springer 1993

## dB-skalaen

- Lydtryk (der måles i Pa) angives ofte i forhold til et referencetryk i dB, som er en logaritmisk skala

$$dB_p = 20 \log_{10} \frac{P}{P_0}$$

- Det oftest brugte referencelydtryk (i luft) er 20  $\mu$ Pa (dB SPL), tæt på gennemsnitstærsklen for mennesker ved 1 kHz
- dB skalaen er nyttig, fordi
  - hørelsen generelt 'er logaritmisk' – dvs afhængig af stimulusintensitet og 'sammentrykt'.
  - 1 dB svarer nogenlunde til den mindst detekterbare forskel i lydtryk

## Sproget- vor arts vigtigste tilpasning

- Enestående kommunikationssystem på grund af
- Uendelig flexibilitet (kombination af 20-40 elementer
- Specialitet: konsonanter, dvs. begyndelse og slutning af lyde, som er betydningsbærende!

## dB-skalaen

- Nyttige værdier: 6 dB svarer til en fordobling, 20 dB til 10 gange.
- Demonstrationer: støjtrappe med tre forskellige dB-trin:



## Nogle få begreber om lyd

- Lyd er en trykbølge, der udbredes i et elastisk medium
- Lydhastigheden i luft er 340 m/s
- Lydtryk måles i pascal (N/m<sup>2</sup>)

## Lydtryk

- Lydtryk er som regel meget små –
- 110 dB SPL, en kraftig (og skadelig) lyd svarer til ca. 10 pa, 1/10000 af atmosfæretrykket.

## Lydbølgens egenskaber 1

Nogle definitioner:

- **Frekvens:** antal svingninger pr. sekund (f).
- **Bølgelængde:** Afstand i m mellem to bølgetoppe
- **Fase:** tidsforskydning af bølgens nulgennemgang i forhold til reference



## Audiogrammet

- Et audiogram er en måling af høretærsklens afhængighed af frekvensen

Man skelner mellem

1. MAP audiogrammer (minimum audible pressure, hovedtelefoner), hvor formen af audiogrammet afhænger af den anvendte hovedtelefon.
2. MAF (minimum audible field, frit felt) audiogrammer.
3. Benledning-audiogrammer. Her stimuleres kraniet med vibrationer

Man måler altid hvert øre for sig.



Demo: 125,250,500,1000,2000,4000,8000 Hz; 5 dB trapper

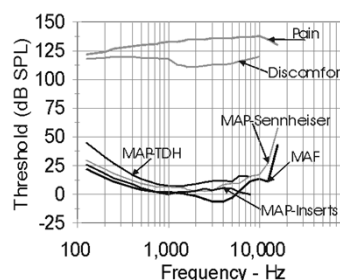
## Lydbølgens egenskaber 2

- I det simpleste tilfælde (stemmegaffel), er den udsendte lyd en ren sinussvingning givet ved formlen

$$p(t) = p_0 \sin(2\pi ft + \phi)$$

- Her er f frekvensen og  $\phi$  fasen.  $P_0$  er *amplituden* af lydtrykket (det maksimale udsving)
- **Frekvens** svarer nogenlunde til vort begreb om **tonehøjde**

## Audiogrammer



## Nogle centrale egenskaber ved lydsansning

- Følsomhed (tærskler ned til ca. 20 uPa)
- Frekvensselektivitet – detektion af frekvensændringer på ca. 2 Hz v 1000Hz
- Retningsfølsomhed – ca 2 grader tærskler
- Sensitivitet for tidsstruktur i lydsignaler, både langsomme variationer (sekunder) og hurtige variationer (<100 ms)

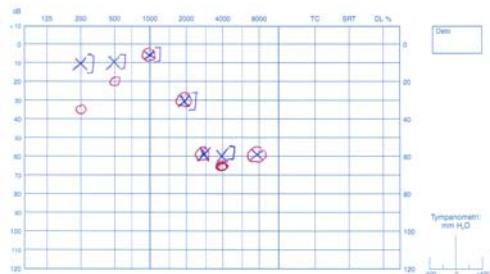
## Audiogram - klinisk

- I klinikken bruges oftest MAP-audiogrammer (hovedtelefoner) og benledning.
- Som regel angiver patienten, om han/hun kan høre tonen.
- Herefter skrues forsøgslederen op eller ned for lydstyrken, indtil tærsklen (det lydtryk, hvor patienten netop kan høre tonen) er bestemt.



### Audiogram i klinikken-2

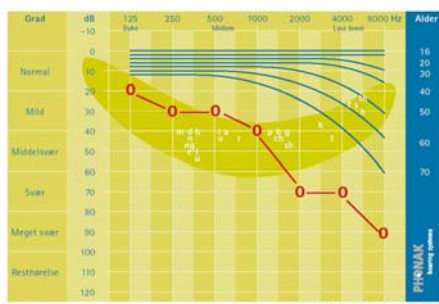
- Angiver dB i forhold til standard audiogram (dB HL). Høretab (nedad) er positive dB-værdier! Venstre øre – blå, højre - rød



### Øret: opbygning.

- Den grundlæggende opbygning er
- Ydre øre og øregang
- Mellemøre (trommehinde og mellemøreknogler)
- Indre øre (øresneglen (cochlea): sansorganer)
- Hørenerven
- Hørebanen i centralnervesystemet

### Det kliniske audiogram



dB skalaen er her dB HL, hvor man sammenligner tærsklen med normal-tærskler (så 0 dB HL er normal hørelse, positive tal viser et høretab)

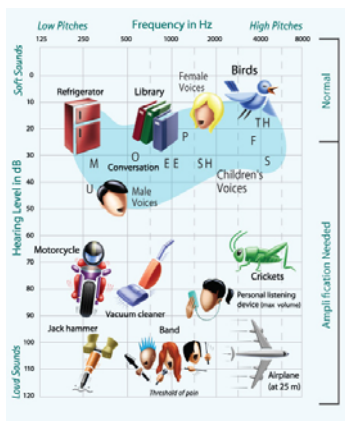
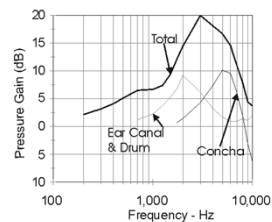
### Diagram af menneskeøret

Gross division	Outer ear	Middle ear	Inner ear	Central auditory nervous system
Anatomy	pinna external auditory canal	malleus incus	semicircular canals vestibule cochlea	facial n. cochlear n. internal auditory canal
Mode of operation	Air vibration	Mechanical vibration	Mechanical, Hydrodynamic, Electrochemical	Electrochemical
Function	Protection, Amplification, Localisation	Impedance matching, Selective oval window stimulation, Pressure equalisation	Filtering, Distribution, Transduction	Information processing

### Ydre øre - funktion

Funktionen af det ydre øre:

1. Forstærkning (horneffekt)
2. Skygning omkring det ydre øre giver information om retning til lydkilden.
3. Det ydre øre giver specielt information om lydretning i vertikalplanet

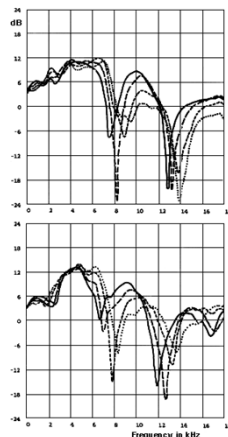


## Hoved-relaterede overføringsfunktioner (HRTF)

HRTF'er viser skygningen af øret ved forskellige lydretninger og frekvenser

Her er HRTF'er for to personer. Lyden kommer fra venstre side, og de fire kurver er fra fire forskellige højderetninger (0, 10, 20, 30 grader)

Ved at filtrere lyd med HRTF'er kan man danne en komplet illusion om lydretning

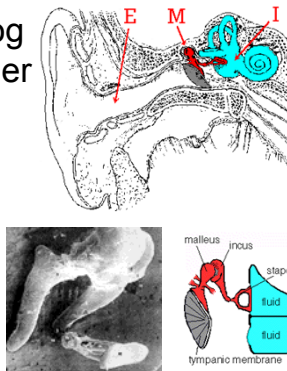


## Impedance matching - mekanisme

- Væsken i det indre øre er meget tungere og mindre sammentrykkelig end luft.
- Derfor er vibrationer af væsken i det indre øre meget mindre end i lydbølgen i luften udenfor.
- Funktionen af mellemøret er at omdanne store vibrationer i lyd i luft til små vibrationer ved højere tryk i væsken
- Den totale forstærkning af mellemøret er 30-40 dB

## Trommehinde og mellemøreknogler

- Trommehinden er en kegleformet membran, diameter 55-90 mm.
- Trommehinden kontaktes af en kæde af tre små mellemøreknogler, først **hammeren** (*malleus*) som er forbundet med **ambolten** (*incus*) og **stigbøjlen** (*stapes*).
- Fodpladen af stigbøjlen sidder på det ovale vindue i høresneglen (cochlea)

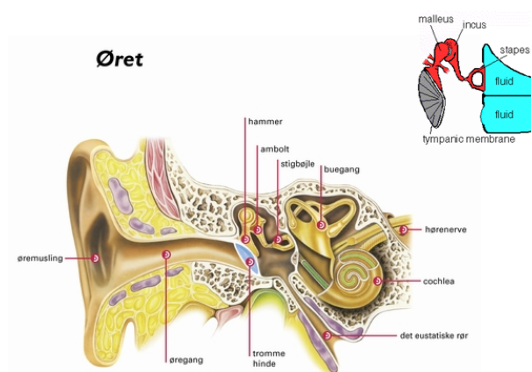


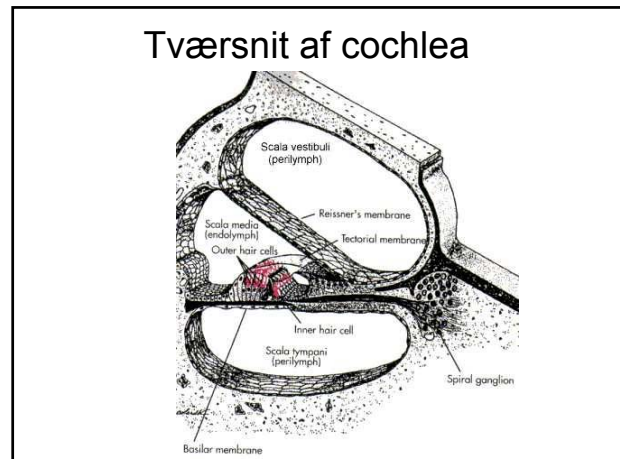
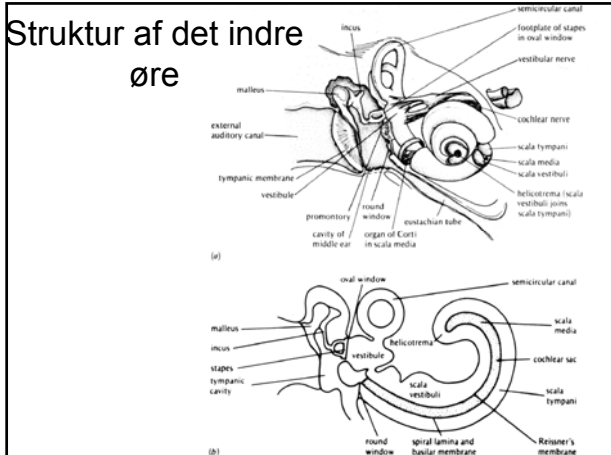
## Hørelse uden mellemøret: benledning

- Hvis mellemøret er defekt, kan man stadig høre ved **benledning**: vibrationer af kraniet, der stimulerer det indre øre
- Benledning er ca. 40 dB (100 gange) mindre effektiv end luftledning.

## Mellemøret – impedans matching

- Den vigtigste funktion af mellemøret er impedansmatching.
- **Impedansmatching** er vigtig, fordi vi er blevet landlevende dyr, der forsøger at bruge et væskefyldt øre til at høre med i luft.
- Uden mellemøret ville størstedelen af energien i lydbølgen blive reflekteret fra hovedet. Mellemørets betydning kan ses i forskellen på normale horetærskler og tærskler, når mellemøret er blokeret – f.eks. ved mellemørebetændelse





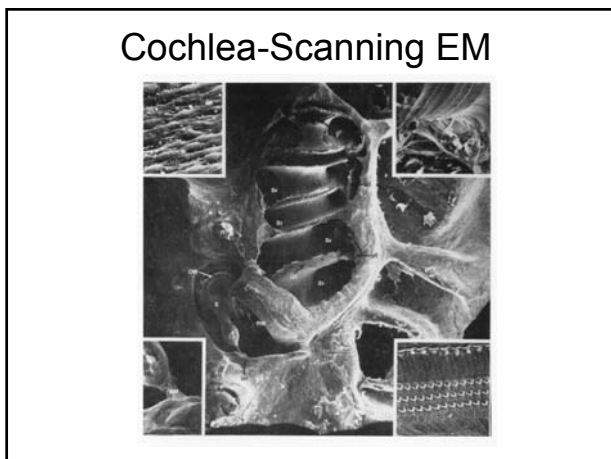
### Det indre øre.

- Cochlea er et væskefyldt rør, delt af en membran, som sansecellerne sidder på

Tværsnit af cochlea

### Corti's organ -skematisk

Corti's organ indeholder sanseceller og støttceller og sidder på basilarmembranen  
De tre rækker ydre hårceller sidder fast i tektorialmembranen.



### Funktionen af cochlea

- Cochlea fungerer som et 'akustisk prisme', dvs. den analyserer frekvenser i lyd ved at hver frekvens stimulerer et bestemt område af basilarmembranen maximalt.
- Dette sker ved en 'vandrende bølge' der udbreder sig i basilarmembranen og har maksimum amplitude i et bestemt, frekvensspecifikt område.
- Den vandrende bølge blev først beskrevet af von Békésy.

### Von Bekesy's målinger

- Målingerne blev lavet på lig og viste ret bred tuning af basilmembranen

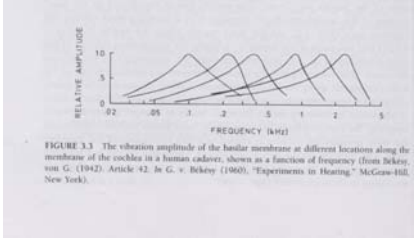


FIGURE 3.3 The vibration amplitude of the basilar membrane at different locations along the membrane of the cochlea in a human ear, shown as a function of frequency (Otto von Békésy, von G. (1942). Article #2. In G. v. Békésy (1960). "Experiments in Hearing." McGraw-Hill, New York).

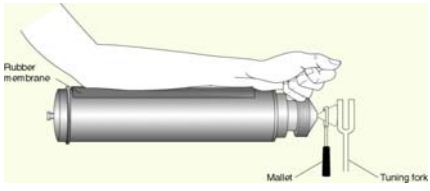
### Den vandrende bølge og basilmembranen

- Den vandrende bølge opstår ved at basilmembranen 'filtrerer' den hydrodynamiske bølge, som bliver dannet ved stigbøjens vibrationer i det ovale vindue.
- Den frekvensafhængige filtrering opstår fordi basilmembranen varierer systematisk i **tykkelse, stivhed og bredde** i sin længde



### Von Bekesy - model

- Model af basilmembranen.
- Sættes på armen og stimulerer forskellige steder på armen afhængigt af frekvensen

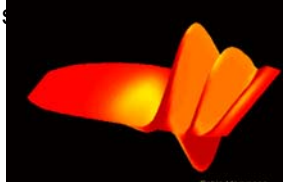


### Vandrende bølge ved tre frekvenser



### Den vandrende bølge

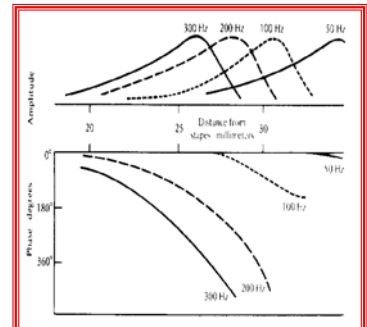
- Von Békésy's forsøg viste, at faseforskelle langs cochlea ville give maksimalt udsving af basilmembranen i et område, der var karakteristisk for frekvensen – høje frekvenser tættest på det ovale vindue, lave frekvenser længst

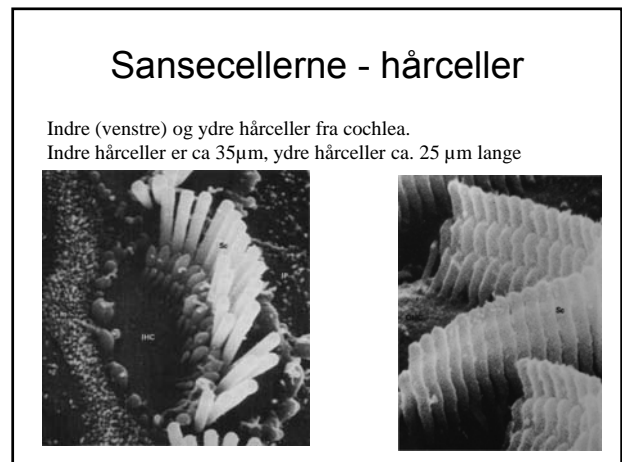
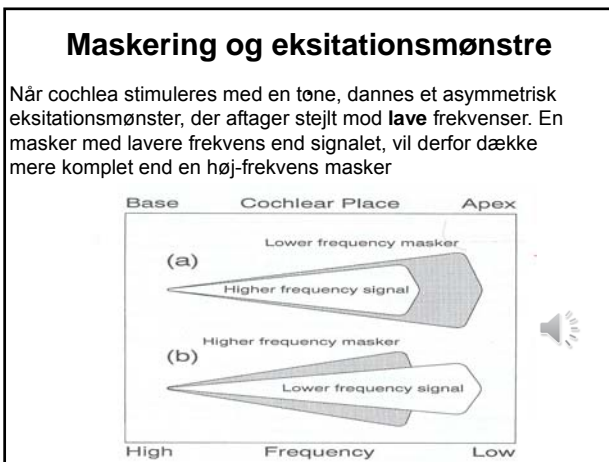
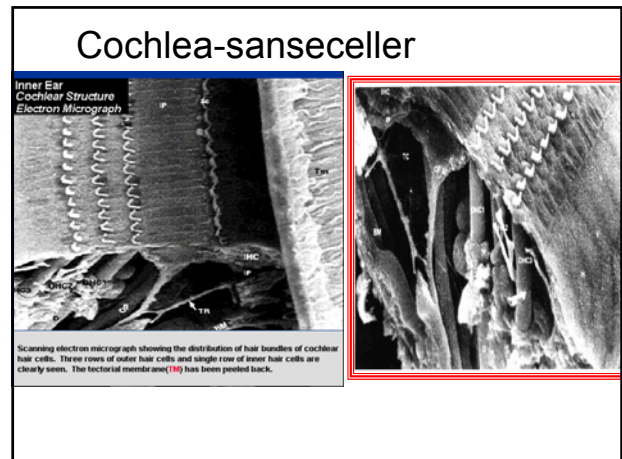
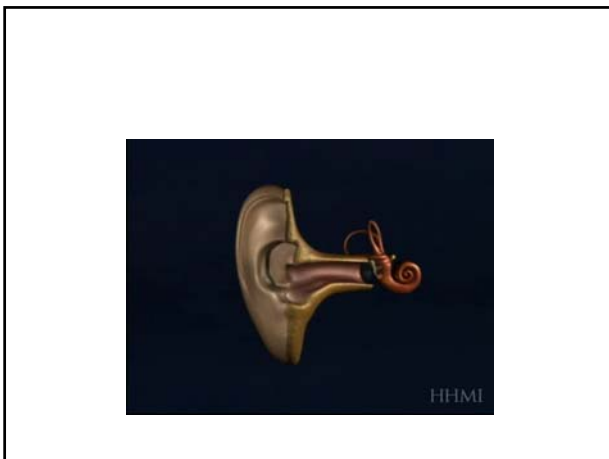


Fabio Mammano

### Den vandrende bølge-amplitude og fase

- For hver frekvens er der et karakteristisk faseskift – dvs. en karakteristisk forsinkelse for hver frekvens





### Cochlea-sanseceller

- Sansecellerne i cochlea er **hårceller**, der reagerer på bøjning af sansehårene (med depolarisering).
- Der er to typer: en række **indre hårceller (IHC)** og tre rækker **ydre hårceller (OHC)**
- I alt er der ca. **2500 IHC** og **12500 OHC** i cochlea

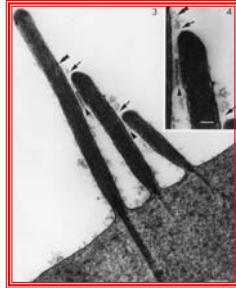
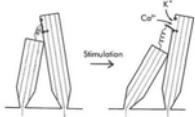
### Hårceller-sansecellerne i det indre øre.

- Når sansehårene bøjes den ene vej, stimulerer hårcellen hørenerven
- Når sansehårene bøjes den anden vej, bliver nervefibren mindre aktiv

FIGURE 3-8 (A) Schematic illustration of excitation of hair cells from the lateral line organ of fish. Intracellular potentials are affected by bending of the stereocilia of hair cells in the lateral line organ of fish hairs (from Fluck, A. (1967). Transducing mechanisms in lateral line canal organ receptors. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 30:133-140). (B) Waveforms of the voltage recorded intracellularly (receptor potentials) from inner hair cells in a guinea pig at different sound intensities. (C) Voltage of the response sites in B (from Russell, I. J., and Selick, P. in cochlear hair cells. J. Physiol. 130:179-200).

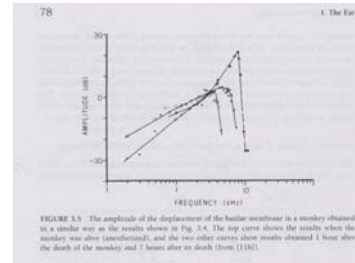
## Hårceller – tip links

- Tip links (forbindelse mellem sansehårene) antages at være vigtige for transduktionen i hårceller



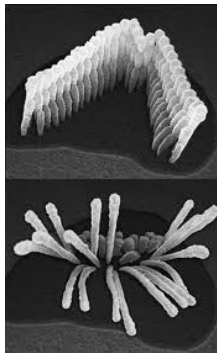
## Tuningen og metabolisme

- Tuningen af basilmembranen afhænger af metabolisk energi – reduceret i forgiftede/døde dyr

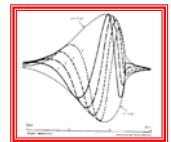


## Intakt og beskadiget hårcelle

- Hårcellerne, specielt de ydre, beskadiges af intense lyde (nederste billede)



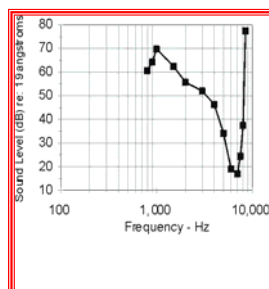
## Aktive processer i cochlea



- Aktive processer er nødvendige, fordi Tuningen er for skarp i cochlea til at kunne forklares med en passiv vandrende bølge
- Hvis tuningen skyldtes resonans, skulle dæmpningen være minimal, men så vil responset ringe.

## Aktive mekanismer i cochlea

- Von Bekesy's forsøg blev lavet på døde dyr. Det viser sig imidlertid, at frekvenstuningen i levende dyr er meget skarpere end i døde dyr.

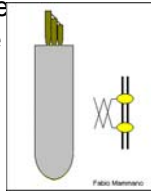


## Ydre hårceller –forstærker vibrationen i cochlea

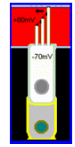
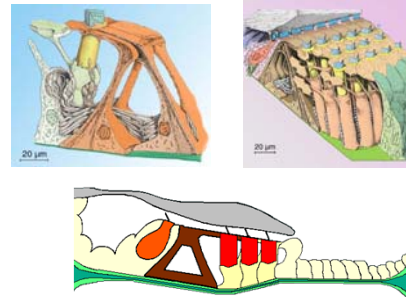
- De ydre hårceller giver en feed-back forstærkning af vibrationen af basilmembranen og gør cochlea mere følsom – tærskler ned til forskydninger på 0.4 nm
- (tærsklen er stort set begrænset af intern støj i øret)

### Sanseceller og mekaniske effektorer – specialisering af ydre hårceller

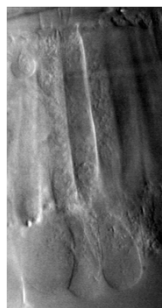
- Studier af hårcellerne i cochlea har vist, at de indre hårceller er de egentlige sanseceller, medens de **ydre** hårceller er **mekaniske effektorer**, d.v.s. de kan bevæge basilarmembranen under forbrug af energi (ATP)



### Corti's organ -skematisk



### Elektrisk stimulering af ydre hårcelle



Fabio Mammano



Jonathan Ashmore

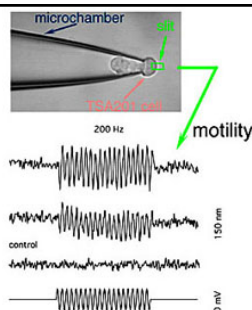
<http://www.physiol.ucl.ac.uk/ashmore/>

### Aktive mekanismer i cochlea-2

- De aktive mekanismer skyldes de ydre hårceller. Tilsyneladende er der en eller anden form for feed-back mellem den ret brede, passive stimulering af basilarmembranen ved den vandrede bølge – og aktive processer, der består i at ydre hårceller i den stimulerede region trækker sig sammen

### Proteinet prestin fra ydre hårceller giver spændingsafhængig bevægelse

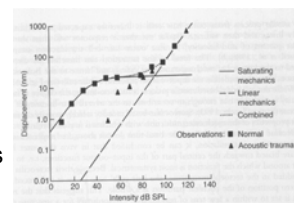
I forsøget er genet for prestin indsat i nyreceller, som så bevæger sig (to øverste spor) når de stimuleres med et spændingssignal (Zheng et al., Nature 405:149, 2000)



**Figure caption**  
Examples of voltage-dependent motility expressed in TSA201 cells transiently transfected with Prestin. Top: Video image of a TSA201 cell partially drawn into a microchamber. Motility was measured electro-optically by monitoring light intensity through a slit placed at the farthest excluded membrane segment. Bottom: Top two traces: motile responses from two transfected cells. Third trace: lack of motile response from cell transfected with control plasmid only. Fourth trace: stimulus waveform. [alter:Zheng et al., Nature, 405, 149-155, 2000]

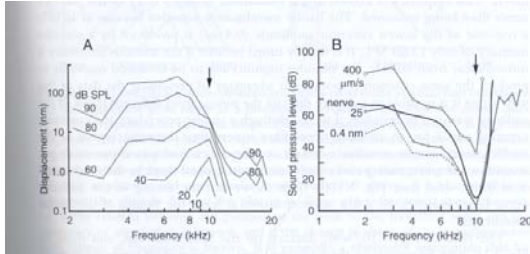
### Den cochleære forstærker

- De aktive processer giver en non-lineær forstærkning ved lave lydtryk. Ved høje lydtryk falder denne forstærkning væk, og cochlea er da næsten lineær.
- Høreskadede, specielt hvis de ydre hårceller er skadede, vil have en næsten lineær BM i/o funktion.



## BM-tuning –brede ved høje lydtryk

Tærskler svarer ti en forskydning på ca. 0.4 nm.

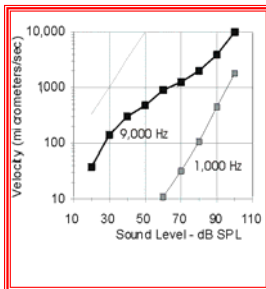


## Otoakustiske emissioner

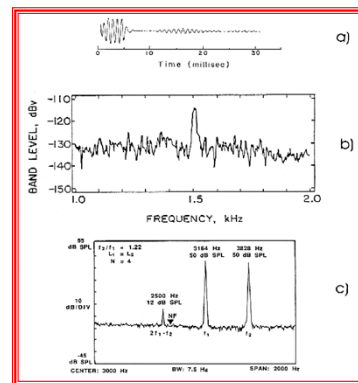
- Målelig lydudsendelse fra trommehinden, enten spontant eller fremkaldt af lydstimulering
- Otoakustiske emissioner blev opdaget for ca. 20 år siden (Kemp)
- Emissionerne skyldes aktive processer i cochlea (ydre hårceller)
- Brugt som et non-invasivt mål for, om cochlea er velfungerende

## Basilarmembran I/O

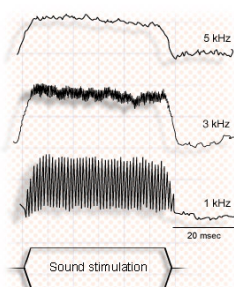
Målt på det sted der har CF 9000 Hz. Læg mærke til non-linearitet ved CF og linearitet ved 1000 Hz



## Otoakustiske emissioner

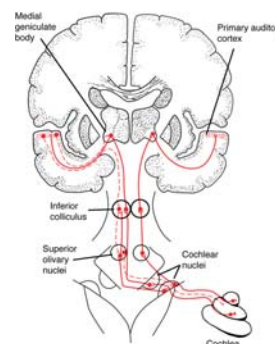


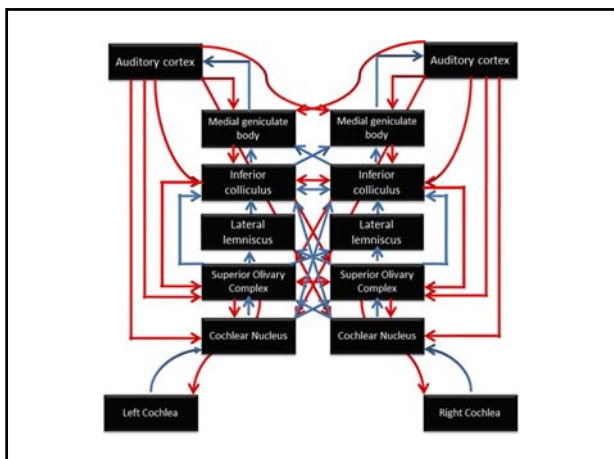
## Hårcelle-potentialer



Ved lave frekvenser (op til ca. 2 kHz) er responset af hårcellen både AC (potentialet moduleret med stimulusfrekvensen) og DC (et konstant potentiale). Ved højere frekvenser er responset kun et DC-potentiale.

## Hørebanen-anatomi





### Hørenerven

- Hørenerven (40000-50000 fibre) innervierer de ydre og indre hårceller.
- Der er to typer fibre, hvor den almindeligste (85-95%) innervierer IHC.
- Hver IHC innervieres af 16-20 fibre
- Den anden type fibre innervierer OHC (1 fiber/20 OHC)

### Hørebanen

- Figuren viser et procesorienteret diagram af hørebanen

### Hørebanen-3

Nervesignaler udbreder sig med en hastighed på ca 10-30 m/s og bliver derfor forsinket op gennem hørebanen. I hver synapse er der en yderligere forsinkelse på ca. 1 ms

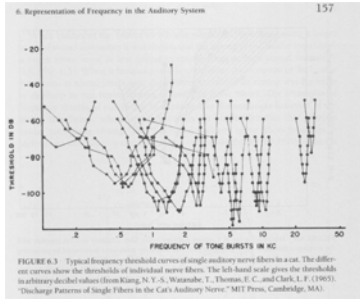
### Grundlæggende nervebiologi

- Nervecellen er en celle, der er specialiseret til at overføre elektrisk-kemiske signaler.
- Cellen består af en 'modtager' del – **dendriterne**, en 'transmissionsdel' – **axonet** og en 'sender' del – **synapsen**.
- Cellemembranen er specialiseret til at sende elektriske signaler.

### Responsområde af en enkelt nervefiber

## Tærskelkurver-2

- Fra kat, læg mærke til forskellen i form mellem høj- og lavfrekvens tærskelkurver

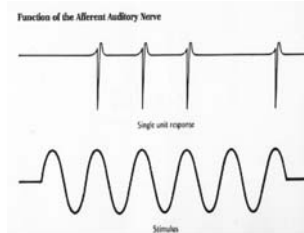


## Generelt om kodning i CNS

- Der er ikke nogen generelle principper
- Neuroner bliver mere specifikke, jo højere man kommer op i CNS
- Specialiseret behandling af tidsparametre (AM), af retning m.v.
- Kraftigt respons på ændringer ('nyheder'), novelty response
- Neuroner er plastiske - responsmønstre kan ændres dynamisk, afhængig af adfærdsrespons

## Hvad koder hørenervefibrene?

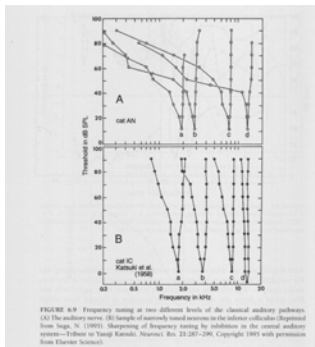
- Frekvens- alle fibre er skarpt tuned
- Fase: fibrene kan fase-låse til lavfrekvensstimuli
- Ankomsttid
- Indhyldningskurve (dvs AM)
- Intensitet



## 'What' og 'Where' strømme

- Kategorisering (What) og Lokalisering (where) behandles sandsynligvis i forskellige strømme i cortex, kaldet what and where pathways.

## Sammenligning af tuning i hørenerve og IC



## What (grøn) and where (violet)- pathways

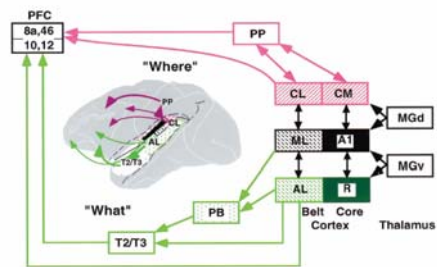


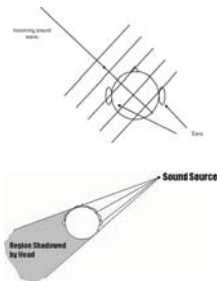
Fig. 4. Schematic flow diagram of "what" and "where" streams in the auditory cortical system of primates. The ventral "what" stream is shown in green, the dorsal "where" stream, in violet. (Modified and extended from Bauckhoffer (2012) prefrontal connections (PFC) based on Romaniuk et al. (2012) PFC, posterior parietal cortex, PB, parietal cortex, MGd and MGv, dorsal and ventral parts of the MGN.

Bauckhoffer and Tian

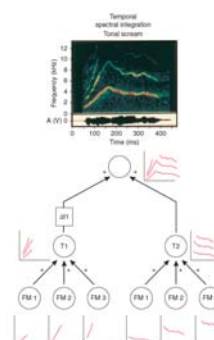
PLoS | October 24, 2009 | vol. 4 | no. 10 | e7139

## Retningshørelse

- Retning til en lydkilde bliver beregnet i centralnervesystemet ved sammenligning af input fra de to øren:
- ITD-(interaural time difference) er sammenligning af ankomsttidsforskelle på de to øren.
- ILD – (interaural level difference) er sammenligningen af lydtryk på de to øren (forskil skyldes skygning af hovedet)
- ITD og ILD behandles separat i CNS.



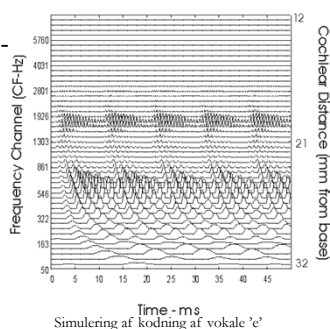
## Model af neural processing i cortex



Rauschecker &amp; Scott 2009

## Hørenerverespons, sproglyd (vokalen ee)

- Neural model indbygger vandrebølge effekter fra cochlea og aspekter af nervefibreneres fysiologi:

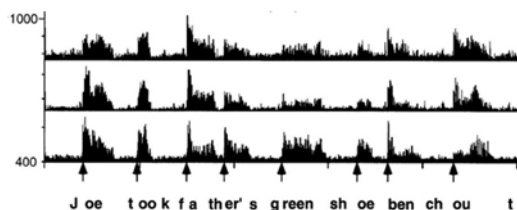


## Det neurale grundlag for sprog

- To centre i hjernen behandler sprog: Broca's og Wernickes centre
- Broca's center (cortex område 44-45): talefrembringelse
- Wernickes center (cortex område 22 og 39): taleforståelse (venstre side)
- 'Forståelse' af sprogtone (22, højre side)
- Generelt: adskillelse mellem ords betydning (semantik) og tonefald

## Sprogkodning i tre hørenervefibre (makak-abe)

Bemærk: respons på onsets og på vokalerne



## Lateralisering

- Semantisk indhold (sprog betydning) behandles generelt på venstre side
- Prosodisk indhold (sprog tone) på højre side (også musik)
- De fleste forsøgspersoner forstår bedre tale der præsenteres i højre øre, hvis de to øren får forskellige stimuli.
- Omvendt for melodier.

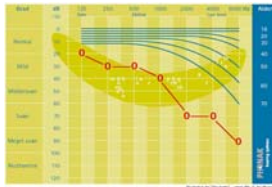


## Hvad kan der gå galt - 3

- Beskadiget hørenerve (overstimulering m. kraftige lyde, genetiske fejl, tumorer)
- Beskadigelser længere oppe i hørebane (tumorer, tinnitus, hjerneblødninger)

## Hvad kan der gøres?

- 1. Beskyttelse mod kraftige lyde
- 2. Behandling med høreapparater
- 3. Anden medicinsk behandling.
- Læg mærke til, at selv ret små høretab påvirker evnen til at høre i baggrundsstøj, især når flere taler samtidig – dette er en af de første tegn på høretab
- Høreapparater kræver tilvænning og træning!



## Resumé

- Øret er et meget følsomt sanseorgan og reagerer ned til lydtryk på 20 uPa, der giver en forskydning på kun 0.4 nm i basilmembranen i det indre øre
- Cochlea er en akustisk prisme, hvor forskellige frekvenser i lyden stimulerer forskellige områder
- Følsomheden af cochlea skyldes aktive processer i de ydre hårceller
- De ydre hårceller er meget sårbare overfor overstimulering.
- Tids-og frekvensparametre er repræsenteret i hørebane
- Neuroner i CNS bliver mere og mere specifikke i løbet af hørebane
- Separate centre for retningshørelse og sprog