



ΕΘΝΙΚΟ ΜΕΤΣΟΒΙΟ ΠΟΛΥΤΕΧΝΕΙΟ
ΣΧΟΛΗ ΗΛΕΚΤΡΟΛΟΓΩΝ ΜΗΧΑΝΙΚΩΝ
ΚΑΙ ΜΗΧΑΝΙΚΩΝ ΥΠΟΛΟΓΙΣΤΩΝ
ΤΟΜΕΑΣ ΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ ΜΕΤΑΔΟΣΗΣ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΑΣ
ΚΑΙ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΥΛΙΚΩΝ

**Πολυαισθητηριακή Ολοκλήρωση και
Απώλεια Ακοής**

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Πέτρος Σ. Ντούρμας

Επιβλέπων : Δημήτριος – Διονύσιος Κουτσουρής
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

Συνεπιβλέπουσα : Ράνια Πετροπούλου
ΕΔΙΠ Ε.Μ.Π.

Αθήνα, Οκτώβριος 2020



ΕΘΝΙΚΟ ΜΕΤΣΟΒΙΟ ΠΟΛΥΤΕΧΝΕΙΟ
ΣΧΟΛΗ ΗΛΕΚΤΡΟΛΟΓΩΝ ΜΗΧΑΝΙΚΩΝ
ΚΑΙ ΜΗΧΑΝΙΚΩΝ ΥΠΟΛΟΓΙΣΤΩΝ
ΤΟΜΕΑΣ ΣΥΣΤΗΜΑΤΩΝ ΜΕΤΑΔΟΣΗΣ ΠΛΗΡΟΦΟΡΙΑΣ
ΚΑΙ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΥΛΙΚΩΝ

**Πολυαισθητηριακή Ολοκλήρωση
και Απώλεια Ακοής**

ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

Πέτρος Σ. Ντούρμας

Επιβλέπων : Δημήτριος – Διονύσιος Κουτσουρής
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

Συνεπιβλέπουσα : Ράνια Πετροπούλου
ΕΔΙΠ Ε.Μ.Π.

Εγκρίθηκε από την τριμελή εξεταστική επιτροπή την Δευτέρα 19 Οκτωβρίου 2020

.....
Δημήτριος – Διονύσιος
Κουτσουρής
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

.....
Γεώργιος Ματσόπουλος
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

.....
Παναγιώτης Τσανάκας
Καθηγητής Ε.Μ.Π.

Αθήνα, Οκτώβριος 2020

.....
Πέτρος Σ. Ντούρμας

Διπλωματούχος Ηλεκτρολόγος Μηχανικός και Μηχανικός Υπολογιστών Ε.Μ.Π.

Copyright © Πέτρος Σ. Ντούρμας, 2020

Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All rights reserved.

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας εργασίας, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης και να διατηρείται το παρόν μήνυμα. Ερωτήματα που αφορούν τη χρήση της εργασίας για κερδοσκοπικό σκοπό πρέπει να απευθύνονται προς τον συγγραφέα.

Οι απόψεις και τα συμπεράσματα που περιέχονται σε αυτό το έγγραφο εκφράζουν τον συγγραφέα και δεν πρέπει να ερμηνευθεί ότι αντιπροσωπεύουν τις επίσημες θέσεις του Εθνικού Μετσόβιου Πολυτεχνείου.

Περίληψη

Σκοπός της παρούσας διπλωματικής είναι η μελέτη της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης και των εφαρμογών που μπορεί να έχει στην υποβοήθηση ατόμων που πάσχουν από απώλεια ακοής.

Η απώλεια ακοής κλιμακώνεται σε ένα πραγματικό πρόβλημα υγείας με κοινωνικό αντίκτυπο. Η εξάπλωση της στους ηλικιωμένους αποκτά διαστάσεις επιδημίας. Ο κίνδυνος εμφάνισης απώλειας ακοής αυξάνεται επίσης στους νέους. Εάν αφεθεί χωρίς θεραπεία, η απώλεια ακοής μπορεί να διαιωνίσει την ανάπτυξη νευροεκφυλιστικών ασθενειών, συμπεριλαμβανομένης της άνοιας. Παρά τις πρόσφατες εξελίξεις στις τεχνολογίες ακουστικών βαρηκοΐας (ΑΒ) και κοχλιακών εμφυτευμάτων (ΚΕ), οι ασθενείς με προβλήματα ακοής εξακολουθούν να αντιμετωπίζουν σημαντικές πρακτικές και κοινωνικές προκλήσεις, με ή χωρίς βοηθήματα. Συγκεκριμένα, όλοι προβληματίζονται με την κατανόηση της ομιλίας σε προκλητικά ακουστικά περιβάλλοντα, ειδικά παρουσία ενός ανταγωνιστικού ομιλητή.

Στα πλαίσια της παρούσας εργασίας, διεξήχθη μια βιβλιογραφική ανασκόπηση στα υπάρχοντα δεδομένα για την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση και τις εφαρμογές της. Πραγματοποιήθηκε μια εις βάθος ανάλυση των δεδομένων της ανασκόπησης με σκοπό την μελέτη των αποτελεσμάτων αυτών των εφαρμογών αλλά και της αποτελεσματικότητάς τους. Σε επόμενο στάδιο έγινε σύγκριση πειραματικών στοιχείων με σκοπό τη συζήτηση και την πρόταση δημιουργίας πλαισίου υλοποίησης μιας νέας έρευνας. Το τελικό αποτέλεσμα της διπλωματικής είναι η πρόταση για ανάπτυξη ενός νέου πεδίου ερευνών σχετικά με την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση και τις δυνατότητες που παρέχει στην αποκατάσταση των στερημένων αισθήσεων.

Λέξεις-Κλειδιά: πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση, απώλεια ακοής

Abstract

The purpose of this diploma thesis is to study the multisensory integration and the applications it may have on supporting people that suffer from hearing loss.

Hearing loss escalates into a real social and health problem. Its prevalence in the elderly is an epidemic. The risk of developing hearing loss is also growing among younger people. If left untreated, hearing loss can perpetuate development of neurodegenerative diseases, including dementia. Despite recent advancements in hearing aid (HA) and cochlear implant (CI) technologies, hearing impaired patients still encounter significant practical and social challenges, with or without aids. In particular, everyone struggles with understanding speech in challenging acoustic environments, especially in presence of a competing speaker.

In the context of this diploma thesis, a literature review was conducted concerning the available data on multisensory integration and their implementations. Based on the results of this review, we studied the limitations and effectiveness of these specific models. Building upon these outcomes, we discussed and proposed a new framework for the implementation of further research. The end result of the diploma thesis is the proposal and development of a new set of researches on multisensory integration and the possibilities that lie ahead on recovering deprived senses.

Keywords: multisensory integration, hearing loss

Ευχαριστίες

Η παρούσα διπλωματική εργασία, με την οποία ολοκληρώνεται η ακαδημαϊκή μου πορεία στη Σχολή Ηλεκτρολόγων Μηχανικών και Μηχανικών Υπολογιστών του Εθνικού Μετσόβιου Πολυτεχνείου, είναι αποτέλεσμα της συνεργασίας και της συμπόρευσής μου, με διάφορους ανθρώπους οι οποίοι με βοήθησαν καθ' όλη την διάρκεια της εκπόνησής της και για τον λόγο αυτό θα ήθελα να ευχαριστήσω εγκαρδώς αυτά τα άτομα.

Καταρχήν, οφείλω ένα μεγάλο ευχαριστώ στον κ. Δημήτριο Κουτσούρη, Καθηγητή Ε.Μ.Π., για την εμπιστοσύνη που έδειξε και για την ευκαιρία που μου προσέφερε να εκπονήσω αυτή τη διπλωματική εργασία στο Εργαστήριο Βιοιατρικής Τεχνολογίας της Σχολής Ηλεκτρολόγων Μηχανικών και Μηχανικών Υπολογιστών του Εθνικού Μετσόβιου Πολυτεχνείου, την κα. Ράνια Πετροπούλου, μέλος ΔΕΠ Ε.Μ.Π. και τον κ. Δρ. Παναγιώτη Κατρακάζα, για την βοήθεια, την υπομονή τους και τον πολύτιμο χρόνο που διέθεσαν καθοδηγώντας με σε όλα τα στάδια της εργασίας.

Τέλος, θα ήθελα να εκφράσω την ευγνωμοσύνη μου στην οικογένεια μου, στην σύντροφο μου και στους φίλους μου, για την αμέριστη στήριξη και συμπαράστασή τους καθ' όλη την διάρκεια των σπουδών μου και κυρίως στους γονείς μου, που δεν σταμάτησαν να πιστεύουν σε μένα.

Πέτρος Ντούρμας
Αθήνα, Οκτώβριος 2020

Περιεχόμενα

Κεφάλαιο 1: Θεωρητικό Πλαίσιο	12
1.1 Εισαγωγή	12
1.2 Ορισμοί.....	13
1.2.1 Απώλεια Ακοής.....	13
1.2.2 Βαρηκοΐα	13
1.2.3 Κώφωση.....	14
1.2.4 Βαθμοί Απώλειας Ακοής	14
1.2.5 Πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση.....	16
1.2.5.1 Υπόθεση Καταλληλότητας Αισθητήριας Οδού	17
1.2.5.2 Θεώρηση Ενότητας	17
1.2.5.3 Πολυαισθητηριακές Ψευδαισθήσεις.....	18
1.2.6 Προσοχή	18
1.2.6.1 Top-down	18
1.2.6.2 Bottom-up	20
Κεφάλαιο 2: Απώλεια Ακοής, μια σύγχρονη επιδημία.....	21
2.1 Η διάσταση του προβλήματος	21
2.2 Επιπτώσεις της Απώλειας Ακοής.....	24
2.2.1 Λειτουργικές επιπτώσεις.....	24
2.2.2 Κοινωνικές – συναισθηματικές επιπτώσεις.....	25
2.2.3 Οικονομικές επιπτώσεις.....	25
2.3 Παράγοντες που οξύνουν το φαινόμενο	25
2.3.1 Κίνδυνοι απώλειας ακοής	25
2.3.1.1 Απώλεια ακοής που προκαλείται από θόρυβο (Noise Induced Hearing Loss, NIHL)	26
2.3.1.2 Λοιμώξεις του αυτιού	27
2.3.1.3 Ωτοτοξικότητα	28
2.3.1.4 Επιπλοκές λοιμώξεων	28
2.3.2 Συγγενείς αιτίες.....	29
2.3.3 Λοιπές αιτίες	29
2.4 Παρεμβάσεις και τρόποι αντιμετώπισης.....	30
2.4.1 Άρση των εμποδίων δράσης	30
2.4.2 Μέτρα για την αντιμετώπιση του αυξανόμενου επιπολασμού της απώλειας ακοής	31

2.4.2.1 Δράσεις που απαιτούνται για την πρόληψη των λοιμώξεων σε μητέρες και βρέφη	31
2.4.2.2 Δράσεις που απαιτούνται για την πρόληψη της απώλειας ακοής που οφείλεται στον θόρυβο (NIHL).....	32
2.4.2.3 Δράσεις που απαιτούνται για την πρόληψη της απώλειας ακοής που οφείλεται στην ωτοτοξικότητα	33
2.4.3 Μέτρα για την αφύπνιση του πληθυσμού και την δράση υπέρ της δημόσιας υγείας	33
2.4.3.1 Ανάπτυξη νομοπλαίσιων αρωγής	34
2.4.3.2 Έγκυρη και λεπτομερής ενημέρωση κοινοτήτων	34
2.4.3.3 Δημιουργία θέσεων για εργατικό δυναμικό κατάλληλα εκπαιδευμένο στις ανάγκες του προβλήματος.....	34
2.4.3.4 Εύκολη πρόσβαση σε τεχνολογίες και υπηρεσίες ακοής.....	35
2.5 Η Πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση και η Ακοή	36
2.5.1 Εισαγωγή στις αισθήσεις	36
2.5.2 Ο ακουστικός φλοιός	37
2.5.3 Ευρήματα πολυαισθητηριακής δραστηριότητας στην ακοή των θηλαστικών	37
2.6 Σύνοψη κεφαλαίου	42
2.6.1 Συμπεράσματα	42
2.6.2 Ζητήματα και ερωτήσεις	42
Κεφάλαιο 3: Η φυσιολογία της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης	44
3.1 Εισαγωγή	44
3.2 Ο αντίκτυπος της Πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στην εγκεφαλική λειτουργία	44
3.3 Η οργάνωση της Πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο Άνω Διδύμιο των ενηλίκων	45
3.4 Η Πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στο Άνω Διδύμιο και ο Εγκεφαλικός Φλοιός	53
3.5 Η Οντογένεση της Πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο Άνω Διδύμιο	57
3.5.1 Ο αντίκτυπος της ανάπτυξης δίχως οπτική και μη-οπτική εμπειρία.....	60
3.5.2 Επηρεάζοντας την πρώιμη εμπειρία με διαισθητηριακά ερεθίσματα αλλάζοντας τις χωρικές τους σχέσεις	62
3.5.3 Οι φλοιώδεις είσοδοι και ο ρόλος τους στην ωρίμανση	63
3.5.4 Η οντογένεση της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης στο φλοιό	64
3.5.5 Η οντογένεση της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης στα πρωτεύοντα	65
3.5.6 Η οντογένεση της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης στον άνθρωπο.....	67

3.6 Σύνοψη κεφαλαίου	68
3.6.1 Συμπεράσματα	68
3.6.2 Ζητήματα και ερωτήσεις	68
Κεφάλαιο 4: Ενισχύοντας την Ακοή με Πολυαισθητηριακή Ολοκλήρωση	70
4.1 Εισαγωγή	70
4.2 Οι υπολογιστικές στρατηγικές του πολυαισθητηριακού εγκεφάλου	71
4.2.1 Η αιτιώδης συναγωγή	71
4.2.2 Χρονική ιεραρχία πολυαισθητηριακών υπολογισμών	72
4.2.3 Διαχωρίσιμοι υπολογισμοί που επηρεάζονται από το περιεχόμενο των σημάτων πληροφορίας, σε βρεγματικές και μετωπικές περιοχές	73
4.2.4 Η λειτουργία του μετωπιαίου λοβού στη πολυαισθητηριακή και γενικότερη αιτιώδη συναγωγή	75
4.3 Νευροπλαστικότητα εγκεφάλου	77
4.3.1 Η ανεξάρτητη από τις αισθήσεις, συγκεκριμένη ως προς την διεργασία, πλαστικότητα	77
4.3.2 Αναδιοργάνωση των στερημένων πρωταρχικών αισθητήριων φλοιών	81
4.3.3 Νέα σύνορα για την αποκατάσταση ακοής	82
4.4 Εφαρμογή της θεωρίας σε πληθυσμιακό δείγμα ηλικιωμένων	85
4.4.1 Η εκπαίδευση του εγκεφάλου στους ηλικιωμένους	85
4.4.2 Πολυαισθητηριακές Ψευδαισθήσεις ως κριτήριο αξιολόγησης εγκεφαλικής οξυδέρκειας	87
4.4.3 Σύγκριση πειραματικών αποτελεσμάτων	88
4.5 Σύνοψη κεφαλαίου	89
4.5.1 Συμπεράσματα	89
Κεφάλαιο 5: Περαιτέρω Έρευνα	91
5.1 Περιορισμοί παρούσας μελέτης	91
5.2 Μελλοντική αναζήτηση	91
Κεφάλαιο 6: Βιβλιογραφία	93

Ευρετήριο Εικόνων

<i>Εικόνα 1: Κατηγοριοποίηση Βαθμού Απώλειας Ακοής.....</i>	<i>19</i>
<i>Εικόνα 2: Εκτίμηση πλήθους ατόμων με απώλεια ακοής σε βαθμό αναπηρίας.....</i>	<i>24</i>
<i>Εικόνα 3: Περιφερειακή κατανομή πλήθους ατόμων με Απώλεια Ακοής σε βαθμό αναπηρίας και εκτίμηση επιπολασμού.....</i>	<i>25</i>
<i>Εικόνα 4: Περιφερειακή εκτίμηση πλήθους ατόμων με Απώλεια Ακοής σε βαθμό αναπηρίας.....</i>	<i>26</i>
<i>Εικόνα 5: Εκτίμηση παγκόσμιου πληθυσμού στον 21^ο αιώνα.....</i>	<i>27</i>
<i>Εικόνα 6: Αντιστοιχία οπτικών, ακουστικών και σωματοαισθητικών αναπαραστάσεων στο SC.....</i>	<i>51</i>
<i>Εικόνα 7: Πολυαισθητηριακή ενίσχυση και κατάθλιψη.....</i>	<i>52</i>
<i>Εικόνα 8: Χρονικό προφίλ πολυαισθητηριακής ενίσχυσης.....</i>	<i>55</i>
<i>Εικόνα 9: Φυσιολογικές συγκρίσεις πολυαισθητηριακής και μονοαισθητηριακής ολοκλήρωσης.....</i>	<i>57</i>
<i>Εικόνα 10: Η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση ήταν ξεχωριστή από την μονοαισθητηριακή οπτική-οπτική ολοκλήρωση.....</i>	<i>58</i>
<i>Εικόνα 11: Η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στο SC εξαρτάται από τις επιδράσεις του φλοιού συσχέτισης.....</i>	<i>60</i>
<i>Εικόνα 12: Οι νευρώνες SC λαμβάνουν συγκλίνουσα είσοδο από διαφορετικές αισθητηριακές υποπεριοχές του πρόσθιου εκτοσυλβιακού φλοιού.....</i>	<i>62</i>
<i>Εικόνα 13: Αναπτυξιακή χρονολογία πολυαισθητηριακών νευρώνων SC.....</i>	<i>65</i>
<i>Εικόνα 14: Η πρόωμη εμπειρία επηρεάζει το δεκτικό πεδίο και τις ιδιότητες απόκρισης των πολυαισθητηριακών νευρώνων SC.....</i>	<i>67</i>
<i>Εικόνα 15: Μοτίβα σύγκλισης αισθήσεων στο SC του νεογέννητου και ενήλικου πιθήκου....</i>	<i>73</i>
<i>Εικόνα 16: (α) MRI λειτουργικής συνδεσιμότητας (functional connectivity, FC) σε κατάσταση ηρεμίας από εκ γενετής τυφλούς ενήλικες.....</i>	<i>88</i>
<i>Εικόνα 16: (β) MRI-ρετινοτοπική οργάνωση λειτουργικής συνδεσιμότητας σε κατάσταση ηρεμίας από εκ γενετής πλήρως τυφλούς ενήλικες.....</i>	<i>88</i>
<i>Εικόνα 17: Πολυαισθητηριακό πρόγραμμα εκπαίδευσης για αποκατάσταση όρασης.....</i>	<i>92</i>

Κεφάλαιο 1: Θεωρητικό Πλαίσιο

1.1 Εισαγωγή

Πάνω από το 5% του παγκόσμιου πληθυσμού έχει απώλεια ακοής σε βαθμό αναπηρίας (δηλαδή, απώλεια <40 dB στο καλύτερο αυτί ακοής, Katarzyna et al. 2019). Επιπλέον, ο επιπολασμός της αναμένεται να αυξηθεί στην κοινωνία, τόσο μεταξύ των ηλικιωμένων, όπου είναι ήδη η πιο κοινή διαταραχή αισθητηριακής επεξεργασίας, όσο και μεταξύ των νεότερων λόγω της έντονης έκθεσης σε θόρυβο (Παγκόσμιος Οργανισμός Ακοής 2015). Άτομα που πλήττονται από απώλεια ακοής, συμπεριλαμβανομένης της απώλειας ακοής που σχετίζεται με την ηλικία (πρεσβυακοΐα ή ωτογήρανση), αντιμετωπίζουν συγκεκριμένες δυσκολίες στην κατανόηση της ταχείας ομιλίας, της ομιλίας με θόρυβο στο παρασκήνιο ή σε περίπτωση που δύο ή περισσότεροι ομιλητές μιλούν ταυτόχρονα (Schneider et al., 2010; Agrawal et al., 2008; Imam et al., 2017; Davis et al., 2016). Στους ηλικιωμένους, η απώλεια ακοής όχι μόνο εμποδίζει την ανταλλαγή πληροφοριών, προκαλώντας απομόνωση και εξάρτηση από άλλους, αλλά η παρουσία της έχει βρεθεί να συσχετίζεται με γνωστική εξασθένηση που οφείλεται στη γήρανση (Uchida et al., 2019; Davis et al., 2016; Fortunato et al., 2016). Πρόσφατες μελέτες έδειξαν ακόμη ότι τα προβλήματα ακοής αυξάνουν την πιθανότητα εμφάνισης άνοιας και άλλων νευροεκφυλιστικών ασθενειών (Ford et al., 2018; Gurgel et al., 2014; Livingston et al., 2017; Loughrey et al., 2018;). Η λειτουργία της ακοής και η ποιότητα ζωής που σχετίζεται με την ακοή έχουν αποδειχθεί ότι βελτιώνονται εξίσου με τη χρήση ακουστικών βαρηκοΐας (Hearing Aids - HAs) και / ή κοχλιακών εμφυτευμάτων (Cochlear Implants - CIs). Τα ακουστικά βαρηκοΐας βελτιώνουν μόνο την ακουστική ακρόαση και μπορούν έτσι να ωφελήσουν τους ασθενείς με ήπια έως σοβαρή απώλεια ακοής. Παρ'όλα αυτά, η σοβαρή βλάβη στο εσωτερικό αυτί, δηλαδή η νευροαισθητήρια βαρηκοΐα (Sensorineural Hearing Loss - SNHL), δεν αντισταθμίζεται από ακουστικό βαρηκοΐας. Ασθενείς με σοβαρή έως βαριά SNHL μπορούν να λάβουν κοχλιακό εμφύτευμα, μια επεμβατική νευρωνική πρόσθεση που παρακάμπτει τα κατεστραμμένα κύτταρα ακοής στο εσωτερικό αυτί και διεγείρει άμεσα τις ακουστικές νευρικές ίνες (Gaylor et al., 2013). Ωστόσο, ορισμένο πλήθος ασθενών δεν επιθυμούν να χρησιμοποιήσουν συσκευές ακοής [οι αριθμοί κυμαίνονται από 4.7% (Hougaard & Ruf, 2011) έως 24% (Hartley et al., 2010), λόγω προβλημάτων χειρισμού και συντήρησής τους, καθώς και το σχετικό κοινωνικό στίγμα. Η επεμβατικότητα της διαδικασίας κοχλιακής εμφύτευσης είναι ένας άλλος λόγος για τον οποίο ορισμένοι ασθενείς είναι απρόθυμοι προς αυτή τη λύση (Maki-Torkko et al., 2015). Μεταξύ των χρηστών HAs και CIs, το θεμελιώδες πρόβλημα που αναφέρεται είναι η μη κατανόηση της ομιλίας, ειδικά όταν εκείνη λαμβάνει χώρα με θόρυβο στο παρασκήνιο

(McCormack and Fortnum, 2013; Hickson et al., 2014). Οι ασθενείς δυσκολεύονται να αντιληφθούν την ομιλία σε ακουστικά δύσκολες συνθήκες παρά την καλή τους απόδοση σε αθόρυβη κατάσταση. Τα θορυβώδη περιβάλλοντα είναι ιδιαίτερα προκλητικά λόγω της αδυναμίας των ασθενών να διαχωρίσουν διαφορετικές ροές ομιλίας και συνεπώς να κάνουν διακρίσεις μεταξύ των ομιλητών (Gaylor et al., 2013; Carol et al., 2011; Moradi et al., 2017). Σε όλους αυτούς τους πληθυσμούς, ο βασικός λόγος για τον αγώνα σε θορυβώδη περιβάλλοντα είναι ότι η ακουστική είσοδος που φτάνει στον εγκέφαλο στερείται πληροφορίας με ικανή χρονική δομή: στην απώλεια ακοής λόγω βλάβης στο εσωτερικό αυτί, και στους χρήστες CI λόγω των περιορισμών των αλγορίθμων που εφαρμόζονται για την κωδικοποίηση ομιλίας (Moore et al., 2008; Moon and Hong, 2014). Οι προαναφερθείσες δυσκολίες, με την κατανόηση ομιλίας σε δύσκολες ακουστικές καταστάσεις, αντιμετωπίζονται ωστόσο και από υγιείς ενήλικες. Πράγματι, πολλοί από εμάς έχουμε βρεθεί σε μια κατάσταση που δεν καταφέραμε να κατανοήσουμε το άτομο που μιλούσε στο άλλο άκρο της τηλεφωνικής γραμμής, ειδικά αν η επικοινωνία γίνεται σε μια γλώσσα που δεν είναι η μητρική μας. Πολλές φορές έχουμε δυσκολευτεί να καταλάβουμε ένα άτομο που μας μιλούσε αν υπήρχε άλλο ένα, που μας μιλούσε ταυτόχρονα. Όλα αυτά τα περιστατικά είναι πολύ απαιτητικά για το κεντρικό νευρικό σύστημα, καθώς απαιτούν μια επιπόλαιη “ματιά” στο πενιχρό ακουστικό σήμα για την ανάκτηση των πληροφοριών, και μια τέτοια διαδικασία εμπλέκει ένα σημαντικό ποσό γνωστικής προσπάθειας, πόσο μάλλον για τα άτομα με προβλήματα ακοής (Rosen et al., 2013; Erb et al., 2013; Huyck and Johnsrude, 2012; Banks et al., 2015; Wendt et al., 2018; Rosemann et al., 2017; Krueger et al., 2017, Ciesla et al. 2019).

1.2 Ορισμοί

1.2.1 Απώλεια Ακοής

Ένα άτομο που δεν μπορεί να ακούσει εξίσου καλά με κάποιον που έχει φυσιολογική ακοή - σε κατώφλια ακοής 25 dB ή περισσότερο και στα δύο αυτιά - λέγεται ότι έχει απώλεια ακοής. Η απώλεια ακοής μπορεί να είναι ήπια, μέτρια, σοβαρή ή βαριά. Μπορεί να επηρεάσει το ένα αυτί ή και τα δύο αυτιά και οδηγεί σε δυσκολία στην ακρόαση συνομιλίας ή δυνατών ήχων.

1.2.2 Βαρηκοΐα

Η βαρηκοΐα αναφέρεται σε άτομα με απώλεια ακοής που κυμαίνεται από ήπια έως σοβαρή. Οι βαρήκοοι επικοινωνούν συνήθως μέσω της προφορικής γλώσσας και μπορούν να επωφεληθούν από ακουστικά βαρηκοΐας, κοχλιακά εμφυτεύματα και άλλες βοηθητικές συσκευές, καθώς και

λεζάντες. Άτομα με οξύτερες απώλειες ακοής μπορεί να επωφεληθούν από κοχλιακά εμφυτεύματα.

1.2.3 Κώφωση

Οι «κωφοί» άνθρωποι έχουν ως επί το πλείστον βαριά απώλεια ακοής, πράγμα που σημαίνει πολύ λίγη ή καθόλου ακοή. Συχνά χρησιμοποιούν τη νοηματική γλώσσα για επικοινωνία.

1.2.4 Βαθμοί Απώλειας Ακοής

Η σοβαρότητα της απώλειας ακοής εξετάζεται ως προς δύο παράγοντες: την ελάχιστη ένταση και την μέγιστη συχνότητα που πρέπει να φέρει ένα ακουστικό σήμα ώστε να γίνει αντιληπτό από έναν άνθρωπο. Η ένταση του ήχου μετριέται κυρίως σε μονάδες που ονομάζονται ντεσιμπέλ (dB). Για παράδειγμα, εδώ είναι τα επίπεδα ντεσιμπέλ για ορισμένους κοινούς ήχους:

1. Αναπνοή, 10dB
2. Κανονική συζήτηση, 40-60 dB
3. Χορτοκοπτικό, 90 dB
4. Συναυλία Rock μουσικής, 120 dB
5. Εκπυρσοκρότηση, 140 dB

Η παρατεταμένη έκθεση σε ήχους μεγαλύτερης από 85 dB μπορεί να προκαλέσει βλάβη στην ακοή. Ο ήχος στα 120 dB είναι άβολος και τα 140 dB είναι το κατώφλι του πόνου. Αυτό είναι γνωστό ως απώλεια ακοής που προκαλείται από θόρυβο.

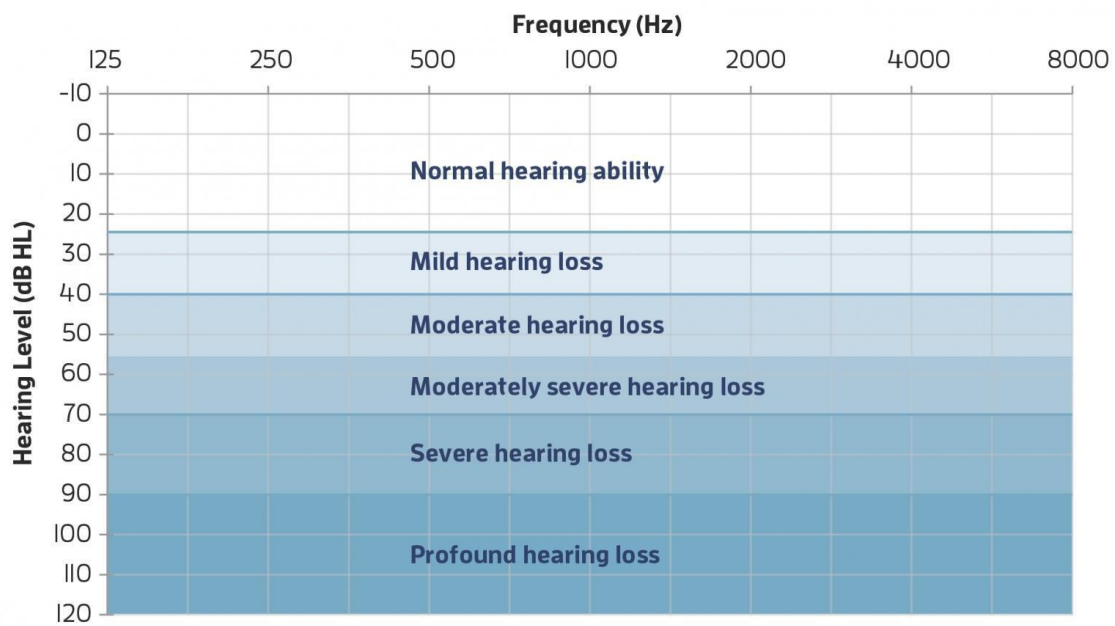
Όπως αναφέρθηκε, ο άλλος παράγοντας που χαρακτηρίζει την ακουστική ικανότητα είναι η συχνότητα του ακουστικού σήματος. Μετράται σε Hertz (Hz). Όταν ελέγχεται η ικανότητα ακοής, μετράται ένα εύρος από 250 Hz έως 8000 Hz επειδή περιλαμβάνει τις συχνότητες ομιλίας, το πιο σημαντικό εύρος για την επικοινωνία.

Οι βαθμοί απώλειας ακοής, επομένως, είναι οι ακόλουθοι:

- Ελαφριά απώλεια ακοής (Slight hearing loss): Αυτό συμβαίνει όταν δεν γίνονται αντιληπτοί ήχοι εντάσεως μικρότερης των 15 έως 20 dB. Στην κλίμακα αυτή ανήκουν θόρυβοι όπως το θρόισμα των φύλλων και οι ψίθυροι. Αν και το διάστημα αυτό της εντάσεως είναι κάτω από το όριο που χρησιμοποιούν οι περισσότεροι κλινικοί για να διαγνώσουν την απώλεια ακοής σε ενήλικες, είναι τουλάχιστον επαρκές για να καταστήσει την ακρόαση μιας ομιλίας σε κοπιαστική προσπάθεια. Γεγονός είναι πώς για τα παιδιά,

αυτό το επίπεδο απώλειας ακοής αντιμετωπίζεται συνήθως με ακουστικά βαρηκοΐας για να υποστηριχθεί η ανάπτυξη της ομιλίας και της γλώσσας.

- Ήπια απώλεια ακοής (Mild hearing loss): Ορίζεται όταν παρουσιάζεται απώλεια ακοής στο διάστημα μεταξύ 26 και 40 dB, για τις συχνότητες ομιλίας. Συνήθως οι προσωπικές συνομιλίες διεξάγονται ομαλά, αλλά υπάρχει δυσκολία στην κατανόηση λέξεων όταν υπάρχει πολύς θόρυβος στο παρασκήνιο.
- Μέτρια απώλεια ακοής (Moderate hearing loss): Σε αυτό το επίπεδο, οι παθόντες ζητούν συχνά την επανάληψη λέξεων στις συνομιλίες τους, είτε αυτές είναι προσωπικές είτε μέσω τηλεπικοινωνιών. Τα άτομα με αυτόν τον βαθμό απώλειας ακοής δεν μπορούν να ακούσουν ήχους χαμηλότερους από 40-69 dB. Τόσο η ήπια όσο και η μέτρια απώλεια ακοής μπορούν συνήθως να αντιμετωπιστούν αποτελεσματικά με τυπικά ακουστικά βαρηκοΐας.
- Σοβαρή απώλεια ακοής (Severe hearing loss): Η επικοινωνία σε αυτό το επίπεδο είναι αδύνατη δίχως την χρήση ακουστικών βαρηκοΐας ή κάποια άλλης μορφή υποστήριξη. Τα άτομα με αυτόν τον βαθμό απώλειας ακοής δεν μπορούν να ακούσουν ήχο μικρότερο από 70-94 dB.
- Βαριά απώλεια ακοής (Profound hearing loss): Οι πάσχοντες μπορούν να ακούσουν μόνο εξαιρετικά δυνατή συνομιλία ή ήχο - και ακόμη και τότε είναι δύσκολο να κατανοήσουν χωρίς ακουστικό βαρηκοΐας ή κοχλιακό εμφύτευμα. Σε αυτό το στάδιο η χρήση νοηματικής γλώσσας είναι απαραίτητη για την πλήρη μεταφορά πληροφορίας από και προς τον άνθρωπο. Τα άτομα με αυτόν τον βαθμό απώλειας ακοής δεν μπορούν να ακούσουν ήχο μικρότερο από 95 dB.



www.healthyhearing.com

Εικόνα 1: Κατηγοριοποίηση Βαθμού Απώλειας Ακοής (www.healthyhearing.com 2017)

1.2.5 Πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση

Σε μελέτες καταγραφής απλών κυττάρων εκτός του ανθρώπου, η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση συχνά χαρακτηρίζεται ως το μοντέλο πυροδότησης νευρώνων που ανταποκρίνονται ταυτόχρονα σε είσοδο από περισσότερες από μία αισθητηριακές μορφές (Stein, B.E. et al. (2005), Meredith, M.A. and Stein, B.E. 1983). Οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις σε αυτούς τους συγκεκριμένους νευρώνες (στους οποίους παρουσιάζεται είσοδος πολλαπλών αισθητηριακών μορφών) είναι συνήθως ισχυρότερες όταν οι διαισθητηριακές είσοδοι:

- ευθυγραμμίζονται χωρικά (spatial alignment).
- παρουσιάζονται σε κατά προσέγγιση χρονικό συγχρονισμό (temporal synchrony).
- προκαλούν σχετικά αδύναμες αποκρίσεις σε μονοαισθητηριακό πλαίσιο εξέτασης.

Αξιοσημείωτα, έχει επίσης σημειωθεί καταστολή των αισθητηριακών αποκρίσεων σε περιπτώσεις που οι είσοδοι είναι χωρικά άστοχες. Ως εκ τούτου, η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση εκφράζει σχετικές διαμορφώσεις στην αποτελεσματικότητα με την οποία επεξεργάζονται οι αισθητηριακές

είσοδοι και ανταγωνίζεται για τους πόρους επεξεργασίας των σημάτων αυτών (Stein, B.E. et al. 2005).

Οι νευρώνες που παρουσιάζουν αυτές τις ιδιότητες έχουν μελετηθεί εκτενέστερα στο Άνω Διδύμιο (Superior Colliculus – SC), μια δομή του μεσεγκεφάλου που περιέχει πολυαισθητηριακές ζώνες σύγκλισης (Wallace, M.T. et al. 1998, Meredith, M.A. 2002) και συμμετέχει στον αντανάκλαστικό προσανατολισμό της προσοχής προς εμφανή ερεθίσματα. Όπως είχαν υποδείξει αντίστοιχες έρευνες στην ζωϊκή φυσιολογία, μελέτες πάνω στην ανθρώπινη συμπεριφορά, ηλεκτροφυσιολογικές και νευροαπεικόνισης, έδειξαν ότι οι χωροχρονικά αρμονικές πολυαισθητηριακές εισροές συχνά οδηγούν σε μη γραμμικά (υπερπροσθετικά ή υποπροσθετικά) εγκεφαλικά δυναμικά και ταχύτερες αποκρίσεις (Giard, M.H. and Peronnet, F. 1999, Molholm, S. et al. 2002). Επιπλέον, αρκετές άλλες πτυχές της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης έχουν εντοπιστεί στην ανθρώπινη έρευνα. Ορισμένες από αυτές τις πτυχές υπαινίχθηκαν αρχικά από την υπόθεση της καταλληλότητας της αισθητηριας οδού (Modality Appropriateness Hypothesis - MAH, Welch, R.B. and Warren, D.H. 1980) και την θεώρηση ενότητας (Unit Assumption - UA, Vatakis, A. and Spence, C. 2007, Welch, R.B. 1999). Άλλες μελέτες ανθρώπινης συμπεριφοράς έχουν επικεντρωθεί σε πολυαισθητικές ψευδαισθήσεις που προκύπτουν από ασυμφωνία στις αισθητηριακές ερμηνείες (δηλ. Διαισθητηριακές συγκρούσεις, Bertelson, P. 1998).

1.2.5.1 Υπόθεση Καταλληλότητας Αισθητήριας Οδού

Η υπόθεση της καταλληλότητας, (Modality Appropriateness Hypothesis) θέτει ότι, στην περίπτωση διαισθητηριακής διέγερσης, το αισθητηριακό σύστημα με την υψηλότερη οξύτητα σε σχέση με τη σχετική εργασία παίζει κυρίαρχο ρόλο στο αποτέλεσμα της πολυαισθητικής ολοκλήρωσης (Navarra, J. et al. 2010, Bertelson, P. et al. 2000, Vroomen, J. et al. 2001, Stekelenburg, J.J. et al. 2004, Bonath, B. et al. 2007). Για παράδειγμα, το οπτικό σύστημα κυριαρχεί συνήθως στις οπτικοακουστικές χωρικές διεργασίες επειδή έχει μεγαλύτερη χωρική οξύτητα από το ακουστικό σύστημα, ενώ το ακουστικό τείνει να προσδίδει περισσότερη διαισθητηριακή επιρροή από την πλευρά της χρονικής ανάλυσης. Πρόσφατες προσεγγίσεις βασισμένες στην Bayesian ολοκλήρωση επέτρεψαν την τυποποίηση αυτής της ιδέας σε ένα υπολογιστικό πλαίσιο (Ernst, M.O. and Bulthoff, H.H. 2004, Ernst, M.O. and Banks, M.S. 2002).

1.2.5.2 Θεώρηση Ενότητας

Η θεώρηση ενότητας (Unit Assumption), από την άλλη πλευρά, σχετίζεται με τον βαθμό στον οποίο ένας παρατηρητής παρεμβαίνει (όχι απαραίτητα συνειδητά) όταν δύο αισθητηριακές είσοδοι αναφέρονται σε ένα ενιαίο απώτερο αντικείμενο ή συμβάν (Welch, R.B. and Warren, D.H. 1980, Welch, R.B. 1999). Τόσο οι μη γνωστικοί παράγοντες (χρονική και χωρική σύμπτωση) όσο και οι γνωστικοί παράγοντες (προηγούμενες γνώσεις και προσδοκίες) πιστεύεται ότι συμβάλλουν σε αυτήν τη διαδικασία (Vatakis, A. and Spence, C. 2007, Welch, R.B. 1999, Zimmer, U. et al. 2010, Laurienti, P.J. et al. 2005).

1.2.5.3 Πολυαισθητηριακές Ψευδαισθήσεις

Το φαινόμενο του εγγαστρίμυθου αναφέρεται στη γνωστή ψευδαίσθηση του ήχου προς τη θέση ενός χωρικά διαφορετικού οπτικού ερεθίσματος (Bertelson, P. et al. 2000, Pick, H.L. et al. 1969, Platt, B.B. and Warren, D.H. 1972), ένα μάλλον δραματικό αποτέλεσμα που έχει εφαρμοστεί σε ένα ευρύ φάσμα ρυθμίσεων, επιστημονικού ενδιαφέροντος αλλά όχι και μόνο (Connor, S. 2000). Ένα άλλο παράδειγμα είναι το φαινόμενο McGurk (McGurk, H. and Mac Donald, J. 1976), μια ψευδαίσθηση που συμβαίνει όταν οι ήχοι ομιλίας δεν ταιριάζουν με το οπτικό ερέθισμα που λαμβάνεται από τις κινήσεις των χειλιών του ομιλητή, οδηγώντας σε μια αντίληψη ενός φωνήματος διαφορετικού εκείνου που μεταδίδεται μέσω των ακουστικών και οπτικών σημάτων (Talsma et al. 2010).

Αυτές οι ψευδαισθήσεις υπογραμμίζουν την ισχυρή τάση δέσμευσης ακουστικών και οπτικών πληροφοριών που υπό κανονικές (σύμφωνες) συνθήκες συμβάλλουν στη μείωση της αμφισημίας του ερεθίσματος (Talsma et al. 2010).

1.2.6 Προσοχή

Η προσοχή είναι μια θεμελιώδη γνωστική λειτουργία που επιτρέπει στους ανθρώπους και σε άλλα ζώα να επιλέγουν συνεχώς και δυναμικά ιδιαίτερα συναφή ερεθίσματα από όλες τις διαθέσιμες πληροφορίες που υπάρχουν στο εξωτερικό ή εσωτερικό περιβάλλον, έτσι ώστε να μπορούν να αφιερωθούν περισσότεροι νευρωνικοί πόροι στην επεξεργασία τους (Talsma et al. 2010).

1.2.6.1 Top-down

Ένα σχετικά απλό πλαίσιο που περιλαμβάνει πολλές πτυχές της προσοχής είναι εκείνο του προκατειλημμένου ανταγωνισμού (Biased Competition, Desimone, R. and Duncan, J. 1995). Σύμφωνα με αυτό, θεωρούμε πως η προσοχή είναι η διαδικασία η οποία διαιτητεύει τις ανταγωνιστικές νευρωνικές αναπαραστάσεις που προξενούν τα ερεθίσματα, είτε λόγω της βεβαρημένης ενδογενούς υπεροχής ορισμένων ερεθισμάτων είτε επειδή ταιριάζουν καλύτερα με τους υποκείμενους σκοπούς του ατόμου. Έτσι, η προσοχή μπορεί να προσανατολιστεί με τρόπο από την κορυφή προς τα κάτω (top-down, TD, Serences, J.T. and Boynton, G.M. 2007, Theeuwes, J. et al. 2000) στον οποίο προκαλείται μια επιλεκτική προκατάληψη της επεξεργασίας γεγονότων και αντικειμένων που ταιριάζουν με τους υποκείμενους σκοπούς του ατόμου (Talsma et al. 2010). Έχει αποδειχθεί ότι ένα δίκτυο εγκεφαλικών περιοχών που ανήκει στον εμπρόσθιο βρεγματικό λοβό συμμετέχει στην κατανομή και τον έλεγχο της κατεύθυνσης της προσοχής στο top-down μοντέλο, στέλνοντας σήματα ελέγχου που ρυθμίζουν την ευαισθησία των νευρώνων σε αισθητηριακές περιοχές του εγκεφάλου (Yantis, S. and Serences, J.T. 2003, Woldorff, M.G. et al. 2004, Corbetta, M. and Shulman, G.L. 2002, Moore, T. et al. 2003, Grent-'t-Jong, T. and Woldorff, M.G. 2007).

Δεν είναι ακόμη σαφές ο τρόπος με τον οποίο ελέγχεται ή κατανέμεται η top-down προσοχή στις διάφορες αισθητηριακές περιοχές. Σε διάφορες έρευνες όμως, έχει παρατηρηθεί σημαντική αλληλεπικάλυψη στις περιοχές που είναι υπεύθυνες για τον top-down προσανατολισμό της οπτικής (Woldorff, M.G. et al. 2004) και της ακουστικής προσοχής (Wu, C.T. et al. 2007).

Επιπροσθέτως, η εστίαση της προσοχής σε ένα ορισμένο σημείο του χώρου υπό το πρίσμα μίας συγκεκριμένης αίσθησης επηρεάζει την επεξεργασία των ερεθισμάτων που παρουσιάζονται από το ίδιο σημείο-ερέθισμα σε μια άλλη αίσθηση, υποδεικνύοντας πως ίσως η χωρική προσοχή να κατευθύνεται με ένα διαισθητηριακό τρόπο, ή τουλάχιστον η κατεύθυνση της να απαιτεί κατάλληλη εννοχή των αισθήσεων (Spence, C. and Driver, J. 1996, Spence, C. and Driver, J. 1996, Hillyard, S.A. et al. 1984, Eimer, M. and Driver, J. 2001, McDonald, J.J. et al. 2003). Οι πολυαισθητηριακές διασυνδέσεις που προαναφέρθηκαν μαρτυρούν την ύπαρξη μιας ευέλικτης εστίασης προσοχής διαμέσου των αισθήσεων (Eimer, M. et al. 2001), καθιστώντας απίθανο να υπάρχουν εντελώς ανεξάρτητοι μηχανισμοί ελέγχου για κάθε αίσθηση ξεχωριστά.

Έχει προταθεί ότι η χωρικά-επιλεκτική top-down προσοχή λειτουργεί αυξάνοντας την ευαισθησία των νευρώνων που ανταποκρίνονται στο χαρακτηριστικό του ερεθίσματος που παρακολουθήθηκε (Hillyard, S.A. et al. 1998, Khayat, P.S. et al. 2004). Αυτός ο μηχανισμός μπορεί να εξηγήσει γιατί ο προσανατολισμός προσοχής μπορεί να λειτουργεί παράλληλα μεταξύ των αισθήσεων, ενώ η εστιακή επίλυση—δηλαδή, η επεξεργασία των αντίστοιχων πληροφοριών που έχει συλλέξει η κάθε

αίσθηση– μπορεί να πραγματοποιηθεί σχετικά ανεξάρτητα μεταξύ των αισθήσεων (Talsma, D. et al. 2006, Klemen, J. et al. 2009, de Jong, R. et al.2010).

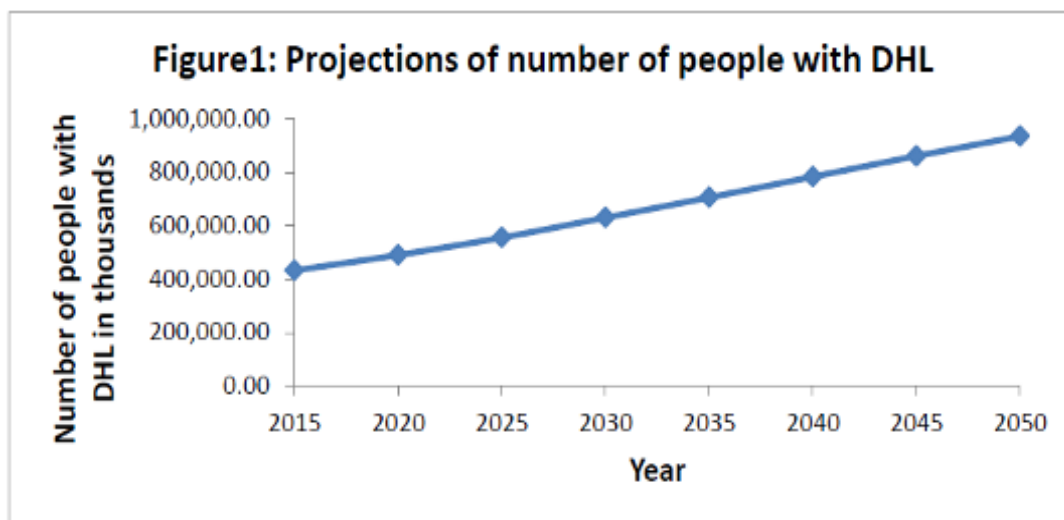
1.2.6.2 Bottom-up

Αντίθετα, ο έλεγχος προσοχής από ερεθίσματα, ή αλλιώς, από το τέλος προς τα πάνω (bottom-up, BU), αναφέρεται σε έναν κυρίως αυτόματο μηχανισμό στον οποίο τα εμφανή γεγονότα στο περιβάλλον τείνουν να “καλούν” τους πόρους επεξεργασίας,σε σχετική ανεξαρτησία από στόχους ή προσδοκίες υψηλότερου επιπέδου που μπορεί να φέρει το άτομο (Theeuwes, J. 1991, Yantis, S. and Jonides, J. 1984). Ομοίως με το top-down μοντέλο, η προσοχή που κεντρίζεται από τα ερεθίσματα χρησιμοποιεί διάφορα μέρη του ίδιου νευρωνικού δικτύου. Λειτουργεί σε συνεννόηση με υποφλοιώδη δίκτυα που περιλαμβάνουν το Άνω Διδύμιο (Corbetta, M. and Shulman, G.L. 2002, Kim, Y.H. et al. 1999) και περιοχές στο δεξιά κροταφο-βρεγματικό κόμβο (Corbetta, M. and Shulman, G.L. 2002).

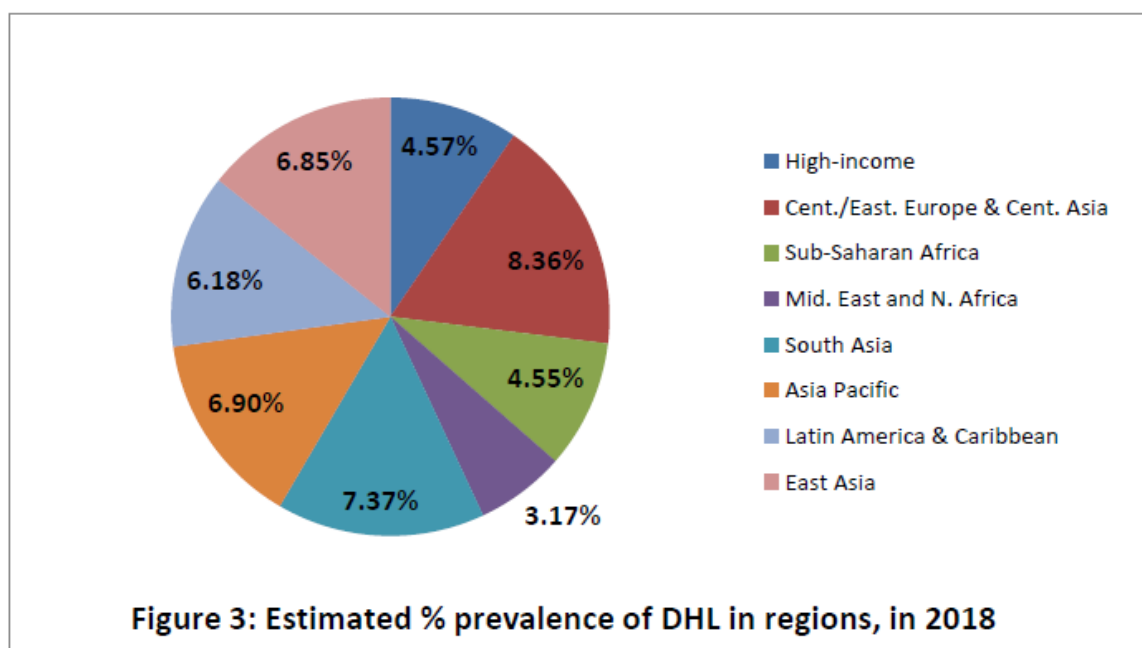
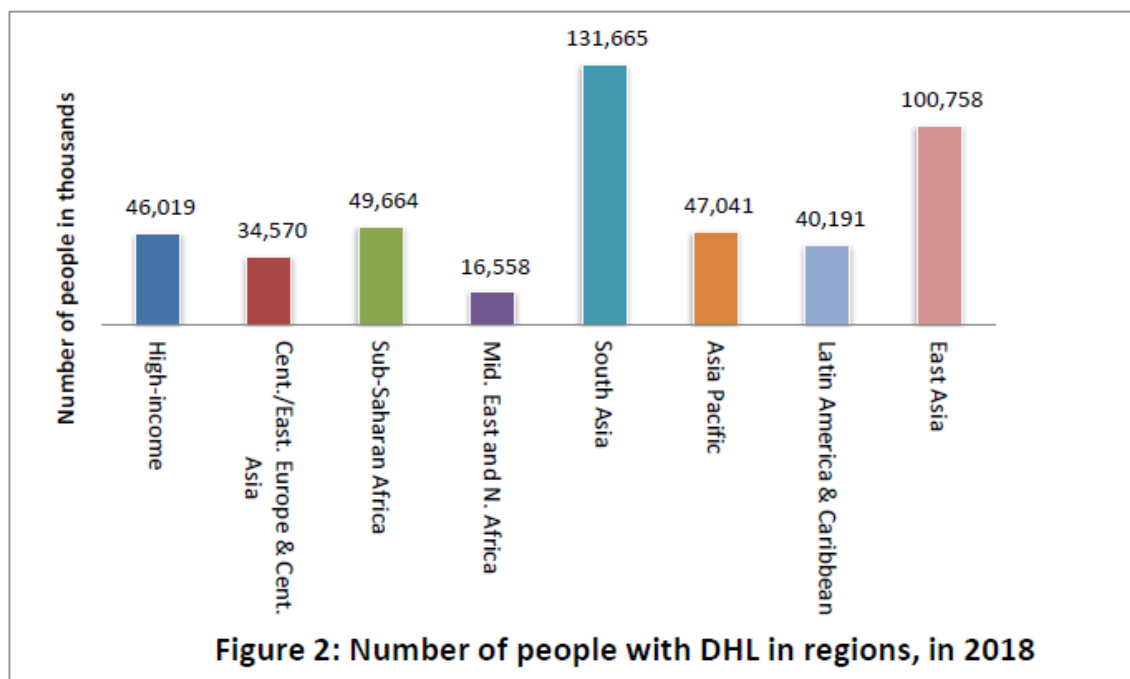
Κεφάλαιο 2: Απώλεια Ακοής, μια σύγχρονη επιδημία

2.1 Η διάσταση του προβλήματος

Περίπου 466 εκατομμύρια άνθρωποι παγκοσμίως έχουν απώλεια ακοής σε βαθμό αναπηρίας και 34 εκατομμύρια από αυτά είναι παιδιά. Περίπου το ένα τρίτο των ατόμων άνω των 65 ετών πλήττεται από απώλεια ακοής (WHO 2018). Ο Παγκόσμιος Οργανισμός Υγείας (World Health Organisation, WHO) υπολογίζει ετησίως τους αριθμούς αυτούς και το 2018 έκανε επίσης προβλέψεις σχετικά με αυτόν μέχρι το έτος 2050. Εάν δεν ληφθούν μέτρα, είναι πιθανό ο αριθμός των ατόμων με αναπηρία να αυξηθεί τα επόμενα χρόνια. Οι προβλέψεις δείχνουν ότι ο αριθμός θα μπορούσε να αυξηθεί στα 630 εκατομμύρια έως το 2030 και μπορεί να είναι πάνω από 900 εκατομμύρια το 2050 (WHO 2018). Οι παραπάνω εκτιμήσεις αντικατοπτρίζουν τις τρέχουσες δημογραφικές τάσεις. Καθώς ο παγκόσμιος πληθυσμός αυξάνεται και γερνάει, είναι πιθανό να υπάρχει αντίστοιχη αύξηση του αριθμού των ατόμων που αντιμετωπίζουν απώλεια ακοής σε όλο τον κόσμο.



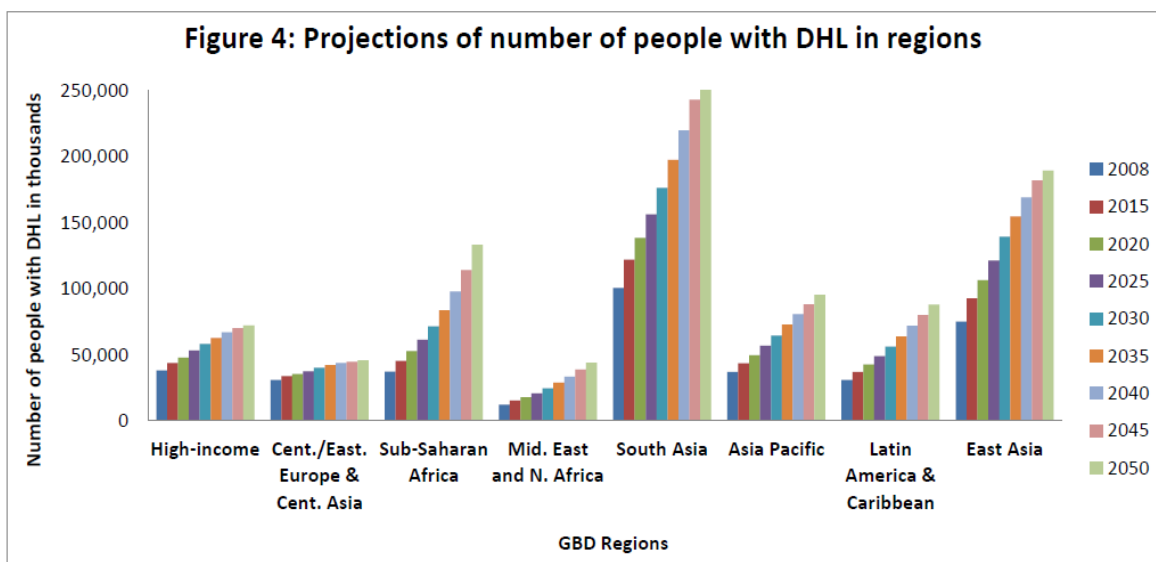
Εικόνα 2: Εκτίμηση πλήθους ατόμων με απώλεια ακοής σε βαθμό αναπηρίας (WHO 2018)



Εικόνα 3: Περιφερειακή κατανομή πλήθους ατόμων με Απώλεια Ακοής σε βαθμό αναπηρίας και εκτίμηση επιπολασμού (WHO 2018)

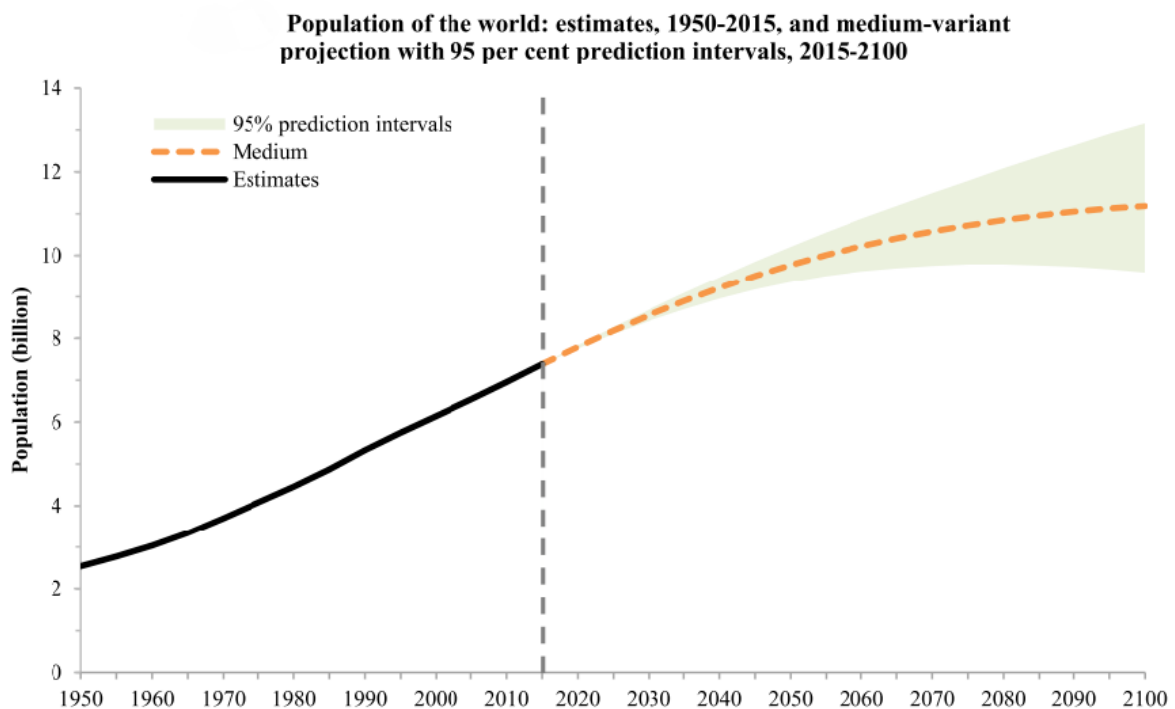
Η απώλεια ακοής είναι η τέταρτη μεγαλύτερη αιτία αναπηρίας παγκοσμίως, με εκτιμώμενο ετήσιο κόστος άνω των 750 δισεκατομμυρίων δολαρίων (WHO 2018). Αυτά τα γεγονότα είναι κοινώς γνωστά στις επιστημονικές κοινότητες υγείας, και έχουν συμβάλει στην αύξηση της παγκόσμιας συνείδησης σχετικά με την ανάγκη προσβάσιμης φροντίδας ακοής σε όλες τις περιοχές του

κόσμου. Κοιτώντας μπροστά, η ζήτηση για φροντίδα ακοής είναι πιθανό να αυξηθεί σημαντικά τις επόμενες δεκαετίες. Οφείλουμε να υπογραμμίσουμε την πιθανή κλιμάκωση της απώλειας ακοής στα μέσα του αιώνα και να εστιάσουμε στους παράγοντες που ευθύνονται για την απώλεια ακοής, αλλά και τα μέσα αντιμετώπισής του προβλήματος.



Εικόνα 4: Περιφερειακή εκτίμηση πλήθους ατόμων με Απώλεια Ακοής σε βαθμό αναπηρίας (WHO 2018)

Οι κύριες δημογραφικές μεταβολές που θα δούμε τον επόμενο αιώνα είναι η αύξηση και η γήρανση του πληθυσμού. Αυτοί είναι οι δύο δραστικότεροι παράγοντες που θα επηρεάσουν περισσότερο το μεταβαλλόμενο προφίλ της απώλειας ακοής σε όλο τον κόσμο. Όπως φαίνεται στην Εικόνα 5, ο σημερινός παγκόσμιος πληθυσμός 7,5 δισεκατομμυρίων ανθρώπων αναμένεται να αυξηθεί σε σχεδόν 10 δισεκατομμύρια ανθρώπους έως το 2050 (Ηνωμένα Έθνη, 2017). Καθώς ο αριθμός των ανθρώπων αυξάνεται, ο αριθμός των ατόμων που πλήττονται από απώλεια ακοής είναι επόμενο να αυξηθεί επίσης (WHO 2018).



Εικόνα 5: Εκτίμηση παγκόσμιου πληθυσμού στον 21^ο αιώνα (WHO 2018)

2.2 Επιπτώσεις της Απώλειας Ακοής

2.2.1 Λειτουργικές επιπτώσεις

Ένας από τους κύριους αντίκτυπους της απώλειας ακοής είναι στην ικανότητα του ατόμου να επικοινωνεί με άλλους. Εμποδίζει ουσιαστικά την ανάπτυξη της ομιλίας σε παιδιά μικρής ηλικίας που υποφέρουν από αυτή. Η παροχή κατάλληλης φροντίδας και υποστήριξης είναι κρίσιμη στις παιδικές ηλικίες (WHO 2018).

Η ανεπαρκής αντιμετώπιση της απώλειας ακοής, όπως και διαφόρων ασθενειών του αυτιού σαν η ωτίτιδα, μπορεί να έχουν σημαντικά αρνητικές επιπτώσεις στην ακαδημαϊκή απόδοση των παιδιών. Παρουσιάζουν αυξημένα ποσοστά αποτυχίας σε βαθμολογικές εξετάσεις και καταφεύγουν συχνότερα και με μεγαλύτερη ανάγκη σε εκπαιδευτική βοήθεια. Η πρόσβαση σε κατάλληλο σχολικό εξοπλισμό βελτιώνει σημαντικά την μαθησιακή εμπειρία των παιδιών, αλλά τέτοιες υποδομές είναι σπάνια διαθέσιμες.

Ομοίως επηρεάζει την λειτουργικότητα των ενηλίκων, καθώς διάφορες τετριμμένες εργασίες ή ενέργειες της καθημερινότητας τους απαιτούν πλέον περισσότερο κόπο, ή παρουσιάζουν περισσότερες επικοινωνιακές αστοχίες (WHO 2018).

2.2.2 Κοινωνικές – συναισθηματικές επιπτώσεις

Ο αποκλεισμός από την επικοινωνία μπορεί να έχει σημαντικό αντίκτυπο στην καθημερινή ζωή, προκαλώντας συναισθήματα μοναξιάς, απομόνωσης και απογοήτευσης, ιδιαίτερα μεταξύ των ηλικιωμένων με απώλεια ακοής. Επειδή πρόκειται για μια ευαίσθητη ομάδα του πληθυσμού, οποιαδήποτε πηγή προβλημάτων που οξύνει το χάσμα χρήζει αντιμετώπισης (WHO 2018).

2.2.3 Οικονομικές επιπτώσεις

Ο ΠΟΥ εκτιμά ότι η απρόσκοπτη απώλεια ακοής συνεπάγεται ετήσιο παγκόσμιο κόστος περίπου 750 δισεκατομμυρίων δολαρίων. Αυτό περιλαμβάνει έξοδα στο σύστημα υγείας (εξαιρουμένου του κόστους των συσκευών ακοής), τα έξοδα για τον εξοπλισμό της εκπαιδευτικής υποστήριξης, την απώλεια παραγωγικότητας και το κοινωνικό κόστος (WHO 2018).

Στις αναπτυσσόμενες χώρες, τα παιδιά με απώλεια ακοής και κώφωση σπάνια λαμβάνουν σχολική εκπαίδευση. Οι ενήλικες με απώλεια ακοής έχουν επίσης πολύ υψηλότερο ποσοστό ανεργίας. Μεταξύ εκείνων που απασχολούνται, το υψηλότερο ποσοστό ατόμων με απώλεια ακοής βρίσκουν εργασία στις χαμηλότερες βαθμίδες απασχόλησης, σε σύγκριση με το γενικό εργατικό δυναμικό. Η προσβασιμότητα σε υπηρεσίες εκπαίδευσης και επαγγελματικής αποκατάστασης οφείλει να βελτιωθεί σημαντικά, για την ομαλότερη ενσωμάτωση της παθούσας ομάδας στο εργατικό δυναμικό. Επίσης, η ευαισθητοποίηση της κοινωνίας, και ιδίως των εργοδοτών σχετικά με τις ανάγκες των ατόμων με απώλεια ακοής, θα οδηγήσει σε μείωση των ποσοστών ανεργίας τους (WHO 2018).

2.3 Παράγοντες που οξύνουν το φαινόμενο

2.3.1 Κίνδυνοι απώλειας ακοής

Υπάρχουν πολλοί παράγοντες κινδύνου για απώλεια ακοής. Στη λίστα αυτή ιδιαίτερη θέση κατέχουν η έκθεση σε δυνατούς ήχους (τόσο σε χώρους εργασίας όσο και σε χώρους αναψυχής), οι χρόνιες λοιμώξεις του αυτιού και η ωτοτοξικότητα (ιδιαίτερα η ιατρογενής ωτοτοξικότητα). Το

βάρος των αποφευκτών αιτιών απώλειας ακοής μπορεί να μειωθεί αντιμετωπίζοντας τους παράγοντες κινδύνου.

2.3.1.1 Απώλεια ακοής που προκαλείται από θόρυβο (Noise Induced Hearing Loss, NIHL)

I. Έκθεση σε θόρυβο στο επαγγελματικό περιβάλλον

Η έκθεση σε θόρυβο στο επαγγελματικό περιβάλλον είναι ο δεύτερος πιο κοινός παράγοντας ευρύτερου κινδύνου στον χώρο εργασίας, μετά από τους τραυματισμούς (WHO Europe, 2017). Η έκθεση στο θόρυβο συμβάλλει στο 22% των προβλημάτων υγείας που σχετίζονται με το χώρο εργασίας. Πολλές μελέτες δείχνουν ότι η παρατεταμένη έκθεση στον επαγγελματικό θόρυβο οδηγεί άμεσα σε απώλεια ακοής (Safe Work Australia, 2010; Mahboubi et al., 2013). Μια μελέτη από το Εθνικό Ινστιτούτο για την Ασφάλεια και την Υγεία της Εργασίας των ΗΠΑ εξέτασε την παγκόσμια νοσηρότητα της επαγγελματικής απώλειας ακοής λόγω θορύβου (NIHL) (Nelson et al., 2005). Υπολόγισαν ότι πάνω από 4 εκατομμύρια άνθρωποι ετησίως εμφανίζουν αναπηρία στην ακοή τους, σε παγκόσμιο επίπεδο, ως αποτέλεσμα της έκθεσης τους στον θόρυβο κατά την διάρκεια της εργασίας τους, με ρυθμούς που κυμαίνονται στις διάφορες περιοχές, με πλάτος από 7% έως 21%. (Nelson et al., 2005). Έχουν εφαρμοστεί μέτρα σε πολλές χώρες σε μια προσπάθεια να μειωθεί η συχνότητα εμφάνισης NIHL στο χώρο εργασίας, με διαφορετικά επίπεδα επιτυχίας. Οι τάσεις του επαγγελματικού επιπολασμού NIHL στην Αυστραλία μεταξύ των ετών 2000 και 2009 δεν έδειξαν σημαντική αύξηση ή μείωση (Safe Work Australia, 2010). Μια μεγάλη πολυεθνική ευρωπαϊκή μελέτη διαπίστωσε ότι ορισμένες χώρες παρουσιάζουν επιδεινούμενα επίπεδα επαγγελματικής NIHL (Βέλγιο, Ισπανία, Ελβετία, Ολλανδία) ενώ άλλες χώρες σημαντικές βελτιώσεις (Φινλανδία, Γαλλία, Ιταλία, Νορβηγία, Τσεχική Δημοκρατία, Ηνωμένο Βασίλειο). Όπως φαίνεται στην Εικόνα 3, αυτές οι τάσεις ήταν σε περίοδο δώδεκα ετών μεταξύ 2000 και 2012 (Stocks et al., 2015). Ορισμένες χώρες σε όλο τον κόσμο δεν έχουν ακόμη εφαρμόσει νομοθεσία που να συσχετίζεται με την πρόληψη του επαγγελματικού NIHL, με έρευνες να διαπιστώνουν ότι το 27% των χωρών στην Αμερικάνικη Ήπειρο δεν διαθέτουν καμία απολύτως νομοθεσία σχετικά με τα επιτρεπόμενα επίπεδα επαγγελματικού θορύβου (Arenas and Suter, 2014).

II. Έκθεση σε θόρυβο στο ψυχαγωγικό περιβάλλον

Μια άλλη πηγή απώλειας ακοής που προκαλείται από το θόρυβο είναι η ψυχαγωγική ακρόαση. Το

2015, ο ΠΟΥ υπολόγισε ότι πάνω από ένα δισεκατομμύριο νέοι κινδυνεύουν να αναπτύξουν απώλεια ακοής λόγω της συνήθειας τους να ακούνε μουσική σε δυνατά επίπεδα και για παρατεταμένες χρονικές περιόδους (ΠΟΥ, 2015). Τα γνωστά κέντρα διασκέδασης, τύπου bar ή club, συμβάλλουν ραγδαία στον κίνδυνο εμφάνισης του ψυχαγωγικού NIHL, καθώς έχει παρουσιαστεί τριπλάσια αύξηση σε εκείνους που εκτίθενται σε δυνατούς ήχους σε κοινωνικά περιβάλλοντα τα τελευταία είκοσι χρόνια (Sliwinska-Kowalska and Davis, 2012). Η ευρεία χρήση φορητών συσκευών μουσικής, όπως smartphone και MP3 player, έχει προσθέσει σε αυτόν τον κίνδυνο. Η χρήση smartphone έχει αυξηθεί από 45% το 2013 σε 54% το 2015 στις αναπτυσσόμενες χώρες και σήμερα βρίσκεται στο 87% του πληθυσμού στις ανεπτυγμένες χώρες (Poushter et al., 2016). Εκτός από την αυξημένη απορρόφηση αυτής της τεχνολογίας, σχεδόν το 50% όλων των χρηστών φορητών συσκευών μουσικής ακούνε μουσική με μη ασφαλή τρόπο, γεγονός που θέτει σε κίνδυνο την ακοή τους (ΠΟΥ, 2015). Όλα αυτά τα γεγονότα είναι πολύ πιθανό να συμβάλουν στην αύξηση του κινδύνου εμφάνισης ψυχαγωγικού NIHL στο εγγύς μέλλον. Οι μη ασφαλείς πρακτικές ακρόασης έχουν αναγνωριστεί ως σημαντικοί συντελεστές στην απώλεια ακοής από την Επιστημονική Επιτροπή για τους Αναδυόμενους και τους Πρόσφατα Αναγνωρισμένους Κινδύνους για την Υγεία (Scientific Committee on Emerging and Newly Identified Health Risks, SCENIHR) το 2008. Αποδείχθηκε ότι το 5-10% των ακροατών είναι πιθανό να αναπτύξουν απώλεια ακοής στο μέλλον λόγω των προσωπικών τους προτιμήσεων επίπεδα έντασης και διάρκεια ακρόασης (SCENIHR, 2008). Μια άλλη μελέτη διαπίστωσε ότι περισσότεροι από 40 εκατομμύρια ενήλικες Αμερικανοί ηλικίας μεταξύ 20 και 69 ετών επηρεάζονται από το μη επαγγελματικό NIHL (Κέντρο Ελέγχου και Πρόληψης Νοσημάτων, 2017).

2.3.1.2 Λοιμώξεις του αυτιού

Η μέση ωτίτιδα είναι μια πολύ κοινή πάθηση, που επηρεάζει περίπου το 11% του παγκόσμιου πληθυσμού κάθε χρόνο - πάνω από 700 εκατομμύρια άτομα (DeAntonio et al., 2016). Η πλειοψηφία αυτών είναι παιδιά, που αντιπροσωπεύουν περισσότερες από τις μισές περιπτώσεις (Global Burden of Disease Study 2013 Collaborators, 2015). Περίπου 31 εκατομμύρια ασθενείς που πάσχουν από οξεία μέση ωτίτιδα θα παρουσιάσουν επιπλοκές, και θα αναπτύξουν χρόνια πυώδη μέση ωτίτιδα, συμπεριλαμβανομένων περισσότερων από 7 εκατομμυρίων παιδιών κάθε χρόνο (Monasta et al., 2012). Ανησυχητικά, περισσότερο από το 50% των ατόμων που έχουν προσβληθεί από χρόνια πυώδη μέση ωτίτιδα μπορεί να αναπτύξουν απώλεια ακοής (Avnstorp et

al., 2016), ποσοστό κοντά στο 0,3% του παγκόσμιου πληθυσμού (Monasta et al., 2012). Όλα αυτά τα στοιχεία υπογραμμίζουν τη σημασία της έγκαιρης αναγνώρισης και θεραπείας για εκείνους που έχουν προσβληθεί, ειδικά δεδομένου του ποσοστού μετατροπής οξείας μέσης ωτίτιδας σε χρόνια πυώδη μέση ωτίτιδα (WHO 2018).

2.3.1.3 Ωτοτοξικότητα

Παρόλο που δεν υπάρχουν ουσιώδη στοιχεία για την ακριβή πρόβλεψη των μελλοντικών τάσεων της απώλειας ακοής που προκαλείται από την ωτοτοξικότητα, είναι αναμφισβήτητα ένας παράγοντας κινδύνου που συμβάλλει στην τρέχουσα επικράτηση της απώλειας ακοής παγκοσμίως (WHO 2018). Μερικοί κοινοί παράγοντες ωτοτοξικής απώλειας ακοής είναι φάρμακα όπως οι αμινογλυκοσίδες, που χρησιμοποιούνται στη θεραπεία λοιμώξεων και χημειοθεραπευτικοί παράγοντες όπως η σισπλατίνη (Mukherjea et al., 2011). Τα αντιβιοτικά αμινογλυκοσίδης είναι ισχυρά εργαλεία για την καταπολέμηση των ανθεκτικών σε φάρμακα λοιμώξεων - ένα ζήτημα που γίνεται όλο και πιο ανησυχητικό καθώς περνά ο χρόνος (Seddon et al., 2012). Με περισσότερα από 600.000 νέα κρούσματα ανθεκτικής φυματίωσης παγκοσμίως κάθε χρόνο, που προστίθονται στα ήδη υπάρχοντα, η ανάγκη για εκτεταμένη χρήση των αντιβιοτικών είναι ζωτικής σημασίας. Ως εκ τούτου, πρέπει να αντιμετωπιστεί η πιθανή παρενέργεια της ωτοτοξικής απώλειας ακοής (WHO, 2017b). Ορισμένα στοιχεία δείχνουν ότι τα ποσοστά απώλειας ακοής κυμαίνονται μεταξύ 10-50% ως άμεσο αποτέλεσμα της ωτοτοξικότητας από αμινογλυκοσίδες για τη θεραπεία της ανθεκτικής στα φάρμακα φυματίωσης (Seddon et al., 2012). Ακόμα πιο ανησυχητικό είναι το ποσοστό απώλειας ακοής που οφείλεται στη σισπλατίνη ως θεραπευτικό παράγοντα κατά του καρκίνου, με ορισμένα στοιχεία που δηλώνουν ότι η βλάβη στην ακοή συμβαίνει στο 75-100% των περιπτώσεων (McKeage, 1995).

2.3.1.4 Επιπλοκές λοιμώξεων

Υπάρχουν ορισμένοι παράγοντες κινδύνου της απώλειας ακοής που εμφανίζουν τάσεις βελτίωσης τα τελευταία χρόνια. Το σύνδρομο συγγενούς ερυθράς (ΣΣΕ) είναι γνωστό ότι προκαλεί σοβαρή απώλεια ακοής στα νεογνά (Wild et al., 1989). Ομοίως, υπάρχουν ενδείξεις ότι η απώλεια ακοής μπορεί να είναι άμεσο αποτέλεσμα βακτηριακών μηνιγγιτίδων σε παιδιά (Fortnum and Davis, 1993). Και οι δύο αυτές μολύνσεις είχαν μειωμένα ποσοστά σε πολλά μέρη του κόσμου λόγω

νεότερων, πιο αποτελεσματικών εμβολίων, με υψηλότερα ποσοστά παθητικής ανοσοποίησης και ευρύτερη γεωγραφική κάλυψη (McIntyre et al., 2012; Papania et al., 2014; Dumre et al. , 2018). Σε αντίθεση με αυτές τις βελτιώσεις έρχονται τα αυξημένα ποσοστά άλλων λοιμώξεων παγκοσμίως. Η συγγενής λοίμωξη από κυτταρομεγαλοϊό (cCMV) είναι ένας γνωστός παράγοντας κινδύνου για απώλεια ακοής στα νεογνά (Dollard, Grosse and Ross, 2007). Με τη συνεχιζόμενη αύξηση του πληθυσμού και το ποσοστό μόλυνσης στα νεογέννητα να παραμένει σταθερό στο 1%, η συχνότητα απώλειας ακοής που προκαλείται από αυτή τη μόλυνση θα αυξηθεί (Fowler et al., 1997). Η συχνότητα εμφάνισης νέων επιδημιών σε όλο τον κόσμο είχε εκτεταμένες επιπτώσεις στην υγεία, συμπεριλαμβανομένης της απώλειας ακοής. Οι ανεπιθύμητες παρενέργειες των λοιμώξεων από τον Έμπολα εξακολουθούν να μελετούνται, με ορισμένες νευρολογικές επιπλοκές να εντοπίζονται, συμπεριλαμβανομένης μιας αναφερόμενης απώλειας ακοής κατά 24% μετά τη μόλυνση (Billieux, Smith and Nath, 2016). Μια άλλη, σχετικά νέα επιδημία είναι ο ιός Zika, μια λοίμωξη που μεταφέρεται από κουνούπια, που έκανε την εμφάνιση της πρώτα στη Βραζιλία το 2015. Εκτός από τη γνωστή παρενέργεια της μικροκεφαλίας, ενέχει τον κίνδυνο απώλειας ακοής στα επιζώντα βρέφη (Glantz, 2016).

2.3.2 Συγγενείς αιτίες

Συγγενείς αιτίες μπορεί να οδηγήσουν στην εμφάνιση ή την απόκτηση απώλειας ακοής αμέσως μετά τη γέννηση. Η απώλεια ακοής μπορεί να προκληθεί από κληρονομικούς και μη κληρονομικούς γενετικούς παράγοντες ή από ορισμένες επιπλοκές κατά τη διάρκεια της εγκυμοσύνης και του τοκετού, όπως:

- μητρική ερυθρά, σύφιλη ή ορισμένες άλλες λοιμώξεις κατά τη διάρκεια της εγκυμοσύνης.
- χαμηλό βάρος γέννησης.
- ασφυξία κατά τη γέννηση (έλλειψη οξυγόνου κατά τη στιγμή του τοκετού).
- ακατάλληλη χρήση συγκεκριμένων φαρμάκων κατά τη διάρκεια της εγκυμοσύνης, όπως αμινογλυκοσίδες, κυτταροτοξικά φάρμακα, ανθελονοσιακά φάρμακα και διουρητικά.
- σοβαρός ίκτερος κατά τη διάρκεια της νεογνικής περιόδου, ο οποίος μπορεί να βλάψει το νεύρο ακοής σε νεογέννητο βρέφος.

2.3.3 Λοιπές αιτίες

Υπάρχει ακόμη ένα πλήθος γενικότερων επίκτητων αιτιών που δημιουργούν τις κατάλληλες προϋποθέσεις για την απώλεια ακοής. Συνόψιζονται παρακάτω όπως:

- τραυματισμός στο κεφάλι ή στο αυτί.
- γήρανση, ιδίως λόγω εκφυλισμού των αισθητηρίων κυττάρων.
- κερύ ή ξένα σώματα που μπλοκάρουν το αυτί.

2.4 Παρεμβάσεις και τρόποι αντιμετώπισης

2.4.1 Άρση των εμποδίων δράσης

Δυστυχώς υπάρχει πληθώρα γεγονότων που δυσχεραίνουν τις προσπάθειες για δράση. Η επίλυση του προβλήματος θα είναι ευκολότερη όταν αρθούν τα εξής εμπόδια:

- Υπάρχει απουσία εθνικών πολιτικών που να προωθούν την πρόσβαση στη φροντίδα του αυτιού και της ακοής εντός των διαφόρων χωρών του κόσμου: το 2014, μόνο τριάντα δύο χώρες, που ανήκουν κυρίως στις κατηγορίες υψηλού και μεσαίου εισοδήματος, ανέφεραν την ύπαρξη πολιτικών ή σχεδίων, που ξεκίνησαν από κυβερνητική πρωτοβουλία, για αντιμετώπιση της απώλειας ακοής (WHO, 2013). Είναι χρέος των κυβερνήσεων να μεριμνήσουν για την υγεία των πολιτών τους, ψηφίζοντας αρμόδια νομοσχέδια για την φροντίδα τους (WHO 2018).
- Η έλλειψη συνειδητοποίησης σχετικά με την απώλεια ακοής, τον αντίκτυπο της στους ασθενείς αλλά και στην κοινωνία, και τη διαχείρισή της. Τόσο το ευρύ κοινό όσο και αυτοί που ασκούν πολιτική εξουσία φαίνονται να αδιαφορούν για το βάρος του προβλήματος (Mackenzie and Smith, 2009; Wilson et al., 2017). Ως αποτέλεσμα, η φροντίδα για την ακοή συνήθως αποτυγχάνει να κερδίσει την προσοχή και την κατανομή πόρων που της αξίζει. Αυτό αντικατοπτρίζεται πρωτίστως στο επίπεδο της κοινότητας, όπου η ελλιπής ευαισθητοποίηση διαδίδει πολλούς μύθους και δημιουργεί στίγματα γύρω από την πάθηση, με αποτέλεσμα συχνά οι άνθρωποι να μην αναζητούν προσοχή για αυτό το ζήτημα υγείας (Olusanya, Neumann και Saunders, 2014). Είναι χρέος του κάθε μέλους της κοινωνίας να αντιμετωπίσει το πρόβλημα με την σοβαρότητα που του αναλογεί, τόσο σε προσωπικό επίπεδο όσο και σε κοινωνικό (WHO 2018).
- Ανεπαρκής πρόσβαση σε επαγγελματίες φροντίδας αυτιών και ακοής που θα μπορούσαν να παρέχουν τις απαιτούμενες υπηρεσίες για άτομα με απώλεια ακοής (ΠΟΥ, 2013). Οι πάροχοι υπηρεσιών και οι εκπαιδευτικές εγκαταστάσεις συχνά είναι μηδαμινές σε χώρες με χαμηλό και μεσαίο εισόδημα, εκεί όπου κατοικούν οι περισσότεροι από τους ανθρώπους που παρουσιάζουν απώλεια ακοής σε βαθμό αναπηρίας (Mulwafu et al., 2017).

- Οι βοηθητικές συσκευές ακοής και οι τεχνολογίες που απαιτούνται για την αποτελεσματική στήριξη των ατόμων που πάσχουν από απώλεια ακοής βρίσκονται συχνά πέρα από τις οικονομικές δυνατότητες των ασθενών. Παρά την ιδιαίτερη σημασία που έχει η σύγχρονη τεχνολογία για την αποκατάσταση της ακοής, μόνο ένα μέρος αυτών που έχουν απώλεια ακοής έχουν πρόσβαση σε αυτές τις συσκευές και τις απαιτούμενες υπηρεσίες για την αποτελεσματική χρήση τους (WHO, 2011; Carroll et al., 2017).

2.4.2 Μέτρα για την αντιμετώπιση του αυξανόμενου επιπολασμού της απώλειας ακοής

Λαμβάνοντας υπόψη τις συνεχιζόμενες και προβλεπόμενες τάσεις στην απώλεια ακοής, είναι σημαντικό οι προληπτικές δράσεις να εφαρμόζονται αποτελεσματικά και ευρέως, έτσι ώστε όλοι οι άνθρωποι σε όλο τον κόσμο να μπορούν να επωφεληθούν από αυτές. Ταυτόχρονα, πρέπει να αντιμετωπίσουμε τα υφιστάμενα εμπόδια που αποτρέπουν την επαρκή φροντίδα της ακοής, προκειμένου να παρέχουμε υπηρεσίες σε άτομα με απώλεια ακοής και να καλύψουμε την αυξανόμενη ζήτηση για υπηρεσίες αποκατάστασης (WHO 2018).

2.4.2.1 Δράσεις που απαιτούνται για την πρόληψη των λοιμώξεων σε μητέρες και βρέφη

- Η εφαρμογή ενός βελτιωμένου προγράμματος εμβολιασμού με ευρεία κάλυψη θα μειώσει σημαντικά τα κρούσματα που εμφανίζονται λόγω λοιμώξεων. Η προγεννητική ερυθρά και η μηνιγγίτιδα είναι δύο τέτοιες λοιμώξεις που συνήθως οδηγούν σε κώφωση. Τα προγράμματα εμβολίων έχουν ήδη επιτύχει στη μείωση της εμφάνισής τους σε ορισμένες περιοχές, με επακόλουθη πρόληψη ενός τμήματος της απώλειας ακοής (Cheffins et al., 1998; McIntyre et al., 2012).

Ιστορία επιτυχίας: Η ερυθρά στην Αυστραλία

Ένα πρόγραμμα για τον εμβολιασμό της ερυθράς των μαθητών ξεκίνησε στη Δυτική Αυστραλία το 1971. Ως αποτέλεσμα αυτής της πολιτικής και με βελτιωμένη κάλυψη εμβολίων, το ποσοστό του συνδρόμου συγγενούς ερυθράς μειώθηκε κατά 90% από 0,60 ανά 1.000 γεννήσεις το 1971 σε 0,06 ανά 1000 γεννήσεις το 1988 (Gao et al., 2013), με αποτέλεσμα λιγότερα κρούσματα απώλειας ακοής που προκαλείται ως επιπλοκή της ερυθράς.

- Η βελτίωση της εκπαίδευσης στον τομέα της υγείας μεταξύ των μητέρων, εντός των κοινοτήτων τους, θα οδηγήσει επίσης σε βελτιωμένα αποτελέσματα. Με διδασκαλία βελτιωμένης υγιεινής και πρόληψης τσιμπήματος κουνουπιών, θα παρουσιαστεί σοβαρή μείωση στη συχνότητα απώλειας ακοής που προκαλείται από λοιμώξεις του κυτταρομεγαλοϊού και από τον ιό Zika (Plourde and Bloch, 2016; Wilson et al., 2017).

Ιστορία επιτυχίας: Η πνευμονιοκοκκική μηνιγγίτιδα στη Βραζιλία

Η απώλεια ακοής είναι η πιο συχνή μακροχρόνια επιπλοκή της πνευμονιοκοκκικής μηνιγγίτιδας, η οποία πλήττει έως και το 40% των επιζώντων (Klein et al., 2003). Προκαλεί βαριά απώλεια ακοής που είναι κυρίως μόνιμη. Το 2010, το Υπουργείο Υγείας στη Βραζιλία εισήγαγε ένα νέο εμβόλιο (PCV-10) στο πρόγραμμα εμβολιασμού για την παιδική ηλικία. Μετά την εφαρμογή του PCV-10, η συχνότητα της μηνιγγίτιδας μειώθηκε στο ήμισυ κατά τα επόμενα πέντε χρόνια, με επακόλουθη μείωση της απώλειας ακοής που σχετίζεται με λοιμώξεις μηνιγγίτιδας (Grando et al., 2015).

2.4.2.2 Δράσεις που απαιτούνται για την πρόληψη της απώλειας ακοής που οφείλεται στον θόρυβο (NIHL)

- Ο κίνδυνος απώλειας ακοής λόγω επαγγελματικής έκθεσης είναι ίσως ο μεγαλύτερος από τους επίκτητους παράγοντες. Η εφαρμογή προγραμμάτων διατήρησης του θορύβου σε επιτρεπτά πλαίσια, σε χώρους εργασίας, θα μειώσει αυτόν τον κίνδυνο σημαντικά. Η μείωση των επιπέδων θορύβου, οι βελτιωμένοι κανονισμοί και η χρήση προστατευτικού εξοπλισμού είναι αποτελεσματικές στρατηγικές για τον μετριασμό της εμφάνισης απώλειας ακοής σε επαγγελματικό περιβάλλον (Jh et al., 2012; Lie et al., 2016).
- Η ρύθμιση της ηχητικής έκθεσης από ψυχαγωγικές πηγές θα μειώσει τον κίνδυνο απώλειας ακοής. Αυτό μπορεί να επιτευχθεί με:
 - I. Εφαρμογή παγκόσμιων προτύπων για ασφαλή επίπεδα ακρόασης σε προσωπικές συσκευές ήχου
 - II. Θέσπιση ρυθμιστικού πλαισίου για τα επίπεδα θορύβου σε χώρους αναψυχής, όπως εστιατόρια, μπαρ, συναυλίες και αθλητικές εκδηλώσεις
- Η ευαισθητοποίηση σχετικά με τον αντίκτυπο των δυνατών ήχων στην ακοή και την υγεία θα αλλάξει τη συμπεριφορά των ανθρώπων (WHO 2018). Έχοντας ενημερωθεί για τους

κινδύνους που ενέχονται, θα έχουν το κίνητρο να προστατεύσουν ενεργά την ακοή τους.

Ιστορία επιτυχίας: Η NIHL στην Ευρώπη

Τα προγράμματα διατήρησης της ακοής εφαρμόστηκαν σε πολλές χώρες της Ευρώπης στα τέλη της χιλιετίας. Η Γαλλία, η Ιταλία, το Ηνωμένο Βασίλειο και η Τσεχική Δημοκρατία ανέφεραν όλοι μείωση της συχνότητας εμφάνισης NIHL τα τελευταία χρόνια. Ένα παράδειγμα αυτού είναι στη Γαλλία, όπου η εμφάνιση κλινικής NIHL μειώθηκε κατά 17% μεταξύ του 2007 και του 2012 (Stocks et al., 2015).

2.4.2.3 Δράσεις που απαιτούνται για την πρόληψη της απώλειας ακοής που οφείλεται στην ωτοτοξικότητα

- Τα ωτοτοξικά φάρμακα χρησιμοποιούνται συχνά στη θεραπεία ανθεκτικών στα φάρμακα λοιμώξεων και ως θεραπευτικοί παράγοντες για τη θεραπεία του καρκίνου. Η εφαρμογή ενός κατάλληλου σχήματος παρακολούθησης για την ωτοτοξικότητα θα μειώσει τον κίνδυνο εμφάνισης απώλειας ακοής των ασθενών ως παρενέργεια. Η διασφάλιση ότι οι επαγγελματίες υγείας είναι καλά ενημερωμένοι για τις ωτοτοξικές επιδράσεις αυτών των φαρμάκων και η έναρξη ακτινολογικής αξιολόγησης για τον έγκαιρο προσδιορισμό της απώλειας ακοής θα μειώσει τον κίνδυνο ανάπτυξης και εξέλιξης της απώλειας ακοής (WHO, 2014).

2.4.3 Μέτρα για την αφύπνιση του πληθυσμού και την δράση υπέρ της δημόσιας υγείας

Η εξέταση των τρεχουσών τάσεων της απώλειας ακοής υπογραμμίζει τη σημασία της χρήσης σαφών συστάσεων πολιτικής και της ευαισθητοποίησης σχετικά με την απώλεια ακοής προκειμένου να την αποτρέψουμε και να μειώσουμε τις επιπτώσεις της στο μέλλον. Η εφαρμογή ισχυρών στρατηγικών για τη δημόσια υγεία για την αντιμετώπιση αυτού του ζητήματος θα έχει ως αποτέλεσμα τη βελτίωση της ποιότητας ζωής των ατόμων με απώλεια ακοής και τη μείωση των οικονομικών επιπτώσεων της απροσδόκητης απώλειας ακοής. Δουλεύοντας μαζί με εστίαση και αποφασιστικότητα, μπορούμε να αποτρέψουμε μια νέα κρίση στην υγεία της ακοής και να δημιουργήσουμε μια σταθερή βάση της δημόσιας πολιτικής για τις μελλοντικές γενιές (WHO 2018).

2.4.3.1 Ανάπτυξη νομοπλαίσιων αρωγής

- Η απώλεια ακοής μπορεί να αποφευχθεί ενσωματώνοντας τη φροντίδα του αυτιού και της ακοής στο σύστημα υγείας μιας χώρας. Εμπειριστατωμένες στρατηγικές, που έχουν βασιστεί πάνω σε έρευνες και μελέτες, οφείλουν να αναπτυχθούν προσεχτικά, με στόχο να καταστήσουν εύκολη την προσβασιμότητα στη φροντίδα της ακοής για το ευρύ κοινό. Η ανάγκη για μια οργανωμένη προσέγγιση του φαινομένου είναι υψίστης σημασίας, ώστε να ικανοποιηθούν οι ιδιαίτερες ανάγκες της κάθε χώρας και περιοχής του πλανήτη (WHO, 2017c). Αυτές οι πολιτικές θα βοηθήσουν τους κλινικούς ιατρούς να παρέχουν υπηρεσίες ελέγχου και παρέμβασης σε πληθυσμούς με υψηλό κίνδυνο απώλειας ακοής, συμπεριλαμβανομένων βρεφών, μαθητών και ηλικιωμένων ενηλίκων. Μπορούν επίσης να μειώσουν την οικονομική επιβάρυνση που προκαλεί η απρόσκοπτη απώλεια ακοής στο σύστημα (WHO 2018).

Ιστορία επιτυχίας: εξοικονόμηση κόστους στις Φιλιππίνες

Πραγματοποιήθηκε ανάλυση κόστους στις Φιλιππίνες για να εξεταστεί η σχέση κόστους-οφέλους από την εφαρμογή ενός προγράμματος ελέγχου νεογέννητων για απώλεια ακοής. Εκτιμήθηκε ότι το ετήσιο κόστος ενός προγράμματος ελέγχου σε όλη τη χώρα θα ανερχόταν σε 540 εκατομμύρια PHP. Ωστόσο, η συνολική ετήσια εξοικονόμηση θα ισοδυναμούσε σχεδόν 2,5 δισεκατομμύρια PHP. Αυτό ισοδυναμεί με εξοικονόμηση περίπου 140 δισεκατομμυρίων PHP για 60 χρόνια, που αντιστοιχεί σε 2,7 δισεκατομμύρια δολάρια ΗΠΑ (Santos-Cortez και Chiong, 2014).

2.4.3.2 Έγκυρη και λεπτομερής ενημέρωση κοινοτήτων

- Οι πρωτοβουλίες υπέρ της θέσπισης μέτρων δημοσίας υγείας πρέπει να προωθηθούν σε παγκόσμιο, περιφερειακό και εθνικό επίπεδο προκειμένου να ευαισθητοποιηθούν οι υπεύθυνοι χάραξης πολιτικής για την ιεράρχηση της κατανομής πόρων φροντίδας ακοής. Είναι επίσης σημαντικό να ευαισθητοποιηθεί το ευρύ κοινό και να ενημερωθεί σχετικά με την πρόληψη διευκολύνοντας τον έγκαιρο εντοπισμό της απώλειας ακοής και μειώνοντας το στίγμα που συνδέεται με αυτή, και τη χρήση εξοπλισμού υποστήριξης (WHO 2018).

2.4.3.3 Δημιουργία θέσεων για εργατικό δυναμικό κατάλληλα εκπαιδευμένο στις ανάγκες του προβλήματος

- Πρέπει να καταβληθούν ειδικές προσπάθειες για την διασφάλιση εφαρμογής σχετικών

εκπαιδευτικών προγραμμάτων που μπορούν να βελτιώσουν τη διαθεσιμότητα καλά εκπαιδευμένου ανθρώπινου δυναμικού για παροχή υπηρεσιών (WHO, 2016). Αυτό περιλαμβάνει εκπαίδευση ειδικών στους τομείς της ωτολογίας και της ακτινολογίας, καθώς και επαγγελματίες αποκατάστασης, όπως διερμηνείς νοηματικής γλώσσας (WHO 2018).

- Η εκπαίδευση των ήδη εργαζομένων στον τομέα της υγείας, όπως νοσοκόμων και άλλων μη ειδικών στελεχών, στις ιδιαίτερες ανάγκες της απώλειας ακοής είναι πρωταρχικό ζήτημα. Με αυτό τον τρόπο θα βρίσκονται σε θέση να εξυπηρετήσουν την κοινότητα παρέχοντας τις πολύ απαραίτητες πρώτες βοήθειες σε παθήσεις του αυτιού και της ακοής (Olusanya, Okolo και Ijaluola, 2000; WHO, 2016).

Ιστορία επιτυχίας: έγκαιρη διάγνωση στη Γαλλία

Όσο νωρίτερα αναγνωριστεί η απώλεια ακοής, τόσο πιο γρήγορα μπορούν να εφαρμοστούν οι παρεμβάσεις για να ελαχιστοποιηθεί ο αντίκτυπός της. Τα βρέφη που διαγιγνώσκονται και λαμβάνουν θεραπεία πριν από την ηλικία των έξι μηνών θα αξιολογηθούν 20 έως 40 εκατοστιαίες μονάδες υψηλότερα σε βαθμολογήσεις που σχετίζονται με την πρόιμη εκπαίδευση, σε σύγκριση με εκείνα που δέχθηκαν καθυστερημένα παρέμβαση. Ο γενικός έλεγχος ακοής νεογνών (Universal Neonatal Hearing Screening, UNHS) μπορεί να διασφαλίσει ότι αναγνωρίζονται όλα τα βρέφη με ανιχνεύσιμη απώλεια ακοής. Με την εφαρμογή του UNHS στη Γαλλία, η μέση ηλικία διάγνωσης της ακοής βελτιώθηκε από 17 μηνών σε 10 εβδομάδων (Lévéque et al., 2007; Patel and Feldman, 2011).

2.4.3.4 Εύκολη πρόσβαση σε τεχνολογίες και υπηρεσίες ακοής

- Η βοήθεια που παρέχεται από συσκευές ακοής μπορεί ουσιαστικά να ενισχύσει τη ζωή αυτών που πλήττονται από απώλεια ακοής (WHO 2018). Πρέπει να αποτελεί προτεραιότητα να διατίθενται υψηλής ποιότητας, προσιτές οικονομικά συσκευές ακοής σε όλους όσους τις χρειάζονται. Το υψηλό κόστος των συσκευών και η περιορισμένη διαθεσιμότητά τους αποτελεί μια πρόκληση που πρέπει να αντιμετωπιστεί μέσω καινοτόμων σχεδίων και μοντέλων παράδοσης (Wilson et al., 2017).
- Είναι επίσης σημαντικό όλες οι συναφείς υπηρεσίες, όπως η ακουστική αποκατάσταση και η συντήρηση συσκευών ακοής να είναι διαθέσιμες και εύκολα προσβάσιμες, για να διασφαλιστεί ότι οι άνθρωποι μπορούν να μεγιστοποιήσουν το όφελος από τη χρήση τους (Carroll et al., 2017).
- Υπάρχει μια μεγάλη γκάμα προϊόντων βοηθητικής τεχνολογίας που διατίθενται για τη διευκόλυνση της πρόσβασης στην επικοινωνία. Αυτά τα προϊόντα βοηθούν εκείνους με

απώλεια ακοής να επικοινωνούν με άλλους, και περιλαμβάνουν συστήματα βρόχου, υπηρεσίες υπότιτλων και άλλα συστήματα προειδοποίησης όπως συναγερμοί δονήσεων (WHO, 2016). Είναι ,και πάλι, επιτακτική ανάγκη να μην περιορίζεται η πρόσβαση σε αυτά τα στοιχεία για κανέναν και να παραμένουν οικονομικά προσιτά σε όλους όσους τα έχουν ανάγκη.

2.5 Η Πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση και η Ακοή

2.5.1 Εισαγωγή στις αισθήσεις

Τα αισθητηριακά μας συστήματα βομβαρδίζονται από συνεχή ρεύματα εισόδου τόσο από συσχετισμένες όσο και από μη συσχετισμένες πηγές, και αυτά διαμορφώνουν τις αντιλήψεις μας για τον κόσμο. Σε ορισμένα πλαίσια, τα γεγονότα που δρουν σε μια αισθητηριακή μορφή συμβαίνουν σε σχετική απομόνωση, αλλά τις περισσότερες φορές, συμβαίνουν μαζί με εμφανή γεγονότα που εμπλέκουν μία ή περισσότερες από τις άλλες αισθήσεις. Στον ακουστικό τομέα, για παράδειγμα, οι ήχοι του λόγου συνήθως συνοδεύονται από μια οπτική αναπαράσταση του ομιλητή, ο οποίος, στην πρόσωπο με πρόσωπο επικοινωνία, μπορεί επίσης να προσθέσει απτές και ακόμη και οσφρητικές πληροφορίες στην εμπειρία (Troy A. Hackett and Charles E. Schroeder, 2009). Σε άλλες περιπτώσεις, όπως κατά τη συνομιλία μέσω τηλεφώνου ή την ακρόαση ηχογραφημένης μουσικής, λαμβάνονται ακουστικά συμβάντα εν απουσία αντίστοιχων εισόδων από άλλα αισθητήρια συστήματα, τα οποία πιθανώς εμπλέκονται στην επεξεργασία μη συσχετισμένων οπτικών ή απτών γεγονότων που λαμβάνουν χώρα την ίδια στιγμή. Αυτά τα παραδείγματα είναι τυπικά των μυριάδων συμβάντων από τα οποία το νευρικό μας σύστημα εξάγει τις σημαντικές πληροφορίες που απαιτούνται για την καθοδήγηση της συμπεριφοράς. Λαμβάνοντας υπόψη το δυναμικό και εξαιρετικά πλούσιο αισθητήριο περιβάλλον στο οποίο βυθιζόμαστε καθημερινώς, ένα από τα προβλήματα που αντιμετωπίζουν οι ερευνητές των αισθητηριακών συστημάτων αφορά το πώς ενσωματώνονται, αντιλαμβάνονται και χρησιμοποιούνται οι πολλαπλές αισθητηριακές εισοδοί για να καθοδηγήσουν τη συμπεριφορά του ατόμου. Η κλασική κατανόηση της οργάνωσης του εγκεφάλου έκρινε ότι καθένας από τους μονοτροπικούς αισθητήριους φλοιούς έδινε πληροφορίες σε περιοχές υψηλότερης τάξης, οι οποίες μεσολαβούσαν στην ενσωμάτωση αυτών των πληροφοριών. Εντούτοις, κατά την τελευταία δεκαετία, κατέστη σαφές ότι ακόμη και οι πρωτογενείς και δευτερογενείς αισθητηριακές περιοχές στον φλοιό λαμβάνουν σημαντικές εισροές από πηγές που μεταφέρουν πληροφορίες σχετικά με γεγονότα που επηρεάζουν άλλους αισθητηριακούς χώρους (Troy A. Hackett and Charles E. Schroeder, 2009).

2.5.2 Ο ακουστικός φλοιός

Ο ακουστικός φλοιός είναι μια ιδιαίτερη περίπτωση. Σε λίγα μόλις χρόνια, στην πραγματικότητα, το επίκεντρο της επιστημονικής προσοχής έχει ξεπεράσει τα βασικά ερωτήματα σχετικά με το εάν αυτές οι αλληλεπιδράσεις συμβαίνουν πραγματικά στον ακουστικό φλοιό σε μια εντατική προσπάθεια, που περιλαμβάνει δεκάδες εργαστήρια παγκοσμίως, για τον εντοπισμό και την περιγραφή των δομικών και λειτουργικών μηχανισμών που λειτουργούν πίσω από αυτήν την πολυαισθητηριακή δράση (Troy A. Hackett and Charles E. Schroeder, 2009). Κατά ειρωνικό τρόπο, όλα αυτά έρχονται σε μια στιγμή που εξακολουθούμε να αγωνιζόμαστε για να προσδιορίσουμε πώς οργανώνεται ο ακουστικός φλοιός και πώς επεξεργάζονται ακόμη και οι απλοί ήχοι σε κάθε μία από τις υποδιαιρέσεις του. Το υποκεφάλαιο αυτό επικεντρώνεται στις δομικές και λειτουργικές πτυχές της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στην ακοή και στις ακουστικές περιοχές του εγκεφαλικού φλοιού. Τα άρθρα που μελετήθηκαν προέρχονται από ερευνητές των οποίων οι προσεγγίσεις σε αυτό το θέμα απέδωσαν σημαντικές ανατομικές, νευροφυσιολογικές, υπολογιστικές και συμπεριφορικές γνώσεις σχετικά με τον αντίκτυπο των μη-ακουστικών εισροών στην ακουστική επεξεργασία του φλοιού (Troy A. Hackett and Charles E. Schroeder, 2009).

2.5.3 Ευρήματα πολυαισθητηριακής δραστηριότητας στην ακοή των θηλαστικών

Τα παρακάτω άρθρα αντιπροσωπεύουν μια ευρεία διατομή των προσπαθειών που καταβάλλονται για το θέμα της πολυαισθητηριακής επεξεργασίας εντός και γύρω από τον ακουστικό φλοιό.

- Η πρώτη συνεισφορά είναι από τους Barry Stein, Terrence Stanford και Benjamin Rowland, οι οποίοι παρέχουν σημαντικό υπόβαθρο με την αναθεώρηση της νευρικής βάσης της πολυαισθητικής ενσωμάτωσης στο Άνω Διδύμιο του ανθρώπινου εγκεφάλου. Η διερεύνηση των αρχών της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης, την οποία πρωτοστάτησε ο Barry Stein και οι συνάδελφοί του για πολλά χρόνια εργασίας στον μεσεγκέφαλο, είναι θεμελιώδης για τη διερεύνηση αυτών των διαδικασιών στον εγκέφαλο. Αυτό ακολουθείται από συνεισφορές τριών διαφορετικών ομάδων ερευνητών που συμμετείχαν σε ανατομική έρευνα σε διάφορα είδη για τη δημιουργία των δομικών βάσεων των πολυαισθητηριακών αλληλεπιδράσεων στον φλοιό.
- Οι Eike Budinger και Henning Scheich επανεξετάζουν τα στοιχεία αλληλεπιδράσεων πολλών αισθητήρων στο A1 του τρωκτικού εγκεφάλου, με έμφαση στη δική τους δουλειά στο μογγολικό gerbil (είδος χαμστερ). Δείχνουν εισόδους στο A1 από οπτικά, σωματοαισθητικά και οσφρητικά συστήματα και παρέχουν μια λεπτομερή περίληψη των συνδέσεων του ακουστικού φλοιού σε αυτό το είδος.

- Οι Celine Carpe και Pascal Barone αναθεωρούν ανατομικές και φυσιολογικές μελέτες στους πιθήκους marmoset και macaque. Υπογραμμίζουν τις συνδέσεις μεταξύ πρωτογενών και δευτερογενών αισθητηριακών περιοχών των ακουστικών, σωματοαισθητηριακών και οπτικών μέσων, μαζί με μια συζήτηση περί των θαλαμοκορτικών και κορτικοθαλαμικών αλληλεπιδράσεων με πολυαισθητικούς πυρήνες στον ακουστικό θάλαμο. Αυτά τα αποτελέσματα συζητούνται σε σχέση με συμπεριφορές και ηλεκτροφυσιολογικές μελέτες σε πιθήκους στους οποίους έχει αποδειχθεί ότι οι σωματοαισθητηριακές και οπτικές είσοδοι ρυθμίζουν τη δραστηριότητα στον ακουστικό φλοιό.
- Οι John Smiley και Arnaud Falchier επικεντρώνονται στις εισόδους στον ακουστικό φλοιό των μακάκων από πηγές μη ακουστικών σημάτων στον θαλάμο και τον φλοιό, συμπεριλαμβανομένων των περιοχών της σωματοαισθητηριακότητας, της οπτικής, του συσχετισμού και των άκρων. Συζητούν επίσης προφανείς διαφορές μεταξύ των διαφόρων ειδών στη συνδεσιμότητα πολλαπλών αισθήσεων, ειδικά όσον αφορά τα κυκλώματα που περιλαμβάνουν τις πρωτεύουσες περιοχές. Συνδέουν αυτές τις συνδέσεις με φυσιολογικές μελέτες στις οποίες έχουν τεκμηριωθεί οπτικές και απτικές αλληλεπιδράσεις.
- Το επιστημονικό άρθρο των Juliane Krueger, David Royal, Matthew Fister και Mark Wallace επισημαίνει μελέτες για την τοπολογική ταξινόμηση των νευρώνων που είναι υπεύθυνοι για την χωρική αντίληψη στον πρόσθιο εκτοσυλβιακό αύλακα της γάτας και Άνω Διδύμιο για ακουστικά και οπτικά ερεθίσματα. Παρόλο που η πολυαισθητηριακή δραστηριότητα στις δύο περιοχές είναι ξεχωριστή και συμβάλλει σε διαφορετικές λειτουργίες, η αρχιτεκτονική των ανεπιθύμητων και πολυαισθητηριακών πεδίων δεκτών είναι συχνά πολύ παρόμοια, υποδηλώνοντας έναν βαθμό συνέχειας μεταξύ του μεσεγκεφάλου και ορισμένων περιοχών του φλοιού.
- Η Jennifer Bizley και ο Andrew King επανεξετάζουν τα στοιχεία των οπτικών επιδράσεων στην επεξεργασία σήματος στον ακουστικό φλοιό με βάση την εργασία τους στο κουνάβι. Οι πληθυσμοί των ακουστικών, οπτικών και δισαισθητικών νευρώνων βρίσκονται σε όλες τις περιοχές του ακουστικού φλοιού, αλλά οι αναλογίες διαφέρουν μεταξύ των περιοχών, όπως και οι τύποι των πολυαισθητηριακών αλληλεπιδράσεων που παρατηρούνται. Ένα βασικό εύρημα από τις μελέτες τους είναι ότι οι οπτικές είσοδοι στον ακουστικό φλοιό μπορούν να χρησιμεύσουν για την ενίσχυση της επεξεργασίας των ακουστικών σημάτων.
- Οι Alex Meredith, Brian Allman, Leslie Keniston και Ruth Clemo παρακολουθούν και επεκτείνονται σε μεγάλο βαθμό στο τελευταίο θέμα εξετάζοντας τον αντίκτυπο της

ακουστικής δραστηριότητας στο μη ακουστικό φλοιό. Αναθεωρούν στοιχεία που υποδηλώνουν ότι οι ακουστικές εισόδοι σε περιοχές άλλης αισθητηριακής μορφής είναι σε μεγάλο βαθμό διαμορφωτικές, και χαρακτηριζόμενες από διευκολυντικά ή κατασταλτικά αποτελέσματα. Αυτά τα φαινόμενα μπορεί να είναι σχετικά λεπτά σε μέγεθος, αλλά φαίνεται να παρέχουν ουσιαστικές προσαρμογές στη συνεχιζόμενη δραστηριότητα μιας δεδομένης περιοχής.

- Η Gabriella Musacchia και ο Charles Schroeder επεκτείνουν ένα θέμα που αναφέρθηκε σε άρθρα ανατομίας (Budinger and Scheich, Carpe et al., Smiley και Falchier), τονίζοντας τη δυνητική σημασία της θαλαμικής εισόδου εκτός του συστήματος λημνίσκων, για την πολυαισθητηριακή επεξεργασία στον ακουστικό φλοιό. Συνδέουν αυτό το θέμα με παράγοντες χρονισμού που επιτρέπουν και περιορίζουν τις πολυαισθητηριακές αλληλεπιδράσεις σε πρωτεύοντα πλην του ανθρώπου και στη συνέχεια παρεκτείνουν αυτές τις τιμές στον άνθρωπο. Στη συνέχεια επεκτείνουν τη συζήτηση για τη θεμελιώδη διάκριση μεταξύ οδήγησης και διαμορφωτικών εισόδων στην ολοκλήρωση πολλαπλών αισθητήρων (Bizley et al., και Meredith et al.), ιδιαίτερα καθώς σχετίζεται με το επίπεδο του συστήματος στο οποίο συμβαίνει η ενσωμάτωση. Τελειώνουν με μια σύντομη εξερεύνηση της ιδέας της μουσικής ως χώρου για πολυαισθητηριακή έρευνα.
- Οι Christoph Kayser, Christopher Petkov και Νίκος Λογοθέτης παρέχουν ένα κομψό συμπλήρωμα στις μελέτες ανατομικής συνδεσιμότητας (Budinger and Scheich, Carpe et al., Smiley and Falchier), εξετάζοντας στοιχεία από πειράματα απεικόνισης λειτουργικού μαγνητικού συντονισμού σε ανθρώπους και πιθήκους, που υποδηλώνουν ότι οι πολυαισθητηριακές αλληλεπιδράσεις είναι εμφανείς στα πρώτα στάδια της ακουστικής επεξεργασίας του φλοιού, συμπεριλαμβανομένων των πρωτογενών περιοχών. Δείχνουν επίσης την παραγωγικότητα του συνδυασμού μετρήσεων σήματος BOLD, χρήσιμων για τον εντοπισμό περιοχών στις οποίες λαμβάνει χώρα πολυαισθητική δραστηριότητα, με ηλεκτροφυσιολογικές έρευνες, οι οποίες δίνουν λεπτομερείς πληροφορίες σχετικά με τέτοια κωδικοποίηση σε μεμονωμένους νευρώνες ή πληθυσμούς.
- Ο Gregg Recanzone εξετάζει μελέτες που έχουν χρησιμοποιήσει ψευδαισθήσεις για να κατανοήσουν καλύτερα την ενσωμάτωση ακουστικών και οπτικών σημάτων σε ανθρώπους και λοιπά πρωτεύοντα. Συγκεκριμένα, συζητά αποτελέσματα από ανθρώπινα ψυχοφυσικά πειράματα όπου οπτικά ερεθίσματα μεταβάλλουν την αντίληψη του ακουστικού χώρου (το φαινόμενο του εγγαστρίμυθου) μαζί με τα πειράματα σε πιθήκους που διερευνούν τους υποκείμενους φλοιακούς μηχανισμούς αυτής της ενσωμάτωσης.

Θεωρεί επίσης παρόμοια ψυχοφυσικά πειράματα στα οποία τα ακουστικά ερεθίσματα μεταβάλλουν την αντίληψη της οπτικής χρονικής επεξεργασίας.

- Ο Yale Cohen εξετάζει μελέτες που έχουν διερευνήσει ακουστικές, οπτικές και ακουστικές-οπτικές αλληλεπιδράσεις στον εγκέφαλο (lateral intraparietal area, LIP) πιθήκων, μία από τις πολλές που λαμβάνουν ακουστική και οπτική είσοδο στον οπίσθιο βρεγματικό φλοιό. Η νευρωνική δραστηριότητα που προκαλείται από ακουστική και οπτική διέγερση στο LIP εμφανίζει κάποια ανταπόκριση και δισαισθητηριακές αλληλεπιδράσεις, αλλά τα ακουστικά και οπτικά σήματα δεν επηρεάζουν τη συμπεριφορά ή τη νευροφυσιολογία με τον ίδιο τρόπο, υποδεικνύοντας ότι η αντιστοιχία τους δεν είναι ακριβής. Προτείνεται ότι ο κύριος ρόλος της ακρόασης στην LIP περιοχή μπορεί να είναι η διαμόρφωση της οπτικής αναπαράστασης του χώρου.
- Οι Joost X. Maier και Jennifer M. Groh επιστούν την προσοχή μας στο γεγονός ότι στο στάδιο εισαγωγής, η όραση και η ακοή λειτουργούν με διαφορετικές συντεταγμένες αναφοράς και ότι για την ενσωμάτωση ακουστικών και οπτικών πλαισίων αναφοράς, απαιτούνται αρκετοί μετασχηματισμοί συντεταγμένων. Αναθεωρούν μια σειρά μελετών που έχουν επικεντρωθεί στη νευρωνική βάση που κρύβεται πίσω από τέτοιου είδους μετασχηματισμούς στο ακουστικό σύστημα των πρωτεύοντων, με έμφαση στον τρόπο με τον οποίο οι ακουστικές και οπτικές πληροφορίες χρησιμοποιούνται στην καθοδήγηση των κινήσεων προσανατολισμού.
- Ο Asif Ghazanfar παρουσιάζει στοιχεία που υποδηλώνουν πως τα πρωτεύοντα συνδέουν τα οπτικά και ακουστικά σήματα επικοινωνίας σε ένα πλαίσιο συμπεριφοράς των συνομιλητών, εξετάζοντας μελέτες σχετικά με τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ της επεξεργασίας προσώπων και φωνών στον ακουστικό φλοιό και του ανώτερου κροταφικού λοβού. Συζητά επίσης πώς μπορεί να συμβάλει ο ακουστικός φλοιός μέσω των συνδέσεών του με περιοχές συσχέτισης, και ο πιθανός ρόλος που μπορεί να διαδραματίσουν οι ιδιοδεκτικές, σωματοαισθητικές και κινητηριακές είσοδοι στη φωνητική επικοινωνία.
- Ο Micah M. Murray και ο Lucas Spierer επεκτείνουν περαιτέρω ένα θέμα που αναφέρθηκε στις μελέτες μη ανθρώπινων πρωτεύοντων (Musacchia and Schroeder; Recanzone;), αυτό των μοτίβων ακουστικού συγχρονισμού σε όλες τις περιοχές, και τις συνέπειές τους στις πολυαισθητηριακές αλληλεπιδράσεις στον άνθρωπο. Συνεχίζουν την επισκόπηση του μοντέλου διπλού μονοπατιού για τη επεξεργασία ακουστικών πληροφοριών χωρικών και αντικειμένων, τους περιορισμούς που αυτή η αρχιτεκτονική επιβάλλει στις πολυαισθητηριακές αλληλεπιδράσεις και στην επεξεργασία χωρικών και αντικειμένων

από συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου και ολοκληρώνουν συζητώντας ανοιχτά ζητήματα και κατευθύνσεις για μελλοντική έρευνα .

- Ο Charles Spence και ο Valerio Santangelo σημειώνουν το μάλλον εκπληκτικό γεγονός ότι δεν έχει αποδειχθεί εάν οι πολυαισθητικές ενδείξεις είναι πιο αποτελεσματικές στην αιχμαλώτιση της χωρικής προσοχής ενός ατόμου από τις μονοαισθητηριακές ενδείξεις. Αναθεωρούν την εμπειρική βιβλιογραφία σχετικά με τις πολυαισθητηριακές χωρικές ενδείξεις και επισημαίνουν τα σημαντικά πλεονεκτήματα «που προσελκύουν την προσοχή» των πολυαισθητηριακών στοιχείων όταν το σύστημα βρίσκεται σε συνθήκες υψηλού φόρτου αντίληψης. Τελειώνουν λαμβάνοντας υπόψη τις επιπτώσεις που έχει αυτή η έρευνα για το σχεδιασμό αποτελεσματικότερων προειδοποιητικών σημάτων σε εφαρμοσμένες ρυθμίσεις.
- Οι Julien Besle, Olivier Bertrand και Marie-Hélène Giard εξετάζουν μελέτες με θέμα τη συμβολή των ανθρώπινων ηλεκτροφυσιολογικών μελετών (EEG, sEEG και MEG) στη μελέτη της οπτικής επίδρασης στην επεξεργασία που λαμβάνει χώρα στον ακουστικό φλοιό. Υπογραμμίζουν τη σημασία του προσθετικού μοντέλου ως εννοιολογικού εργαλείου στη μελέτη της οπτικοακουστικής αλληλεπίδρασης και δείχνουν τη σημασία της θεώρησης πως τα ερεθίσματα ακολουθούν χωρική κατανομή. Η ανάλυσή τους επισημαίνει τον πιθανό ρόλο των αισθητηριακών, προσεκτικών και σχετιζόμενων με την εργασία παραγόντων στη ρύθμιση των οπτικοακουστικών αλληλεπιδράσεων στον ακουστικό φλοιό.
- Οι Nienke van Atteveldt, Alard Roebroek και Rainer Goebel επανεξετάζουν μελέτες νευροαπεικόνισης που αποσκοπούν στη διασαφήνιση του τρόπου με τον οποίο ο προφορικός και ο γραπτός λόγος σχετίζονται με τον «μορφωμένο» εγκέφαλο των ενηλίκων, εστιάζοντας στον ρόλο των διαφορετικών παραγόντων διέγερσης και εργασίας και στην αποτελεσματική συνδεσιμότητα μεταξύ διαφορετικών περιοχών του εγκεφάλου. Δείχνουν ότι η διαμόρφωση του ακουστικού φλοιού προκαλείται πιο έντονα από τις ανατροφοδοτήσεις που δέχεται από τις υπόλοιπες αισθητηριακές περιοχές στον ανώτερο κροταφικό φλοιό, χωρίς να αποκλείονται οι άμεσες επιρροές από τον οπτικό φλοιό. Καταλήγουν με πολλές συστάσεις και ένα μοντέλο για την καθοδήγηση της μελλοντικής έρευνας.
- Οι Kirsten Hötting και Brigitte Röder θεωρούν την ιδέα ότι η αυξημένη χρήση του ακουστικού συστήματος οδηγεί σε αντισταθμιστική συμπεριφορά στα τυφλά. Αναλύουν ορισμένες από τις ενδείξεις ότι η νευρική πλαστικότητα σε διάφορα επίπεδα της

ακουστικής ροής επεξεργασίας, και ειδικότερα, η εξαρτώμενη από την εμπειρία αναδιοργάνωση των πολυαισθητηριακών περιοχών του εγκεφάλου, μπορεί να αποτελεί το υπόβαθρο αυτών των συμπεριφορικών οφελών.

2.6 Σύνοψη κεφαλαίου

2.6.1 Συμπεράσματα

Η εικονική έκρηξη πρόσφατων στοιχείων σχετικά με αυτό το θέμα δείχνει ότι ακόμη και στο πρώτο στάδιο επεξεργασίας, ο ακουστικός φλοιός υπόκειται σε βαθιές μη ακουστικές επιρροές, και προφανώς, αυτό εγείρει περισσότερα ερωτήματα από ό, τι απαντά.

Αρκετά από τα άρθρα τόνισαν το ζήτημα του τι έχει να προσφέρει το ακουστικό σύστημα (π.χ., χρονική ανάλυση) και τι πρέπει να δανειστεί (π.χ. χωρική ανάλυση) από την όραση και τη σωματοαισθησία. Σε μελλοντική ανάλυση, θα άξιζε να λάβουμε υπόψη μας αυτό το ζήτημα. Είναι επίσης σημαντικό να σημειωθεί ότι τόσο στην όραση όσο και στην σωματοαισθησία, η αισθητηριακή διέγερση «αποκτάται» συχνά ως αποτέλεσμα κινήσεων των ματιών και των χεριών, και έτσι η επεξεργασία υποδουλώνεται σε ένα κινητηριακό σχέδιο, ενώ στην ακοή αυτό εμφανίζεται λιγότερο συχνά. Αυτή η αντίθεση υπογραμμίζει και πάλι τη σημασία της προσοχής τόσο στις πολυαισθητηριακές όσο και στις ανεπιθύμητες πτυχές της ακουστικής επεξεργασίας.

2.6.2 Ζητήματα και ερωτήσεις

Τα άρθρα σε αυτή την ανασκόπηση επισημαίνουν μια σειρά από ερωτήσεις που μπορεί να βοηθήσουν στην καθοδήγηση μελλοντικών αναζητήσεων:

1. Πόσο καλά μια συγκεκριμένη μη ακουστική είσοδος στον φλοιό συμμορφώνεται με τις αρχές της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης που έχουν καθιερωθεί για τους νευρώνες στον μεσεγκέφαλο και ποιος συγκεκριμένος τύπος συμπεριφορικής λειτουργίας (π.χ., προσανατολισμός έναντι διακρίσεων) ή γνωστική λειτουργία (π.χ., χωρική έναντι αντικειμένου) λαμβάνει χώρα;
2. Ποια είναι τα συγκεκριμένα ανατομικά χαρακτηριστικά (τροφοδοσία προς τα εμπρός, ανατροφοδότηση, πλευρική) και προέλευση (φλοιώδης έναντι θαλαμικής) της εισόδου, και με ποιους συγκεκριμένους πληθυσμούς νευρώνων έρχεται σε επαφή;
3. Μια μη-ακουστική επιρροή αντικατοπτρίζει μια «καθοδηγούμενη» είσοδο (δηλαδή, μια που δημιουργεί άμεσα δυναμικά δράσης) ή μια «διαμορφωτική» είσοδο (μια που

επιηρεάζει την πιθανότητα ότι μια ακουστική είσοδος θα οδηγήσει σε δυναμικά δράσης). Θέτοντας το θέμα διαφορετικά, η είσοδος εισάγει ένα πιο πολύπλοκο, πολυδιάστατο στοιχείο στην ακουστική επεξεργασία ή απλά μας βοηθά να ακούσουμε καλύτερα;

4. Ποιες είναι οι δυναμικές (π.χ., ο σχετικός χρονισμός των ακουστικών και μη ακουστικών εισόδων) και σε ποιο βαθμό η μη-ακουστική είσοδος είναι προγνωστική μιας ακουστικής εισόδου;
5. Πώς μια συγκεκριμένη μη ακουστική είσοδος ανταποκρίνεται σε διαταραχές της αίσθησης (π.χ. κώφωση), πρακτική και υπερβολική πίεση, και πόσο σημαντική είναι η προσοχή στον έλεγχο της έκφρασης και του αντίκτυπου μιας μη-ακουστικής εισόδου;

Κεφάλαιο 3: Η φυσιολογία της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης

3.1 Εισαγωγή

Έχει δοθεί μεγάλη προσοχή στις φυσιολογικές διαδικασίες μέσω των οποίων ο εγκέφαλος ενσωματώνει πληροφορίες από διαφορετικές αισθήσεις. Αυτό αντικατοπτρίζει τον ουσιαστικό αντίκτυπο της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στην αντίληψη, τις γνωστικές αποφάσεις και την εμφανή συμπεριφορά των ατόμων. Ωστόσο, δόθηκε λιγότερη προσοχή στη μεταγεννητική ανάπτυξη, οργάνωση και πλαστικότητα που σχετίζεται με αυτήν τη διαδικασία. Στο παρόν κεφάλαιο θα αναλύσουμε τι είναι γνωστό για τη φυσιολογική ανάπτυξη της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης και πώς οι πρώιμες μεταβολές στη μεταγεννητική εμπειρία διαταράσσουν, αλλάζουν και αλλοιώνουν τις θεμελιώδεις ιδιότητες της πολυαισθητικής ολοκλήρωσης. Η εστίαση εδώ είναι στα πολυαισθητηριακά στρώματα του άνω διδυμίου (superior colliculus, SC) των αιλουροειδών, ένα σύστημα που έχει χρησιμεύσει ως ένα εξαιρετικό μοντέλο για την κατανόηση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο επίπεδο του απλού νευρώνα και στο επίπεδο της εμφανής προσανατολιστικής προσοχής. Πριν συζητήσουμε την κανονική ανάπτυξη αυτής της δομής και την ικανότητά της να αλλάξει, είναι σημαντικό να εξεταστεί τι έχουμε ανακαλύψει για την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση και τον λειτουργικό ρόλο του SC σε αυτήν τη διαδικασία (Thomas J. Perrault, Jr., Benjamin A. Rowland, and Barry E. Stein, 2012).

3.2 Ο αντίκτυπος της Πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στην εγκεφαλική λειτουργία

Η ικανότητα του εγκεφάλου να ενσωματώνει πληροφορίες από διαφορετικές πηγές και ταχύτητες ενισχύει την ικανότητά του να αντιληφθεί, να εντοπίσει και να αναγνωρίσει εξωτερικά συμβάντα. Βελτιώνει επίσης και την ταχύτητα απόκρισης των διαδικασιών ανώτερης τάξης και συμπεριφοράς που είναι απαραίτητες για την αντιμετώπιση αυτών των γεγονότων (Corneil και Munoz 1996; Frens et al. 1995a, Hughes et al. 1994; Marks 2004; Newell 2004; Sathian et al. 2004; Shams et al. 2004; Stein et al. 1989; Stein and Meredith 1993; Woods et al. 2004). Οι εγκέφαλοι όλων των ειδών εμπλέκονται στη διαδικασία πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης των αισθητηριακών σημάτων εισόδου. Η διαδικασία αυτή λαμβάνει χώρα σε πολλές θέσεις εντός του νευρικού συστήματος (Calvert et al. 2004a). Η σωστή ταυτοποίηση ενός συμβάντος περιλαμβάνει την ικανότητα αποσαφήνισης σημάτων που θα μπορούσαν να προκαλέσουν δυνητικά σύγχυση, συμπεριλαμβανομένων εκείνων που σχετίζονται με την ομιλία και την επικοινωνία των ζώων. Οι

διευκολύνσεις που οφείλονται σε αυτές τις ικανότητες φέρουν τεράστια αξία στην επιβίωση των οργανισμών, σε ένα κόσμο γεμάτο κινδύνους. Δεν αποτελεί καμία έκπληξη, επομένως, που οι διαδικασίες αυτές έχουν διατηρηθεί και εκτελούνται σε όλα τα νοήμονα είδη ζωής. Αυτό που προκαλεί έκπληξη είναι ότι παρά τη συχνή συζήτηση του θέματος, στα πλαίσια των ανθρωπίνων ενηλίκων εγκεφάλων, υπάρχει πολύ λιγότερη προσπάθεια για κατανόηση του τρόπου με τον οποίο αναπτύσσεται η διαδικασία αυτή και για το πώς προσαρμόζεται στο περιβάλλον στο οποίο θα χρησιμοποιηθεί.

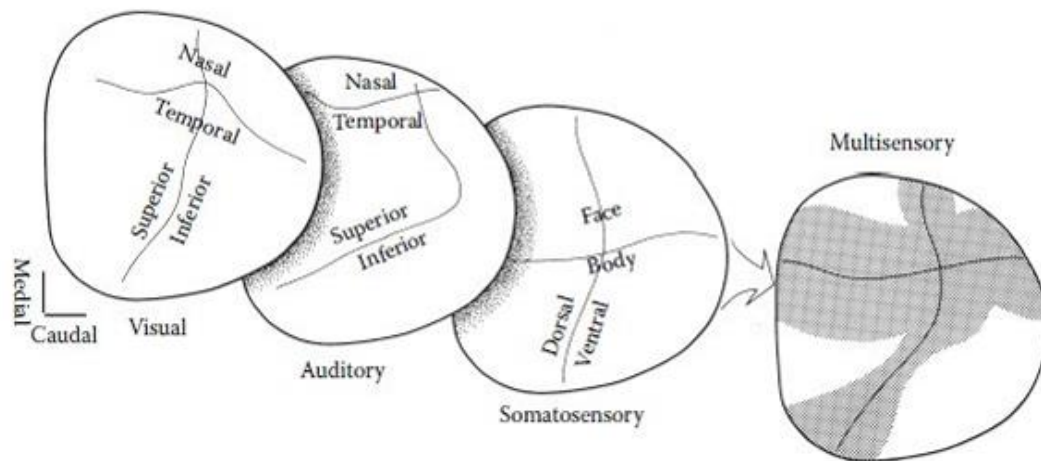
Ο πολυαισθητηριακός νευρώνας στο SC των αιλουροειδών είναι ένα εξαιρετικό μοντέλο για να διερευνηθεί η οργάνωση και η πλαστικότητα της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Η ιδιότητα του αυτή προέρχεται από δύο κύριους παράγοντες: επειδή είναι ο πρωταρχικός τόπος σύγκλισης εισόδων από διαφορετικές αισθήσεις (Fuentes-Santamaria et al. 2008; Stein et al. 1993; Wallace et al. 1993) και επειδή εμπλέκεται σε καλά καθορισμένες συμπεριφορές (προσανατολισμός και εντοπισμός), παρέχοντας έτσι την ευκαιρία να συσχετίσουμε τη φυσιολογία με τη συμπεριφορά. Επιπλέον, γνωρίζουμε ήδη πολλά για τη φυσιολογική ανάπτυξη των μονοαισθητηριακών ιδιοτήτων των SC νευρώνων (Kao et al. 1994; Stein 1984) και οι SC νευρώνες είναι μία από τις πλουσιότερες πηγές πληροφοριών σχετικά με την οντογένεση και την οργάνωση της πολυαισθητικής ολοκλήρωσης.

Στο παρόν πλαίσιο εξαιρετικά ενδιαφέρουσες είναι δύο πειραματικές παρατηρήσεις. Η πρώτη είναι ότι οι επιρροές από τον φλοιό είναι κρίσιμες για την ωρίμανση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο SC, η δεύτερη είναι ότι οι εμπειρίες που αποκτά ο οργανισμός κατά την πρώιμη μεταγεννητική ζωή καθοδηγούν τη φύση αυτής της διαδικασίας ολοκλήρωσης. Αυτές είναι πιθανώς αλληλένδετες παρατηρήσεις δεδομένης της γνωστής πλαστικότητας του νεογνικού φλοιού. Μια λογική πιθανότητα είναι ότι η εμπειρία κωδικοποιείται στον φλοιό και στη μορφολογία και τις λειτουργικές ιδιότητες των συνδέσεων της με το SC (Thomas J. Perrault, Jr., Benjamin A. Rowland, and Barry E. Stein, 2012).

3.3 Η οργάνωση της Πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο Άνω Διδύμιο των ενηλίκων

Παραδοσιακά, η δομή επτά στρωμάτων του SC έχει υποδιαιρεθεί σε δύο λειτουργικά σύνολα: τα επιφανειακά στρώματα (I-III), τα οποία δρουν αποκλειστικά για την όραση, και τα βαθύτερα στρώματα (IV-VII), τα οποία περιέχουν μονοαισθητηριακούς νευρώνες (οπτικούς, ακουστικούς και σωματοαισθητικούς) και πολυαισθητηριακούς νευρώνες. Όλοι οι πιθανοί συνδυασμοί

νευρώνων απαντώνται σε αυτό το σύνολο. (Stein και Meredith 1993). Τα οπτικά, ακουστικά και σωματοαισθητικά σήματα αναπαρίστανται στο SC με συγκεκριμένη διάταξη, η οποία μοιάζει με χάρτη (Meredith and Stein 1990; Meredith et al. 1991; Middlebrooks and Knudsen 1984; Stein and Clamann 1981; Stein et al. 1976, 1993).

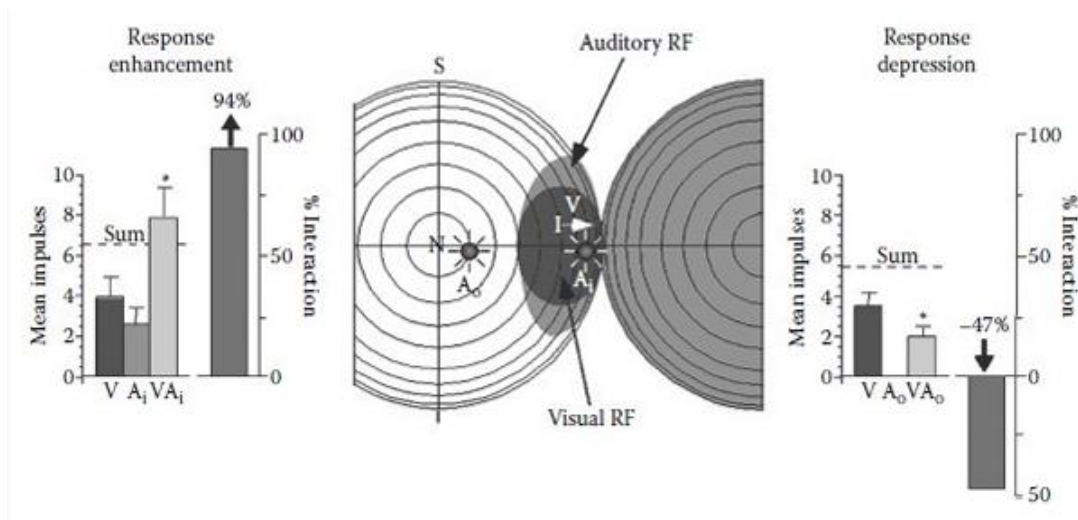


Εικόνα 6: Αντιστοιχία οπτικών, ακουστικών και σωματοαισθητικών αναπαραστάσεων στο SC. Οι οριζόντιοι και κατακόρυφοι μεσημβρινοί διαφορετικών αισθητηριακών αναπαραστάσεων στο SC υποδηλώνουν ένα κοινό σύστημα συντεταγμένων που αντιπροσωπεύει τον πολυαισθητηριακό χώρο (Stein, B.E., and Meredith, M.A., *The merging of the senses*, MIT Press, Cambridge, 1993)

Οι μετωπικές περιοχές του αισθητήριου χώρου (εμπρός οπτικός και ακουστικός χώρος, και το πρόσωπο), αντιπροσωπεύονται στην πρόσθια όψη της δομής, ενώ περισσότερος χρονικός χώρος (και το πίσω μέρος του σώματος) αντιπροσωπεύονται στο οπίσθιο SC. Ο ανώτερος αισθητικός χώρος αντιπροσωπεύεται στη μεσαία όψη της δομής και ο κατώτερος χώρος στην πιο πλευρική άποψη της δομής. Κατά συνέπεια, οι νευρώνες σε μια δεδομένη περιοχή του SC αντιπροσωπεύουν την ίδια περιοχή του αισθητήριου χώρου. Αυτοί οι αισθητηριακοί χάρτες είναι εγγεγραμμένοι στον πρωταρχικό χάρτη στο SC. Αυτός είναι ένας βολικός τρόπος αντιστοίχισης των εισερχόμενων αισθητηριακών πληροφοριών με τα εξερχόμενα σήματα που προγραμματίζουν έναν προσανατολισμό στο αρχικό συμβάν (Grantyn and Grantyn 1982; Groh et al. 1996a, 1996b; Guitton and Munoz 1991; Harris 1980; Jay and Sparks 1984, 1987a, 1987b; Munoz and Wurtz 1993a, 1993b; Peck 1987b; Sparks 1986; Sparks and Nelson 1987; Stein and Clamann 1981; Wurtz and Goldberg 1971; Wurtz and Albano 1980).

Κάθε πολυαισθητηριακός νευρώνας του SC έχει πολλαπλά δεκτικά πεδία, ένα για κάθε μία από τις αισθήσεις με την οποία ανταποκρίνεται. Τα δεκτικά αυτά πεδία βρίσκονται σε χωρική σύμπτωση

μεταξύ τους, και αυτό επιβεβαιώνεται από την δομή των αισθητηριακών αναπαραστάσεων, που θυμίζει έντονα χάρτη. (King et al. 1996; Meredith and Stein 1990; Meredith et al. 1991, 1992). Τα πολυαισθητηριακά ερεθίσματα που βρίσκονται σε χωρική και χρονική σύμπτωση μεταξύ τους και εμπίπτουν στα διεγερτικά δεκτικά πεδία ενός δεδομένου νευρώνα λειτουργούν συνεργικά. Η πολυαισθητηριακή τους δράση προκαλεί πιο έντονη αντίδραση (περισσότερες ωθήσεις) στους νευρώνες, από ότι θα είχε προκληθεί σε μονοαισθητηριακή ανάλυση. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται “πολυαισθητηριακή ενίσχυση” και απεικονίζεται στο ακόλουθο σχεδιάγραμμα.



Εικόνα 7: Πολυαισθητηριακή ενίσχυση και κατάθλιψη. Μέση: οπτικά (σκούρο γκρι) και ακουστικά (ανοιχτό γκρι) δεκτικά πεδία (RF) αυτού του SC νευρώνα απεικονίζονται σε ημισφαίρια που αντιπροσωπεύουν οπτικό και ακουστικό χώρο. Κάθε ομόκεντρος κύκλος αντιπροσωπεύει 10° χώρου με τη δεξιά κάτω πλευρά του ακουστικού χώρου να αντιπροσωπεύεται από το μισό ημισφαίριο. Οι στήλες με την ένδειξη V αντιπροσωπεύουν ένα κινούμενο οπτικό ερέθισμα, ενώ εκείνες με την ένδειξη A_o και A_i αντιπροσωπεύουν ακουστικά ερεθίσματα. Αριστερά: Ενίσχυση απόκρισης σημειώθηκε όταν οπτικά και ακουστικά ερεθίσματα τοποθετήθηκαν σε χωρική συνάφεια (V A_i). Δεξιά: Η ανταπόκριση κατάθλιψη εμφανίστηκε όταν τα οπτικά και ακουστικά ερεθίσματα ήταν χωρικά διαφορετικά (V A_o), έτσι ώστε οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις να είναι 47% μικρότερες από την απόκριση στο οπτικό ερέθισμα.¹ (Thomas J. Perrault, Jr., Benjamin A. Rowland, and Barry E. Stein., *The Organization and Plasticity of Multisensory Integration in the Midbrain*, 2012)

Ωστόσο, όταν τα ίδια αυτά ερεθίσματα είναι διακριτά στο χώρο, έτσι ώστε το ένα να εμπίπτει στο διεγερτικό δεκτικό πεδίο του νευρώνα και το άλλο να εμπίπτει στο ανασταλτικό τμήμα, έχουμε λόγο για την “πολυαισθητηριακή κατάθλιψη”. Τώρα, η απόκριση αποτελείται από λιγότερες

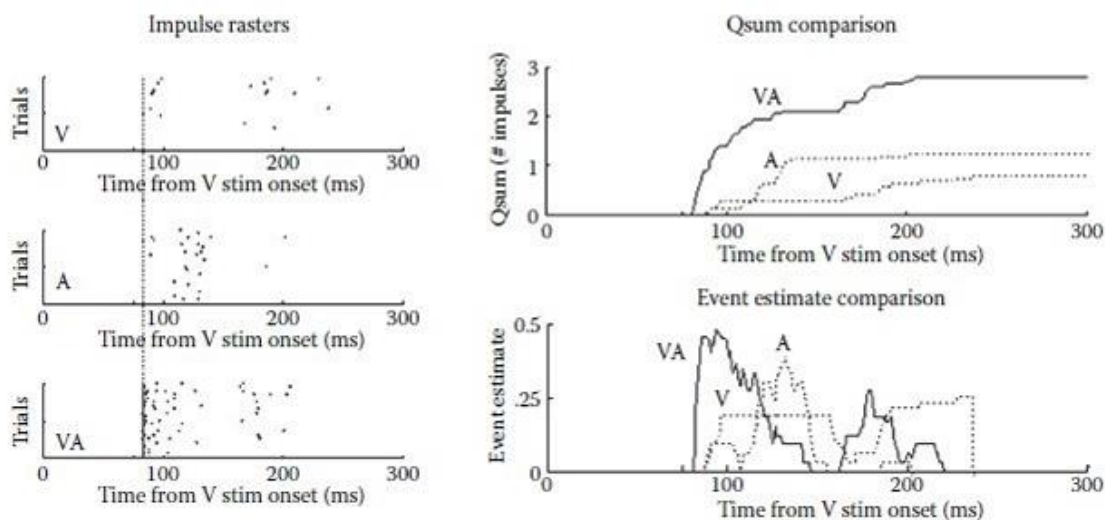
¹ Στην γραφική παράσταση προς τα αριστερά, η πολυαισθητηριακή απόκριση υπερέβη το άθροισμα οπτικών και ακουστικών αποκρίσεων (οριζόντια διακεκομμένη γραμμή) και ήταν 94% μεγαλύτερη από την απόκριση στο πιο αποτελεσματικό συστατικό ερέθισμα (οπτικό).

ωθήσεις από αυτές που θα είχαν προκληθεί σε μονοαισθητηριακή ανάλυση των ερεθισμάτων. Τα δύο αυτά φαινόμενα, της ενίσχυσης και της κατάθλιψης, είναι ευρέως διαδεδομένα στους οργανισμούς. Έχουν απαντηθεί και περιγραφεί στο SC και στον φλοιό του εγκεφάλου για έναν αριθμό οργανισμών που κυμαίνονται από τον αρουραίο έως τον άνθρωπο. (Barth and Brett-Green 2004; Calvert et al. 2004b; DeGelder et al. 2004; Fort and Giard 2004; Ghazanfar and Schroeder 2006; King and Palmer 1985; Lakatos et al. 2007; Laurienti et al. 2002; Lovelace et al. 2003; Macaluso and Driver 2004; Meredith and Stein 1983, 1986a, 1986b, 1996; Morgan et al. 2008; Romanski 2007; Sathian et al. 2004; Schroeder et al. 2001; Schroeder and Foxe 2002, 2004; Wallace and Stein 1994; Wallace et al. 1992, 1993, 1998, 2004b).

Η σαφέστερη ένδειξη ότι ένας νευρώνας μπορεί να εμπλακεί σε πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση είναι η ικανότητά του να εμπλακεί σε πολυαισθητική ενίσχυση, επειδή η πολυαισθητική κατάθλιψη εμφανίζεται μόνο σε ένα υποσύνολο νευρώνων που δείχνουν πολυαισθητική ενίσχυση (Kadunce et al. 2001). Το μέγεθος της ενίσχυσης που λαμβάνει η κάθε απόκριση θα ποικίλει δραματικά, τόσο μεταξύ των νευρώνων σε ολόκληρο το πλήθος τους όσο και εντός ενός συγκεκριμένου νευρώνα σε όλη τη δυναμική του περιοχή. Αυτή η διακύμανση οφείλεται εν μέρει σε διαφορές που παρουσιάζουν οι αποκρίσεις όταν προέρχονται από διαφορετικούς συνδυασμούς δισαισθητηριακών ερεθισμάτων. Όταν τα χωροχρονικά προσανατολισμένα δισαισθητηριακά ερεθίσματα είναι ατελέσφορα, τα μεγέθη ενίσχυσης της πολυαισθητηριακής απόκρισης είναι συχνά μεγαλύτερα, αναλογικά, από αυτά που προκαλούνται όταν τα ερεθίσματα είναι σθεναρά αποτελεσματικά. Οι μονήρεις νευρώνες έχουν αποδείξει ότι οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις είναι ικανές να υπερβούν τις προβλέψεις, που βασίζονται στην απλή “πρόσθεση” των δύο μονοαισθητηριακών αποκρίσεων. Αυτές οι υπερπροσθετικές αλληλεπιδράσεις εμφανίζονται γενικά στο κατώτερο μέρος του δυναμικού εύρους ενός δεδομένου νευρώνα, και καθώς αυξάνεται η αποτελεσματικότητα του ερεθίσματος, οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις τείνουν να εμφανίζουν περισσότερες προσθετικές, ή ακόμη και υπερπροσθετικές, αλληλεπιδράσεις (Alvarado et al. 2007b; Perrault et al. 2003, 2005; Stanford and Stein 2007; Stanford et al. 2005), μια σειρά μεταβάσεων που συνάδουν με την έννοια της “αντίστροφης αποτελεσματικότητας” (Meredith and Stein 1986b) κατά την οποία το προϊόν μιας ενισχυμένης πολυαισθητηριακής αλληλεπίδρασης είναι αναλογικά μεγαλύτερο όταν η αποτελεσματικότητα των δισαισθητηριακών ερεθισμάτων είναι ασθενέστερη. Κατά συνέπεια, τα αναλογικά οφέλη που προκύπτουν στην απόδοση βάσει αυτής της νευρικής διαδικασίας θα είναι επίσης μέγιστα.

Η λογική πίσω από αυτό το επιχείρημα είναι ιδιαίτερα απλή, καθώς τα σήματα που είναι αποτελεσματικά σε εξέχον βαθμό καθιστούν ευκολότερη την ανίχνευση, τον εντοπισμό και την

αναγνώριση τους. Χρησιμοποιώντας την ίδια λογική, το ενισχυμένο μέγεθος μιας πολυαισθητηριακής απόκρισης είναι πιθανότατα να είναι αναλογικά μεγαλύτερο στο έναυσμα του, επειδή σε αυτό το σημείο οι μεμονωμένες αποκρίσεις των στοιχείων θα είχαν μόλις ξεκινήσει, και επομένως, θα ήταν στο πιο αδύναμο στάδιο τους. Τα πρόσφατα δεδομένα δείχνουν ότι αυτή ακριβώς είναι η αρχή λειτουργίας τους (Rowland et al. 2007a, 2007b;).



Εικόνα 8: Χρονικό προφίλ πολυαισθητηριακής ενίσχυσης.² (Από τους Rowland, B.A., and Stein, B.E., *Frontiers in Neuroscience*, 2, 218–224, 2008. Με άδεια.)

Αυτό έχει ουσιαστικό ενδιαφέρον, διότι σημαίνει ότι οι μεμονωμένες αποκρίσεις συχνά, αν όχι πάντα, περιλαμβάνουν πολλαπλούς υποκείμενους υπολογισμούς: υπερπροσθετικότητα κατά την εκκίνηση και προσθετικότητα (και ίσως υποπροσθετικότητα) καθώς εξελίσσεται η απόκριση. Εν

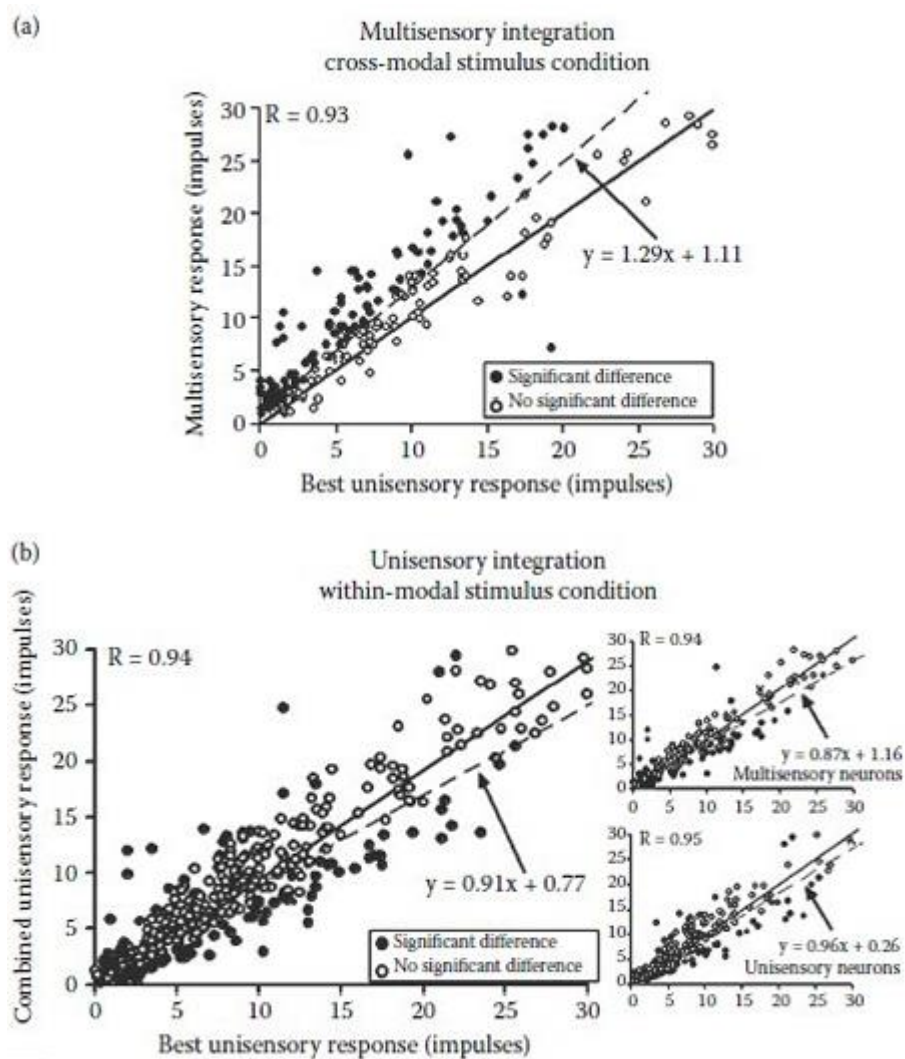
²Αριστερά: Οι παλμοί ράστερ που απεικονίζουν αποκρίσεις ενός πολυαισθητηριακού SC νευρώνα σε οπτική (V), ακουστική (A) και συνδυασμένη οπτικοακουστική διέγερση (VA). Δεξιά: δύο διαφορετικές μετρήσεις της απόκρισης δείχνουν την ίδια βασική αρχή της «Ενίσχυσης εναρκτήριας απόκρισης». Οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις ενισχύονται από την έναρξη τους και παρουσιάζουν μικρότερες καθυστερήσεις σε σύγκριση με οποιαδήποτε από τις μεμονωμένες μονοαισθητηριακές αποκρίσεις. Επάνω δεξιά: Η παράμετρος προς μέτρηση είναι ο μέσος αθροιστικός αριθμός ωθήσεων που προέρχονται από ερεθίσματα (mean stimulus-driven cumulative impulse count - qsum), αντικατοπτρίζοντας τη χρονική εξέλιξη της ενισχυμένης απόκρισης. Κάτω δεξιά: Η μέτρηση της στιγμιαίας αποτελεσματικότητας της απόκρισης χρησιμοποιώντας εκτιμήσεις συμβάντων. Οι εκτιμήσεις συμβάντων χρησιμοποιούν μια κατάλληλη συνάρτηση kernel που συνεπάγεται τις σειρές κορυφών των ωθήσεων (impulse spike trains) σε συναρτήσεις πυκνότητας κορυφών (spike density function) που διαφοροποιούν την αυθόρμητη δραστηριότητα από τη δραστηριότητα που βασίζεται σε ερεθίσματα χρησιμοποιώντας μια μέτρηση αμοιβαίας πληροφόρησης. Έπειτα, η αυθόρμητη δραστηριότητα αφαιρέθηκε από την δραστηριότητα που βασίζεται σε ερεθίσματα και παρατηρήθηκε ένα χρονικό προφίλ πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης.

ολίγους, ο υπερπροσθετικός πολυαισθητηριακός υπολογισμός μπορεί να είναι πολύ πιο συνηθισμένος από ό, τι πιστεύαμε προηγουμένως, καθιστώντας το αρχικό τμήμα της απόκρισης να επιφέρει πολύ μεγαλύτερο αντίκτυπο από ό, τι εκτιμούσαμε, αυξάνοντας σημαντικά τον ενδεχόμενο ρόλο του στην ανίχνευση και τον εντοπισμό ενός συμβάντος.

Όσον αφορά τους υπολογιστικούς τρόπους, κάποιος θα πρέπει να είναι προσεκτικός κατά την ερμηνεία πολυαισθητηριακών ενισχύσεων απόκρισης από συγκεντρωμένα δείγματα νευρώνων. Όπως σημειώθηκε νωρίτερα, ο υποκείμενος υπολογισμός ποικίλλει μεταξύ των νευρώνων ως αποτέλεσμα των εγγενών ιδιοτήτων τους και των ειδικών χαρακτηριστικών των δισαισθητηριακών ερεθισμάτων με τα οποία αξιολογούνται. Πολλές από τις μελέτες που αναφέρθηκαν παραπάνω απέδωσαν σημαντικές ενισχύσεις σε πληθυσμούς νευρώνων που φαίνονται "προσθετικές", αλλά δεν μπορεί κανείς να συμπεράνει από αυτά τα δεδομένα ότι αυτός ήταν ο προεπιλεγμένος υπολογισμός τους (π.χ., Alvarado et al. 2007b; Perrault et al. 2005; Stanford et al. 2005). Αυτό συμβαίνει επειδή εξετάστηκαν με μια σειρά ερεθισμάτων των οποίων η ατομική αποτελεσματικότητα ήταν δυσανάλογα υψηλή. Λόγω της αντίστροφης αποτελεσματικότητας, οι συνδυασμοί τέτοιων ερεθισμάτων αναμένεται, φυσικά, να παράγουν λιγότερα ισχυρή ενίσχυση και μια αμφισβητήσιμη υψηλή συχνότητα προσθετικότητας (Stanford and Stein 2007). Εάν αυτοί οι ίδιοι νευρώνες δοκιμαστούν αποκλειστικά με ελάχιστα αποτελεσματικά ερεθίσματα, η συχνότητα υπερπροσθετικότητας θα ήταν πολύ μεγαλύτερη. Επιπλέον, οι περισσότεροι νευρώνες, ανεξάρτητα από τον υπολογισμό που περιγράφει καλύτερα τη μέση απόκρισή τους, εμφανίζουν υπερπροσθετικούς υπολογισμούς κατά το έναυσμα τους, όταν δηλαδή η δραστηριότητα είναι ασθενέστερη (Rowland and Stein 2007). Αξίζει να υπογραμμιστεί σε αυτό το σημείο πως το αρχικό τμήμα μιας πολυαισθητηριακής απόκρισης μπορεί να έχει την μεγαλύτερη επίδραση στη συμπεριφορά του οργανισμού (Rowland et al. 2007a). Αυτή η διαδικασία ενσωμάτωσης πληροφοριών από διαφορετικές αισθήσεις είναι διαφορετική υπολογιστικά από την ολοκλήρωση πληροφοριών μέσα σε μια, μοναδική, αίσθηση. Αυτό είναι πιθανό να συμβαίνει, κατά κύριο λόγο, διότι τα πολλαπλά σήματα των διαφορετικών αισθήσεων παρέχουν ανεξάρτητες εκτιμήσεις για το ίδιο γεγονός έναυσματος, ενώ τα πολλαπλά σήματα που επεξεργάζονται στην ίδια μεμονωμένη αίσθηση περιέχουν σημαντική διακύμανση που οφείλεται στον θόρυβο (Ernst and Banks 2002).

Χρησιμοποιώντας αυτήν τη λογική, θα μπορούσε κανείς να προβλέψει ότι ένα ζεύγος μονοαισθητηριακών ερεθισμάτων δεν θα αποδώσει την ίδια ενίσχυση απόκρισης με ένα ζεύγος δισαισθητηριακών ερεθισμάτων ακόμη και αν και τα δύο ζεύγη διέγερσης τοποθετήθηκαν στις ίδιες θέσεις υποδοχής πεδίου των νευρώνων. Από την άλλη πλευρά, θα μπορούσε κανείς να υποστηρίξει ότι θα ήταν πιθανό να εξετάσουμε ισοδύναμα αποτελέσματα επειδή, και στις δύο περιπτώσεις, το

αποτέλεσμα αντικατοπτρίζει την ποσότητα της περιβαλλοντικής ενέργειας. Αυτό το τελευταίο επιχείρημα υποστηρίζει ότι είναι πολλαπλά, περιττά ερεθίσματα που εξηγούν το αποτέλεσμα, παρά κάποιος χαρακτηριστικός, υποκείμενος υπολογισμός (Leo et al. 2008; Lippert et al. 2007; Miller 1982; Sinnott et al. 2008).

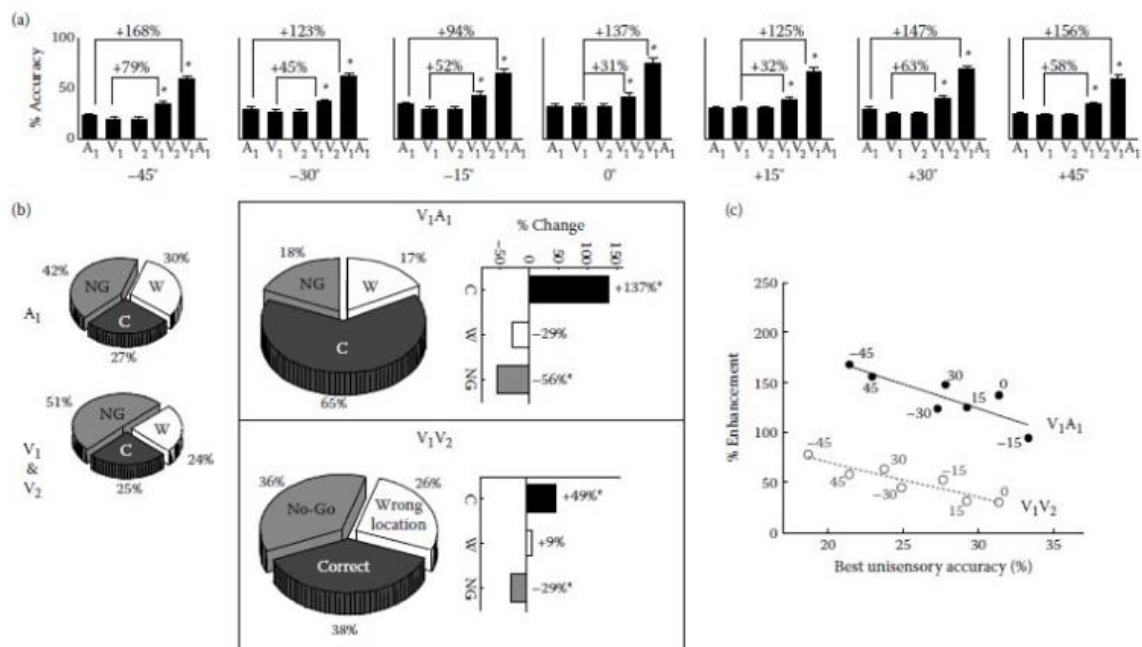


Εικόνα 9: Φυσιολογικές συγκρίσεις πολυαισθητηριακής και μονοαισθητηριακής ολοκλήρωσης.³ (Από

³ (α) Το μέγεθος της απόκρισης (άξονας y) απεικονίζεται σε σχέση με το μέγεθος της μεγαλύτερης απόκρισης που προκαλείται από τα μεμονωμένα μονοαισθητηριακά σήματα (άξονας x). Οι παρατηρήσεις δείχνουν πολυαισθητηριακή ενίσχυση (θετική απόκλιση από την σταθερή γραμμή ενότητας). (β) Το ίδιο δεν ισχύει για τα μεγέθη απόκρισης που προκαλούνται από δύο ερεθίσματα που ανιχνεύονται μονοαισθητηριακά. Εδώ, η τυπική απόκριση που ανιχνεύεται δεν είναι στατιστικά καλύτερη από εκείνη που προκαλείται από το μεμονωμένο ερέθισμα με την μεγαλύτερη απόκριση. Οι ενδο-αισθητηριακές αποκρίσεις είναι παρόμοιες τόσο στους πολυαισθητηριακούς όσο και στους μονοαισθητηριακούς νευρώνες (ένθετα στα δεξιά).

τους Alvarado, J.C. et al., *Journal of Neurophysiology* 97, 3193–205, 2007β).

Τα πειραματικά αποτελέσματα που αποκτήθηκαν από τον Alvarado και τους συναδέλφους του (Gondan et al. 2005;) υποστηρίζουν την πρώτη υπόθεση. Η ολοκλήρωση των διαισθητηριακών σημάτων παρήγαγε προϊόντα απόκρισης σαφώς μεγαλύτερα, συγκριτικά με εκείνα που παρήγαγε η ολοκλήρωση μονοαισθητηριακών σημάτων. Τα δύο προϊόντα ολοκλήρωσης αντανακλούσαν επίσης αρκετά διαφορετικούς υποκείμενους νευρικούς υπολογισμούς. Οι υπολογισμοί πίσω από το προϊόν των μονοαισθητηριακών σημάτων φαίνεται να αντικατοπτρίζουν συχνότερα την υποπροσθετικότητα - έναν υπολογισμό που σπάνια παρατηρήθηκε στα διαισθητηριακά σήματα (Alvarado et al. 2007b). Οι Gingras et al. (2009) δοκίμασαν την ίδια υπόθεση και κατέληξαν στα ίδια συμπεράσματα χρησιμοποιώντας μια εμφανή μέτρηση συμπεριφοράς, κατά την οποία γάτες πραγματοποίησαν μια εργασία ανίχνευσης και εντοπισμού ως απόκριση σε διαισθητηριακούς (οπτικοακουστικά) και μονοαισθητηριακούς (οπτικά - οπτικά ή ακουστικά - ακουστικά) συνδυασμούς ερεθισμάτων (Gingras et al. 2009;).



Εικόνα 10: Η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση ήταν ξεχωριστή από την μονοαισθητηριακή οπτική-οπτική ολοκλήρωση⁴. (Από τους Gingras, G. et al., *Journal of Neuroscience*, 29, 4897–902, 2009).

⁴ (α) Σε κάθε χωρική τοποθεσία, η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση παρήγαγε εμφανέστερα

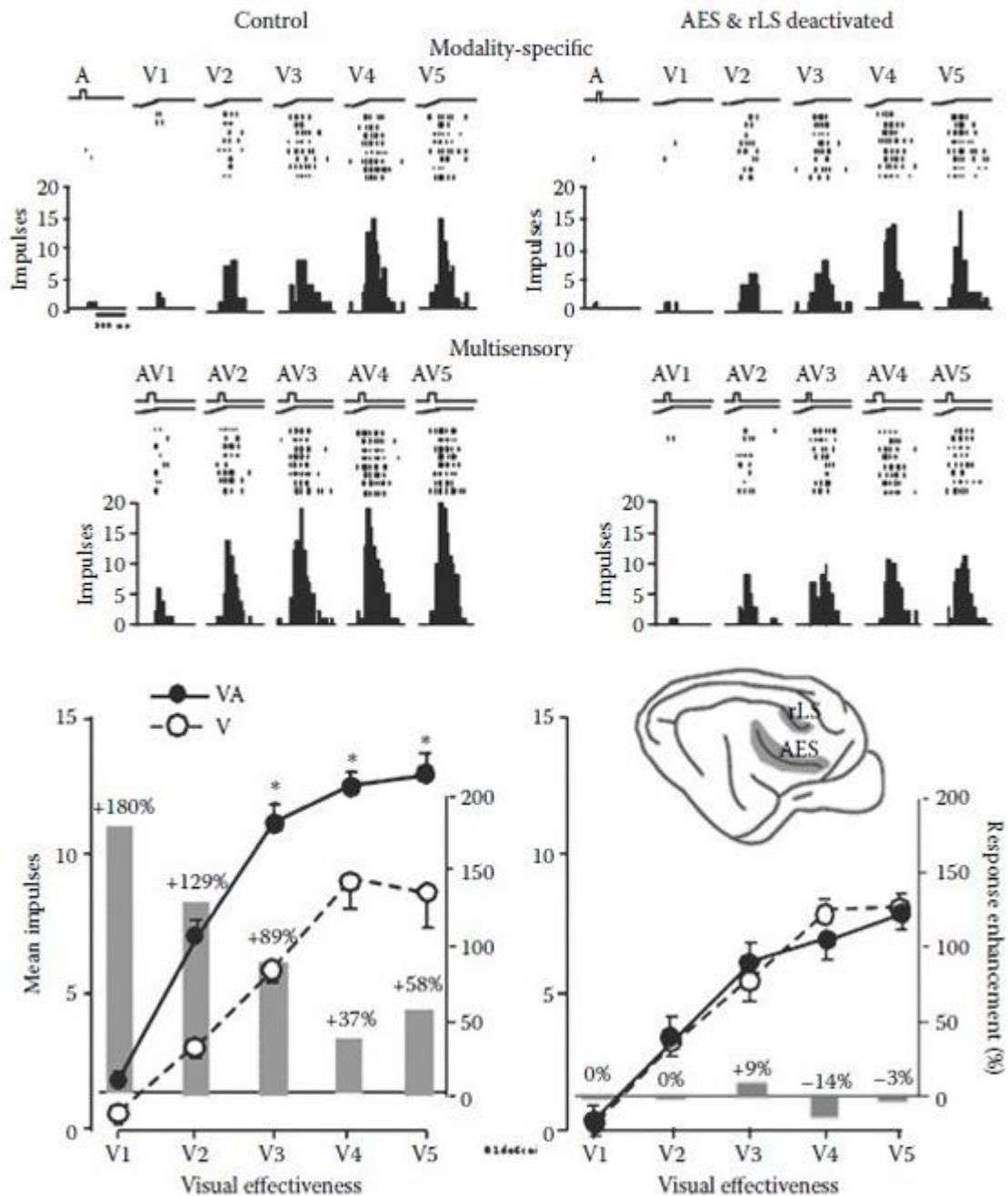
Επειδή το SC είναι ένα δίκτυο νευρώνων στο οποίο συγκλίνουν οι μονοαισθητηριακές εισοδοί από τις διαφορετικές αισθήσεις (Figure Meredith and Stein 1986b; Stein and Meredith 1993; Wallace et al. 1993), είναι ένας από τους πρωταρχικούς χώρους της ολοκλήρωσης τους και όχι μια απλή αντανάκλαση πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης που λαμβάνει χώρα κάπου αλλού στον εγκέφαλο. Οι πολλές μονοαισθητηριακές δομές από τις οποίες προέρχονται αυτές οι εισοδοί έχουν περιγραφεί καλά (Edwards et al. 1979, Huerta and Harting 1984; Stein and Meredith 1993; Wallace et al. 1993). Οι περισσότεροι πολυαισθητηριακοί νευρώνες SC στέλνουν τους άξονές τους έξω από τη δομή για να στοχεύουν κινητήριες περιοχές του εγκεφαλικού συστήματος και του νωτιαίου μυελού. Είναι κυρίως μέσω αυτής της καθοδικής οδού που οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις των νευρώνων του SC καταφέρνουν να επηρεάζουν τις συμπεριφορές του προσανατολισμού ενός οργανισμού (Moschovakis and Karabelas 1985; Peck 1987a; Stein and Meredith 1993; Stein et al. 1993). Επομένως, δεν αποτελεί έκπληξη το γεγονός ότι οι αρχές που βρέθηκαν να διέπουν την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στο επίπεδο του επιμέρους SC νευρώνα διέπουν επίσης την προσανατολιστική συμπεριφορά που φέρει ως μεσολαβητή το SC επί του συνόλου του (Burnett et al. 2004, 2007; Jiang et al. 2002, Stein et al. 1989 Wilkinson et al. 1996).

3.4 Η Πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στο Άνω Διδύμιο και ο Εγκεφαλικός Φλοιός

Παρόλο που, όπως προαναφέρθηκε, οι νευρώνες του SC γίνονται πολυαισθητήρες ως αποτέλεσμα της λήψης συγκλίνουσας εισόδου από πολλαπλές οπτικές, ακουστικές και σωματοαισθητικές

βελτιωμένες επιδόσεις (94–168% · μέσος όρος, 137%), ενώ η μονοαισθητηριακή οπτική ολοκλήρωση παρήγαγε συγκριτικά μέτριες βελτιώσεις (31–79% · μέσος όρος, 49%). Οι αστερίσκοι υποδηλώνουν συγκρίσεις που ήταν σημαντικά διαφορετικές (δοκιμή χ^2 , $P < 0,05$). (β) Τα γραφήματα πίτας στα αριστερά δείχνουν την απόδοση απόκρισης σε μονοαισθητηριακά ακουστικά (A_1) και οπτικά ερεθίσματα (τα V_1 και V_2 είναι ίδια). Τα γραφήματα εντός των δύο πλαισίων δείχνουν την απόδοση των διεγέρσεων σε διαισθητηριακούς ($V_1 A_1$) και μονοαισθητηριακούς ($V_1 V_2$) συνδυασμούς ερεθισμάτων. Τα σφάλματα No-Go (NG; γκρι) και Εντοπισμού (Wrong Localization - W; λευκό) μειώθηκαν σημαντικά ως αποτέλεσμα της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης, αλλά μόνο τα σφάλματα No-Go μειώθηκαν σε αξιοσημείωτο βαθμό, ως αποτέλεσμα της μονοαισθητηριακής ολοκλήρωσης. (γ) Η διαφορά στις επιδράσεις της πολυαισθητηριακής και μονοαισθητηριακής ολοκλήρωσης ήταν σταθερή - όπως αναμέναμε, ανεξάρτητα από την αποτελεσματικότητα των μεμονωμένων επιδραστικότερων ερεθισμάτων. Και οι δύο έδειξαν μια αντιστρόφως ανάλογη σχέση με την εντονότερη επίδραση των μεμονωμένων ερεθισμάτων, όπου τα οφέλη ήταν μεγαλύτερα όταν η αποτελεσματικότητα των στοιχείων ήταν χαμηλότερη. V, οπτικό; A, ακουστικό; C, σωστά.

πηγές, αυτό δεν τους καθιστά αυτόματα ικανούς να ενσωματώσουν αυτές τις πολλαπλές αισθητηριακές εισόδους. Αντίθετα, ένα συγκεκριμένο στοιχείο του κυκλώματος πρέπει να είναι λειτουργικό: η προβολή από τον φλοιό συσχέτισης.



Εικόνα 11: Η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στο SC εξαρτάται από τις επιδράσεις του φλοιού συσχέτισης.⁵(Από τους Jiang, W. et al., *Journal of Neurophysiology*, 85, 506–22, 2001.).

⁵ Οι αποκρίσεις SC σε ακουστικά (A), οπτικά (V) και πολυαισθητηριακά (AV) ερεθίσματα καταγράφηκαν πριν (αριστερά) και μετά (δεξιά) την απενεργοποίηση του φλοιού συσχέτισης. Η

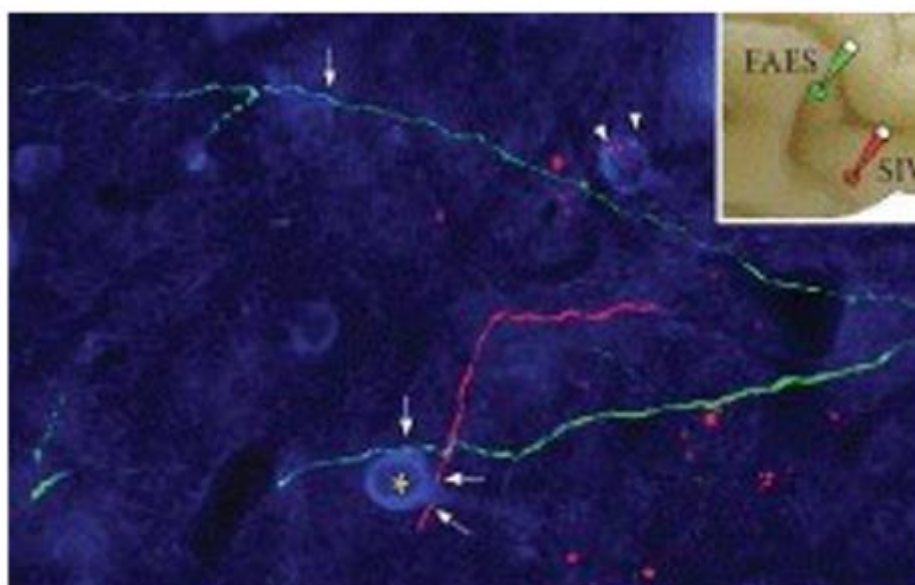
Όπως φαίνεται στο Σχήμα, η απενεργοποίηση αυτής της εισόδου καθιστά τους νευρώνες SC ανίκανους για πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση. Οι πολυαισθητηριακές αποκρίσεις τους προσεγγίζουν τώρα αυτές που προκαλούνται από το πιο αποτελεσματικό μονοαισθητηριακό ερέθισμα, αποτέλεσμα που ισοδυναμεί σε πολυπλοκότητα με το επίπεδο της εμφανούς συμπεριφοράς (Alvarado et al. 2007a; 2003; Jiang et al. 2001, 2002, 2006; Stein and Meredith 1993a, Jiang and Stein et al. 2002, Wallace and Stein 1994, 1997).

Αυτή η συσχετιζόμενη φλοιώδης περιοχή στα αιλουροειδή είναι ο πρόσθιος εκτοσυλβιακός αύλακας (anterior ectosylvian sulcus - AES) και μια γειτονική περιοχή, η ραμφοειδής πλευρά του πλευρικού υπερσυλβιακού αύλακα (rostral aspect of the lateral suprasylvian sulcus - rLS). Το ομόλογο σε άλλα είδη δεν έχει ακόμη προσδιοριστεί. Αυτοί οι δύο τομείς φαίνεται να είναι μοναδικοί σε αυτό το πλαίσιο (Burnett et al. 2004; Jiang et al. 2003, 2006, 2007; Wilkinson et al. 1996). Έτσι, όταν ένα από αυτά έχει υποστεί ζημιά κατά τη διάρκεια της πρώιμης ζωής του οργανισμού, το άλλο μπορεί να αναλάβει το ρόλο του, αλλά όταν και τα δύο είναι κατεστραμμένα, καμία άλλη φλοιώδης περιοχή δεν φαίνεται ικανή να τις αντικαταστήσει. Στο φυσιολογικό ζώο, λειτουργούν ως επί το πλείστον μαζί στη διαμεσολάβηση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης του SC, αλλά το AES είναι το πιο σημαντικό από τα δύο, καθώς πολλοί περισσότεροι νευρώνες στο SC εξαρτώνται από τις επιδράσεις AES παρά από τις επιρροές του rLS για αυτήν την ικανότητα (Jiang et al. 2001).

Η έντονη πειραματική έρευνα σχετικά με τις επιρροές του AES στην πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση του SC μας βοήθησε να κατανοήσουμε τη φύση αυτών των καθοδικών επιρροών. Πρώτον, οι προβολές τους στο SC προέρχονται από μονοαισθητηριακούς νευρώνες. Δεύτερον, συγκλίνουν από διαφορετικές υποπεριοχές του AES (οπτικό, AEV, ακουστικό, FAES και σωματοαισθητηριακό, SIV) σε ένα δεδομένο νευρώνα του SC σε ένα μοτίβο που ταιριάζει με το

οπτική διέγερση παρουσιάζεται σε πολλαπλά (πέντε) επίπεδα αποτελεσματικότητας. Στην κορυφή του σχήματος υπάρχουν ίχνη μεμονωμένων ερεθισμάτων, rasters ώθησης και ιστογράμματα γύρω από το χρονικό σημείο διέγερσης για κάθε απόκριση. Τα γραφήματα στο κάτω μέρος συνοψίζουν αυτά τα δεδομένα, και δείχνουν τα μέσα επίπεδα απόκρισης (γραμμές) και το ποσοστό της πολυαισθητηριακής ενίσχυσης (ράβδους) που παρατηρήθηκαν για κάθε ζεύξη ερεθισμάτων. Πριν από την απενεργοποίηση του φλοιού, οι ενισχυμένες αποκρίσεις έδειξαν χαρακτηριστικά «αντίστροφης αποτελεσματικότητας» με μεγαλύτερες μονοαισθητηριακές αντιληπτικές αποκρίσεις να σχετίζονται με μικρότερες πολυαισθητηριακές ενισχύσεις. Ωστόσο, μετά από φλοιώδη απενεργοποίηση (σκιασμένη περιοχή του ένθετου), οι πολυαισθητηριακές ενισχύσεις εξαλείφθηκαν σε κάθε ένα από τα επίπεδα αποτελεσματικότητας των ερεθισμάτων που δοκιμάστηκαν έτσι ώστε οι πολυαισθητηριακές και μονοαισθητηριακές αποκρίσεις να μην είναι πλέον σημαντικά διαφορετικές.

μοτίβο σύγκλισης από πηγές εισόδου εκτός AES (Fuentes Santamaria et al. 2008; Wallace et al. 1992). Για παράδειγμα, ένας μεμονωμένος πολυαισθητηριακός νευρώνας SC που λαμβάνει συγκλίνουσα οπτική είσοδο από τον αμφιβληστροειδή και ακουστική είσοδο από τον κατώτερο κόλικο, πιθανότατα θα λάβει επίσης συγκλίνουσα είσοδο από τους AEV και FAES αντίστοιχα. Οι Rowland et al. (2007b) χρησιμοποίησαν αυτά τα μοτίβα σύγκλισης ως βάση για ένα επεξηγηματικό μοντέλο στο οποίο τόσο οι εισοδοί AES όσο και οι άλλες εισοδοί έχουν διαφορετικά πρότυπα σύγκλισης στους δενδρίτες των νευρώνων-στόχων του SC (Rowland et al. 2007b).



Εικόνα 12: (Βλέπε ένθετο χρώματος.) Οι νευρώνες SC λαμβάνουν συγκλίνουσα είσοδο από διαφορετικές αισθητηριακές υποπεριοχές του πρόσθιου εκτοσλβιακού φλοιού.⁶ (Από τους Fuentes-Santamaria, V. et al., *Cerebral Cortex*, 18, 1640-52, 2008).

Υποθέτοντας ένα μοντέλο υποδοχέων με βάση το N-μεθυλικού-D-ασπαρτικό (NMDA) και αμινομεθυλικό προπανοϊκό οξύ (AMPA) σε κάθε δενδριτική περιοχή, εξετάζουμε τη δυνατότητα παραγωγής μη γραμμικής αλληλεπίδρασης μεταξύ εισόδων που συσσωρεύονται στην ίδια περιοχή. Οι εν λόγω συσσωρευμένες εισοδοί προέρχονται επιλεκτικά από το AES και κατά προτίμηση βρίσκονται σε εγγύς δενδρίτες. Τα ρεύματα που εισάγουν επηρεάζουν το ένα το άλλο και παράγουν

⁶ Οι ιχνηθέτες φθορισμού κατατέθηκαν σε ακουστικές (FAES, πράσινα) και σωματοαισθητικές (SIV, κόκκινα) υποπεριοχές. Οι άξονες από αυτούς τους φλοιακούς νευρώνες είχαν συχνά μπουτόνια σε επαφή με νευρώνες SC, και μερικές φορές συγκλίνουν στους ίδιους νευρώνες-στόχους. Τα πιθανά σημεία επαφής υποδεικνύονται με βέλη.

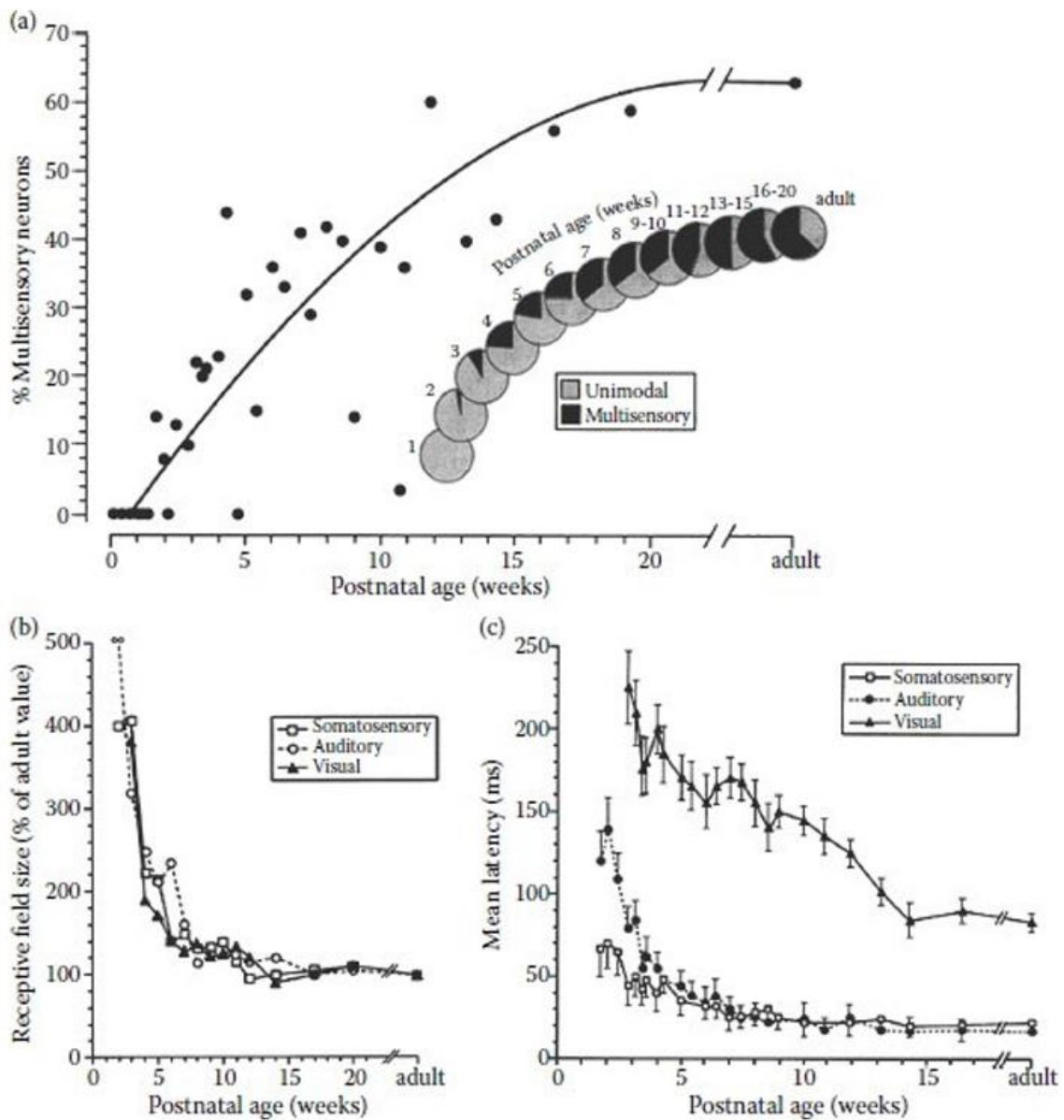
μια μη γραμμική ενίσχυση μέσω των υποδοχέων NMDA, κάτι που οι εισόδους από περιοχές εκτός AES δεν μπορούν να κάνουν επειδή διαχωρίζονται υπολογιστικά μεταξύ τους. Όλες οι εισοδοί έρχονται επίσης σε επαφή με έναν πληθυσμό ανασταλτικών διανευρώνων, και αυτοί έρχονται επίσης σε επαφή με τους πολυαισθητηριακούς νευρώνες SC, έτσι ώστε η έξοδος του SC νευρώνα να εξαρτάται από τη σχετική ισορροπία των διεγερτικών εισόδων με τις εισόδους άμεσης προβολής και την παρεκκλίνουσα αναστολή μέσω των ανασταλτικών διανευρώνων.

3.5 Η Οντογένεση της Πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο Άνω Διδύμιο

Οι πολυαισθητηριακές ιδιότητες των νευρώνων SC που περιγράφονται παραπάνω δεν είναι χαρακτηριστικές ενός νεογνού. Οι μελέτες στο SC των αιλουροειδών έφεραν στην επιφάνεια αυτό το συμπέρασμα. Τα αιλουροειδή καθιστούν ένα εξαιρετικό μοντέλο για την εξερεύνηση της οντογένεσης στην επεξεργασία αισθητηριακών πληροφοριών, επειδή οι απόγονοι εξαρτώνται από τους γονείς για την επιβίωση τους την πρώιμη περίοδο της ζωής τους. Εξαιτίας αυτής της συνθήκης μας δίνεται η δυνατότητα να παρατηρήσουμε με λεπτομέρεια μεγάλο μέρος της ανάπτυξης της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης μετά τη γέννηση. Εκείνη την περίοδο, τα βλέφαρά τους είναι ακόμη συντηγμένα και τα αυτιά τους δεν ανοίξει ακόμη. Ως εκ τούτου, οι περισσότεροι νευρώνες SC δεν ανταποκρίνονται στα αισθητήρια ερεθίσματα εκείνη την περίοδο, και οι λίγοι που ανταποκρίνονται στην εξωτερική διέγερση ενεργοποιούνται από ερεθίσματα αφής, συχνά στην περιοχή του προσώπου. Αυτή είναι μια κατάσταση που είναι ήδη εμφανής στα ύστερα στάδια του εμβρυϊκού σταδίου (Stein et al. 1973) και πιστεύεται ότι βοηθά στην προετοιμασία του βρέφους για εύρεση της θηλής και του θηλασμού (Larson and Stein 1984). Οι πρώτοι νευρώνες που ανταποκρίνονται στην ακουστική διέγερση συναντώνται περίπου 5 ημέρες μετά τον τοκετό, αλλά οι νευρώνες που ανταποκρίνονται στους οπτικούς νευρώνες στα πολυαισθητηριακά (δηλαδή βαθιά) στρώματα δεν είναι ενεργοί έως περίπου 3 εβδομάδες μετά τη γέννηση, πολύ μετά την ενεργοποίηση των αντίστοιχων υπερκείμενων επιφανειακών επιπέδων τους. (Kao et al. 1994; Stein et al. 1973, 1984; Wallace and Stein 1997).

Ακριβώς όπως η εμφάνιση των πολυαισθητηριακών νευρώνων καθυστερεί σε σχέση με τους μονοαισθητηριακούς ομολόγους τους, το ίδιο ισχύει και για την ωρίμανση της πιο χαρακτηριστικής τους ιδιότητας, της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Αυτό μπορεί να οφείλεται στο ότι, σε σύγκριση με τους μονοαισθητηριακούς γείτονές τους, πρέπει να επιτελέσουν μια πιο περίπλοκη εργασία: να προσδιορίσουν ποια σήματα από διαφορετικές αισθήσεις θα πρέπει να συνδέονται και ποια πρέπει να διαχωρίζονται.

Οι πρώτοι πολυαισθητηριακοί νευρώνες που σχηματίζονται είναι εκείνοι που ανταποκρίνονται σε σωματοαισθητικά και ακουστικά ερεθίσματα. Ενεργοποιούνται περίπου 10 μέρες μετά τη γέννηση, δηλαδή αρκετές ημέρες μετά τα πρώτα σημάδια ακουστικής ανταπόκρισης. Οι οπτικοακουστικοί, οπτικο-σωματοαισθητηριακοί και τριαισθητηριακοί νευρώνες ενεργοποιούνται περίπου στις 3 εβδομάδες, μόλις είναι εμφανές πως ο οργανισμός ανταποκρίνεται οπτικά στην έννοια του βάθους. Ωστόσο, η ικανότητα ολοκλήρωσης πολλαπλών αισθητηριακών εισόδων ενός νευρώνα δεν εμφανίζεται παρά μόνο σε ηλικία περίπου 5 εβδομάδων, αν και εκείνη τη στιγμή πολύ λίγοι νευρώνες είναι ικανοί να επιτελέσουν αυτή τη διαδικασία (Εικόνα 13a). Κατά τη διάρκεια αυτής της περιόδου, οι χαρακτηριστικές ιδιότητες απόκρισης αυτών των νευρώνων αλλάζουν δραματικά, παρουσιάζοντας εμφανώς μειωμένα πεδία υποδοχής και μειωμένες καθυστερήσεις απόκρισης (Εικόνα 13b και c). Η επίτευξη του φυσιολογικού συμπληρώματος πολυαισθητηριακών νευρώνων ικανών για πολυαισθητική ολοκλήρωση απαιτεί μήνες ανάπτυξης, μια περίοδος ωρίμανσης κατά την οποία οι εισροές από τον φλοιό συσχέτισης καθίστανται επίσης λειτουργικές (Stein and Gallagher 1981b; Stein et al. 2002; Wallace and Stein 1997, 2000).



Εικόνα 13: Αναπτυξιακή χρονολογία πολυαισθητηριακών νευρώνων SC.⁷ (Από τους Wallace, M.T., και Stein, B.E., *Journal of Neuroscience*, 17, 2429–44, 1997.)

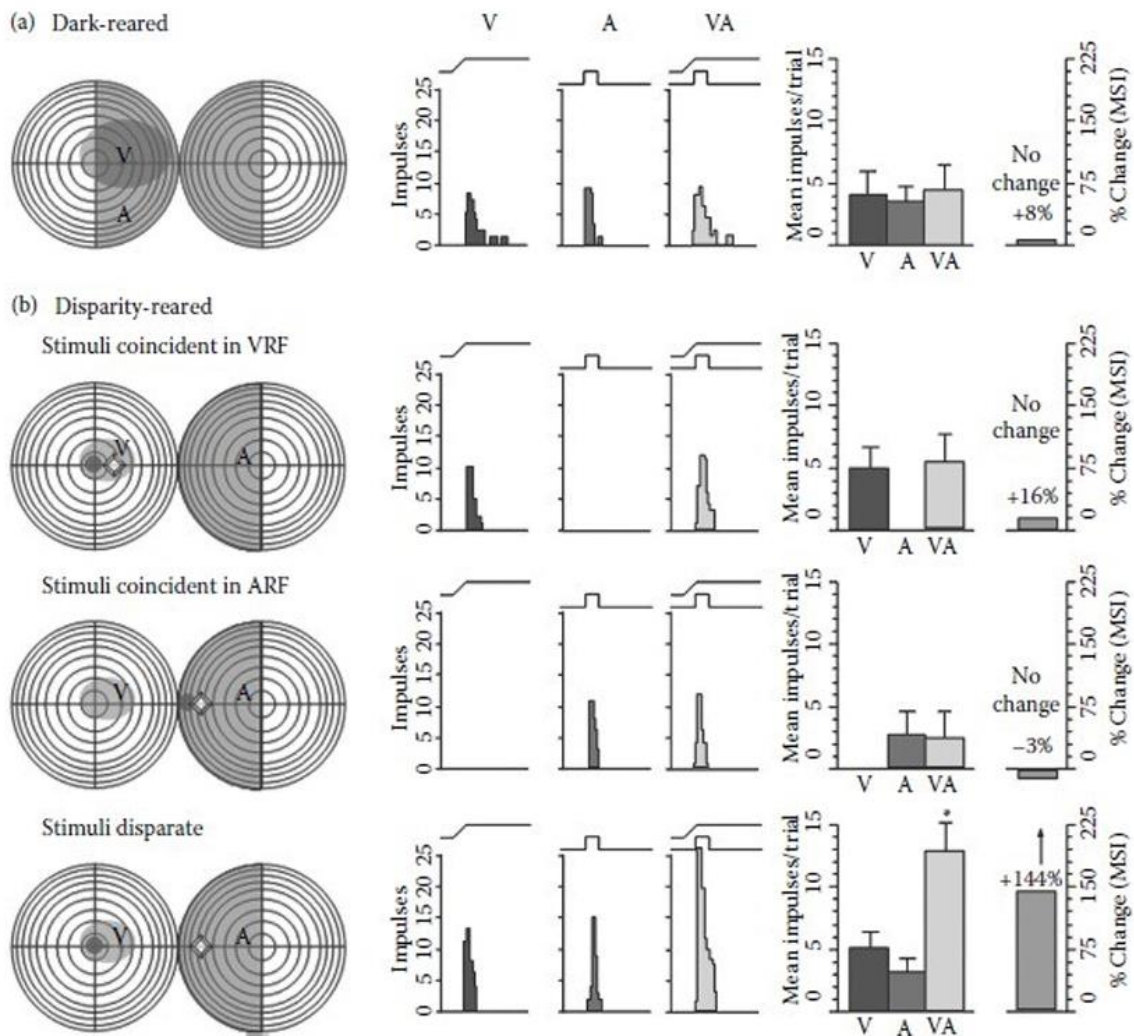
Η παρατήρηση ότι αυτή η οντογενετική διαδικασία εξελίσσεται σταδιακά οδήγησε στο εξής

⁷ (α) Το ποσοστό των πολυαισθητηριακών νευρώνων ως μέρος των ευαίσθητων σε απόκριση νευρώνων στο βαθύ SC εμφανίζεται ως συνάρτηση της μεταγεννητικής ηλικίας. Κάθε κλειστός κύκλος αντιπροσωπεύει μία μόνο ηλικία, και το αυξανόμενο ποσοστό τέτοιων νευρώνων εμφανίζεται επίσης στα γραφήματα πίτας. (β) Η ταχεία μείωση του μεγέθους των διαφορετικών δεκτικών πεδίων (ως ποσοστό της μέσης τιμής των ενηλίκων) των πολυαισθητηριακών νευρώνων εμφανίζεται ως συνάρτηση της μεταγεννητικής ηλικίας. (γ) Η μείωση των καθυστερήσεων απόκρισης των πολυαισθητηριακών νευρώνων σε κάθε μονοαισθητηριακό ερέθισμα παρατίθεται ως συνάρτηση της μεταγεννητικής ηλικίας.

συμπέρασμα: αυτή η πρόωμη περίοδος ζωής του οργανισμού είναι εξαιρετικά ευαίσθητη, καθώς κατά την διάρκειά της η εμπειρία παίζει σημαντικό ρόλο στην καθοδήγηση της ωρίμανσης της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Εξετάστηκε το ενδεχόμενο του εγκεφάλου να μαθαίνει εκ πείρας πως, σε ορισμένες περιπτώσεις, οι φυσικές υποστάσεις που προκαλούν τις ενδείξεις από διαφορετικές αισθήσεις συνδέονται με κοινά γεγονότα, συγκεκριμένα ως προς το χρόνο και τη θέση τους. Αυτό θα παρείχε στον εγκέφαλο έναν τρόπο δημιουργίας των αρχών που διέπουν την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση, έτσι ώστε να προσαρμοστεί ευκολότερα σε ένα περιβάλλον στο οποίο θα χρησιμοποιηθεί επανειλημμένα. Για να εξεταστεί, επομένως, αυτό το ενδεχόμενο, τα ζώα εκτράφηκαν χωρίς την ευκαιρία να αποκτήσουν εμπειρία με οπτικά και μη οπτικά στοιχεία (δηλ. στο σκοτάδι), καθώς και σε καταστάσεις στις οποίες τα χωρικά στοιχεία που σχετίζονται με κοινά γεγονότα διαταράχθηκαν. Η πρώτη πειραματική κατάσταση δοκιμάζει την ιδέα ότι, ελλείψει τέτοιας εμπειρίας, δεν θα αναπτυχθεί η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση και η δεύτερη δοκιμάζει την πιθανότητα ότι τα συγκεκριμένα χαρακτηριστικά της εμπειρίας καθοδηγούν τη διαμόρφωση των αρχών που διέπουν την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση.

3.5.1 Ο αντίκτυπος της ανάπτυξης δίχως οπτική και μη-οπτική εμπειρία

Σε αυτήν την σειρά πειραμάτων, τα ζώα εκτράφηκαν στο σκοτάδι έως ότου ήταν 6 μηνών, μια φάση κατά την οποία οι περισσότερες από τις φυσιολογικές ιδιότητες των νευρώνων SC φαίνονται ώριμες ή σχεδόν ώριμες. Αυτά τα ζώα ανέπτυξαν ένα σχεδόν φυσιολογικό σύνολο οπτικών, ακουστικών και σωματοαισθητικών νευρώνων που ανταποκρίνονταν σε μεγάλο βαθμό σε φυσικά φυσιολογικά ερεθίσματα (Wallace et 2004a). Ότι αυτοί οι νευρώνες ήταν άτυποι, ωστόσο, αποδείχθηκε από τα ασυνήθιστα μεγάλα δεκτικά πεδία τους, δεκτικά πεδία που ήταν πιο ταιριαστά σε ένα νεογνό παρά σε ένα ενήλικο ζώο. Αυτοί οι νευρώνες δεν μπόρεσαν επίσης να ενσωματώσουν τις πολλαπλές αισθητήριες εισόδους τους, όπως αποδεικνύεται από την απουσία οπτικοακουστικής ολοκλήρωσης (Εικόνα 14α).



Εικόνα 14: Η πρόωμη εμπειρία επηρεάζει το δεκτικό πεδίο και τις ιδιότητες απόκρισης των πολυαισθητηριακών νευρώνων SC. ⁸(Προσαρμογή από τους Wallace, MT et al., *Journal of*

⁸ Ο αντίκτυπος της εκτροφής στο σκότος (α) και της εκτροφής διαφοροποίησης (β) στις ιδιότητες των ενήλικων πολυαισθητηριακών νευρώνων παρουσιάζεται με τη χρήση δύο νευρώνων-παραδειγμάτων. Η εκτροφή εν απουσία οπτικής εμπειρίας χαρακτηρίστηκε από μεγάλα οπτικά και ακουστικά δεκτικά πεδία (α) που υπό κανονικές συνθήκες ταιριάζουν περισσότερο σε νεογνά από ενήλικες. Αυτού του είδους ο νευρώνας είναι τυπικός του πλήθους των νευρώνων των ζώων με σκοτεινή εκτροφή: μπορούσε να ανταποκριθεί σε οπτικά και ακουστικά ερεθίσματα, αλλά η απειρία του με οπτικοακουστικά ερεθίσματα ήταν εμφανής στην έλλειψη ικανότητάς του να ενοποιήσει αυτά τα δισαιθητηριακά ερεθίσματα για να παρέχει βελτιωμένη απόκριση. Οι αποκρίσεις από τον νευρώνα που απεικονίζονται στον πίνακα (β) ήταν χαρακτηριστικές οργανισμών που επηρεάστηκαν από ένα περιβάλλον εκτροφής στο οποίο τα οπτικά και ακουστικά ερεθίσματα ήταν πάντα χωρικά διαφορετικά. Τα οπτικά και ακουστικά δεκτικά πεδία του δεν ανέπτυξαν τον φυσιολογικό χωρικό καταχωρητή αλλά βρέθηκαν εντελώς εκτός ευθυγράμμισης. Ήταν επίσης ανίκανος για «φυσιολογική» πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση, όπως υποδηλώνεται από την απουσία ενισχυμένων αποκρίσεων στα χωροχρονικά ευθυγραμμισμένα δισαιθητηριακά ερεθίσματα (B1 και B2). Παρ' όλα αυτά, έδειξε πολυαισθητηριακή ενίσχυση σε χωρικά διαφοροποιημένα ερεθίσματα (B3), αποκαλύπτοντας ότι οι ιδιότητές του στην πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση είχαν κατασκευαστεί για να τις προσαρμόσουν στο αναμενόμενο περιβάλλον στο οποίο θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν.

Neuroscience, 24, 9580–4, 2004a; Wallace, MT et al., *Πρακτικά της Εθνικής Ακαδημίας Επιστημών των Ηνωμένων Πολιτειών της Αμερικής*, 101, 2167–72, 2004b ; Wallace, MT και Stein, BE, *Journal of Neurophysiology*, 97, 921–6, 2007.)

Αυτό τα έκανε επίσης να φαίνονται περισσότερο σαν νεογνά, ή ενήλικες που τους είχε αφαιρεθεί ο φλοιός συσχέτισης, από ό, τι σαν τα φυσιολογικά ενήλικα ζώα (Jiang et al. 2006). Αυτές οι παρατηρήσεις συνάδουν με την ιδέα ότι η εμπειρία με διαισθητηριακά ερεθίσματα είναι απαραίτητη για την ολοκλήρωση τους ως πολυαισθητηριακών.

3.5.2 Επηρεάζοντας την πρόωμη εμπειρία με διαισθητηριακά ερεθίσματα αλλάζοντας τις χωρικές τους σχέσεις

Εάν οι πρόωμες εμπειρίες δημιουργούν πράγματι τις αρχές που διέπουν την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση, οι αλλαγές σε αυτές τις εμπειρίες θα πρέπει να παράγουν αντίστοιχες αλλαγές στις αρχές που δημιουργούν. Υπό κανονικές συνθήκες, τα διαισθητηριακά γεγονότα παρέχουν ενδείξεις που έχουν υψηλό βαθμό χωρικής και χρονικής πιστότητας. Εν ολίγοις, τα διαφορετικά αισθητήρια στοιχεία προέρχονται από το ίδιο συμβάν, οπότε προέρχονται από περίπου το ίδιο μέρος περίπου την ίδια στιγμή. Υποθετικά, με εκτεταμένη εμπειρία, ο εγκέφαλος συνδέει ερεθίσματα από τις δύο αισθήσεις μέσω των χρονικών και χωρικών σχέσεων τους.

Με αυτόν τον τρόπο, παρόμοιες αντιστοιχίες μεταξύ των διαισθητηριακών ερεθισμάτων που συναντώνται αργότερα διευκολύνουν την ανίχνευση, τον εντοπισμό και την εξακρίβωση εκείνων των παραγόντων που προκαλούν γεγονότα στον αντιληπτικό χώρο του οργανισμού. Δεδομένων αυτών των υποθέσεων, οποιεσδήποτε πειραματικές αλλαγές στις φυσικές σχέσεις των διαισθητηριακών ερεθισμάτων που βιώνονται κατά τη διάρκεια της πρόωμης ζωής θα πρέπει να αντικατοπτρίζονται ως προσαρμογές στις αρχές που διέπουν την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση. Εν ολίγοις, θα πρέπει να είναι κατάλληλα για αυτό το «άτυπο» περιβάλλον και ακατάλληλο για το κανονικό περιβάλλον.

Για να εξεταστεί αυτή η προσδοκία, μια ομάδα γατών εκτράφηκε σε σκοτεινό δωμάτιο από τη γέννηση έως την ηλικία των 6 μηνών και κατα διαστήματα εκτέθηκε σε οπτικά και ακουστικά στοιχεία που ήταν ταυτόχρονα, αλλά προήλθαν από διαφορετικές τοποθεσίες στο χώρο (Wallace και Stein 2007). Αυτό επιτεύχθηκε με τον καθορισμό ηχείων και διόδων εκπομπής φωτός (LED) σε διαφορετικές θέσεις στον τοίχο των κλωβών.

Όταν εξετάστηκαν μετέπειτα οι νευρώνες SC, πολλοί είχαν αναπτύξει οπτικοακουστική απόκριση. Οι περισσότεροι από αυτούς έμοιαζαν με εκείνους που βρέθηκαν σε ζώα που εκτράφηκαν στο

σκοτάδι. Είχαν πολύ μεγάλα δεκτικά πεδία και δεν μπορούν να ολοκληρώσουν τις οπτικοακουστικές τους εισόδους. Η διατήρηση αυτών των νεογνικών ιδιοτήτων δεν προκάλεσε καμία έκπληξη, υπό το φως του γεγονότος ότι αυτά τα ερεθίσματα που παρουσιάστηκαν σε ένα κατά τα άλλα σκοτεινό δωμάτιο δεν απαιτούσαν απόκριση και δεν συσχετίστηκαν με καμία συνέπεια. Ωστόσο, υπήρχε ένας σημαντικός αριθμός νευρώνων SC σε αυτά τα ζώα που φάνηκε να ανακλά την οπτικοακουστική τους εμπειρία. Τα οπτικοακουστικά δεκτικά πεδία είχαν συρρικνωθεί όπως θα ήταν αναμενόμενο με την αισθητηριακή εμπειρία, αλλά είχαν επίσης αναπτύξει κακή ευθυγράμμιση. Ορισμένα από αυτά δεν είχαν αλληλεπικάλυψη μεταξύ τους (βλ. Εικόνα 14β), μια σχέση που σχεδόν ποτέ δεν παρατηρήθηκε σε ζώα που εκτράφηκαν σε συνθήκες φωτισμού ή σε ζώα που εκτράφηκαν στο σκοτάδι. Ωστόσο, αντικατοπτρίζει τη μοναδική κατάσταση εκτροφής τους.

Το πιο σημαντικό στο παρόν πλαίσιο είναι ότι οι εν λόγω νευρώνες θα μπορούσαν να συμμετάσχουν σε πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση. Ωστόσο, μόνο όταν τα διαισθητηριακά ερεθίσματα ήταν διαφορετικά στο χώρο κατάφεραν να πέσουν ταυτόχρονα στα αντίστοιχα οπτικά και ακουστικά δεκτικά πεδία τους. Σε αυτήν την περίπτωση, το μέγεθος της απόκρισης στο διαισθητηριακό ερέθισμα αυξήθηκε σημαντικά, όπως συνήθίζεται και σε ζώα που έχουν εκτραφεί σε κανονικές συνθήκες, όταν χωρικά ευθυγραμμισμένα οπτικά-ακουστικά ερεθίσματα παρουσιάστηκαν σε αυτά. Παρομοίως, οι διαμορφώσεις σε διαισθητηριακές διεγέρσεις που συμπίπτουν χωρικά δεν εμπίπτουν στα αντίστοιχα δεκτικά πεδία του νευρώνα, και το αποτέλεσμα είναι να προκληθεί κατάθλιψη απόκρισης ή καμία ολοκλήρωση (Kadunce et al. 2001; Meredith and Stein 1996). Αυτές οι παρατηρήσεις είναι σύμφωνες με την παραπάνω πρόβλεψη, και αποκαλύπτουν ότι η πρώιμη εμπειρία με την απλή χρονική σύμπτωση των δύο διαισθητηριακών ερεθισμάτων ήταν αρκετή για τον εγκέφαλο να τα συνδέσει και να ξεκινήσει πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση.

3.5.3 Οι φλοιώδεις εισόδοι και ο ρόλος τους στην ωρίμανση

Τα δεδομένα από τα παραπάνω πειράματα δεν αποκάλυψαν πού στο κύκλωμα πολλαπλών αισθητήρων SC αυτές οι πρώιμες αισθητηριακές εμπειρίες ασκούσαν τα μεγαλύτερα αποτελέσματά τους. Ωστόσο, ο φλοιός είναι γνωστό ότι εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την πρώιμη εμπειρία για την ανάπτυξή του, και το χαρακτηριστικό αυτό τον κατέστησε πρωταρχικό υποψήφιο για τη θέση που αναζητάμε. Για να δοκιμαστεί αυτή την ιδέα, ο Rowland και οι συνάδελφοί του (Stein και Rowland 2007) απενεργοποίησαν αναστρέψιμα τόσο το AES όσο και το rLS κατά τη διάρκεια της περιόδου (25-81 ημέρες μετά τη γέννηση) στην οποία αναπτύσσεται

κανονικά η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση (Wallace και Stein 1997), έτσι ώστε οι νευρώνες τους να χάσουν την δυνατότητα συμμετοχής σε αυτές τις αισθητηριακές εμπειρίες. Αυτό επιτεύχθηκε με εμφύτευση πολυμερούς, το οποίο πρωτίτερα εγχύθηκε με φάρμακο, πάνω σε αυτές τις φλοιώδεις περιοχές. Το πολυμερές απελευθέρωσε σταδιακά την ποσότητα μουσκιμόλης, ένα γάμμα-αμινοβουτυρικό οξύ A (GABAa) που μπλοκάρει τη νευρωνική δραστηριότητα. Μόλις εξαντλήθηκαν τα αποθέματα μουσκιμόλης, στο πέρας κάποιων εβδομάδων, ή αν το πολυμερές αφαιρέθηκε φυσικά, αυτές οι φλοιώδεις περιοχές θα γίνονταν και πάλι δραστικές και ανταποκρινόμενες στην εξωτερική διέγερση. Όπως είχε προβλεφθεί, οι νευρώνες SC σε αυτά τα ζώα δεν μπόρεσαν να ολοκληρώσουν τις οπτικές και ακουστικές εισόδους τους για να ενισχύσουν τις αποκρίσεις τους. Αντίθετα, οι αποκρίσεις τους δεν ήταν εντονότερες στον διαισθητηριακό συνδυασμό ερεθισμάτων από ό, τι στο πιο αποτελεσματικό από τα μεμονωμένα ερεθίσματα. Περαιτέρω, συγκρίσιμα ελλείμματα παρουσιάστηκαν στην εμφανή συμπεριφορά. Τα ζώα δεν ήταν καλύτερα στον εντοπισμό ενός διαισθητηριακού ερεθίσματος από ό, τι στον εντοπισμό του πιο αποτελεσματικού από τα μεμονωμένα συστατικά ερέθισμα. Αν και αυτά τα δεδομένα δεν αρκούν για να αποδείξουν το ζητούμενο, υποδηλώνουν ότι το φλοιώδες συστατικό του κυκλώματος πολλαπλών αισθητήρων SC είναι μια κρίσιμη τοποθεσία για την ενσωμάτωση των πρώιμων αισθητηριακών εμπειριών που απαιτούνται για την ανάπτυξη της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης SC.

3.5.4 Η οντογένεση της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης στο φλοιό

Η ανάπτυξη του φλοιού πιστεύεται ότι καθυστερεί την ανάπτυξη του μεσεγκεφάλου και αυτή η αρχή αναμένεται να συμπεριλάβει και την ωρίμανση των ιδιοτήτων της αισθητηριακής απόκρισης. Κατά συνέπεια, η αδυναμία των SC νευρώνων στον εγκέφαλο των νεογνικών αιλουροειδών να εμφανίσουν πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση πριν από 4 μεταγεννητικές εβδομάδες υποδηλώνει ότι η ιδιότητα θα αναπτυχθεί ακόμη αργότερα στον φλοιό. Για την αξιολόγηση αυτού του ζητήματος, μελετήθηκαν πολυαισθητηριακοί νευρώνες στο αναπτυσσόμενο AES. Παρόλο που, όπως συζητήθηκε παραπάνω, οι νευρώνες από το AES που προβάλλουν στην SC είναι μονοαισθητηριακοί, υπάρχουν πολυαισθητηριακοί νευρώνες διασκορπισμένοι κατά μήκος του AES και συγκεντρωμένοι στα σύνορα μεταξύ των τριών ζωνών που ασχολούνται κυρίως με μια μοναδική, ξεχωριστή αίσθηση. Οι οπτικοακουστικοί νευρώνες σε αυτή την «ανεξάρτητη απ' το SC» πολυαισθητηριακή ομάδα ήταν ο στόχος αυτής της μελέτης. Αυτοί, όπως και οι ομόλογοι τους στο SC, μοιράζονται πολλά θεμελιώδη χαρακτηριστικά μιας ολοκληρωμένης απόκρισης, όπως ενίσχυση της απόκρισης και κατάθλιψη (Wallace et al. 1992), και σημαντικές αλλαγές στο προφίλ

της χρονικής απόκρισης (Royal et al. 2009). Οι νευρώνες στο AES μπορούν να χρησιμεύσουν ως μια καλή αναφορική σχέση για τους αντίστοιχους στο SC.

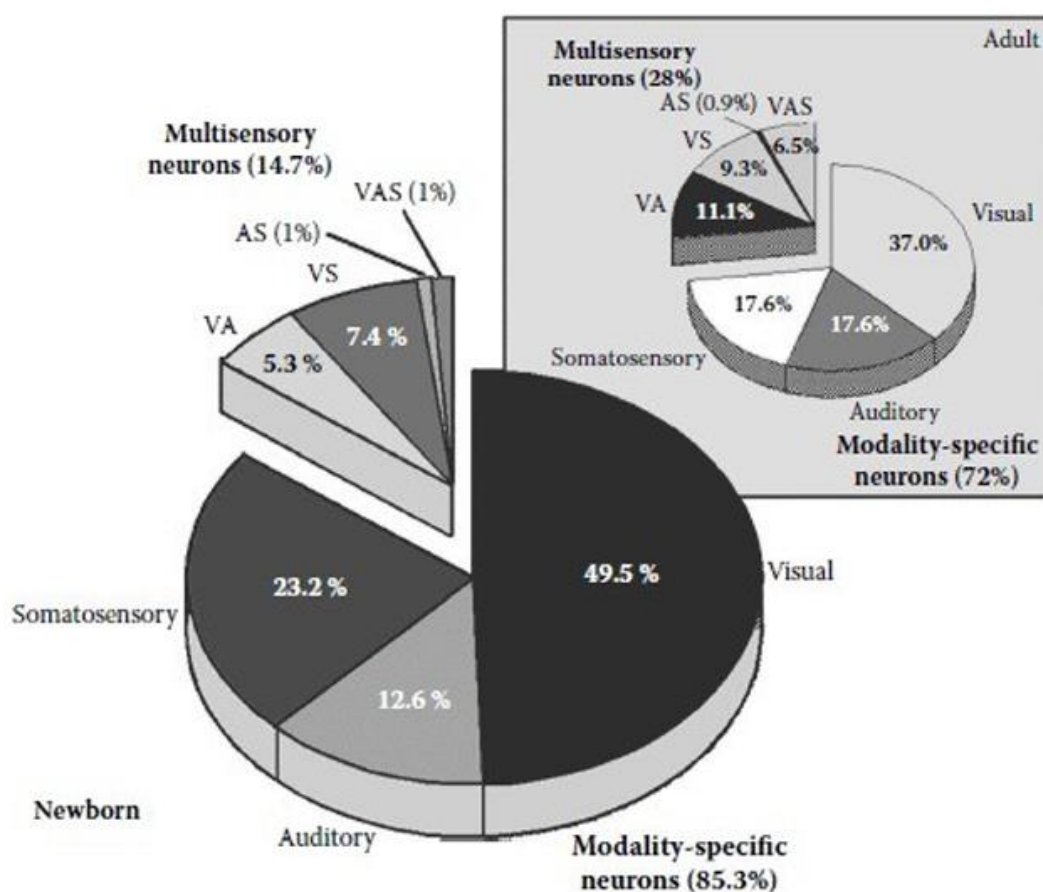
Όπως είχε προβλεφθεί, οι πολυαισθητηριακοί νευρώνες στο νεογνό AES δεν μπόρεσαν να ολοκληρώσουν τις οπτικές και ακουστικές τους εισόδους. Και αυτοί κατάφεραν σταδιακά, μόνο, να αναπτύξουν την ικανότητά τους για πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση, και το έκαναν μέσα σε ένα χρονικό διάστημα που ξεκίνησε και τελείωσε αργότερα από το αντίστοιχο διάστημα που χρειάστηκαν οι νευρώνες SC (Wallace et al. 2006). Τα δεδομένα όχι μόνο υποστηρίζουν τον ισχυρισμό ότι οι φλοιώδεις αισθητηριακές διαδικασίες καθυστερούν εκείνες του μεσεγκεφάλου κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης, αλλά επίσης υπαινίσσονται την πιθανότητα πώς, όπως και στο SC, απαιτείται εμπειρία με οπτικά και ακουστικά ερεθίσματα σε διαισθητηριακές διαμορφώσεις για την ωρίμανση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Η πιθανότητα αυτής της δυνατότητας ενισχύθηκε χρησιμοποιώντας την ίδια στρατηγική εκτροφής που συζητήθηκε προηγουμένως. Τα ζώα μεγάλωσαν στο σκοτάδι για να αποκλείσουν την οπτική - μη οπτική εμπειρία. Ως αποτέλεσμα, οι νευρώνες AES απέτυχαν να αναπτύξουν την ικανότητα ολοκλήρωσης των οπτικών και ακουστικών εισόδων τους. Για άλλη μια φορά, αυτή η κατάσταση εκτροφής δεν επηρέασε την ανάπτυξη οπτικά ανταποκρινόμενων, ακουστικά ανταποκρινόμενων, ακόμη και οπτικοακουστικά ανταποκρινόμενων νευρώνων. Ήταν κοινοί. Η κατάσταση εκτροφής απλώς εξασθένησε τους πολυαισθητηριακούς νευρώνες AES από την ανάπτυξη της ικανότητας να χρησιμοποιούν αυτές τις εισόδους συνεργικά (Carriere et al. 2007)

3.5.5 Η οντογένεση της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης στα πρωτεύοντα

Οι πολυαισθητηριακές ιδιότητες των νευρώνων SC που συζητήθηκαν παραπάνω δεν είναι μοναδικές για τα αιλουροειδή. Αν και η επίπτωσή τους είναι κάπως χαμηλότερη, οι πολυαισθητηριακοί νευρώνες στο SC πιθήκων του είδους Μακάκος ο μουλάττος (*Macaca mulatta*) έχουν ιδιότητες πολύ παρόμοιες με αυτές που περιγράφονται παραπάνω (Wallace et al. 1996). Έχουν πολλαπλά, αλληλεπικαλυπτόμενα δεκτικά πεδία και δείχνουν πολυαισθητηριακή ενίσχυση και πολυαισθητηριακή κατάθλιψη, αντίστοιχα, σε χωρικά ευθυγραμμισμένα και χωρικά διάσπορα διαισθητηριακά ερεθίσματα. Εκ των προτέρων φαίνεται να μην υπάρχει λόγος να υποθέσουμε ότι η ωρίμανσή τους θα εξαρτηθεί από παράγοντες διαφορετικούς εκείνων των αιλουροειδών. Όμως, οι πίθηκοι, σε αντίθεση με τα αιλουροειδή, είναι ένα είδος με αυτόνομους απογόνους, μόλις λίγες μέρες μετά την γέννησή τους. Επίσης, οι νευρώνες του SC έχουν συγκριτικά περισσότερο χρόνο για να αναπτυχθούν στη μήτρα από ό, τι στα αιλουροειδή. Φυσικά, πρέπει επίσης να το κάνουν

στο σκοτάδι, δημιουργώντας το ερώτημα, εάν οι εμπειρίες του εμβρύου, που δεν έχει οπτικά ερεθίσματα στη μήτρα κατά τα ύστερα στάδια της κύησης, έχουν κάποια ομοιότητα με το περιβάλλον χωρίς οπτική εικόνα των αιλουροειδών που εκτράφηκαν σε συνθήκες πλήρους σκότους.

Οι Wallace και Stein (2001) εξέτασαν τις πολυαισθητηριακές ιδιότητες του νεογέννητου πιθήκου SC και διαπίστωσαν ότι, σε αντίθεση με το SC της νεογέννητης γάτας, υπήρχαν ήδη πολυαισθητηριακοί νευρώνες (Wallace et al. 2001).



Εικόνα 15: Μοτίβα σύγκλισης αισθήσεων στο SC του νεογέννητου και ενήλικου πιθήκου. Τα γραφήματα πίτας δείχνουν τις κατανομές όλων των καταγραφόμενων αισθητηριακών νευρώνων που αποκρίνονται σε πολυαισθητηριακές περιοχές (IV – VII) του SC. (Από τους Wallace, M.T., and Stein, B.E., *Journal of Neuroscience*, 21, 8886–94, 2001.)

Ωστόσο, όπως και στο SC των αιλουροειδών, αυτοί οι πολυαισθητηριακοί νευρώνες δεν μπόρεσαν να ολοκληρώσουν οπτικές - μη οπτικές εισόδους. Οι αποκρίσεις τους σε συνδυασμούς τυχαίων οπτικών, ακουστικών ή και σωματοαισθητηριακών ενδείξεων δεν ήταν καλύτερες από τις απαντήσεις τους στα πιο αποτελεσματικά από τα μεμονωμένα ερεθίσματα - συστατικά. Παρόλο

που δεν υπάρχουν δεδομένα σχετικά με το πότε αναπτύσσουν αυτήν την ικανότητα και αν η εκτροπή στο σκότος θα αποκλείσει την εμφάνισή της, φαίνεται πολύ πιθανό ότι ο πίθηκος μοιράζεται τα ίδια αναπτυξιακά μοτίβα για την ωρίμανση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης με τα αιλουροειδή.

Πρόσφατες αναφορές σε ανθρώπους υποδηλώνουν ότι αυτό μπορεί να είναι ένα γενικό σχέδιο που να επικρατεί στα θηλαστικά. Άτομα που είχαν υποστεί πρόωμη οπτική υστέρηση λόγω καταρράκτη εξετάστηκαν πολλά χρόνια μετά τη χειρουργική επέμβαση αφαίρεσης. Οι παρατηρήσεις συνάδουν με τις προβλέψεις που εκτιμήθηκαν από τις μελέτες σε ζώα. Συγκεκριμένα, η όραση τους φάνηκε να είναι φυσιολογική, αλλά η ικανότητά τους να ολοκληρώνουν οπτικές - μη οπτικές πληροφορίες αναπτύχθηκε σημαντικά λιγότερο από ότι σε πλήρως υγιείς οργανισμούς. Αυτή η ικανότητα εξετάστηκε σε μια ποικιλία εργασιών, συμπεριλαμβανομένων εκείνων που περιελάμβαναν ομιλία και εκείνων που δεν το έκαναν (Putzar et al. 2007)

3.5.6 Η οντογένεση της Πολυαισθητηριακής Ολοκλήρωσης στον άνθρωπο

Το αν οι νευρώνες στο ανθρώπινο SC είναι ανίκανοι για πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση δεν είναι ακόμη εξακριβωμένο. Ανθρώπινα βρέφη, ηλικίας έως 8 μηνών, υποβλήθηκαν σε εξετάσεις που απαιτούν την ολοκλήρωση οπτικών και ακουστικών πληροφοριών για τον εντοπισμό συμβάντων (Neil et al. 2006). Επίσης, παιδιά ηλικίας έως 8 χρονών υποβλήθηκαν σε αντίστοιχες εξετάσεις που απαιτούν την ολοκλήρωση οπτικών και ακουστικών πληροφοριών. (Gori et al. 2008). Τα αποτελέσματα και των δύο εξετάσεων υποδεικνύουν πενιχρή ικανότητα πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Αυτά τα δεδομένα προτείνουν ότι οι πολυαισθητικές ικανότητες αναπτύσσονται στο πέρας πολύ μεγαλύτερων περιόδων, για τον ανθρώπινο εγκέφαλο, από ό, τι για τον εγκέφαλο των αιλουροειδών, μια παρατήρηση που συνάδει με τη μεγάλη περίοδο της μεταγεννητικής ζωής που αφιερώνεται στην ωρίμανση του ανθρώπινου εγκεφάλου. Αυτές οι παρατηρήσεις, σε συνδυασμό με εκείνες που δείχνουν ότι η πρόωμη αισθητηριακή στέρηση έχει αρνητική επίδραση στην πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση ακόμη και αργότερα στη ζωή του οργανισμού, υποδηλώνει ότι η πρόωμη εμπειρία με διαισθητηριακές ενδείξεις είναι απαραίτητη για την φυσιολογική πολυαισθητηριακή ανάπτυξη σε όλα τα είδη ανώτερης τάξης.

Υπό αυτό το πρίσμα, μπορούμε να αναρωτηθούμε πόσο καλά ο ανθρώπινος εγκέφαλος μπορεί να προσαρμόσει τις πολυαισθητηριακές του δυνατότητες στην εισαγωγή οπτικής ή ακουστικής εισόδου αργότερα στη ζωή, μέσω προσθετικών συσκευών. Πολλοί άνθρωποι που είχαν προβλήματα ακοής, και αργότερα έλαβαν κοχλιακά εμφυτεύματα, έχουν δείξει αξιοσημείωτη προσαρμοστικότητα σε αυτά. Μαθαίνουν να χρησιμοποιούν τις νεοαποκτηθείσες ακουστικές

δυνατότητές τους με πολύ μεγαλύτερη ακρίβεια από ό, τι θα μπορούσε κανείς να φανταστεί όταν οι μηχανισμοί υποστήριξης παρουσιάστηκαν για πρώτη φορά. Ωστόσο, δεν είναι ακόμη γνωστό εάν μπορούν να τα χρησιμοποιήσουν σε συνδυασμό με άλλα αισθητήρια συστήματα. Αν και ο πληθυσμός ατόμων με εμφυτεύματα αμφιβληστροειδούς είναι πολύ μικρότερος, υπάρχουν πολύ ενθαρρυντικές αναφορές μεταξύ τους.

3.6 Σύνοψη κεφαλαίου

3.6.1 Συμπεράσματα

Η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση είναι μια εγκεφαλική δραστηριότητα που λαμβάνει χώρα σε πολλαπλά επίπεδα της εγκεφαλικής δομής. Το άνω διδύμιο (SC) και οι νευρώνες που το αποτελούν είναι τα κατεξοχήν κύρια μέρη που ενεργούν κατά την διάρκεια της ολοκλήρωσης. Πρόκειται για μια διαδικασία παρατηρήσιμη, μετρήσιμη και ευαίσθητη σε αλλαγές τόσο των εξωτερικών αισθητήριων εισόδων όσο και των εγκεφαλικών παραμέτρων. Πειραματικά δεδομένα αποδεικνύουν την εμφάνιση ενίσχυσης ωθήσεων έπειτα από πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση αλλά και κατάθλιψη, όταν οι προαπαιτούμενες συνθήκες δεν πληρούνται. Απτά στοιχεία υποδεικνύουν την χρήση της ενίσχυσης αυτής για την επίλυση προβλημάτων που εμφανίζονται σε μονοαισθητηριακό επίπεδο.

3.6.2 Ζητήματα και ερωτήσεις

Βρισκόμαστε σε θέση να απαντήσουμε σε ερωτήματα επί της ωφελιμότητας της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στην επίλυση προβλημάτων ακοής, που στο προηγούμενο κεφάλαιο θέσαμε. Συγκεκριμένα, πλέον γνωρίζουμε πως οι μονοαισθητηριακές εισοδοί περνούν σε ολοκλήρωση παράλληλα με την μονοαισθητηριακή ανάλυση. Επομένως δεν τίθεται θέμα συμμόρφωσης - η γνωστική λειτουργία του εγκεφάλου δρα αυτονομα, εξετάζοντας παράλληλα της επιδράσεις των ερεθισμάτων. Τα φαινόμενα της ενίσχυσης ή της κατάθλιψης λαμβάνουν χώρα σε αυτό το στάδιο, και η διαδικασία αυτή λαμβάνει χώρα στο άνω διδύμιο του εγκεφάλου. Έχουμε, επομένως, συγκεκριμένη γνώση της τοπολογίας του εγκεφάλου που ενεργεί κατά την διάρκεια της ολοκλήρωσης. Βεβαίως η έρευνα αυτή δημιουργεί νέα ερωτήματα:

1. Ποιός είναι ο μηχανισμός δράσης του εγκεφάλου κατά την αξιολόγηση πολυαισθητηριακών ή μονοαισθητηριακών ερεθισμάτων και ποιο είναι το μοντέλο διαχωρισμού των γεγονότων;
2. Υπάρχει δυνατότητα χρήσης της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης για την ενίσχυση των αισθήσεων που εμποδίζονται να δράσουν από μόνες τους;

3. Σε περίπτωση που βρεθούν εφαρμογές της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης, πόσος χρόνος εξοικείωσης απαιτείται για την ανάπτυξη της ικανότητας στον εγκέφαλο του οργανισμού;

Κεφάλαιο 4: Ενισχύοντας την Ακοή με Πολυαισθητηριακή Ολοκλήρωση

4.1 Εισαγωγή

Η ενσωμάτωση πολλαπλών αισθητηριακών σημάτων σε μια μοναδική, συντηγμένη αντίληψη εξαρτάται από μια σειρά ιδιοτήτων του λαμβανόμενου σήματος, συμπεριλαμβανομένου του χρονικού συγχρονισμού (Bishop and Miller, 2009; Macaluso et al., 2004; Meredith, 2002; Meredith et al., 1987; Miller και D'Esposito, 2005; Stevenson et al., 2010). Ο χρονικός συγχρονισμός, μαζί με άλλες ιδιότητες του σήματος, επιτρέπει σε έναν οργανισμό να συγχωνεύει σωστά τα αισθητήρια σήματα που προέρχονται από ένα μόνο εξωτερικό συμβάν (αντιληπτική σύντηξη ή σύνδεση), και επίσης, να αποσυνδέει σωστά σήματα που προέρχονται από διαφορετικά εξωτερικά συμβάντα. Η σχέση μεταξύ συγχρονισμού και σύντηξης αποδεικνύεται από το γνωστό εύρημα ότι όσο μεγαλύτερη είναι η χρονική ασύγχρονα ενός ζεύγους αισθητήριων σημάτων, τόσο χαμηλότερη η πιθανότητα αντιληπτικής τους σύντηξης και αντιληπτού συγχρονισμού (Conrey and Pisoni, 2006; van Atteveldt et al., 2007; van Wassenhove et al., 2007). Αν και η συσχέτιση μέσω συγχρονισμού, ή και σύντηξης, δημιουργεί μια σχέση μεταξύ των δύο υπό εξέταση ερεθισμάτων, καθιστά επίσης δύσκολη την απομόνωση των αποτελεσμάτων του κάθε παράγοντα αν χρησιμοποιηθούν μόνο μετρήσεις συμπεριφοράς.

Νευροαπεικονιστικά μέτρα πάρθηκαν για την κατάλληλη μελέτη των επιδράσεων του χρονικού συγχρονισμού και της αντιληπτικής σύντηξης με πολυαισθητηριακά ερεθίσματα. Ο συγχρονισμός της ομιλίας ρυθμίζει την ενεργοποίηση του εγκεφάλου σε μια σειρά από πολυαισθητηριακές περιοχές (Macaluso et al., 2004; Miller and D'Esposito, 2005; Stevenson et al., 2010), αλλά πολλές μελέτες έχουν βρει διαφορετικά αποτελέσματα, από πολυαισθητηριακή ενίσχυση έως και κατάθλιψη. Με μία εξαίρεση (Miller and D'Esposito, 2005), οι νευροαπεικονιστικές μελέτες του συγχρονισμού ομιλίας, όπως οι μελέτες συμπεριφοράς, δεν έχουν επιχειρήσει να απομονώσουν τα αποτελέσματα του χρονικού συγχρονισμού από τα αποτελέσματα της αντιληπτικής σύντηξης. Επιπλέον, η αντιληπτική σύντηξη έχει αποδειχθεί ότι ρυθμίζει την πολυαισθητηριακή ενεργοποίηση του εγκεφάλου όταν ενεργοποιείται μεμονωμένα από το συγχρονισμό (Bushara et al., 2003).

Στη παρόν κεφάλαιο θα μελετήσουμε σε βάθος τους παράγοντες που οφείλουμε να λάβουμε υπ' όψη μας στην προσπάθεια μας να σχεδιάσουμε ένα μηχανισμό υποστήριξης ακοής. Έχουμε ως τώρα εικόνα της λειτουργίας του εγκεφάλου στα πλαίσια της ολοκλήρωσης, επομένως θα

αναλύσουμε τις συνθήκες που πρέπει να επικρατούν, τόσο στα σήματα εισόδου όσο και στον εγκέφαλο, προκειμένου να έχουμε επιθυμητά αποτελέσματα.

4.2 Οι υπολογιστικές στρατηγικές του πολυαισθητηριακού εγκεφάλου

4.2.1 Η αιτιώδης συναγωγή

Όταν συνδυάζονται πληροφορίες μεταξύ διαφορετικών αισθήσεων, ο εγκέφαλος πρέπει να επιλέγει ευέλικτα στοιχεία κοινής προέλευσης, ενώ να αποφεύγει την απόσπαση της προσοχής του από άσχετες εισόδους. Ο εγκέφαλος θα μπορούσε να λύσει αυτήν την πρόκληση χρησιμοποιώντας μια ιεραρχική αρχή, αντλώντας γρήγορα μια συγχωνευμένη αισθητηριακή εκτίμηση για υπολογιστική σκοπιμότητα και, αργότερα εάν απαιτείται, φιλτράροντας άσχετα σήματα με βάση τις συναγόμενες αισθητήριες αιτίες.

Οι Cao, Summerfield και συνεργάτες (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018) αναλύοντας ανθρώπινα μαγνητοεγκεφαλογραφικά δεδομένα, παρουσιάζουν έναν συστηματικό χωροχρονικό cascade των σχετικών υπολογισμών, ξεκινώντας με πρώιμες διαχωρισμένες μονοαισθητηριακές αναπαραστάσεις, συνεχίζοντας με αισθητηριακή σύντηξη σε βρεγματικές-κροταφικές περιοχές και κορυφώνοντας ως αιτιώδη συμπεράσματα στον μετωπιαίο λοβό. Τα αποτελέσματά τους συνδυάζουν τους προηγούμενους υπολογιστικούς λογαριασμούς της πολυαισθητηριακής αντίληψης δείχνοντας ότι ο προμετωπιαίος φλοιός καθοδηγεί την ευέλικτη ολοκληρωτική συμπεριφορά που βασίζεται σε υποψήφιες αναπαραστάσεις που έχουν δημιουργηθεί σε αισθητήριους και συσχετιστικούς φλοιούς, πλαισιώνοντας έτσι την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στο γενικευμένο πλαίσιο της προσαρμοστικής συμπεριφοράς.

Χαρακτήρισαν τις υπολογιστικές στρατηγικές στην υπηρεσία της ευέλικτης πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης και προσδιόρισαν χρονικά τα νευρωνικά θεμέλια σε μια εξέταση MEG εντοπισμένη ως προς την πηγή. Τα δεδομένα συμπεριφοράς υποδηλώνουν ότι όταν οι άνθρωποι αντιμετωπίζουν διακυμάνσεις στην αξιοπιστία και ασυμφωνία των διαισθητηριακών πληροφοριών, διαιτητούν μεταξύ της αισθητηριακής ολοκλήρωσης και του διαχωρισμού με τρόπο που υπόκειται σε Bayesian causal inference (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018) .

Στο νευρωνικό επίπεδο, ωστόσο, αποκάλυψαν ότι οι διακριτοί εγκεφαλικοί υπολογισμοί που απαιτούνται για την ευέλικτη πολυαισθητηριακή αντίληψη (διαχωρισμός, σύντηξη και αιτιώδης συναγωγή) συνυπάρχουν ρητά, αλλά το καθένα κυριαρχεί σε διαφορετικούς χρόνους μετά το ερέθισμα και σε διαφορετικές περιοχές του εγκεφάλου. Σύμφωνα με προηγούμενες αναφορές, τα αποτελέσματά τους δείχνουν ότι τα αρχικά διαχωρισμένα μονοαισθητηριακά σήματα συγχωνεύονται στους κροταφικούς και βρεγματικούς λοβούς. Ωστόσο, διαπιστώθηκε ότι αυτή η

συγγωνευμένη πληροφορία δίνει τη δυνατότητα σε πιο ευέλικτες αναπαραστάσεις που σχηματίζονται υπό πολυαισθητική αιτιώδη συναγωγή στον μετωπιαίο φλοιό, με τον τελευταίο να ασκεί την μεγαλύτερη επιρροή στη συμπεριφορά σε ασταθή περιβάλλοντα με πολυαισθητηριακά σήματα που βρίσκονται σε ασυμφωνία (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018) .

4.2.2 Χρονική ιεραρχία πολυαισθητηριακών υπολογισμών

Προηγούμενες μελέτες έχουν θέσει τη σύντηξη με βαθμονόμηση αξιοπιστίας και την αιτιώδη συναγωγή ως ανταγωνιστικούς υπολογιστικούς λογαριασμούς της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης και προσπάθησαν να αποκτήσουν εμπειρικές αποδείξεις που ευνοούν το ένα μοντέλο έναντι του άλλου (Acerbi et al., 2018; Körding et al., 2007; Magnotti and Beauchamp , 2017; Odegaard and Shams, 2016; Parise et al., 2012; Roach et al., 2006; Rohe and Noppeney, 2015a; Wozny et al., 2010). Στο πνεύμα αυτής της προσπάθειας, νεότερες μελέτες αναφέρουν ότι η ανθρώπινη συμπεριφορά κατά τη διάρκεια μιας εργασίας κατηγοριοποίησης ρυθμού καταγράφηκε σταθερά από ένα μοντέλο αιτιώδους συναγωγής. Μόνο αυτό το υποψήφιο μοντέλο μπόρεσε να περιγράψει τη μείωση της δισαισθητηριακής μεροληψίας που προέκυψε όταν οι αισθητηριακές ενδείξεις ήταν περισσότερο ανόμοιες, και ταιριάζουν καλύτερα στην ποσοτική σύγκριση μοντέλων (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018). Καίρια πληροφορία, ωστόσο, φέρουν τα νευρωνικά δεδομένα, που αμφισβητούν τη διχοτομία μεταξύ σύντηξης και αιτιώδους συμπεράσματος ως ξεχωριστούς λογαριασμούς αντιληπτικής αντίληψης. Αντίθετα, υποστηρίζουν την υπόθεση ότι η πολυαισθητηριακή αντίληψη είναι μια ιεραρχική διαδικασία που βασίζεται στις σαφείς αναπαραστάσεις διακριτών πολυαισθητηριακών υπολογισμών που ενορχηστρώνονται σε διάφορες σχετικές περιοχές του εγκεφάλου (Rohe and Noppeney, 2015b; Kayser and Shams, 2015). Τα αποτελέσματά υποδηλώνουν ότι οι αναπαραστάσεις όπως προβλέπονται από το ενίοτε μοντέλο συνυπάρχουν και αποκαλύπτουν τη λειτουργική ιεραρχία των υποκείμενων υπολογισμών σε διαφορετικές περιοχές και σε διαφορετικά χρονικά διαστήματα (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018).

Παρατηρήθηκε μια συστηματική χρονική ακολουθία σύμφωνα με την οποία τα νευρωνικά θεμέλια του αισθητηριακού διαχωρισμού και της σύντηξης με βαθμονόμηση αξιοπιστίας ακολουθήθηκαν από εκείνες της αιτιώδους συναγωγής. Αυτό το χρονικό cascade προτείνει ένα συγκεκριμένο υπολογιστικό σχήμα για την αιτιώδη συναγωγή σε επίπεδο συστημάτων: η αιτιώδης συναγωγή βασίζεται αποτελεσματικά σε έναν σταθμισμένο μέσο όρο των αισθητηριακών εκτιμήσεων που προβλέπονται από την σύντηξη και διαχωρισμένα σήματα από εκ των υστέρων εκτιμήσεων, με τη

σχετική συνεισφορά να εξαρτάται από το επίπεδο της συμπερασματικής ασυμφωνίας μεταξύ των δύο διαχωρισμένων σημάτων (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018). Έτσι, θα μπορούσε κάποιος να ερμηνεύσει τη σύντηξη ως μια συνιστώσα διαδικασία που τροφοδοτεί ρητά τους υπολογισμούς για αιτιώδη συναγωγή (Körding et al., 2007; Rohe and Norpney, 2015a, 2015b; Trommershauser et al., 2011; Wozny et al., 2010). Σε συμφωνία με την πρόωμη εμφάνιση σύντηξης στην μελέτη των Cao και Summerfield (Yinan Cao, Christopher Summerfield et al. 2018), προηγούμενα στοιχεία δείχνουν ότι η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση ξεκινά στο επίπεδο των πρώιμων αισθητηριακών φλοιών (Foxe et al., 2000; Kayser et al., 2007; Lakatos et al., 2007; Lee και Norpney, 2014; Lewis και Norpney, 2010; Noesselt et al., 2007), και τα δεδομένα νευροαπεικόνισης υποστηρίζουν φυσιολογικούς συσχετισμούς της σύντηξης σταθμισμένης αξιοπιστίας περίπου 120 ms μετά την έναρξη του ερεθισμού (Boyle et al., 2017) Σε αυτή την κατεύθυνση, οι προηγούμενες μελέτες συμπεριφοράς δείχνουν επίσης ότι η σύντηξη μπορεί να είναι μια μάλλον αυτόματη διαδικασία. Για παράδειγμα, οι δισθητηριακές προκαταλήψεις τείνουν να είναι ισχυρότερες όταν οι άνθρωποι συντελεστές ανταποκρίνονται γρηγορότερα ή αφού αποκτήσουν λιγιστό αριθμό από αισθητήρια στοιχεία (Norpney et al., 2010; De Winkel et al., 2017). Αντίθετα, η αιτιώδης συναγωγή απαιτεί επιπλέον χρόνο καθώς αξιοποιεί την αξιολόγηση του βαθμού της αισθητηριακής απόκλισης, τη διατήρηση των πεποιθήσεων για λανθάνουσες αιτίες και πιθανώς την εξερεύνηση διαφορετικών στρατηγικών αποφάσεων (Shams and Beierholm, 2010) Πράγματι, ο συνειδητός διαχωρισμός των πολυαισθητηριακών σημάτων που συνήθως τείνουν να συντίθενται απαιτεί επιπλέον χρόνο και προσπάθεια όπως δείχθηκε προηγουμένως (Gau and Norpney, 2016). Σε ομόνοια με αυτές τις προηγούμενες αναφορές, και με βάση μια αξιακή εκτίμηση των υποψηφίων πολυαισθητηριακών αναπαραστάσεων σε χωροχρονικά αναλυόμενη εγκεφαλική δραστηριότητα, επιδεικνύεται μια συστηματική εμφάνιση συγχωνευμένων αισθητηριακών αναπαραστάσεων σε βρεγματο-κροταφικές περιοχές, πριν από εκείνες που έχουν προβλεφθεί από αιτιώδη συναγωγή σε μετωπικές περιοχές.

4.2.3 Διαχωρίσιμοι υπολογισμοί που επηρεάζονται από το περιεχόμενο των σημάτων πληροφορίας, σε βρεγματικές και μετωπικές περιοχές

Η ανθρώπινη συμπεριφορά στο πολυαισθητηριακό περιβάλλον προσαρμόζεται στις διαμορφώσεις με βάση τα συμφοραζόμενα (Angelaki et al., 2009; Ma and Pouget, 2008), όπως η αξιοπιστία της κάθε αίσθησης ξεχωριστά σε ποικίλες δοκιμασίες (Ernst and Banks, 2002; Alais and Burr, 2004) ή αλλαγές στη συνάφεια των πληροφοριών που παρέχονται από τις διαφορετικές αισθήσεις

(Wallace et al., 2004; Körding et al., 2007). Προηγούμενες μελέτες μοντελοποίησης έχουν επισημοποιήσει δύο χαρακτηριστικά γνωρίσματα της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης που εξαρτάται από το περιεχόμενο των σημάτων πληροφορίας. Πρώτον, προσδίδει μεγαλύτερη πίστη στην πιο αξιόπιστη μέθοδο (Alais and Burr, 2004; Ernst and Banks, 2002; Ernst and Bühlhoff, 2004) και δεύτερον, αποφεύγει την απόσπαση της προσοχής από περιττές πληροφορίες που προέρχονται από μια εμφανώς ξεχωριστή αιτιώδη προέλευση (Körding et al., 2007; Roach et al., 2006; Sato et al., 2007). Οι παρατηρητές εκδήλωσαν και τα δύο χαρακτηριστικά στις συμπεριφορικές αποκρίσεις τους, και οι εγκεφαλικές τους δραστηριότητες απεικόνισαν τις αισθητηριακές αναπαραστάσεις να προσαρμόζονται και στους δύο τύπους αλλαγών των συμφραζόμενων, αλλά κατά μήκος των διαχωρίσιμων σταδίων της φλοιώδους ιεραρχίας (Cao, et al. 2018). Συγκεκριμένα, η ανάλυση μέσω MEG αποκάλυψε μια βρεγματο-μετωπική κλίση που αντικατοπτρίζει μια εξέλιξη από τις νευρωνικές αναπαραστάσεις που προσαρμόζονται στην αισθητηριακή αξιοπιστία στις νευρωνικές αναπαραστάσεις που προσαρμόζονται στις διαισθητηριακές αποκρίσεις. Αυτή η απεικονιστική διάσταση επιβεβαιώθηκε, χρησιμοποιώντας τόσο δεδομένα αποκλειστικά προς το ερέθισμα όσο και αποκλειστικά προς την απόκριση. Τα δεδομένα αυτά επεξεργάστηκαν χρησιμοποιώντας διαφορετικές, συμπληρωματικές προσεγγίσεις για την σύγκριση των στατιστικών μοντέλων που προκύπτουν (Cao, et al. 2018). Ενώ αυτά τα αποτελέσματα αντιστοιχούν σε μια προηγούμενη μελέτη που υποδηλώνει ότι διαφορετικοί υπολογισμοί που εξαρτώνται από το περιεχόμενο θα μπορούσαν να συνυπάρχουν στον εγκέφαλο (Rohe and Noppeney, 2015b, 2016), τα ευρήματά υπογραμμίζουν τους εξής διαχωρίσιμους ρόλους: του βρεγματικού φλοιού για το συνδυασμό πληροφοριών μεταξύ αισθήσεων ανάλογα με την αξιοπιστία και των πρόσθιων και μετωπικών περιοχών, που εφαρμόζουν την ευέλικτη εκμετάλλευση πληροφοριών με βάση την αισθητηριακή απόκλιση σε σήματα πληροφορίας με πολυαισθητηριακό περιεχόμενο (Cao, et al. 2018).

Σε ολόκληρο τον εγκέφαλο, παρατηρήθηκαν εκτεταμένες πολυαισθητηριακές αναπαραστάσεις σε ξεχωριστές μορφές, παρέχοντας ενδεχομένως ετερογενείς νευρωνικούς κώδικες τους οποίους μπορεί να εκμεταλλευτεί η ευέλικτη συναγωγή (Bizley et al., 2016). Καταρχάς, βρέθηκε μια αδύναμη αλλά αισθητή ακουστική επίδραση στον πρωτογενή ινιακό φλοιό, υποστηρίζοντας την ύπαρξη πολυαισθητικών αλληλεπιδράσεων στον πρώιμο αισθητήριο φλοιό (Kayser and Logothetis, 2007; Lakatos et al., 2007; Lurilli et al., 2012). Δεύτερον, μέσα στον κροταφικό λοβό αποκαλύφθηκε η συνύπαρξη τόσο ενός δισαισθητηριακού (εν απουσία ολοκλήρωσης σημάτων σε μία μόνο διάσταση) όσο και μιας πραγματικά συγχωνευμένης αναπαράστασης, σε συμφωνία με μια τοπογραφική οργάνωση μονοαισθητηριακών και πολυαισθητηριακών αναπαραστάσεων στον

ανώτερο κροταφικό φλοιό (Beauchamp et al., 2004a; Bizley et al., 2007; Dahl et al., 2009). Τρίτον, διαπιστώθηκε ότι η νευρωνική αναπαράσταση της οπτικοακουστικής σύντηξης ήταν ισχυρότερη σε βρεγματικές παρά σε κροταφικές περιοχές, όπως, άλλωστε, αναφέρθηκε και σε προηγούμενες μελέτες (Helbig et al., 2012; Rohe and Noppeney, 2016, Chafee, 2013; Nieder, 2012; Raposo et al., 2014; Walsh, 2003). Ωστόσο, αυτές οι περιοχές σύντηξης δεν εμφάνισαν το χαρακτηριστικά μειωμένο βάρος που προσδίδεται στις άσχετες με την εργασία πληροφορίες, όταν οι αισθητηριακές αποκλίσεις είναι μεγάλες. Τέτοιες περιπτώσεις είναι ενδεικτικές μιας ευέλικτης διαδικασίας συναγωγής. Αντίθετα, οι δραστηριότητες στις βρεγματικές περιοχές φάνηκαν να κλιμακώνονται ανάλογα με το πλήθος των άσχετων με την εργασία πληροφοριών, υποδηλώνοντας ότι αυτές οι περιοχές μπορούν αυτόματα να προβάλλουν όλα τα διαθέσιμα αισθητήρια στοιχεία σε μία μόνο αντιπροσωπευτική διάσταση (Bizley and Goldberg, 2003; Suzuki and Gottlieb, 2013; Ganguli et al., 2008 ; Fitzgerald et al., 2013; Luyckx et al., 2018).

Αντίρροπα, ο μετωπικός φλοιός αποδείχθηκε πως έχει προνομιακό ρόλο στην απεικόνιση των δύο χαρακτηριστικών της εξαρτώμενης από το περιεχόμενο ολοκλήρωσης. Παρουσιάζει ελαφριές παραλλαγές στις αναπαραστάσεις μεταξύ των περιοχών, όπως αποκαλύπτεται από την ποσοτικοποίηση της γεωμετρικής αναπαράστασης των επίμαχων περιοχών (Cao, et al. 2018). Αξίζει να σημειωθεί πως, η μη-γραμμική διαμορφωτική επίδραση της αισθητηριακής απόκλισης στην αντιπροσωπευτική γεωμετρία αυξήθηκε κατά μήκος του άξονα από τις οπίσθιες προς τις πρόσθιες περιοχές. Ενώ οι αισθητηριακές αναπαραστάσεις σε οπίσθιες περιοχές φαίνεται να υπογραμμίζουν τη βαθμονόμηση με βάση την αξιοπιστία των πολυαισθητηριακών σημάτων, οι αναπαραστάσεις στις πρόσθιες περιοχές εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό αποκλειστικά από τη διατροφική διαφορά. Αυτή η αυξημένη ευαισθησία των περισσότερων πρόσθιων μετωπικών περιοχών στην πολυαισθητηριακή αιτιώδη δόμηση μπορεί να υποδεικνύει μια γενική ιεραρχική οργάνωση του PFC, όπου περισσότερες εμπρόσθιες περιοχές εμπλέκονται πιθανώς στην επίλυση αφηρημένων κανόνων που διέπουν τις αισθητηριακές πληροφορίες (Badre and D'Esposito, 2009; Badre and Nee , 2017). Συνδυάζοντας τον εντοπισμό συγκεκριμένων υποψηφίων αναπαραστάσεων μέσω MEG με μια ανάλυση που διερευνά την επιλογή-προβλεψιμότητα μεμονωμένων περιοχών, τα αποτελέσματά καταδεικνύουν περαιτέρω τη συμπεριφορική συνάφεια των πολυαισθητηριακών αναπαραστάσεων στον μετωπιαίο λοβό (Cao, et al. 2018, Donoso et al., 2014).

4.2.4 Η λειτουργία του μετωπιαίου λοβού στη πολυαισθητηριακή και γενικότερη αιτιώδη συναγωγή

Μια βασική πτυχή της συμπεριφορικής ευελιξίας σε πολλά είδη είναι η ικανότητα αντίληψης του

περιβάλλοντος μέσω πολλαπλών αισθητηριακών οδών και εκμετάλλευσης των καταλληλότερων αισθήσεων για μια συγκεκριμένη εργασία. Δεδομένου του ρόλου του μετωπιαίου φλοιού στην εξυπηρέτηση της αιτιολογικής συλλογιστικής και της προσαρμοστικής συμπεριφοράς εν γένει (όπως το να συμπεραίνουμε την αξιοπιστία διαφορετικών στρατηγικών αποφάσεων), δεν αποτελεί έκπληξη το γεγονός ότι ο βασικός παράγοντας ευέλικτης πολυαισθητηριακής συμπεριφοράς βρίσκεται στον μετωπιαίο λοβό (Boorman et al., 2009; Collins and Koechlin, E., 2012; Donoso et al., 2014; Koechlin and Summerfield, 2007; Tomov et al., 2018, Cao, et al. 2018). Ωστόσο, προγενέστερες μελέτες είχαν αποκλίνουσες απόψεις σχετικά με τη νευρωνική βάση της πολυαισθητηριακής αντίληψης. Στην πραγματικότητα, πολλές μελέτες έχουν τονίσει το ρόλο των ανώτερων κροταφικών και βρεγματικών φλοιών στην αισθητηριακή ολοκλήρωση (Beauchamp et al., 2004b; Calvert, 2001; Sereno and Huang, 2014) Εν μέρει, αυτό μπορεί να προέκυψε εξαιτίας μιας συγκεκριμένης εστίασης στην αναζήτηση δισαισθητηριακών αναπαραστάσεων σε ορισμένες έρευνες, και για την αισθητηριακή σύντηξη σε πολλές άλλες. Η ακόμη, θα μπορούσε να οφείλεται στη στοχοθέτηση για τον εντοπισμό της πρώιμης σύγκλισης των πολυαισθητηριακών σημάτων κατά μήκος των αισθητηριακών οδών (Beauchamp et al., 2004a, 2004b, Murray et al., 2005). Ωστόσο, είναι κοινός γνωστό πως νευροανατομικά στοιχεία υποδηλώνουν τον προμετωπιαίο φλοιό ως ζώνη σύγκλισης για πολυαισθητηριακές πληροφορίες (Jones και Powell, 1970), με τον κοιλιακό προμετωπιαίο φλοιό να λαμβάνει για παράδειγμα προβολές από υψηλότερους ακουστικούς και οπτικούς φλοιούς και από περιοχές συσχέτισης που εφαρμόζουν αισθητηριακή σύντηξη όπως ο ανώτερος κροταφικός λοβός (Sugihara et al., 2006; Romanski, 2007; Romanski, 2012; Barbas et al., 2005; Driver and Noesselt, 2008). Στο πλαίσιο της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης, το PFC έχει επισημανθεί ως μια γενικού-τομέα δομή, υπεύθυνη για την αξιολόγηση της αισθητικής ασυμφωνίας (χωροχρονική ή σημασιολογική: Adam και Noppeneay, 2010; Bushara et al., 2001; Calvert, 2001; Hein et al. 2007; Miller and D'Esposito, 2005; Noppeneay et al., 2008; Ojanen et al., 2005; van Atteveldt et al., 2004), και έχει υπαινιχθεί ότι διαμορφώνει πεποιθήσεις για τις αιτιοκρατικές καταστάσεις, βάσει προσδοκιών ή προηγούμενων εμπειριών, σε περίπτωση αισθητηριακής αβεβαιότητας (Gau and Noppeneay, 2016; Kayser and Kayser, 2018; Noppeneay et al., 2010).

Ωστόσο, οι συγκεκριμένοι υπολογισμοί που διέπουν τις μετωπικές πολυαισθητηριακές αναπαραστάσεις και ο συγκεκριμένος ρόλος τους στην επιρροή της συμπεριφοράς, παρέμειναν αόριστοι. Ο μετωπιαίος φλοιός φαίνεται να εφαρμόζει μια ευέλικτη στρατηγική που αξιοποιεί διακριτές υπολογιστικές λύσεις (σύντηξη έναντι διαχωρισμού) κατά την επεξεργασία πολυαισθητηριακών πληροφοριών. Με τον τρόπο αυτό, η αντίληψη ενισχύει αποτελεσματικά τη

συμπεριφορική σημασία των, σε μεγάλο βαθμό διαχωρίσιμων, αναπαραστάσεων που καθιερώθηκαν πρώιμα σε μια δοκιμή και διατηρήθηκαν εντός των ειδικών αισθητηριακών περιοχών. Ακόμη ενισχύει και τις συντηγμένες αναπαραστάσεις που σχηματίστηκαν σε περιοχές κροταφικής και βρεγματικής σύνδεσης (Cao, et al. 2018). Αυτά τα αποτελέσματα βοηθούν στην ενοποίηση προηγούμενων μελετών πάνω στη γενική προσαρμοστική συμπεριφορά με εκείνες που διευκρινίζουν τη λειτουργία των μετωπιαίων περιοχών στην πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση. Στην πραγματικότητα, ο προμετωπιαίος φλοιός φαίνεται να υποστηρίζει έναν μηχανισμό γενικού τομέα για την επιλογή, με τρόπο που εξαρτάται από την εργασία και τα αποδεικτικά στοιχεία, μεταξύ πολλαπλών υποψήφιων στρατηγικών για την επίλυση ενός άμεσου προβλήματος, όταν χειρίζεται τόσο πολυαισθητηριακά όσο και άλλου είδους σήματα (π.χ. γνωστικά). Ως εκ τούτου, ο ρόλος του PFC είναι μάλλον απίθανο να περιορίζεται μόνο στη συγχώνευση τη αισθητηριακής πληροφορίας, αλλά επεκτείνεται και στην διαίτευση μεταξύ ανταγωνιστικών στρατηγικών για το πώς θα πρέπει να διαμορφωθεί η καλύτερη δυνατή αισθητηριακή αναπαράσταση για να καθοδηγήσει τη βέλτιστη συμπεριφορά.

4.3 Νευροπλαστικότητα εγκεφάλου

Αποδεικτικά στοιχεία κάνουν λόγο για μια εγκεφαλική πλαστικότητα που είναι ανεξάρτητη από τις αισθήσεις, και συγκεκριμένη ως προς την εκάστοτε διεργασία (task-specific sensory-independent, TSSI). Τα δεδομένα αυτά πάρθηκαν από έναν πληθυσμό ανθρώπων που πάσχουν από τύφλωση, και έναν αντίστοιχο από κώφωση (Heimler et al. 2015). Η μελέτη αυτή οδήγησε σε καλύτερη κατανόηση της εγκεφαλικής οργάνωσης.

4.3.1 Η ανεξάρτητη από τις αισθήσεις, συγκεκριμένη ως προς την διεργασία, πλαστικότητα

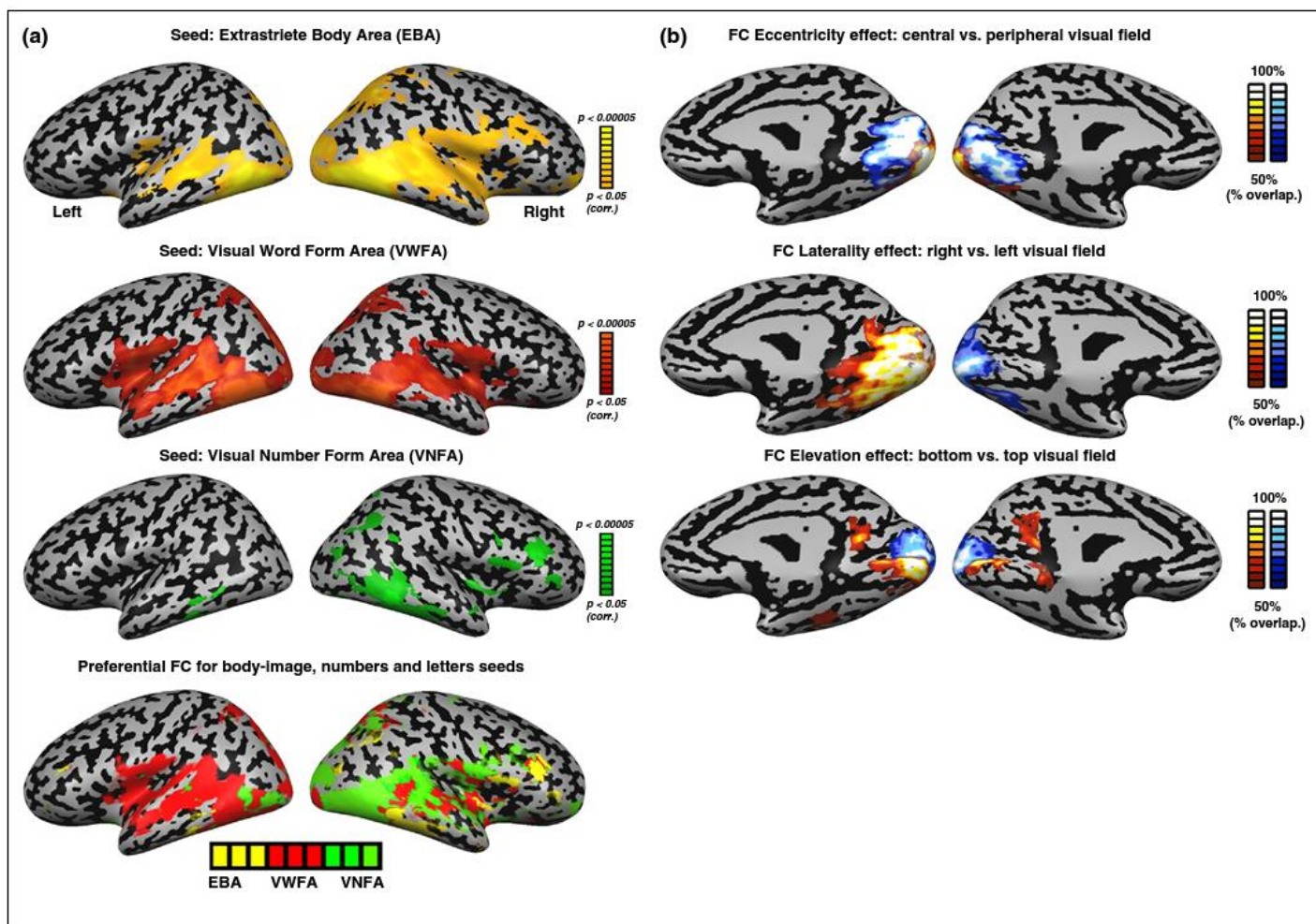
Κατά την τελευταία δεκαετία, η TSSI οργάνωση του εγκεφάλου έχει λάβει, ταχύρυθμα, μια σταθερή έννοια στον τομέα της γνωστικής νευροεπιστήμης. Ένα συνεπές σύνολο δεδομένων από τυφλούς και κωφούς πληθυσμούς έχει δείξει ότι οι αισθητηριακοί φλοιοί που στερούνται της φυσικής τους αισθητηριακής εισόδου (π.χ. τύφλωση, κώφωση) εξακολουθούν να επεξεργάζονται τον πρωταρχικό τύπο αντιληπτικών / υπολογιστικών / κατηγορικών πληροφοριών, αν και μεταδίδονται από μια άτυπη αισθητηριακή είσοδο (π.χ., ακρόαση, άγγιγμα), και σε πολλές περιπτώσεις, η TSSI οργάνωση αυτή μπορεί να παρατηρηθεί και στον γενικότερο (υγιή) πληθυσμό

(Pascual-Leone A, Hamilton et al. 2001, Mahon et al. 2011, Collignon et al. 2001, MacSweeney et al. 2002, Lomber et al. 2010, Ricciardi et al. 2014, Renier et al. 2014). Μελέτες που χρησιμοποίησαν συσκευές αισθητηριακής υποκατάστασης (sensory substitution devices, SSD) έχουν διεξαχθεί κυρίως ανθρώπους που είναι εκ γενετής τυφλοί. Εκεί διαπιστώθηκε ότι η πλαστικότητα TSSI μπορεί να προκύψει μετά από μια σχετικά σύντομη περίοδο προπόνησης, κατάλληλα σχεδιασμένη ώστε να διδάξει μια διαφορετική αισθητηριακή λειτουργικότητα (π.χ. ακοή) πώς να ερμηνεύει κατάλληλα πληροφορίες που υπό κανονικές συνθήκες θα τις αναλάμβανε μια άλλη αίσθηση, κυρίως η όραση (Striem-Amit et al. 2012, Abboud et al. 2016, Striem-Amit et al. 2014, Collignon et al. 2007, Amedi et al. 2007). Τα οπτικά-προς-ακουστικά SSD μετατρέπουν τοπογραφικά τις οπτικές εικόνες σε ακουστικά «ηχητικά τοπία», τα οποία μπορούν να ερμηνευθούν αρκετά γρήγορα από τους χρήστες (Striem-Amit et al. 2012). Μελέτες με κύριο ζήτημα την εκπαίδευση SSD έχουν πραγματοποιηθεί σε ενήλικα άτομα, αποδεικνύοντας τελικά την απουσία οποιασδήποτε περιόδου κρίσιμης ή ευαίσθητης για τη σύζευξη μιας δεδομένης αισθητηριακής εισόδου (είτε τυπική είτε άτυπη) με μια δεδομένη εγκεφαλική περιοχή (Heimler et al. 2015). Σε οποιαδήποτε ηλικία, ο ανθρώπινος εγκέφαλος επέδειξε ικανότητα εκμάθησης. Επομένως, εάν η TSSI εγκεφαλική οργάνωση δεν καθοδηγείται από αισθητηριακές εισόδους, τι οδηγεί στη συντήρησή της;

Νέα στοιχεία σχετικά με την ανάγνωση και την επεξεργασία αριθμών στον κοιλιακό ινιακό-κροταφικό φλοιό υποδηλώνουν ότι, πιθανώς, ένας συνδυασμός δύο αξιωμάτων ευθύνεται για την εμφάνιση της TSSI οργάνωσης (Hannagan et al. 2015, Heimler et al. 2015). Το πρώτο αξίωμα είναι γνωστό ως η αρχή της προκατειλημμένης συνδεσιμότητας (biased connectivity principle, BCp), η οποία υποστηρίζει ότι η πρόσληψη εγκεφαλικών περιοχών, που έχουν εξειδίκευση σε συγκεκριμένες εργασίες, βασίζεται σε προϋπάρχουσες φλοιώδεις συνδέσεις που ενώνουν τις κοιλιακές περιοχές του ινιακού-κροταφικού φλοιού με τα υπόλοιπα δίκτυα που επεξεργάζονται πληροφορίες για μια συγκεκριμένη υπολογιστική εργασία (βλ. Mahon et al. 2011, Collignon et al. 2013, Johnson et al. 2015, Striem-Amit et al. 2012, Abboud et al. 2016, Striem-Amit et al. 2014, Collignon et al. 2007). Το δεύτερο αξίωμα είναι η αρχή ευαισθησίας σχήματος-χαρακτηριστικού (shape-feature sensitivity principle, SFSp), η οποία δηλώνει ότι η διαδικασία αυτής της πρόσληψης μπορεί να προκύψει από το εγγενές κύκλωμα της κοιλιακής ινιακής-κροταφικής οδού. Η πρόσληψη μπορεί να συντονιστεί με την εξαγωγή των συγκεκριμένων αλλά αμετάβλητων χαρακτηριστικών του σχήματος ενός αντικειμένου, όπου “σχήμα” ορίζεται η αναπαράσταση της εγγύτητας των συστατικών τμημάτων του (Hannagan et al. 2015).

Με άλλα λόγια, αυτή η εξαγωγή πληροφορίας αναμένεται να πραγματοποιηθεί ανεξάρτητα από τη

μετάφραση, την περιστροφή, το μέγεθος, την απόσταση ή άλλες παραλλαγές του αντικειμένου, και επιπλέον, ανεξάρτητα από την αισθητηριακή λειτουργικότητα μέσω της οποίας μεταφέρονται οι πληροφορίες που σχετίζονται με το αντικείμενο (Hannagan et al. 2015). Πρόσφατα δεδομένα έχουν υποστηρίξει αυτόν τον ισχυρισμό τεκμηριώνοντας τόσο την πρόσληψη TSSI στις κοιλιακές περιοχές του ινιακού-κροταφικού φλοιού, όσο και την οργάνωση διατηρημένης σύνδεσης δικτύου (Mahon et al. 2011, Collignon et al. 2013, Hannagan et al. 2015, He et al. 2014) σε τυφλούς συμμετέχοντες. Αυτό αποδείχθηκε χρησιμοποιώντας μαγνητική απεικόνιση λειτουργικής συνδεσιμότητας σε κατάσταση ηρεμίας, η οποία εκμεταλλεύεται την υπόθεση ότι οι συσχετίσεις στη δραστηριότητα διαφορετικών εγκεφαλικών περιοχών κατά τη διάρκεια της κατάστασης ηρεμίας (δηλ., χωρίς κάποια ρητή εργασία) αντικατοπτρίζουν λειτουργικά σχετικούς συσχετισμούς στη νευρωνική πυροδότηση (Fox et al. 2007, Damoiseaux et al. 2009). Για παράδειγμα, αποδείχθηκε ότι σε εκ γενετής τυφλούς συμμετέχοντες, η εγκεφαλική περιοχή που συνδέεται με την οπτική μορφή των αριθμών στρατολογήθηκε με τρόπο TSSI μετά από σχετικά σύντομη εκπαίδευση σε SSD, σχετικών με την αναγνώριση αριθμών (Heimler et al. 2015). Αυτή η πρόσληψη συνοδεύτηκε από διατηρημένες φλοιώδεις συνδέσεις μεταξύ της εν λόγω περιοχής και άλλων κρίσιμων εγκεφαλικών χωρίων που φυσιολογικά συμμετέχουν στην απεικόνιση της έννοιας των ποσοτήτων, στον πληθυσμό με κανονική όραση (Abboud et al. 2015, Eger et al. 2003, Nieder et al. 2009). Αντίθετα, στην ίδια ομάδα, η εγκεφαλική περιοχή που ασχολείται με την οπτική μορφή των λέξεων έδειξε διατηρημένες συνδέσεις με θεμελιώδεις περιοχές που λαμβάνουν μέρος στην επεξεργασία γλώσσας (Striem-Amit E et al. 2012, Price CJ 2012, Vigneau et al. 2006).



Εικόνα 16: (α) MRI λειτουργικής συνδεσιμότητας (functional connectivity, FC) σε κατάσταση ηρεμίας από εκ γενετής τυφλούς ενήλικες. Μια πλάγια όψη ενός διογκωμένου φλοιού που επικαλύπτεται με χάρτες διασύνδεσης. Αποτελέσματα ομαδικής ανάλυσης με τυχαίες επιδράσεις (διορθωμένα ύστερα από πολλαπλές συγκρίσεις) χαρτών λειτουργικής συνδεσιμότητας με χρήση σπόρου EBA (πρώτο πλαίσιο - αναδιατυπωμένο από Striem-Amit και Amedi et al. 2014), οπτικού σπόρου περιοχής μορφής λέξεων (δεύτερο πλαίσιο - αναδιατυπωμένο από Striem-Amit et al. 2012), και οπτικού σπόρου περιοχής μορφής αριθμών (τρίτο πλαίσιο - αναδιατυπωμένο από τους Abboud et al. 2015). Στο τελευταίο πλαίσιο απεικονίζεται ένας προτιμησιακός χάρτης FC για τις τρεις υπολογιστικές εργασίες (μέθοδος 'winner takes all', από Heimler et al. 2015). (β) MRI-ρετινοτοπική οργάνωση λειτουργικής συνδεσιμότητας σε κατάσταση ηρεμίας από εκ γενετής πλήρως τυφλούς ενήλικες. Τα αποτελέσματα των αναλύσεων FC δείχνουν διατηρημένη ρετινοτοπική οργάνωση σε εκ γενετής τυφλούς ενήλικες για τους τρεις κύριους άξονες χαρτογράφησης: έκκεντρα (κέντρο-περιφέρεια, πρώτο πλαίσιο), πλευρικά (αριστερά-δεξιά; δεύτερο πλαίσιο) και κάθετα (άνω - κάτω; τρίτο πλαίσιο). Αναπροσαρμοσμένα δεδομένα από τους Striem-Amit et al. 2015, Heimler et al. 2015).

4.3.2 Αναδιοργάνωση των στερημένων πρωταρχικών αισθητήριων φλοιών

Πολλαπλά πειραματικά δεδομένα υποδηλώνουν ότι ο συνδυασμός των δύο αξιωμάτων, BCp και SFSp, μπορεί να πυροδοτεί την TSSI πλαστικότητα στους στερημένους αισθητήριους ινιακούς φλοιούς, με πολύ γενικότερο τρόπο (Heimler et al. 2015). Μια πρόσφατη μελέτη έδειξε ότι η διατήρηση της προτίμησης κατηγορίας και της λειτουργικής συνδεσιμότητας αποδίδει επικαλυπτόμενα αποτελέσματα σε τεράστιες περιοχές του οπτικού φλοιού των τυφλών (Bi et al. 2015). Επιπλέον, μία άλλη μελέτη έδειξε ότι ο συνδυασμός των δύο αξιωμάτων σε ένα δείγμα τυφλών ανθρώπων συσχετίστηκε με πολυαισθητηριακές ενεργοποιήσεις στον εγκέφαλο των ανθρώπων με κανονική όραση, περαιτέρω ενισχύοντας την πρόταση ότι και οι δύο αυτές αρχές καθοδηγούν την οπτική οργάνωση του φλοιού, ακόμη και αν ο εγκέφαλος δεν έχει οπτική εμπειρία (Heimler et al. 2015). Προτάθηκε, επομένως, ότι για να συνδυαστεί η BCp με την SFSp για την πλαστικότητα TSSI στους αισθητήριους φλοιούς στο σύνολό τους, η αρχή ευαισθησίας σχήματος-χαρακτηριστικού (SFSp) πρέπει να γενικευτεί, ώστε να συμπεριλάβει την εμφάνιση των εξειδικευμένων εγκεφαλικών περιοχών ως προς την εργασία και σε ακουστικές περιοχές (π.χ. σε κωφούς ανθρώπους που χρησιμοποιούν νοηματική γλώσσα, Emmorey et al. 2007, MacSweeney et al. 2002), σε οπτικοακουστικές περιοχές που ενεργοποιούνται από εργασίες που δεν περιλαμβάνουν καμία πληροφορία σχήματος, όπως στον μέσο κροταφικό λοβό (Sani et al. 2010, Saen et al. 2008), σε κωφά ζώα ή σε τυφλούς ανθρώπους για οπτικό (Lomber et al. 2010) και ακουστικό εντοπισμό (Collignon et al. 2011). Αυτή η εκτεταμένη SFSp ορίστηκε ως «αρχή ευαισθησίας χαρακτηριστικών σε διακρίσιμες εργασίες» (task-distinctive feature sensitivity principle, TDFSsp, Heimler et al. 2015).

Μέχρι σήμερα, ο βαθμός στον οποίο ο συνδυασμός της αρχής BCp και της TDFSsp μπορεί να εξηγήσει την αναδιοργάνωση που λαμβάνει χώρα στους στερημένους πρωταρχικούς αισθητηριακούς φλοιούς παραμένει ασαφής, αλλά αυτή η αβεβαιότητα υπονομεύει τελικά τις τρέχουσες ερμηνείες για την TSSI οργάνωση του εγκεφάλου (Heimler et al. 2015).

Δεν υπάρχουν αποδεικτικά στοιχεία σχετικά με το ποια TSSI υπολογιστικά καθήκοντα πρέπει να διατηρήσουν οι φλοιοί σε περίπτωση που στερηθούν της φυσικής τους εισόδου από τη γέννηση. Ως εκ τούτου είναι επί του παρόντος αδύνατο να προσδιοριστεί εάν το TDFSsp εκτείνεται σε αυτούς τους φλοιούς (Heimler et al. 2015).

Παρ' όλα αυτά, δεδομένα που συλλέγονται από ένα πληθυσμιακό δείγμα κωφών φαίνεται να επεκτείνουν την αρχή ευαισθησίας χαρακτηριστικών σε διακρίσιμες εργασίες (TDFSsp) και στον πρωτογενή αισθητηριακό φλοιό. Πρόσφατες μελέτες αναφέρουν με συνέπεια τη στρατολόγηση για

δονητικές-απτικές εργασίες του πρωτεύοντος ακουστικού φλοιού (A1) σε κωφούς ανθρώπους (Auer et al. 2007, Karns et al. 2012, Levanen et al 1998). Δεν υπάρχουν πειστικά δεδομένα σχετικά με το εάν αυτή η πρόσληψη είναι χαμηλού επιπέδου και υπάγεται στη λειτουργική οργάνωση των ακουστικών φλοιών της ακοής (δηλαδή, εάν έγκειται σε TSSI). Ωστόσο, η υψηλή λειτουργική ομοιότητα μεταξύ των υποκείμενων υπολογισμών και για τους δύο τύπους διέγερσης (μοτίβα ταλαντωτικής πίεσης που μεταφράζονται σε αντιλήψεις συχνότητας, Soto-Faraco et al. 2009) προσδίδει βάρος σε αυτό το συμπέρασμα. Μέσα σε ένα δεδομένο εύρος συχνοτήτων, το ίδιο ταλαντωτικό μοτίβο μπορεί να γίνει αντιληπτό ταυτόχρονα από τους περιφερειακούς υποδοχείς και των δύο αισθητηριακών οδών (δηλαδή, της βασικής μεμβράνης του κοχλίου και του δέρματος, Soto-Faraco et al. 2009, Von Békésy et al. 1959), υποδηλώνοντας ότι ακόμη και οι κωφοί άνθρωποι μπορούν να αντιληφθούν συγκεκριμένους ήχους μέσω της αφής, με φυσικό τρόπο. Στην πραγματικότητα, μέσω των δονητικών-απτικών ερεθισμάτων, τα κωφά άτομα μπορούν να αντιληφθούν τη μουσική (Good et al. 2014), να διαφοροποιήσουν τις χροιές (Russo et al. 2012) και τα διαφορετικά επίπεδα φωνών (Ammirante et al. 2013). Αυτές οι αναφορές με τη σειρά τους προτείνουν ότι τέτοιες ικανότητες ίσως να εξαρτώνται, με τρόπο αποκλειστικό ως προς την εργασία, από την φλοιώδη ολοκλήρωση της δραστηριότητας σε διαφορετικά κανάλια μηχανικών υποδοχέων, τόσο ακουστικά όσο και απτικά (Heimler et al. 2015).

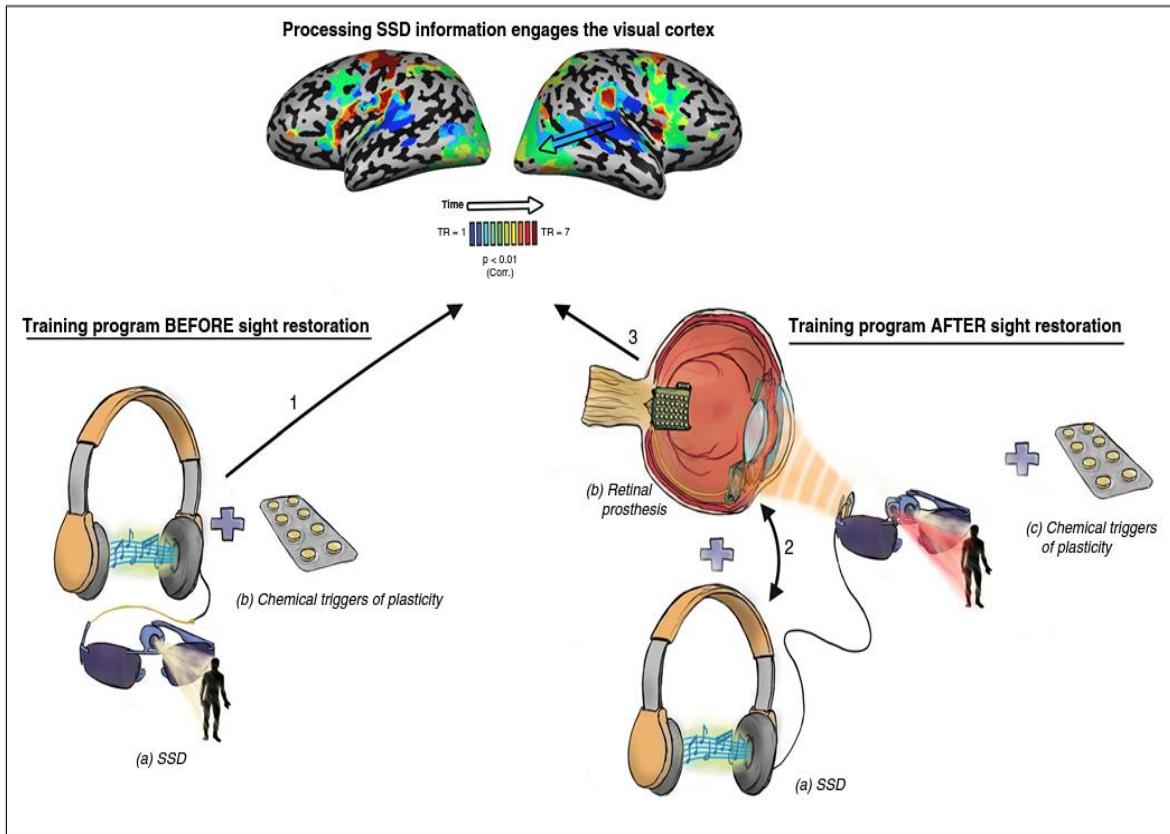
4.3.3 Νέα σύνορα για την αποκατάσταση ακοής

Η αποτελεσματικότητα της πολυαισθητηριακής εκπαίδευσης δεν έχει δοκιμαστεί συστηματικά για την αποκατάσταση της όρασης. Ωστόσο, υπάρχουν πρώιμα ενθαρρυντικά στοιχεία από κοχλιακή εμφύτευση. Τα κοχλιακά εμφυτεύματα αποτελούν πλέον μια σταθερή διαδικασία για ακουστική ανάκαμψη (Gaylor et al. 2013). Η κλασική προσέγγιση ευνοεί τα προγράμματα αποκατάστασης μόνο στην ακρόαση (Lyness et al. 2013). Πρόσφατες αποδείξεις, ωστόσο, τεκμηριώνουν την υψηλότερη αποτελεσματικότητα των πολυαισθητηριακών προγραμμάτων κατάρτισης (π.χ., οπτικοακουστικά) σε σύγκριση με τα μονοαισθητηριακά (δηλαδή, μόνο ακουστικά) για την ανάκτηση συγκεκριμένων γνωστικών / υπολογιστικών εργασιών. Για παράδειγμα, η έκθεση σε οπτικοακουστική εκπαίδευση αποκατάστασης γλώσσας (θεραπεία ομιλίας-ανάγνωσης, σύζευξη νοηματικής γλώσσας με προφορική γλώσσα) βελτιώνει ουσιαστικά την ακουστική γλωσσική ανάκαμψη σε σύγκριση με την αποκλειστικά ακουστική εκπαίδευση σε ασθενείς με κοχλιακά εμφυτεύματα (Lyness et al. 2013, Strelnikov et al. 2013, Heimler et al. 2014). Επιπλέον, μια πρόσφατη μελέτη έδειξε ότι η εκμάθηση της νοηματικής γλώσσας ενισχύει την ακουστική

γλωσσική ανάκαμψη σε κωφά παιδιά με πρόωμη εμφύτευση (Hassanzadeh et al. 2012). Έτσι, η ανάπτυξη μιας γνωστικής ικανότητας (π.χ. γλώσσα), ακόμη και αν επιτευχθεί μέσω άτυπης αίσθησης, φαίνεται να διευκολύνει παρά να εμποδίζει την ανάκτηση αυτής της ικανότητας στην αποκατεστημένη αισθητηριακή είσοδο (Lyness et al. 2013). Η εμφάνιση TSSI οργάνωσης κατά την παιδική ηλικία θεωρείται ζωτικής σημασίας για την αποτελεσματική πολυαισθητηριακή εκπαίδευση σε προγράμματα αισθητηριακής αποκατάστασης (Lyness et al. 2013, Strelnikov et al. 2013, Heimler et al. 2014). Πρόσφατα τέθηκε ο ισχυρισμός ότι δύο ξεχωριστές κρίσιμες / ευαίσθητες περιόδους ρυθμίζουν και προβλέπουν την επιτυχία αισθητηριακής ανάκαμψης. Η πρώτη, την οποία ονομάζουμε “κρίσιμη / ευαίσθητη περίοδος συγκεκριμένη ως προς την εργασία” σχετίζεται με στοιχεία TSSI, όπως η ανάπτυξη του γλωσσικού δικτύου ανεξάρτητα από την αίσθηση που χρησιμοποιείται για τη μεταφορά γλωσσικών εισόδων (ήχοι ή νοηματική γλώσσα). Η δεύτερη, την οποία ονομάζουμε “κρίσιμη / ευαίσθητη περίοδος συγκεκριμένη ως προς την αίσθηση” σχετίζεται με την ωρίμανση των συγκεκριμένων αισθητηριακών οδών, για παράδειγμα την ανάπτυξη συνδεσιμότητας που επιτρέπει την επεξεργασία ακουστικών αισθητηριακών εισόδων (Lyness et al. 2013, Strelnikov et al. 2013, Heimler et al. 2014).

Ωστόσο, μια πρόσφατη μελέτη για τα κωφά κουνάβια αμφισβητεί τη σημασία αυτού του τελευταίου τύπου κρίσιμης / ευαίσθητης περιόδου (Isaiah et al. 2014) και έχει τεράστιες συνέπειες για την πολυαισθητηριακή εκπαίδευση αποκατάστασης. Ο Isaiah και οι συνάδελφοί του (Isaiah et al. 2014) έδειξαν ότι στα πρώιμα κωφά κουνάβια που είχαν εφοδιαστεί με κοχλιακά εμφυτεύματα στην ενήλικη ζωή, δηλαδή μετά το πέρας της κρίσιμης / ευαίσθητης περιόδου συγκεκριμένης ως προς την αίσθηση (Kral et al. 2014, Sharma et al. 2014), μια οπτικοακουστική εκπαίδευση ήταν πιο αποτελεσματική από μια απλά ακουστική για την ανάκτηση ακουστικών ικανοτήτων εντοπισμού. Αυτό το αποτέλεσμα υποδηλώνει ότι οι δεσμευτικές εισοδοί από διαφορετικές αισθητηριακές οδούς, και ιδίως ο συνδυασμός μιας οικείας αίσθησης (π.χ., όρασης) με μία νέα, αναπτυσσόμενη (π.χ. ακοή), μπορεί να είναι ένας ισχυρός τρόπος για την αποτελεσματική αποκατάσταση της αισθητηριακής ανάκτησης, ακόμη και σε περιπτώσεις όπου οι παρεμβάσεις έχουν γίνει καθυστερημένα (Heimler et al. 2015).

Μια πρωτοποριακή δυνατότητα βελτίωσης των αποτελεσμάτων της αισθητηριακής αποκατάστασης μπορεί να είναι η σύζευξη της πολυαισθητηριακής εκπαίδευσης που βασίζεται σε SSD με την επανέναρξη κρίσιμων / ευαίσθητων περιόδων ανάπτυξης.



Εικόνα 17: Πολυαισθητηριακό πρόγραμμα εκπαίδευσης για αποκατάσταση όρασης. Αυτό το σχήμα δείχνει ένα οπτικό-ακουστικό SSD που χρησιμοποιείται για τη διδασκαλία της επεξεργασίας οπτικών μορφών σώματος (και των αντίστοιχων εγκεφαλικών ενεργοποιήσεων) ως παράδειγμα. Η ίδια προσέγγιση θα μπορούσε να εφαρμοστεί χρησιμοποιώντας οπτικό-προς-απτικό SSD, καθώς και πολλές άλλες γνωστικές / υπολογιστικές εργασίες. Ομοίως, η εικόνα απεικονίζει μια πρόσθεση αμφιβληστροειδούς ως παράδειγμα ενός συστήματος αποκατάστασης όρασης. Αριστερά: Πριν από τη χειρουργική επέμβαση όρασης, οι ασθενείς μπορούν να εκπαιδευτούν με συσκευές υποκατάστασης αισθήσεων (SSD) για να διδάξουν στον εγκέφαλο να επεξεργάζεται (συνήθως οπτικά) συγκεκριμένα καθήκοντα μέσω μιας αισθητηριακής μορφής (π.χ. ακρόαση) που δεν έχει εκτελέσει ποτέ τέτοια εργασία, ενεργοποιώντας έτσι τις περιοχές TSSI και το σχετικό τους δίκτυο (πάνω). Δεξιά: Μετά την αποκατάσταση της ιατρικής όρασης, οι ασθενείς μπορούν να συνδυάσουν την πρόσφατα απαιτούμενη και αναπτυσσόμενη οπτική είσοδο με μια γνωστή αισθητηριακή είσοδο (π.χ., ακουστική είσοδος SSD). Ιατρικά οπτικά συστήματα αποκατάστασης και SSD θα μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν μαζί για να διευκολύνουν, να ενισχύσουν και να ολοκληρώσουν την οπτική εμπειρία. Αυτό το ζευγάρι μπορεί τελικά να διευκολύνει την προσαρμοστικότητα του οπτικού φλοιού στην επεξεργασία της τυπικής αισθητικής εισόδου του (πάνω). Στο εγγύς μέλλον, χημικοί παράγοντες που απομακρύνουν τα μοριακά ρήγματα στην πλαστικότητα (χημικοί παράγοντες ενεργοποίησης της πλαστικότητας) ενδέχεται να είναι διαθέσιμοι σε ανθρώπους ασθενείς, οι οποίοι μπορούν να ξεκινήσουν τη θεραπεία λίγες εβδομάδες / μήνες πριν από τη χειρουργική επέμβαση και μετά την επέμβαση. Αυτό θα βοηθούσε να επιστρέψει ο στερημένος οπτικός φλοιός στην νεανική του κατάσταση, και έτσι να αυξήσει τους πόρους της πλαστικότητάς του και να ξεπεράσει τα ελλείμματα στην ανάπτυξη του οπτικού συστήματος λόγω πρόωμης στέρσης της όρασης (Heimler et al. 2015).

Αν και αυτά τα μονοπάτια δράσης είναι στην καλύτερη περίπτωση δοκιμαστικά, και χρειάζονται συστηματικό έλεγχο, η πιθανή σύγκλισή τους μπορεί να σηματοδοτήσει μια νέα εποχή στην ιατρική ικανότητα αποκατάστασης των χαμένων αισθήσεων, και να υπερνικήσει τις πολλαπλές αναπτυξιακές εγκεφαλικές δυσκολίες (Heimler et al. 2015).

4.4 Εφαρμογή της θεωρίας σε πληθυσμιακό δείγμα ηλικιωμένων

Από τη γλώσσα έως τον κινητηριακό έλεγχο, απαιτείται αποτελεσματική ενσωμάτωση πληροφοριών από διαφορετικές αισθητηριακές οδούς για τη διατήρηση μιας συνεκτικής αλληλεπίδρασης με το περιβάλλον. Ενώ ορισμένες εκπαιδευτικές μελέτες έχουν επικεντρωθεί στην κατάρτιση της αντιληπτικής και γνωστικής λειτουργίας, πολύ λίγες μόνο στοχεύουν συγκεκριμένα στη βελτίωση της πολυαισθητηριακής επεξεργασίας. Η διάκριση της χρονικής σειράς ή της σύμπτωσης είναι ένα κριτήριο που χρησιμοποιείται από τον εγκέφαλο για να καθοριστεί εάν τα διαισθητηριακά ερεθίσματα πρέπει να ολοκληρωθούν ή όχι. Οι Setti, Stapleton και συνεργάτες (Setti et al. 2014) εκπαίδευσαν ηλικιωμένους ενήλικες να κρίνουν τη χρονική σειρά οπτικών και ακουστικών ερεθισμάτων. Στη συνέχεια, δοκίμασαν εάν η εκπαίδευση είχε αποτέλεσμα στη μείωση της ευαισθησίας προς μια πολυαισθητηριακή ψευδαίσθηση, η ψευδαίσθηση λάμψης που προκαλείται από τον ήχο (sound induced flash illusion, SIFI). Η βελτίωση του αξιολογικού έργου επί της χρονικής τάξης συσχετίστηκε με τη μείωση της ευαισθησίας στην ψευδαίσθηση, ιδιαίτερα σε εντονότερες ασυγχρονίες έναρξης ερεθίσματος (Stimulus Onset Asynchronies, SOA), σε συνδυασμό με ένα πιο αποδοτικό προφίλ πολυαισθητηριακής επεξεργασίας (Setti et al. 2014).

4.4.1 Η εκπαίδευση του εγκεφάλου στους ηλικιωμένους

Η δυνατότητα αξιοποίησης της εγκεφαλικής πλαστικότητας για την εκπαίδευση του εγκεφάλου μέσω προγραμμάτων συμπεριφορικής εκπαίδευσης αντιπροσωπεύει μια συναρπαστική προοπτική για την υποστήριξη της ανεξάρτητης διαβίωσης σε μεγαλύτερη ηλικία (Greenwood & Parasuraman, 2010). Ένα σχετικά πρόσφατο αλλά μεγάλο έργο έχει αφιερωθεί στον εντοπισμό αποτελεσματικών προγραμμάτων κατάρτισης, αλλά και στον έλεγχο της εγκυρότητάς τους, σε διαφορετικούς πληθυσμούς, με μικτά αποτελέσματα (Green & Bavelier, 2008; Kraft, 2012; Kramer & Willis, 2002; Noack, Lövdén Schmiedek, & Lindenberger, 2009). Τα προγράμματα κατάρτισης εγκεφάλου έχουν δείξει ότι είναι δυνατόν να επιτευχθεί βελτίωση στη γνώση (π.χ. προσοχή, μνήμη, συλλογισμός, γλώσσα κ.λπ.) σε μεγαλύτερη ηλικία, αν και τα οφέλη δεν επεκτείνονται πάντα σε μη εκπαιδευμένες εργασίες (Ball et al., 2002; Ball, Edwards, & Ross, 2007; Ball, Edwards, Ross,

& McGwin, 2010; Edwardsetal., 2005; Edwards, Ruva, O'Brien, Haley, & Lister, 2013; Mahncke et al., 2006; Mozolic, Hayaska, & Laurienti, 2010; Mozolic, Long, Morgan, Rawley-Payne, & Laurienti, 2011; Smith et al., 2009; Szelag & Skolimowska, 2012; Willis et al., 2006).

Για να μεγιστοποιηθεί η αποτελεσματικότητα των προγραμμάτων κατάρτισης, όπως ο αντίκτυπος τους στις μη εκπαιδευμένες δεξιότητες και, τελικά, η θετική συμβολή τους στην καθημερινή ζωή, είναι απαραίτητο να προσδιοριστεί ποιες συγκεκριμένες γνωστικές διαδικασίες μπορούν να εκπαιδευτούν. Επιπλέον, είναι σκόπιμο να καθοριστεί πώς (δηλαδή υπό ποιες συνθήκες) μπορούν να εκπαιδευτούν (Bavelier & Davidson, 2013). Μία από αυτές τις διεργασίες είναι η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση, όπου η ενσωμάτωση ερεθισμάτων από διαφορετικές αισθήσεις επιτρέπει στον εγκέφαλο να αξιοποιήσει τον πλούτο του αισθητήριου περιβάλλοντος μας με σκοπό την πιο αποτελεσματική γνωστική λειτουργία. Η χρονική σύμπτωση είναι ένα από τα κριτήρια (μαζί με τη χωρική σύμπτωση) που χρησιμοποιεί ο εγκέφαλος για να εξακριβώσει εάν πρέπει να διαβεί σε ολοκλήρωση, παράγοντας πολυαισθητηριακή αντίληψη ή όχι, όπως είναι εμφανές για παράδειγμα στην αντίληψη της ιδιοκτησίας του σώματος ή στον οπτικοακουστικό λόγο (Calvert, Spence, & Stein, 2004). Μελέτες με στόχο την εκπαίδευση της επεξεργασίας χρονικής διάκρισης σε ηλικιωμένους ενήλικες, διεξήχθησαν την τελευταία δεκαετία. Συγκεκριμένα, αποσκοπούσαν στην βελτίωση της ικανότητάς των ηλικιωμένων να διακρίνουν τη διαχρονική σειρά των εισροών σε δύο διαφορετικές αισθήσεις, την όραση και την ακοή, και να δείξουν ότι αυτή η βελτίωση γενικεύεται σε ένα σχετικό, αλλά όχι εκπαιδευμένο, πολυαισθητηριακό έργο ολοκλήρωσης (Setti et al. 2014).

Η χρονική επεξεργασία σε διαφορετικές αισθήσεις αντιπροσωπεύει μια πρόκληση για τον εγκέφαλο, καθώς διαφορετικές αισθητηριακές είσοδοι έχουν διαφορετικές ταχύτητες μετάδοσης (π.χ. από κοινή πηγή, το φως φτάνει τους αισθητήριους υποδοχείς γρηγορότερα από τον ήχο) και διαφορετικούς ρυθμούς νευρωνικής μεταγωγής (π.χ. από τους αισθητήριους υποδοχείς, ο ήχος φτάνει στον εγκέφαλο πιο γρήγορα από το φως) (Vroomen & Keetels, 2010). Το ελάχιστο χρονικό διάστημα που απαιτείται από τον ανθρώπινο εγκέφαλο για να διαπιστωθεί αν εμφανίστηκε πρώτα μια οπτική είσοδος, ή ένας ήχος, ή αν πρόκειται περί σύμπτωσης, θεωρείται ότι είναι κάτω από 100ms σε νεαρούς ενήλικες (Zampini, Guest, Shore, & Spence, 2005; Zampini, Shore, & Spence, 2003a). Όταν μια είσοδος φτάνει στους αισθητήριους υποδοχείς «ανοίγει» ένα παράθυρο ευκαιρίας κατά την διάρκεια του οποίου ερεθίσματα από άλλες αισθήσεις μπορούν να συγχωνευθούν με αυτήν την είσοδο για να δημιουργήσουν μια πολυαισθητική εμπειρία. Αυτό το παράθυρο παραμένει ανοιχτό μόνο για λίγα χιλιοστά του δευτερολέπτου, μετά τα οποία οποιαδήποτε άλλη αισθητηριακή είσοδος θα θεωρηθεί ανεξάρτητη και δεν θα συγχωνευτεί σε μια

πολυαισθητηριακή αντίληψη (Colonius & Diederich, 2004, 2011; Pöppel, 1997). Το χρονικό παράθυρο ολοκλήρωσης είναι η μέγιστη χρονική καθυστέρηση μεταξύ της έναρξης δύο ερεθισμάτων (π.χ. ενός ήχου και ενός οπτικού αντικειμένου ή γεγονότος) που ο εγκέφαλος ανέχεται για το σκοπό της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης (Burr & Alais, 2006). Αυτό το παράθυρο είναι ιδιαίτερος προσαρμοστικό, καθώς ποικίλλει μεταξύ των διαφορετικών αισθητηριακών συνδυασμών, την πολυπλοκότητα του ερεθίσματος και την εξοικείωση προς αυτό (Maier, Di Luca & Noppeney, 2011). Καθώς γερνάμε, ωστόσο, τα κατώφλια των χρονικών διακρίσεων γίνονται υψηλότερα (Hume, Busey, Craig, & Kewley-Port, 2009) και το χρονικό παράθυρο ολοκλήρωσης γίνεται μεγαλύτερο (Diederich, Colonius, & Schomburg, 2008) πιθανώς για να αντισταθμιστεί εν μέρει η μείωση της αισθητηριακής οξύτητας στα περιφερειακά αισθητήρια όργανα λόγω γήρανσης (Owsley, 2011), ή για τη γενικότερη γνωστική επιβράδυνση που χαρακτηρίζει την ύστερη ενηλικίωση (Salthouse, 1996, 2009). Αυτό σημαίνει ότι η αντίληψη σε ηλικιωμένους ενήλικες γίνεται πιο ευαίσθητη στην πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση. Κατά συνέπεια, η αντίληψη γίνεται πιο αποτελεσματική όταν διατίθενται πολυαισθητηριακά ερεθίσματα και παρέχουν συνεπείς πληροφορίες (Laurienti, Burdette, Maldjian, & Wallace, 2006; Peiffer, Mozolic, Hugenschmidt, & Laurienti, 2007). Ωστόσο, η αντίληψη σε ηλικιωμένους ενήλικες μπορεί επίσης να εκτεθεί περισσότερο σε επιδράσεις παρεμβολών από αισθητήρια ερεθίσματα που δεν σχετίζονται με την επί μέρους εργασία (Poliakoff, Ashworth, Lowe, & Spence, 2006).

4.4.2 Πολυαισθητηριακές Ψευδαισθήσεις ως κριτήριο αξιολόγησης εγκεφαλικής οξυδέρκειας

Οι πολυαισθητικές ψευδαισθήσεις έχουν χρησιμοποιηθεί συχνά για να μελετήσουν την ευαισθησία στην πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση (Shams, Kamitani, & Shimojo, 2000). Μία σχετικά πρόσφατα ανακαλυφθείσα, αλλά που έχει ήδη μελετηθεί ευρέως, είναι η ψευδαίσθηση λάμψης που προκαλείται από τον ήχο (SIFI) (Shams et al., 2000). Αυτή η ψευδαίσθηση συμβαίνει όταν ένα μοναδικό οπτικό ερέθισμα (π.χ. μια κουκκίδα στην οθόνη) παρουσιάζεται με δύο σύντομους ήχους (π.χ. δύο μπιπ) και το μοναδικό οπτικό ερέθισμα γίνεται αντιληπτό ως δύο ερεθίσματα (ο εγκέφαλος αντιλαμβάνεται την ύπαρξη δύο λάμπσεων, όταν, στην πραγματικότητα, υπάρχει μόνο μία) ως συνέπεια της συγχώνευσης των οπτικών και ακουστικών ερεθισμάτων σε μια ενοποιημένη πολυαισθητηριακή αντίληψη. Η ευαισθησία στην ψευδαίσθηση έχει σαφώς ορισμένους νευρωνικούς συσχετισμούς (Bolognini, Rossetti, Casati, Mancini, & Vallar, 2011; de Haas, Kanai, Jalkanen, & Rees, 2012; Mishra, Martinez, Sejnowski, & Hillyard, 2007; Shams, Kamitani,

Thompson, & Shimojo, 2001) και θεωρείται ως ένας εύλογος δείκτης της ακεραιότητας της επεξεργασίας χρονικής πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης (Foss-Feig et al., 2010; Kwakye, Foss-Feig, Cascio, Stone, & Wallace, 2011). Αυτή η ακεραιότητα θα μπορούσε να τεθεί σε κίνδυνο σε ηλικιωμένους ενήλικες και ειδικά σε ηλικιωμένους ενήλικες που έχουν ιστορικό πτώσεων, οι οποίοι παρουσιάζουν πολύ μεγαλύτερη ευαισθησία στην ψευδαίσθηση από τους νεότερους ενήλικες σε ένα πιο εκτεταμένο χρονικό παράθυρο (Setti, Burke, Kenny, & Newell, 2011).

Το κατώφλι χρονικών διακρίσεων στην όραση και την ακοή παίζει μεγάλο ρόλο στον καθορισμό του κατά πόσο ένα άτομο θα αντιληφθεί ή όχι την ψευδαίσθηση (Stevenson, Zemtsov, & Wallace, 2012). Επί τούτου, έχει αποδειχθεί ότι η εκπαίδευση μπορεί να μειώσει αυτό το χρονικό παράθυρο ολοκλήρωσης (Powers, Hillock, & Wallace, 2009). Κατά συνέπεια, εάν ο γηρασμένος εγκέφαλος παραμείνει πλαστικός (Dinse, 2006; Dinse et al., 2006), ιδιαίτερα οι αισθητηριακές περιοχές του εγκεφάλου, θα επιτευχθεί μια βελτίωση της ικανότητας των ηλικιωμένων ενηλίκων να κάνουν διαχρονικές διακρίσεις εκπαιδύοντας τις δεξιότητές τους επί της εκδίκασης χρονικής σειράς (temporal order judgement, TOJ). Επίσης, με παρόμοια λογική, οι ηλικιωμένοι συμμετέχοντες θα είναι ευαίσθητοι στο SIFI όπως εξηγήθηκε προηγουμένως και η μείωση του αντιληπτικού ορίου τους θα σχετίζεται με μείωση της ευαισθησίας στο SIFI. Τέλος, το πλάτος του χρονικού παραθύρου της ολοκλήρωσης μετά την εκπαίδευση θα σχετίζεται με την ατομική ευαισθησία στην ψευδαίσθηση SIFI (Setti et al. 2014).

4.4.3 Σύγκριση πειραματικών αποτελεσμάτων

Η αποτελεσματική εκπαίδευση των αντιληπτικών ικανοτήτων σε ηλικιωμένους ενήλικες μπορεί ενδεχομένως να έχει αντίκτυπο σε ένα πλήθος γνωστικών λειτουργιών, αν λάβει κανείς υπόψη τη στενή σχέση μεταξύ της αποτελεσματικής αντίληψης και των γνωστικών αποτελεσμάτων σε μεγαλύτερες ηλικίες (Lindenberger & Ghisletta, 2009). Είναι σαφές από μια αυξανόμενη βιβλιογραφία ότι οι ηλικιωμένοι ενήλικες επεξεργάζονται αισθητήρια ερεθίσματα διαφορετικά από τους νεότερους τους ακόμη και όταν οι απαιτήσεις εργασίας είναι πολύ απλές (De Sanctis et al., 2008). Όταν παρουσιάζεται με εισερχόμενες εισόδους από διαφορετικές αισθητηριακές οδούς, η αντιληπτική απόδοση σε ηλικιωμένους ενήλικες συνήθως υποδηλώνει βελτιωμένες πολυαισθητηριακές αλληλεπιδράσεις (Mozolic, Hugenschmidt, Peiffer, & Laurienti, 2012), όπως φαίνεται από την υψηλότερη ευαισθησία που παρουσιάζουν οι ηλικιωμένοι στην ψευδαίσθηση SIFI από ό,τι οι νεότεροι ενήλικες (Setti et al., 2011). Αυτή η σχετική αύξηση της ευαισθησίας στη SIFI σχετίζεται με το εκτεταμένο χρονικό παράθυρο ολοκλήρωσης που απαντάται στα ηλικιωμένα

άτομα (Diederich, et al., 2008) δημιουργώντας έτσι ένα πιθανό μειονέκτημα στη χρονική διάκριση όταν τα οπτικοακουστικά SOA είναι εντονότερα (Setti et al., 2011, Fiacconi, Harvey, Sekuler, & Bennett, 2013). Η στοχευμένη εκπαίδευση σε ηλικιωμένους ενήλικες, σχεδιασμένη με τέτοιο τρόπο ώστε να βελτιώσει τις δυνατότητες διαχρονικής διάκρισης σε ακουστικά και οπτικά μέσα, εξετάστηκε πειραματικά για την επιρροή της στην ευαισθησία προς τη SIFI, και ιδιαίτερα για τυχόν μείωση της (Setti et al. 2014). Τα κύρια αποτελέσματα μπορούν να συνοψιστούν ως εξής: (1) οι ηλικιωμένοι ενήλικες διατηρούν την πλαστικότητα στις οπτικοακουστικές τους αντιληπτικές ικανότητες διάκρισης, καθώς η οπτικοακουστική εκπαίδευση διαχρονικών διακρίσεων φάνηκε να βελτιώνει αποτελεσματικά την επίδοση στην TOJ, για την πλειονότητα των ατόμων. (2) Η ευεργετική επίδραση των πιο εκλεπτυσμένων ικανοτήτων χρονικής διάκρισης σχετίζεται με μειωμένη ευαισθησία στη SIFI, υποδεικνύοντας ότι η εκπαίδευση διαχρονικών διακρίσεων έχει επιπτώσεις που μπορούν να επηρεάσουν άλλες αντιληπτικές διαδικασίες, οι οποίες δεν εκπαιδεύονται άμεσα. (3) Η επίδραση δεν οφείλεται στην απλή έκθεση στα ερεθίσματα σε πολυαισθητηριακές εργασίες, δεδομένου ότι δεν υπήρχαν αποδεικτικά στοιχεία για οποιαδήποτε αλλαγή στην ευαισθησία προς την ψευδαίσθηση για τους συμμετέχοντες που ανατέθηκαν σε εργασία ελέγχου. (4) Το μέγεθος του χρονικού παραθύρου ολοκλήρωσης, μετά το πέρας της εκπαίδευσης, προμηνύσε επακόλουθη ευαισθησία στην ψευδαίσθηση (Setti et al. 2014). Αυτά τα ευρήματα αποδεικνύουν ότι υπάρχει έντονη σχέση μεταξύ της εκπαίδευσης των ικανοτήτων διαχρονικής διάκρισης και της αποτελεσματικότερης πολυαισθητικής ολοκλήρωσης στους ηλικιωμένους ενήλικες.

4.5 Σύνοψη κεφαλαίου

4.5.1 Συμπεράσματα

Αντικείμενο μελέτης του κεφαλαίου υπήρξε η ανάλυση των μηχανισμών δράσης της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Έχοντας χαρτογραφήσει την δράση της στους εγκεφαλικούς φλοιούς στο προηγούμενο κεφάλαιο, οφείλουμε να εξακριβώσουμε τον τρόπο λειτουργίας της. Ο εγκέφαλος ακολουθεί μια ευέλικτη στρατηγική, η οποία στηρίζεται σε δύο βασικές αρχές: την σύντηξη ή την διαχώριση των αισθητήριων εισόδων. Είναι εμφανές πώς η δράση του δεν είναι ντετερμινιστική. Αντιθέτως, υιοθετώντας ένα μοντέλο που επηρεάζεται από τις ιδιαίτερες περιστάσεις των συνθηκών, επεξεργάζεται το πλήθος των διαφορετικών στρατηγικών που μπορεί να ακολουθήσει (πολυαισθητηριακών ή μονοαισθητηριακών) για την καλύτερη ερμηνεία της εκάστοτε συστάδας πληροφοριών, και, ως εκ τούτου, της λήψης βέλτιστης συμπεριφοράς. Η σημασία αυτής της παρατήρησης είναι τεράστια, καθώς δείχνει πώς ο εγκέφαλος δρα αξιοκρατικά.

Με αυτόν τον τρόπο δεν υπάρχει κίνδυνος παρεμβολών ή αποπλάνησης των αισθητηριακών αποκρίσεων από την είσοδο πολλαπλών εισόδων.

Ακόμη ένα σημαντικό στοιχείο της εγκεφαλικής δράσης υπήρξε η πλαστικότητα που παρουσιάζει στις λειτουργίες του, δίνοντας έμφαση στο καθήκον που οφείλει να διεκπεραιώσει παρά στην αισθητήρια οδό που συνήθως ελέγχει την συμπεριφορά του. Αυτή η ιδιότητα είναι ίσως η πλέον σημαντικότερη, καθώς ορίζει τον τρόπο με τον οποίο η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση μπορεί να γίνει η θεμέλια λίθος για την υποστήριξη των ατόμων με στερημένες αισθήσεις. Εστιάζοντας στην υπολογιστική ερμηνεία του προβλήματος, η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση παρέχει στον εγκέφαλο την απαραίτητη πληροφορία που χρειάζεται για να διεκπεραιώσει εργασίες, όταν η πρωταρχική αισθητήρια οδός παρεμποδίζεται.

Τέλος, πειραματικά δεδομένα από εφαρμογές της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης σε πληθυσμούς ηλικιωμένων μαρτυρούν την ουσιαστική βελτίωση της ακοής τους. Αυτές οι παρατηρήσεις μπορούν να γίνουν η βάση για οπτικοακουστικές ενισχύσεις σε αντίστοιχες πληθυσμιακές ομάδες που αντιμετωπίζουν δυσκολίες στην ομαλή ανάλυση των πληροφοριών από το καθημερινό τους περιβάλλον, βελτιώνοντας ριζικά την ποιότητα ζωής τους.

Κεφάλαιο 5: Περαιτέρω Έρευνα

5.1 Περιορισμοί παρούσας μελέτης

Η παρούσα μελέτη βασίστηκε εξ'ολοκλήρου σε διεθνή βιβλιογραφία για την άντληση πληροφοριών και πειραματικών αποτελεσμάτων. Αν και η έρευνα έγινε εις βάθος, η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση είναι μία εγκεφαλική δραστηριότητα η οποία είναι ακόμα νέα στην επιστημονική κοινότητα. Ως εκ τούτου, νέα δεδομένα και νέες μελέτες εκπονίζονται με ραγδαίους ρυθμούς, διανθίζοντας την υπάρχουσα βιβλιογραφία. Ακόμη, τα πειράματα που αναλύθηκαν είχαν μικρό πληθυσμιακό δείγμα, και κράτησαν για καθορισμένο χρονικό διάστημα. Αποτέλεσμα των παραπάνω περιορισμών είναι η οριοθετημένη χαρτογράφηση των χαρακτηριστικών της πολυαισθητηριακής εγκεφαλικής δραστηριότητας. Το πλήθος των διεργασιών που έχουν την δυνατότητα να ενισχυθούν μέσω της ολοκλήρωσης είναι άγνωστο, όπως επίσης και η δράση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης στο ζευγάρισμα διαφορετικών αισθήσεων.

Τέλος, εκτός από τις περιορισμένες πειραματικές εφαρμογές, υπάρχει ανάγκη για περαιτέρω διεύρυνση των θεωρητικών οριζόντων του χώρου της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Υπάρχουν μεγάλα ερωτήματα που μελλοντικές έρευνες θα μπορούσαν να απαντήσουν, σχηματίζοντας μια ακριβέστερη εικόνα για το φαινόμενο της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης.

5.2 Μελλοντική αναζήτηση

Υπάρχουν τομείς της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης που χρήζουν ιδιαίτερης προσοχής. Αρχικά, δεν υπάρχουν αρκετά στοιχεία που να περιγράφουν την πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση στα πρώιμα στάδια της ανθρώπινης ζωής. Αν και εξετάσαμε περιπτώσεις σε άλλα είδη, ή σε άλλα στάδια της ανθρώπινης ζωής, η εξακριβωμένη περιγραφή στη μεταγεννητική περίοδο, έως τα πρώτα παιδικά χρόνια, απουσιάζει από την επιστημονική βιβλιογραφία. Μένοντας στις ωφέλιμες επεκτάσεις στο ερευνητικό υπόβαθρο, χρήσιμες θα ήταν πληροφορίες ως προς το πλήθος των εγκεφαλικών δραστηριοτήτων που μπορούν να ενισχυθούν με κατάλληλη χρήση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης. Η βαθύτερη ανάλυση πιθανόν να φέρει στο φως νέα δεδομένα σχετικά με την αξιοκρατική επιλογή του εγκεφάλου.

Επίσης, δεν έχει γίνει ως τώρα λόγος για χημική υπόσταση του φαινομένου, και πώς εκείνο μπορεί να ενισχυθεί ή να παρατηρηθεί καλύτερα υπό το κατάλληλο πρίσμα χημικής ανάλυσης.

Στα πλαίσια των εφαρμογών, αξίζει να σημειωθεί πως τα πειραματικά δεδομένα που έχουμε στα χέρια μας προέρχονται από μελέτες με ελάχιστο έως μηδαμινό χρόνο εκπαίδευσης. Δεν γνωρίζουμε αν η περαιτέρω εξοικείωση με πολυαισθητηριακές συσκευές υποστήριξης αισθήσεων θα οδηγήσει σε βελτίωση της ενίσχυσης. Σε παρόμοιο μήκος κύματος, οι εξετάσεις στις οποίες υποβλήθηκαν οι συμμετέχοντες ήταν επιτηδευμένα απλές, για την ομαλή διεξαγωγή των πειραμάτων και την εκμείωση αποτελεσμάτων. Μελλοντικές έρευνες θα μπορούσαν να εξετάσουν το βάθος στο οποίο η πολυαισθητηριακή ολοκλήρωση μπορεί να βελτιώσει την ανθρώπινη λειτουργία και να εκτιμήσει τα όρια των εφαρμογών της.

Επιπροσθέτως, η αναγνώριση της πολυαισθητηριακής ολοκλήρωσης ως μια εξακριβωμένη εγκεφαλική δραστηριότητα δεν χρειάζεται να περιοριστεί σε εφαρμογές ανάκαμψης των στερημένων αισθητήριων οδών. Επιστημονικοί χώροι όπως η ψυχολογία και η εστίαση προσοχής θα μπορούσαν να διερευνηθούν υπό νέο φάσμα ανάλυσης. Άλλες πιθανές εφαρμογές μπορεί να περιλαμβάνουν αποκατάσταση φωνής, βελτίωση της εκτίμησης της μουσικής, καθώς και βοήθεια κατά την ομιλία στο τηλέφωνο.

Τέλος, είναι ενδιαφέρον ότι έχουν ήδη εφαρμοστεί επιτυχώς πολυαισθητηριακές προσεγγίσεις στη διδασκαλία ξένων γλωσσών, όπως π.χ. στο πλαίσιο της Πολυαισθητηριακής Διαρθρωτικής Εκπαίδευσης Γλωσσών (Multisensory Structural Language Education, MSLE), το οποίο συνδυάζει οπτικά, ακουστικά και απτικά ερεθίσματα (Schams and Seitz, 2008; Lidestam et al., 2014).

Κεφάλαιο 6: Βιβλιογραφία

Abboud S, Maidenbaum S, Dehaene S, Amedi A: A number-form area in the blind. *Nat Commun* 2015:6.

Acerbi, L., Dokka, K., Angelaki, D. E., & Ma, W. J. (2018). Bayesian comparison of explicit and implicit causal inference strategies in multisensory heading perception. *PLoS Computational Biology*, 14(7), e1006110

Acerbi, L. & Ma, W. J. (2017). Practical bayesian optimization for model fitting with Bayesian Adaptive Direct Search. *Proc. Advances in Neural Information Processing Systems 30 (NIPS '17)*, Long Beach, USA.

Action On Hearing Loss (2015a) Hearing Matters Report.

Adam, R., & Noppeney, U. (2010). Prior auditory information shapes visual category-selectivity in ventral occipitotemporal cortex. *NeuroImage*, 52(4), 1592–1602.

Agrawal, Y., Platz, E.A., & Niparko, J.K. (2008). Prevalence of hearing loss and differences by demographic characteristics among US adults: data from the National Health and Nutrition Examination Survey, 1999-2004. *Archives of Internal Medicine*, 168(14), 1522-1530.

Alais, D., & Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from near-optimal bimodal integration. *Current Biology*, 14(3), 257–262.

Alvarado, J. C., Rowland, B. A., Stanford, T. R., & Stein, B. E. (2008). A neural network model of multisensory integration also accounts for unisensory integration in superior colliculus. *Brain Research*, 1242, 13–23.

Alvarado J.C, Stanford T.R, Vaughan J.W, Stein B.E. Cortex mediates multisensory but not unisensory integration in superior colliculus. *Journal of Neuroscience*. 2007a;27:12775–86. [PMC free article: PMC6673293] [PubMed: 18032649]

Alvarado J.C, Vaughan J.W, Stanford T.R, Stein B.E. Multisensory versus unisensory integration: Contrasting modes in the superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 2007b;97:3193–205. [PubMed: 17329632]

Amedi A, Stern WM, Camprodon JA, Bermpohl F, Merabet L, Rotman S, Hemond C, Meijer P, Pascual-Leone A: Shape Conveyed by visual-to-auditory sensory substitution activates the lateral occipital complex. *Nat Neurosci* 2007, 10:687-689.

Ammirante P, Russo FA, Good A: Fels DI: feeling voices. *PLOS ONE* 2013, 8:e53585.

Angelaki, D. E., Gu, Y., & DeAngelis, G. C. (2009). Multisensory integration: Psychophysics, neurophysiology, and computation. *Current Opinion in Neurobiology*, 19(4), 452–458.

Arenas, J. and Suter, A. (2014) 'Comparison of occupational noise legislation in the Americas: An overview and analysis', *Noise and Health*, 16(72), pp. 306–319. doi: 10.4103/1463-1741.140511.

Ashburner, J. (2007). A fast diffeomorphic image registration algorithm. *NeuroImage*, 38(1), 95–113.

Astle, A. T., Li, R. W., Webb, B. S., Levi, D. M., & McGraw, P. V. (2013). A Weber-like law for perceptual learning. *Scientific Reports*, 3, 1158.

Avnstorp, M. B. et al. (2016) 'Chronic suppurative otitis media, middle ear pathology and corresponding hearing loss in a cohort of Greenlandic children.', *International journal of pediatric otorhinolaryngology*. Ireland, 83, pp. 148–153. doi: 10.1016/j.ijporl.2016.01.017.

Badre, D., & D'esposito, M. (2009). Is the rostro-caudal axis of the frontal lobe hierarchical? *Nature Reviews Neuroscience*, 10(9), 659–669.

Badre, D., & Nee, D. E. (2017). Frontal cortex and the hierarchical control of behavior. *Trends in Cognitive Sciences*, 22(2), 170–188.

Ball, K., Berch, D. B., Helmers, K. F., Jobe, J. B., Leveck, M. D., Marsiske, M., et al. (2002). Effects of cognitive training interventions with older adults: A randomized controlled trial. *Journal of the American Medical Association*, 288, 2271–2281.

Ball, K., Edwards, J. D., & Ross, L. A. (2007). The impact of speed of processing training on cognitive and everyday functions. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, 62,19–31.

Ball, K. K., Edwards, J. D., Ross, L. A., & McGwin, G., Jr. (2010). Cognitive training decreases motor vehicle collision involvement of older drivers. *Journal of the American Geriatrics Society*, 58,2107–2113.

Banks, B., Gowen, E., Munro, K., & Adank, P. (2015). Cognitive predictors of perceptual adaptation to accented speech. *Neuropsychologia*, 87, 134-143.

Barbas, H., Medalla, M., Alade, O., Suski, J., Zikopoulos, B., & Lera, P. (2005). Relationship of prefrontal connections to inhibitory systems in superior temporal areas in the rhesus monkey. *Cerebral Cortex*, 15(9), 1356–1370.

Barth D.S, Brett-Green B. Multisensory-Evoked Potentials in Rat Cortex. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 357–70.

Bavelier, D., & Davidson, R. J. (2013). Brain training: Games to do you good. *Nature*, 494, 425–426.

- Beauchamp, M. S., Argall, B. D., Bodurka, J., Duyn, J. H., & Martin, A. (2004a). Unraveling multisensory integration: patchy organization within human STS multisensory cortex. *Nature Neuroscience*, 7(11), 1190-1192.
- Beauchamp, M. S., Lee, K. E., Argall, B. D., & Martin, A. (2004b). Integration of auditory and visual information about objects in superior temporal sulcus. *Neuron*, 41(5), 809–823.
- Bernstein L.E, Edward J, Auer T, Moore J.K. Audiovisual Speech Binding: Convergence or Association. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. Handbook of multisensory processes. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 203–23.
- Bertelson, P. (1998) Starting from the ventriloquist: The perception of multimodal events. In *Advances in Psychological Science*. Vol. 2: Biological and Cognitive Aspects (Sabourin, M. and Fergus, C., eds), pp. 419–439, Psychology Press
- Bertelson, P. et al. (2000) The ventriloquist effect does not depend on the direction of deliberate visual attention. *Percept. Psychophys.* 62, 321–332
- Bhattacharya, J., Shams, L., & Shimojo, S. (2002). Sound-induced illusory flash perception: Role of gamma band responses. *Neuroreport*, 13, 1727–1730
- Billieux, B. J., Smith, B. and Nath, A. (2016) ‘Neurological Complications of Ebola Virus Infection’, *Neurotherapeutics*. *Neurotherapeutics*, 13(3), pp. 461–470. doi: 10.1007/s13311-016-0457-z
- Bishop, C. W., Miller, L. M., 2009. A multisensory cortical network for understanding speech in noise. *J. Cogn. Neurosci.* 21, 1790–1805
- Bisley, J. W., & Goldberg, M. E. (2003). Neuronal activity in the lateral intraparietal area and spatial attention. *Science*, 299(5603), 81–86.
- Bizley, J. K., Jones, G. P., & Town, S. M. (2016). Where are multisensory signals combined for perceptual decisionmaking? *Current Opinion in Neurobiology*, 40, 31–37.
- Bizley, J. K., Nodal, F. R., Bajo, V. M., Nelken, I., & King, A. J. (2007). Physiological and anatomical evidence for multisensory interactions in auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 17(9), 2172–2189.
- Bluestone, C. D. (1998) ‘Epidemiology and pathogenesis of chronic suppurative otitis media: implications for prevention and treatment.’, *International journal of pediatric otorhinolaryngology*, 42(November 1996), pp. 207–223. doi: 10.1016/S0165-5876(97)00147-X.
- Bock A, Saenz M, Bridge H, Fine I: Gross topographic organization in the corpus callosum is preserved despite abnormal visual input. *J Vis* 2014;1462. VSS August 2014.
- Bock AS, Saenz M, Tungaraza R, Boynton GM, Bridge H, Fine I: Visual callosal topography in the absence of retinal input. *Neuroimage* 2013, 81:325-334.

- Bolognini, N., Rossetti, A., Casati, C., Mancini, F., & Vallar, G. (2011). Neuromodulation of multisensory perception: A tDCS study of the sound-induced flash illusion. *Neuropsychologia*, 49,231–237.
- Bonath, B. et al. (2007) Neural Basis of the Ventriloquist Illusion. *Curr. Biol.* 17, 1697–1703
- Boorman, E. D., Behrens, T. E., Woolrich, M. W., & Rushworth, M. F. (2009). How green is the grass on the other side? Frontopolar cortex and the evidence in favor of alternative courses of action. *Neuron*, 62(5), 733–743.
- Boyle, S. C., Kayser, S. J., & Kayser, C. (2017). Neural correlates of multisensory reliability and perceptual weights emerge at early latencies during audio-visual integration. *European Journal of Neuroscience*, 46(10), 25652577.
- Brazilian Institute of Geography and Statistics, I. B. G. E. (2010) Centro de Documentação e Informação do Portador de Deficiência (CEDIPOD).
- Burnett L.R, Stein B.E, Chaponis D, Wallace M.T. Superior colliculus lesions preferentially disrupt multisensory orientation. *Neuroscience*. 2004;124:535–47. [PubMed: 14980725]
- Burnett L.R, Stein B.E, Perrault T.J Jr., Wallace M.T. Excitotoxic lesions of the superior colliculus preferentially impact multisensory neurons and multisensory integration. *Experimental Brain Research*. 2007;179:325–38. [PubMed: 17146648]
- Burr, D., & Alais, D. (2006). Combining visual and auditory information. *Progress in Brain Research*, 243–258.
- Bushara, K. O., Hanakawa, T., Immisch, I., Toma, K., Kansaku, K., Hallett, M., 2003. Neural correlates of cross-modal binding. *Nat. Neurosci.* 6, 190–195.
- Busse L, Roberts K.C, Crist R.E, Weissman D.H, Woldorff M.G. The spread of attention across modalities and space in a multisensory object. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2005;102:18751–6. [PMC free article: PMC1317940] [PubMed: 16339900]
- Butt OH, Benson NC, Datta R, Aguirre GK: The fine-scale functional correlation of striate cortex in sighted and blind people. *J Neurosci* 2013, 33:16209-16219.
- Calvert, G. A. (2001). Crossmodal processing in the human brain: Insights from functional neuroimaging studies. *Cerebral Cortex*, 11(12), 1110–1123.
- Calvert, G. A., Spence, C., & Stein, B. E. (2004). *The handbook of multisensory processes*. Boston: MIT.
- Calvert G.A, Lewis J. W. Hemodynamic Studies of Audiovisual Interactions. In: Calvert G. A, Spence C, Stein B.E, editors. *The Handbook of Multisensory Processes*. Cambridge, MA:

MIT Press; 2004b. pp. 483–502.

Cao, Y., Summerfield C., Park H., Bruno L. Giordano, Kayser C. (2018) Causal inference in the multisensory brain. Oxford University, Oxford

Cappe, C., Thut, G., Romei, V., & Murray, M. M. (2010). Auditory–visual multisensory interactions in humans: timing, topography, directionality, and sources. *Journal of Neuroscience*, 30(38), 12572–12580.

Carol, J., Tiaden, S., & Zeng, F-G.(2011). Fundamental frequency is critical to speech perception in noise in combined acoustic and electric hearing. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130, 2054.

Carriere B.N, Royal D.W, Perrault T.J, et al. Visual deprivation alters the development of cortical multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*. 2007;98:2858–67. [PubMed: 17728386]

Carroll, Y. I. et al. (2017) ‘Vital Signs: Noise-Induced Hearing Loss Among Adults — United States 20112012’, *MMWR. Morbidity and Mortality Weekly Report*, 66(5), pp. 139–144. doi: 10.15585/mmwr.mm6605e3.

Centre for Disease Control and Prevention (2017) Too Loud ! For Too Long ! Loud noises damage hearing.

Chafee, M. V. (2013). A scalar neural code for categories in parietal cortex: Representing cognitive variables as “more” or “less”. *Neuron*, 77(1), 7–9. Chandrasekaran, C. (2017). Computational principles and models of multisensory integration. *Current Opinion in Neurobiology*, 43, 25–34.

Cheffins, T. et al. (1998) ‘The impact of rubella immunisation on the incidence of rubella, congenital rubella syndrome and rubella-related terminations of pregnancy in South Australia.’, *British journal of obstetrics and gynaecology*. England, 105(9), pp. 998–1004.

Ciesla K., Wolaka T., Lorenza A., Heimlerb B., Skarzynski H. and Amedi A. (2019) Immediate improvement of speech-in-noise perception through multisensory stimulation via an auditory to tactile sensory substitution. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 37, 155–166

Conrey, B., Pisoni, D. B., 2006. Auditory–visual speech perception and synchrony detection for speech and non speech signals. *J. Acoust. Soc. Am.* 119, 4065–4073.

Collignon O, Dormal G, Albouy G, Vandewalle G, Voss P, Phillips C, Lepore F: Impact of blindness onset on the functional organization and the connectivity of the occipital cortex. *Brain* 2013, 136:2769-2783.

Collignon O, Lassonde M, Lepore F, Bastien D, Veraart C: Functional cerebral reorganization for

auditory spatial processing and auditory substitution of vision in early blind subjects. *Cereb Cortex* 2007, 17:457-465.

Collignon O, Vandewalle G, Voss P, Albouy G, Charbonneau G, Lassonde M, Lepore F: Functional specialization for auditory-spatial processing in the occipital cortex of congenitally blind humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2011, 108:4435-4440.

Collins, A., & Koechlin, E. (2012). Reasoning, learning, and creativity: Frontal lobe function and human decisionmaking. *PLoS Biology*, 10(3), e1001293.

Colonus, H., & Diederich, A. (2004). Multisensory interaction in saccadic reaction time: A time-window-of-integration model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16,1000–1009. Colonius, H., & Diederich, A. (2011). Computing an optimal time window of audiovisual integration in focused attention tasks: Illustrated by studies on effect of age and prior knowledge. *Experimental Brain Research*, 212,327–337.

Connor, S. (2000) *Dumbstruck: A cultural history of Ventriloquism*, Oxford University Press

Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3,201–215.

Corneil B.D, Munoz D.P. The influence of auditory and visual distractors on human orienting gaze shifts. *Journal of Neuroscience*. 1996;16:8193–207. [PMC free article: PMC6579210] [PubMed: 8987844]

Cox, D. R. & Snell, E. J. (1989). *The analysis of binary data* (2nd Ed.). London, UK: Chapman & Hall.

Cunningham, L. L. and Tucci, D. L. (2017) ‘Hearing Loss in Adults’, *New England Journal of Medicine*, 377(25), pp. 2465–2473. doi: 10.1056/NEJMr1616601.

Dahl, C. D., Logothetis, N. K., & Kayser, C. (2009). Spatial organization of multisensory responses in temporal association cortex. *Journal of Neuroscience*, 29(38), 11924–11932.

Damoiseaux JS, Greicius MD: Greater than the sum of its parts:a review of studies combining structural connectivity and resting-state functional connectivity. *Brain Struct Funct* 2009, 213:525-533.

Davis, A., McMahon, C. M., Pichora-Fuller, K. M., Russ, S., Lin, F., Olusanya, B. O., Chadha, S., & Tremblay, K.L. (2016). Aging and Hearing Health: The Life-course Approach. *Gerontologist*, 56(2), S256-67.

de Haas, B., Kanai, R., Jalkanen, L., & Rees, G. (2012). Grey matter volume in early human visual cortex predicts proneness to the sound-induced flash illusion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 4955–4961.

- deJong, R. et al. (2010) Dynamic crossmodal links revealed by steady state responses in auditory-visual divided attention. *Int. J. Psychophysiol.* 75, 3–15
- de Sanctis, P., Katz, R., Wylie, G. R., Sehatpour, P., Alexopoulos, G. S., & Foxe, J. J. (2008). Enhanced and lateralized visual sensory processing in the ventral stream may be a feature of normal aging. *Neurobiology of Aging*, 29,1576–1586.
- DeAntonio, R. et al. (2016) ‘Epidemiology of otitis media in children from developing countries: A systematic review’, *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*. Elsevier Ireland Ltd, 85, pp. 65–74. doi: 10.1016/j.ijporl.2016.03.032.
- DeGelder B, Vroomen J, Pourtois G. Multisensory Perception of Emotion, Its Time Course, and Its Neural Basis. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 581–96.
- DeLoss, D. J., Pierce, R. S., & Andersen, G. J. (2013). Multisensory Integration, aging, and the sound-induced flash illusion. *Psychology and Aging*, 28(3), 802–812.
- Desimone, R. and Duncan, J. (1995) Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu. Rev. Neurosci.* 18, 193–222
- Diederich, A., Colonius, H., & Schomburg, A. (2008). Assessing age-related multisensory enhancement with the time-window-of-integration model. *Neuropsychologia*, 46, 2556–2562.
- Dinse, H. R. (2006). Cortical reorganization in the aging brain. In: A. R. Moller (Ed.), *Progress in Brain Research* (pp. 57–80). Amsterdam: Elsevier.
- Dinse, H. R., Kleibel, N., Kalisch, T., Ragert, P., Wilimzig, C., & Tegenthoff, M. (2006). Tactile coactivation resets age-related decline of human tactile discrimination. *Annals of Neurology*, 60,88–94.
- Dollard, S. C., Grosse, S. D. and Ross, D. S. (2007) ‘New estimates of the prevalence of neurological and sensory sequelae and mortality associated with congenital cytomegalovirus infection’, *Reviews in Medical Virology*. John Wiley & Sons, Ltd., 17(5), pp. 355–363.
- Donoso, M., Collins, A. G., & Koechlin, E. (2014). Foundations of human reasoning in the prefrontal cortex. *Science*, 344(6191), 1481–1486.
- Driver, J., & Noesselt, T. (2008). Multisensory interplay reveals crossmodal influences on ‘sensory-specific’ brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron*, 57(1), 11–23.
- Dumre, S. P. et al. (2018) ‘Changing trend of measles and rubella in Nepal: Is it time to introduce rubella immunization?’, *International Journal of Infectious Diseases*. Elsevier, 14, p. e275.
- Edwards, J. D., Wadley, V. G., Vance, D. E., Wood, K., Roenker, D. L., & Ball, K. K. (2005). The

impact of speed of processing training on cognitive and everyday performance. *Aging & Mental Health*, 9, 262–271.

Edwards, J. D., Ruva, C. L., O'Brien, J. L., Haley, C. B., & Lister, J. J. (2013). An examination of mediators of the transfer of cognitive speed of processing training to everyday functional performance. *Psychology and Aging*, 28(2), 314–321.

Edwards S.B, Ginsburgh C.L, Henkel C.K, Stein B.E. Sources of subcortical projections to the superior colliculus in the cat. *Journal of Comparative Neurology*. 1979;184:309–29. [PubMed: 762286]

Efron, B., & Tibshirani, R. J. (1994). *An introduction to the bootstrap*. CRC press.

Eger E, Sterzer P, Russ MO, Giraud A-L, Kleinschmidt A: A supramodal number representation in human intraparietal cortex. *Neuron* 2003, 37:719-726.

Eimer, M. and Driver, J. (2001) Crossmodal links in endogenous and exogenous spatial attention: Evidence from event-related brain potential studies. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 25, 497–511

Eimer, M. and Schoger, E. (1998) Effects of intermodal attention and cross-modal attention in spatial attention. *Psychophysiology* 35, 313327

Eimer, M. et al. (2001) Cross-modal links in endogenous spatial attention are mediated by common external locations: Evidence from event-related brain potentials. *Exp. Brain Res.* 139, 398411

Erb, J., Molly, H., Eisner, F., & Obleser, J. (2013). The Brain Dynamics of Rapid Perceptual Adaptation to Adverse Listening Conditions. *Journal of Neuroscience*, 33(26), 10688-10697.

Ernst, M. O., & Banks, M. S. (2002). Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion. *Nature*, 415(6870), 429–433.

Ernst, M. O., & Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in Cognitive Sciences*, 8(4), 162–169.

Exeter, D. J. et al. (2015) 'The projected burden of hearing loss in New Zealand (2011-2061) and the implications for the hearing health workforce', *New Zealand Medical Journal*, 128(1419), pp. 12–21.

Fiacconi, C. M., Harvey, E. C., Sekuler, A. B., & Bennett, P. J. (2013). The influence of aging on audiovisual temporal order judgment. *Experimental Aging Research*, 39, 179–193.

Ford, A.H., Hankey, G.J., Yeap, B.B., Golledge, J., Flicker, L., & Almeida, O.P. (2018). Hearing loss and the risk of dementia in later life. *Maturitas*, 112, 1-11.

Fort A, Giard M.-H. Multiple Electrophysiological Mechanisms of Audiovisual Integration in Human Perception. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 503–13.

Fortnum, H. and Davis, A. (1993) 'Hearing impairment in children after bacterial meningitis: incidence and resource implications.', *British journal of audiology*. England, 27(1), pp. 43–52.

Fortunato, S., Forli, F., Guglielmi, V., De Corso, E., Paludetti, G., Berrettini, S., & Fetoni, A. R. (2016). A review of new insights on the association between hearing loss and cognitive decline in ageing. *Acta Otorhinolaryngologica Italica*, 36(3), 155-66.

Foss-Feig, J., Kwakye, L., Cascio, C., Burnette, C., Kadivar, H., Stone, W., et al. (2010). An extended multisensory temporal binding window in autism spectrum disorders. *Experimental Brain Research*, 203, 381–389.

Fowler, K. B. et al. (1997) 'Progressive and fluctuating sensorineural hearing loss in children with asymptomatic congenital cytomegalovirus infection', *The Journal of Pediatrics*, 130(4), pp. 624–630.

Fox MD, Raichle ME: Spontaneous fluctuations in brain activity observed with functional magnetic resonance imaging. *Nat Rev Neurosci* 2007, 8:700-711.

Foxe, J. J., Morocz, I. A., Murray, M. M., Higgins, B. A., Javitt, D. C., & Schroeder, C. E. (2000). Multisensory auditory–somatosensory interactions in early cortical processing revealed by high-density electrical mapping. *Cognitive Brain Research*, 10(1–2), 77–83.

Frens M.A, Van Opstal A.J. A quantitative study of auditory-evoked saccadic eye movements in two dimensions. *Experimental Brain Research*. 1995a;107:103–17. [PubMed: 8751068]

Frens M.A, Van Opstal A.J, Van der Willigen R.F. Spatial and temporal factors determine auditory-visual interactions in human saccadic eye movements. *Perception & Psychophysics*. 1995b;57:802–16. [PubMed: 7651805]

Fuentes-Santamaria V, Alvarado J.C, Stein B.E, McHaffie J.G. Cortex contacts both output neurons and nitrergic interneurons in the superior colliculus: Direct and indirect routes for multisensory integration. *Cerebral Cortex*. 2008;18:1640–52. [PMC free article: PMC2853375] [PubMed: 18003596]

Ganguli, S., Bisley, J. W., Roitman, J. D., Shadlen, M. N., Goldberg, M. E., & Miller, K. D. (2008). Onedimensional dynamics of attention and decision making in LIP. *Neuron*, 58(1), 15–25.

Gao, Z. et al. (2013) 'Models of strategies for control of rubella and congenital rubella syndrome-A 40 year experience from Australia', *Vaccine*. Elsevier Ltd, 31(4), pp. 691–697. doi: 10.1016/j.vaccine.2012.11.043.

Gau, R., & Noppeney, U. (2016). How prior expectations shape multisensory perception. *NeuroImage*, 124, 876886.

Gaylor JM, Raman G, Chung M, Lee J, Rao M, Lau J, Poe DS: Cochlear implantation in adults: a systematic review and meta-analysis. *JAMA Otolaryngol — Head Neck Surg* 2013,139:265-272.

Ghazanfar A.A, Schroeder C.E. Is neocortex essentially multisensory? *Trends in Cognitive Sciences*. 2006;10:278–285. [PubMed: 16713325]

Ghazanfar A.A, Maier J.X, Hoffman K.L, Logothetis N.K. Multisensory integration of dynamic faces and voices in rhesus monkey auditory cortex. *Journal of Neuroscience*. 2005;25:5004–12. [PMC free article: PMC6724848] [PubMed: 15901781]

Giard, M.H. and Peronnet, F. (1999) Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: A behavioral and electrophysiological study. *J. Cogn. Neurosci.* 11, 473–490

Gingras G, Rowland B.A, Stein B.E. The differing impact of multisensory and unisensory integration on behavior. *Journal of Neuroscience*. 2009;29:4897–902. [PMC free article: PMC2678542] [PubMed: 19369558]

Glantz, B. G. (2016) ‘Zika and Hearing Loss ’, (December), pp. 22–24.

Global Burden of Disease Study 2013 Collaborators (2015) ‘Global, regional, and national incidence, prevalence, and years lived with disability for 301 acute and chronic diseases and injuries in 188 countries, 1990–2013: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2013’, *The Lancet*, 386(9995), pp. 743–800. doi: doi.org/10.1016/S0140-6736(15)60692-4.

Gondan M, Niederhaus B, Rosler F, Roder B. Multisensory processing in the redundant-target effect: A behavioral and event-related potential study. *Perception & Psychophysics*. 2005;67:713–26. [PubMed: 16134464]

Good A, Reed MJ, Russo FA: Compensatory plasticity in the deaf brain: effects on perception of music. *Brain Sci* 2014,4:560-574.

Gori M, Del Viva M, Sandini G, Burr D.C. Young children do not integrate visual and haptic form information. *Current Biology*. 2008;18:694–8. [PubMed: 18450446]

Grando et al. (2015) ‘Impact of 10-valent pneumococcal conjugate vaccine on pneumococcal meningitis in children up to two years of age in Brazil’, *Cadernos de saúde pública*, 31(2), pp. 276–284

Grant A.C, Thiagarajah M.C, Sathian K. Tactile perception in blind Braille readers: A psychophysical study of acuity and hyperacuity using gratings and dot patterns. *Perception & Psychophysics*. 2000;62:301–12. [PubMed: 10723209]

Grantyn A, Grantyn R. Axonal patterns and sites of termination of cat superior colliculus

neurons projecting in the tecto-bulbo-spinal tract. *Experimental Brain Research*. 1982;46:243–56. [PubMed: 7095033]

Green, C. S., & Bavelier, D. (2008). Exercising your brain: A review of human brain plasticity and training-induced learning. *Psychology and Aging*, 23, 692–701.

Greenwood, P. M., & Parasuraman, R. (2010). Neuronal and cognitive plasticity: A neurocognitive framework for ameliorating cognitive aging. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 2.

Grent-'t-Jong, T. and Woldorff, M.G. (2007) Timing and sequence of brain activity in top-down control of visual-spatial attention. *PLoS Biol.* 5, 0114–0126

Groh J.M, Sparks D.L. Saccades to somatosensory targets: II. Motor convergence in primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 1996a;75:428–38. [PubMed: 8822568]

Groh J.M, Sparks D.L. Saccades to somatosensory targets: III. Eye-position-dependent somatosensory activity in primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 1996b;75:439–53. [PubMed: 8822569]

Guitton D, Munoz D.P. Control of orienting gaze shifts by the tectoreticulospinal system in the head-free cat: I. Identification, localization, and effects of behavior on sensory responses. *Journal of Neurophysiology*. 1991;66:1605–23. [PubMed: 1765797]

Gurgel, R. K., Ward, P. D., Schwartz, S., Norton, M. C., Foster, N. L., & Tschanz, J. T. (2014). Relationship of hearing loss and dementia: a prospective, population-based study. *Otology & Neurotology*, 35(5), 775.

Gutfreund Y, Knudsen E.I. Visual Instruction of the Auditory Space Map in the Midbrain. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 613–24.

Hackett T. A. and Schroeder C. E. (2009) Multisensory integration in auditory and auditory-related areas of cortex. *Hear Res*. 2009 December ; 258(1-2): 72–79. doi:10.1016/j.heares.2009.06.018.

Hannagan T, Amedi A, Cohen L, Dehaene-Lambertz G, Dehaene S: Origins of the specialization for letters and numbers in ventral occipitotemporal cortex. *Trends Cognit Sci* 2015.

Harris L.R. The superior colliculus and movements of the head and eyes in cats. *Journal of Physiology*. 1980;300:367–91. [PMC free article: PMC1279360] [PubMed: 6770082]

Hartley, D., Rochtchina, E., Newall, P., Golding, M., & Mitchell, P. (2010). Use of hearing aids and assistive listening devices in an older Australian population. *Journal of the American Academy of Audiology*, 21, 642–653.

Hassanzadeh S: Outcomes of cochlear implantation in deaf children of deaf parents: comparative study. *J Laryngol Otol* 2012, 126:989.

Hasson U, Levy I, Behrmann M, Hendler T, Malach R: Eccentricity Bias as an organizing principle for human high-order object areas. *Neuron* 2002, 34:479-490.

He C, Peelen MV, Han Z, Lin N, Caramazza A, Bi Y: Selectivity for large non manipulable objects in scene-selective visual cortex does not require visual experience. *Neuroimage* 2013, 79:1-9.

Heimler B., Striem-Amit E. and Amedi A. Origins of task-specific sensory-independent organization in the visual and auditory brain: neuroscience evidence, open questions and clinical implications. *Current Opinion in Neurobiology* 2015, 35:169–177

Heimler B, Weisz N, Collignon O: Revisiting the adaptive and maladaptive effects of crossmodal plasticity. *Neuroscience* 2014.

Hein, G., Doehrmann, O., Müller, N. G., Kaiser, J., Muckli, L., & Naumer, M. J. (2007). Object familiarity and semantic congruency modulate responses in cortical audiovisual integration areas. *Journal of Neuroscience*, 27(30), 7881–7887.

Helbig, H. B., Ernst, M. O., Ricciardi, E., Pietrini, P., Thielscher, A., Mayer, K. M., ... & Noppeney, U. (2012). The neural mechanisms of reliability weighted integration of shape information from vision and touch. *NeuroImage*, 60(2), 1063–1072.

Hickson, L., Meyer, C., Lovelock, K., Lampert, M., & Khan, A. (2014). Factors associated with success with hearing aids in older adults. *International Journal of Audiology*, 53 (1), S1827.

Hillyard, S.A. et al. (1984) Event-related brain potentials and selective attention to different modalities. In *Cortical Integration* (Reinoso-Suarez, F. and Aimone-Marsan, F., eds), pp. 395–413, Raven Press

Hillyard, S.A. et al. (1998) Sensory gain control (amplification) as a mechanism of selective attention: Electrophysiological and neuroimaging evidence. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 353, 1257–1270

Hoffman, H. J. et al. (2010a) ‘Americans hear as well or better today compared with 40 years ago: hearing threshold levels in the unscreened adult population of the United States, 1959-1962 and 1999-2004.’, *Ear and hearing*. United States, 31(6), pp. 725–734. doi: 10.1097/AUD.0b013e3181e9770e.

Holmes, N.P. (2007). The law of inverse effectiveness in neurons and behaviour: multisensory integration versus normal variability. *Neuropsychologia*, 45(14), 3340-3345.

Huerta M.F, Harting J.K. The mammalian superior colliculus: Studies of its morphology and connections. In: Vanegas H, editor. *Comparative neurology of the optic tectum*. New York: Plenum Publishing Corporation; 1984. pp. 687–773.

Hugenschmidt, C. E., Mozolic, J., & Laurienti, P. J. (2009). Suppression of multisensory

integration by modality-specific attention in aging. *Neuroreport*, 20, 349–353.

Hugenschmidt, C. E., Peiffer, A. M., McCoy, T., Hayasaka, S., & Laurienti, P. J. (2009). Preservation of crossmodal selective attention in healthy aging. *Experimental Brain Research*, 198, 273–285.

Hughes H.C, Reuter-Lorenz P.A, Nozawa G, Fendrich R. Visual–auditory interactions in sensorimotor processing: Saccades versus manual responses. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*. 1994;20:131–53. [PubMed: 8133219]

Humes, L. E., Busey, T. A., Craig, J. C., & Kewley-Port, D. (2009). The effects of age on sensory thresholds and temporal gap detection in hearing, vision, and touch. *Attention, Perception & Psychophysics*, 71, 860–871.

Huyck, J.J., Johnsrude, I.S. (2012). Rapid perceptual learning of noise-vocoded speech requires attention. *Journal of the Acoustical Society of America–Express Letters*, 131, EL23642.

Imam, L., Hannan, S.A. (2017). Noise-induced hearing loss: a modern epidemic? *British Journal of Hospital Medicine (London)*, 78(5), 286-290.

Isaiah A, Vongpaisal T, King AJ, Hartley DE: Multisensory training improves auditory spatial processing following bilateral cochlear implantation. *J Neurosci* 2014, 34:11119-11130.

Jay M.F, Sparks D.L. Auditory receptive fields in primate superior colliculus shift with changes in eye position. *Nature*. 1984;309:345–7. [PubMed: 6727988]

Jay M.F, Sparks D.L. Sensorimotor integration in the primate superior colliculus: I. Motor convergence. *Journal of Neurophysiology*. 1987a;57:22–34. [PubMed: 3559673]

Jay M.F, Sparks D.L. Sensorimotor integration in the primate superior colliculus: II. Coordinates of auditory signals. *Journal of Neurophysiology*. 1987b;57:35–55. [PubMed: 3559680]

Jh, V. et al. (2012) ‘Interventions to prevent occupational noise-induced hearing loss (Review) SUMMARY OF FINDINGS FOR THE MAIN COMPARISON’, (10). doi: 10.1002/14651858.CD006396.

Jiang W, Stein B.E. Cortex controls multisensory depression in superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 2003;90:2123–35. [PubMed: 14534263]

Jiang W, Wallace M.T, Jiang H, Vaughan J.W, Stein B.E. Two cortical areas mediate multisensory integration in superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*. 2001;85:506–22. [PubMed: 11160489]

Jiang W, Jiang H, Stein B.E. Two corticotectal areas facilitate multisensory orientation behavior. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2002;14:1240–55. [PubMed: 12495529]

Jiang H, Stein B.E, McHaffie J.G. Opposing basal ganglia processes shape midbrain visuomotor activity bilaterally. *Nature*. 2003;423:982–6. [PubMed: 12827201]

Jiang W, Jiang H, Rowland B.A, Stein B.E. Multisensory orientation behavior is disrupted by neonatal cortical ablation. *Journal of Neurophysiology*. 2007;97:557–62. [PubMed: 16971678]

Jiang W, Jiang H, Stein B.E. Neonatal cortical ablation disrupts multisensory development in superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 2006;95:1380–96. [PMC free article: PMC1538963] [PubMed: 16267111]

Johnson MH: Interactive specialization: a domain-general framework for human functional brain development? *Dev Cognit Neurosci* 2011, 1:7-21.

Jones, E. G., & Powell, T. P. S. (1970). An anatomical study of converging sensory pathways within the cerebral cortex of the monkey. *Brain*, 93(4), 793–820.

Kadunce D.C, Vaughan J.W, Wallace M.T, Stein B.E. The influence of visual and auditory receptive field organization on multisensory integration in the superior colliculus. *Experimental Brain Research*. 2001;139:303–10. [PubMed: 11545469]

Kamke, M. R., Vieth, H. E., Cottrell, D., & Mattingley, J. B. (2012). Parietal disruption alters audiovisual binding in the sound-induced flash illusion. *NeuroImage*, 62 (3), 1334–1341.

Kao C.Q, Stein B.E, Coulter D.A. Postnatal development of excitatory synaptic function in deep layers of SC. *Society of Neuroscience Abstracts*. 1994

Kayser, S. J., & Kayser, C. (2018). Trial by trial dependencies in multisensory perception and their correlates in dynamic brain activity. *Scientific Reports*, 8(1), 37–42.

Kayser, C., & Logothetis, N. K. (2007). Do early sensory cortices integrate cross-modal information? *Brain Structure and Function*, 212(2), 121–132.

Kayser, C., & Shams, L. (2015). Multisensory causal inference in the brain. *PLoS Biology*, 13(2), e1002075.

Khayat, P.S. et al. (2004) Visual information transfer across eye movements in the monkey. *Vision Res*. 44, 2901–2917

King A.J, Doubell T.P, Skaliora I. Epigenetic factors that align visual and auditory maps in the ferret midbrain. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 599–612.

King A.J, Palmer A.R. Integration of visual and auditory information in bimodal neurones in the guinea-pig superior colliculus. *Experimental Brain Research*. 1985;60:492–500. [PubMed: 4076371]

- King A.J, Schnupp J.W, Carlile S, Smith A.L, Thompson I.D. The development of topographically-aligned maps of visual and auditory space in the superior colliculus. *Progress in Brain Research*. 1996;112:335–50. [PubMed: 8979840]
- Klein, M. et al. (2003) ‘Meningitis-associated hearing loss: protection by adjunctive antioxidant therapy.’, *Annals of neurology*. United States, 54(4), pp. 451–458. doi: 10.1002/ana.10684.
- Klemen, J. et al. (2009) Perceptual load interacts with stimulus processing across sensory modalities. *Eur. J. Neurosci*. 29, 2426–2434
- Koechlin, E., & Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends in Cognitive Sciences*, 11(6), 229–235.
- Körding, K. P., Beierholm, U., Ma, W. J., Quartz, S., Tenenbaum, J. B., & Shams, L. (2007). Causal inference in multisensory perception. *PLoS One*, 2(9), e943.
- Kraft, E. (2012). Cognitive function, physical activity, and aging: Possible biological links and implications for multimodal interventions. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 19, 248–263.
- Kral A: Auditory critical periods: a review from system’s perspective. *Neuroscience* 2013, 247:117-133.
- Kramer, A. F., & Willis, S. L. (2002). Enhancing the cognitive vitality of older adults. *Current Directions in Psychological Science*, 11,173–177.
- Krueger,M., Schulte, M., Zokoll, M.A, Wagener, K.C., Meis, M., Brand, T., & Holube, I. (2017). Relation Between Listening Effort and Speech Intelligibility in Noise. *American Journal of Audiology*, 26(3S), 378-392.
- Kwakyie, L. D., Foss-Feig, J. H., Cascio, C. J., Stone, W. L., & Wallace, M. T. (2011). Altered auditory and multisensory temporal processing in autism spectrum disorders. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, 4.
- Lakatos, P., Chen, C. M., O’Connell, M. N., Mills, A., & Schroeder, C. E. (2007). Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron*, 53(2), 279–292.
- Larson M.A, Stein B.E. The use of tactile and olfactory cues in neonatal orientation and localization of the nipple. *Developmental Psychobiology*. 1984;17:423–36. [PubMed: 6745502]
- Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Maldjian, J. A., & Wallace, M. T. (2006). Enhanced multisensory integration in older adults. *Neurobiology of Aging*, 27,1155–1163
- Laurienti, P.J. et al. (2005) On the use of superadditivity as a metric for characterizing multisensory integration in functional neuroimaging studies. *Exp. Brain Res*. 166, 289–297

- Laurienti P.J, Burdette J.H, Wallace M.T, et al. Deactivation of sensory-specific cortex by cross-modal stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2002;14:420–9. [PubMed: 11970801]
- Lee, H., & Noppeney, U. (2014). Temporal prediction errors in visual and auditory cortices. *Current Biology*, 24(8), R309–R310.
- Leo F, Bolognini N, Passamonti C, Stein B.E, Ladavas E. Cross-modal localization in hemianopia: New insights on multisensory integration. *Brain*. 2008;131:855–65. [PubMed: 18263626]
- Lévêque, M. et al. (2007) ‘Universal newborn hearing screening: A 27-month experience in the French region of Champagne-Ardenne’, *Acta Paediatrica, International Journal of Paediatrics*, 96(8), pp. 1150-1154. doi: 10.1111/j.1651-2227.2007.00371.x.
- Lewis, R., & Noppeney, U. (2010). Audiovisual synchrony improves motion discrimination via enhanced connectivity between early visual and auditory areas. *Journal of Neuroscience*, 30(37), 12329–12339.
- Lidestam, B., Moradi, S., Petterson, R., & Ricklefs, T. (2014). Audiovisual training is better than auditory-only training for auditory only speech-in-noise identification. *Journal of the Acoustical Society of America*, 136, EL142–EL147.
- Lie, A. et al. (2016) ‘Occupational noise exposure and hearing: a systematic review’, *International Archives of Occupational and Environmental Health*. Springer Berlin Heidelberg, 89(3), pp. 351–372. doi: 10.1007/s00420-015-1083-5.
- Lin, F. R., Niparko, J. K. and Ferrucci, L. (2011) ‘Hearing Loss Prevalence in the United States’, *Archives of internal medicine*, 171(20), pp. 1851–1852. doi: 10.1001/archinternmed.2011.506.
- Lindenberger, U., & Ghisletta, P. (2009). Cognitive and sensory declines in old age: Gauging the evidence for a common cause. *Psychology and Aging*, 24,1–16.
- Liotti M, Ryder K, Woldorff M.G. Auditory attention in the congenitally blind: Where, when and what gets reorganized? *Neuroreport*. 1998;9:1007–12. [PubMed: 9601658]
- Lippert M, Logothetis N.K, Kayser C. Improvement of visual contrast detection by a simultaneous sound. *Brain Research*. 2007;1173:102–9. [PubMed: 17765208]
- Livingston, G., Sommerlad, A., Orgeta, V., Costafreda, S.G., Huntley, J., & Ames, D. (2017). Dementia prevention, intervention, and care. *The Lancet*, 390(10113), 2673-2734.
- Lomber SG, Meredith MA, Kral A: Cross-modal plasticity in specific auditory cortices underlies visual compensations in the deaf. *Nat Neurosci* 2010, 13:1421-1427.
- Loughrey, D.G., Kelly, M.E., Kelley, G.A, Brennan, S., & Lawlor, B.A. (2018). Association of

Age-Related Hearing Loss With Cognitive Function, Cognitive Impairment, and Dementia: A Systematic Review and Meta-analysis. *JAMA Otolaryngology -Head and Neck Surgery*, 144(2), 115-126.

Lovelace C.T, Stein B.E, Wallace M.T. An irrelevant light enhances auditory detection in humans: A psychophysical analysis of multisensory integration in stimulus detection. *Cognitive Brain Research*. 2003;17:447–453. [PubMed: 12880914]

Luyckx, F., Nili, H., Spitzer, B., & Summerfield, C. (2018). Neural structure mapping in human probabilistic reward learning. *BioRxiv*, 366757. doi: <https://doi.org/10.1101/366757>

Lyness CR, Woll B, Campbell R, Cardin V: How does visual language affect crossmodal plasticity and cochlear implant success? *Neurosci Biobehav Rev* 2013.

Ma, W. J., Beck, J. M., Latham, P. E., & Pouget, A. (2006). Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nature Neuroscience*, 9(11), 1432–1438.

Ma, W. J., & Pouget, A. (2008). Linking neurons to behavior in multisensory perception: A computational review. *Brain Research*, 1242, 4–12.

Macaluso, E., & Driver, J. (2005). Multisensory spatial interactions: A window onto functional integration in the human brain. *Trends in Neurosciences*, 28(5), 264–271.

Macaluso, E., George, N., Dolan, R., Spence, C., Driver, J., 2004. Spatial and temporal factors during processing of audiovisual speech: a PET study. *Neuroimage* 21, 725–732.

Macaluso E, Driver J. Functional imaging evidence for multisensory spatial representations and cross-modal attentional interactions in the human brain. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 529–48.

Mackenzie, I. and Smith, A. (2009) ‘Deafness — the neglected and hidden disability’, *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 103(7), pp. 565–571. doi: 10.1179/000349809X12459740922372.

MacSweeney M, Woll B, Campbell R, McGuire PK, David AS, Williams SC, Suckling J, Calvert GA, Brammer MJ: Neural Systems underlying British sign language and audio-visual English processing in native users. *Brain* 2002, 125:1583-1593.

Magnotti, J. F., & Beauchamp, M. S. (2017). A causal inference model explains perception of the McGurk effect and other incongruent audiovisual speech. *PLoS Computational Biology*, 13(2), e1005229.

Mahboubi, H. et al. (2013) ‘The prevalence and characteristics of tinnitus in the youth population of the United States.’, *The Laryngoscope*. United States, 123(8), pp. 2001–2008. doi:

10.1002/lary.24015.

Mahncke, H. W., Connor, B. B., Appelman, J., Ahsanuddin, O. N., Hardy, J. L., Wood, R. A., et al. (2006). Memory enhancement in healthy older adults using a brain plasticity-based training programme: A randomized, controlled study. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 12523–12528.

Mahon BZ, Caramazza A: What drives the organization of object knowledge in the brain? *Trends Cogn Sci* 2011, 15:97-103.

Maier, J. X., DiLuca, M., & Noppeney, U. (2011). Audiovisual asynchrony detection in human speech. *Journal of Experimental Psychology Human Perception Perform*, 37, 245–256.

Maki-Torkko, E.M., Vestergren, S., Harder, H., & Lyxell, B. (2015). From isolation and dependence to autonomy -expectations before and experiences after cochlear implantation in adult cochlear implant users and their significant others. *Disability and Rehabilitation*, 37(6), 541-547.

Marks L.E. Cross-modal interactions in speeded classification. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 85–106.

Massaro D.W. From multisensory integration to talking heads and language learning. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 153–76

McCormack, A. and Fortnum H. (2013). Why do people fitted with hearing aids not wear them? *International Journal of Audiology*, 52(5), 360–368.

McDonald, J.J. et al. (2001) Multisensory integration and crossmodal attention effects in the human brain. *Science* 292, 1791

McDonald, J.J. et al. (2003) Neural substrates of perceptual enhancement by cross-modal spatial attention. *J. Cogn. Neurosci.* 15, 10–19

McGurk, H. and MacDonald, J. (1976) Hearing lips and seeing voices. *Nature* 264, 746–748

Meredith, M. A., 2002. On the neuronal basis for multisensory convergence : a brief overview. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 14, 31–40.

McIntyre, P. B. et al. (2012) ‘Effect of vaccines on bacterial meningitis worldwide’, *The Lancet*, 380(9854), pp. 1703–1711. doi: 10.1016/S0140-6736(12)61187-8.

McKeage, M. J. (1995) ‘Comparative adverse effect profiles of platinum drugs.’, *Drug safety. New Zealand*, 13(4), pp. 228–244.

Meredith, M. A. , Nemitz, J. W. , Stein, B. E. , 1987. Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *J. Neurosci.* 7, 3215–3229.

- Meredith M.A, Stein B.E. Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science*. 1983;221:389–91. [PubMed: 6867718]
- Meredith M.A, Stein B.E. Spatial factors determine the activity of multisensory neurons in cat superior colliculus. *Brain Research*. 1986a;365:350–4. [PubMed: 3947999]
- Meredith M.A, Stein B.E. Visual, auditory, and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*. 1986b;56:640–62. [PubMed: 3537225]
- Meredith M.A, Stein B.E. The visuotopic component of the multisensory map in the deep laminae of the cat superior colliculus. *Journal of Neuroscience*. 1990;10:3727–42. [PMC free article: PMC6570087] [PubMed: 2230957]
- Meredith M.A, Stein B.E. Spatial determinants of multisensory integration in cat superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiology*. 1996;75:1843–57. [PubMed: 8734584]
- Meredith M.A, Clemo H.R, Stein B.E. Somatotopic component of the multisensory map in the deep laminae of the cat superior colliculus. *Journal of Comparative Neurology*. 1991;312:353–70. [PubMed: 1748738]
- Meredith M.A, Wallace M.T, Stein B.E. Visual, auditory and somatosensory convergence in output neurons of the cat superior colliculus: Multisensory properties of the tecto-reticulospinal projection. *Experimental Brain Research*. 1992;88:181–6. [PubMed: 1541354]
- Middlebrooks J.C, Knudsen E.I. A neural code for auditory space in the cat's superior colliculus. *Journal of Neuroscience*. 1984;4:2621–34. [PMC free article: PMC6564713] [PubMed: 6491727]
- Miller J. Divided attention: Evidence for coactivation with redundant signals. *Cognitive Psychology*. 1982;14:247–79. [PubMed: 7083803]
- Miller, L. M., D'Esposito, M., 2005. Perceptual fusion and stimulus coincidence in the cross-modal integration of speech. *J. Neurosci*. 25, 5884–5893.
- Mishra, J., & Gazzaley, A. (2013). Preserved discrimination performance and neural processing during crossmodal attention in aging. *PLoS One*, 8, e81894.
- Mishra, J., Martinez, A., Sejnowski, T. J., & Hillyard, S. A. (2007). Early cross-modal interactions in auditory and visual cortex underlie a sound-induced visual illusion. *Journal of Neuroscience*, 27,4120–4131.
- Monasta, L. et al. (2012) 'Burden of disease caused by otitis media: Systematic review and global estimates', *PLoS ONE*, 7(4). doi: 10.1371/journal.pone.0036226.
- Moon,J. and Hong, S.H. (2014). What Is Temporal Fine Structure and Why Is It Important? *Korean*

Journal of Audiology, 18(1), 1-7.

Moore, B. (2008). The Role of Temporal Fine Structure Processing in Pitch Perception, Masking, and Speech Perception for Normal-Hearing and Hearing-Impaired People. *Journal of the Association of Research in Otolaryngology*, 9, 399–406.

Moore, T. et al. (2003) Visuomotor origins of covert spatial attention. *Neuron* 40, 671–683

Moradi, S., Wahlin, A., Haellgren, M., Roenneberg, J., & Lidestam, B. (2017). The Efficacy of Short-term Gated Audiovisual Speech Training for Improving Auditory Sentence Identification in Noise in Elderly Hearing Aid Users. *Science Reports*, 7, 5808.

Morgan M.L, Deangelis G.C, Angelaki D.E. Multisensory integration in macaque visual cortex depends on cue reliability. *Neuron*. 2008;59:662–73. [PMC free article: PMC2601653] [PubMed: 18760701]

Moschovakis A.K, Karabelas A.B. Observations on the somatodendritic morphology and axonal trajectory of intracellularly HRP-labeled efferent neurons located in the deeper layers of the superior colliculus of the cat. *Journal of Comparative Neurology*. 1985;239:276–308. [PubMed: 4044941]

Mozolic, J. L., Hayaska, S., & Laurienti, P. J. (2010). A cognitive training intervention increases resting cerebral blood flow in healthy older adults. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4.

Mozolic, J. L., Hugenschmidt, C. E., Peiffer, A. M., & Laurienti, P. J. (2012). Multisensory integration and ageing. In: M. M. Murray, & M. T. Wallace (Eds.), *The Neural Basis of Multisensory Processes*. Boca Raton (FL): CRC Press.

Mozolic, J. L., Long, A. B., Morgan, A. R., Rawley-Payne, M., & Laurienti, P. J. (2011). A cognitive training intervention improves modality-specific attention in a randomized controlled trial of healthy older adults. *Neurobiology of Aging*, 32, 655–668.

Mukherjea, D. et al. (2011) ‘The Design and Screening of Drugs to Prevent Acquired Sensorineural Hearing Loss’, *Expert opinion on drug discovery*, 6(5), pp. 491–505. doi: 10.1517/17460441.2011.562887.

Mulwafu, W. et al. (2017) ‘Survey of ENT services in sub-Saharan Africa: Little progress between 2009 and 2015’, *Global Health Action*. Taylor & Francis, 10(1). doi: 10.1080/16549716.2017.1289736.

Munoz D.P, Wurtz R.H. Fixation cells in monkey superior colliculus. I. Characteristics of cell discharge. *Journal of Neurophysiology*. 1993a;70:559–75. [PubMed: 8410157]

Munoz D.P, Wurtz R.H. Fixation cells in monkey superior colliculus: II. Reversible activation and deactivation. *Journal of Neurophysiology*. 1993b;70:576–89. [PubMed: 8410158]

Murray, M. M., Molholm, S., Michel, C. M., Heslenfeld, D. J., Ritter, W., Javitt, D. C., ... & Foxe, J. J. (2005). Grabbing your ear: rapid auditory–somatosensory multisensory interactions in low-level sensory cortices are not constrained by stimulus alignment. *Cerebral Cortex*, 15(7), 963–974.

Nath, A. R., & Beauchamp, M. S. (2011). Dynamic changes in superior temporal sulcus connectivity during perception of noisy audiovisual speech. *Journal of Neuroscience*, 31(5), 1704–1714.

Navarra, J. et al. (2010) Assessing the role of attention in the audiovisual integration of speech. *Information Fusion* 11, 4–11

Neil P.A, Chee-Ruiter C, Scheier C, Lewkowicz D.J, Shimojo S. Development of multisensory spatial integration and perception in humans. *Developmental Science*. 2006;9:454–64. [PubMed: 16911447]

Nelson, D. I. et al. (2005) ‘The global burden of occupational noise-induced hearing loss.’, *American journal of industrial medicine*. United States, 48(6), pp. 446–458. doi: 10.1002/ajim.20223.

Newell F.N. Cross-modal object recognition. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 123–39.

Nieder, A. (2012). Supramodal numerosity selectivity of neurons in primate prefrontal and posterior parietal cortices. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(29), 11860–11865.

Nieder A, Dehaene S: Representation of number in the brain. *Annu Rev Neurosci* 2009, 32:185-208.

Nieder, A., & Miller, E. K. (2003). Coding of cognitive magnitude: Compressed scaling of numerical information in the primate prefrontal cortex. *Neuron*, 37(1), 149–157.

Noack, H., Lövdén, M., Schmiedek, F., & Lindenberger, U. (2009). Cognitive plasticity in adulthood and old age: Gauging the generality of cognitive intervention effects. *Restorative Neurology & Neuroscience*, 27, 435–453.

Noesselt, T., Rieger, J. W., Schoenfeld, M. A., Kanowski, M., Hinrichs, H., Heinze, H. J., & Driver, J. (2007). Audiovisual temporal correspondence modulates human multisensory superior temporal sulcus plus primary sensory cortices. *Journal of Neuroscience*, 27(42), 11431–11441.

Noppeney, U., Ostwald, D., & Werner, S. (2010). Perceptual decisions formed by accumulation of audiovisual evidence in prefrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 30(21), 7434–7446.

- Odegaard, B., & Shams, L. (2016). The brain's tendency to bind audiovisual signals is stable but not general. *Psychological Science*, 27(4), 583–591.
- Office for National Statistics (2012) National population projections 2012-based.
- Ojanen, V., Möttönen, R., Pekkola, J., Jääskeläinen, I. P., Joensuu, R., Autti, T., & Sams, M. (2005). Processing of audiovisual speech in Broca's area. *NeuroImage*, 25(2), 333–338.
- Olusanya, B. O., Okolo, A. A. and Ijaluola, G. T. A. (2000) 'The hearing profile of Nigerian school children', *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology*, 55(3), pp. 173–179. doi: 10.1016/S01655876(00)00393-1.
- Opitz, M. F. and Zbaracki, M. D. (2006) 'Listen Hear!: The Economic Impact and Cost of Hearing Loss in Australia', *Access Economics*, (February), pp. 8–91
- Otto, T.U., Dassy, B., & Mamassian, P. (2013). Principles of Multisensory. *Behavioral/Cognitive Journal of Neuroscience*, 33(17), 7463-7474.
- Owsley, C. (2011). Aging and vision. *Vision Research*, 51,1610–1622.
- Papania, M. J. et al. (2014) 'Elimination of endemic measles, rubella, and congenital rubella syndrome from the Western hemisphere: the US experience.', *JAMA pediatrics*. United States, 168(2), pp. 148–155.
- Parise, C. V., & Ernst, M. O. (2016). Correlation detection as a general mechanism for multisensory integration. *Nature Communications*, 7, 11543.
- Parise, C. V., Spence, C., & Ernst, M. O. (2012). When correlation implies causation in multisensory integration. *Current Biology*, 22(1), 46–49.
- Partan S.R. Multisensory animal communication. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 225–40.
- Pascual-Leone A, Hamilton R: The metamodal organization of the brain. *Prog Brain Res* 2001, 134:427-445.
- Patel, H. and Feldman, M. (2011) 'Universal newborn hearing screening.', *Paediatrics & child health*, 16(5), pp. 301–10. doi: 10.1055/s-0031-1285900.
- Peck C.K. Saccade-related burst neurons in cat superior colliculus. *Brain Research*. 1987a;408:329–33. [PubMed: 3594222]
- Peck C.K. Visual–auditory interactions in cat superior colliculus: Their role in the control of gaze. *Brain Research*. 1987b;420:162–6. [PubMed: 3676750]
- Peiffer, A. M., Mozolic, J. L., Hugenschmidt, C. E., & Laurienti, P. J. (2007). Age-related multisensory enhancement in a simple audiovisual detection task. *Neuroreport*, 18, 1077–1081.

- Perrault T.J. Jr., Rowland B. A., Stein B.E. (2012) *The Organization and Plasticity of Multisensory Integration in the Midbrain. The Neural Bases of Multisensory Processes*. Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis;
- Perrault T.J. Jr., Vaughan J.W, Stein B.E, Wallace M.T. Neuron-specific response characteristics predict the magnitude of multisensory integration. *Journal of Neurophysiology*. 2003;90:4022–6. [PubMed: 12930816]
- Perrault T.J. Jr., Vaughan J.W, Stein B.E, Wallace M.T. Superior colliculus neurons use distinct operational modes in the integration of multisensory stimuli. *Journal of Neurophysiology*. 2005;93:2575–86. [PubMed: 15634709]
- Pick, H.L. et al. (1969) Sensory Conflict in Judgements of Spatial Direction. *Percept. Psychophysiol.* 6, 203–205
- Platt, B.B. and Warren, D.H. (1972) Auditory Localization: The importance of Eye-Movements and a textured visual environment. *Percept. Psychophysiol.* 12, 245–248
- Plourde, A. R. and Bloch, E. M. (2016) ‘A Literature Review of Zika Virus’, 22(7), pp. 1185–1192. doi: 10.3201/eid2207.151990.
- Poliakoff, E., Ashworth, S., Lowe, C., & Spence, C. (2006). Vision and touch in ageing: Crossmodal selective attention and visuotactile spatial interactions. *Neuropsychologia*, 44, 507–517.
- Pöppel, E. (1997). A hierarchical model of temporal perception. *Trends in Cognitive Sciences*, 1,56–61.
- Poushter, J. et al. (2016) ‘Smartphone ownership and Internet usage continues to climb in emerging economies.’, Pew Research Center.
- Powers, A. R., III, Hevey, M. A., & Wallace, M. T. (2012). Neural correlates of multisensory perceptual learning. *Journal of Neuroscience*, 32, 6263–6274.
- Powers, A. R., III, Hillock, A. R., & Wallace, M. T. (2009). Perceptual training narrows the temporal window of multisensory binding. *Journal of Neuroscience*, 29, 12265–12274.
- Price CJ: A review and synthesis of the first 20 years of PET and fMRI studies of heard speech, spoken language and reading. *Neuroimage* 2012, 62:816-847.
- Putzar L, Goerendt I, Lange K, Rosler F, Roder B. Early visual deprivation impairs multisensory interactions in humans. *Nature Neuroscience*. 2007;10:1243–5. [PubMed: 17873871]
- Raposo, D., Kaufman, M. T., & Churchland, A. K. (2014). A category-free neural population supports evolving demands during decision-making. *Nature Neuroscience*, 17(12), 1784–1792.

Raposo, D., Sheppard, J. P., Schrater, P. R., & Churchland, A. K. (2012). Multisensory decision-making in rats and humans. *Journal of Neuroscience*, 32(11), 3726–3735.

Recanzone G.H. Rapidly induced auditory plasticity: The ventriloquism aftereffect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1998;95:869–75. [PMC free article: PMC33810] [PubMed: 9448253]

Renier L, De Volder AG, Rauschecker JP: Cortical plasticity and preserved function in early blindness. *Neurosci Biobehav Rev* 2014, 41:53-63.

Ricciardi E, Handjaras G, Pietrini P: The blind brain: how (lack of) vision shapes the morphological and functional architecture of the human brain. *Exp Biol Med* 2014, 239:1414-1420 <http://dx.doi.org/10.1177/1535370214538740>.

Roach, N. W., Heron, J., & McGraw, P. V. (2006). Resolving multisensory conflict: a strategy for balancing the costs and benefits of audio-visual integration. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1598), 2159–2168.

Rohe, T., & Noppeney, U. (2015a). Sensory reliability shapes perceptual inference via two mechanisms. *Journal of Vision*, 15(5):22, 1–16.

Rohe, T., & Noppeney, U. (2015b). Cortical hierarchies perform Bayesian causal inference in multisensory perception. *PLoS Biology*, 13(2), e1002073.

Rohe, T., & Noppeney, U. (2016). Distinct computational principles govern multisensory integration in primary sensory and association cortices. *Current Biology*, 26(4), 509–514.

Romanski, L. M. (2007). Representation and integration of auditory and visual stimuli in the primate ventral lateral prefrontal cortex. *Cerebral Cortex*, 17(suppl_1), i61–i69.

Romanski, L. M. (2012). Convergence of auditory, visual, and somatosensory information in ventral prefrontal cortex. In M.M. Murray & M.T. Wallace (Eds.), *The neural bases of multisensory processes* (Chapter 33). Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK92838/>

Rosemann, S., Gießing, C., Ozyurt, J., Carroll, R., Puschmann, S., & Thiel, C.M. (2017). The Contribution of Cognitive Factors to Individual Differences in Understanding Noise-Vocoded Speech in Young and Older Adults. *Frontiers in Human Neuroscience*, 11, 294.

Rosen, S., Souza, P., Ekelund, C., & Majeed, A.A. (2013). Listening to speech in a background of other talkers: Effects of talker number and noise vocoding. *Journal of the Acoustical Society of America*, 133(4), 2431-2443.

Rowland B.A, Stein B.E. Multisensory integration produces an initial response enhancement. *Frontiers in Integrative Neuroscience*. 2007;1:4. [PMC free article: PMC2526011] [PubMed:

18958232]

Rowland B.A, Stein B.E. Temporal profiles of response enhancement in multisensory integration. *Frontiers in Neuroscience*. 2008;2:218–24. [PMC free article: PMC2622754] [PubMed: 19225595]

Rowland B.A, Quessy S, Stanford T.R, Stein B.E. Multisensory integration shortens physiological response latencies. *Journal of Neuroscience*. 2007a;27:5879–84. [PMC free article: PMC6672269] [PubMed: 17537958]

Rowland B.A, Stanford T.R, Stein B.E. A model of the neural mechanisms underlying multisensory integration in the superior colliculus. *Perception*. 2007b;36:1431–43. [PubMed: 18265826]

Royal D.W, Carriere B.N, Wallace M.T. Spatiotemporal architecture of cortical receptive fields and its impact on multisensory interactions. *Experimental Brain Research*. 2009;198:127–36. [PMC free article: PMC3637793] [PubMed: 19308362]

Russo FA, Ammirante P, Fels DI: Vibrotactile discrimination of musical timbre. *J Exp Psychol: Hum Percept Perform* 2012,38:822.

Safe Work Australia (2010) *Key Work Health and Safety Statistics*, Australia.

Salthouse, T. A. (1996). The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychological Review*, 103, 403–428.

Salthouse, T. A. (2009). When does age-related cognitive decline begin? *Neurobiology of Aging*, 30, 507–514.

Santos-Cortez, R. L. P. and Chiong, C. M. (2014) ‘Cost-Analysis of Universal Newborn Hearing Screening in the Philippines’, *Acta Medica Phillipina*, pp. 52–57.

Sathian K. Practice makes perfect: Sharper tactile perception in the blind. *Neurology*. 2000;54:2203–4. [PubMed: 10881239]

Sathian K. Visual cortical activity during tactile perception in the sighted and the visually deprived. *Developmental Psychobiology*. 2005;46:279–86. [PubMed: 15772968]

Sathian K, Prather S.C, Zhang M. Visual cortical involvement in normal tactile perception. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 703–9.

Sato, Y., Toyozumi, T., & Aihara, K. (2007). Bayesian inference explains perception of unity and ventriloquism aftereffect: Identification of common sources of audiovisual stimuli. *Neural Computation*, 19(12), 3335–3355.

Scenihr (2008) ‘Potential health risks of exposure to noise from personal music players and

mobile phones including a music playing function’, Scientific Committee on Emerging and Newly Identified Health Risks, (September), p. 81.

Schneider, B., Pichora-Fuller, M. K., & Daneman, M. (2010). Effects of senescent changes in audition and cognition on spoken language comprehension. In S.Gordon-Salant, R.D. Frisina, R. R.Fay, & A.Popper [Eds.], *The aging auditory system* (pp. 167–210). New York: Springer-Verlag.

Schopf V, Kasprian G, Brugger PC, Prayer D: Watching the fetal brain at ‘rest’. *Int J Dev Neurosci* 2012, 30:11-17.

Schroeder C.E, Foxe J.J. The timing and laminar profile of converging inputs to multisensory areas of the macaque neocortex. *Brain Research. Cognitive Brain Research*. 2002;14:187–98. [PubMed: 12063142]

Schroeder C.E, Foxe J.J. Multisensory convergence in early cortical processing. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 295–309

Schroeder C.E, Lindsley R.W, Specht C, et al. Somatosensory input to auditory association cortex in the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*. 2001;85:1322–7. [PubMed: 11248001]

Seddon, J. A. et al. (2012) ‘Hearing loss in patients on treatment for drug-resistant tuberculosis’, *European Respiratory Journal*, 40(5), pp. 1277–1286. doi: 10.1183/09031936.00044812.

Senkowski D, Talsma D, Grigutsch M, Herrmann C.S, Woldorff M.G. Good times for multisensory integration: Effects of the precision of temporal synchrony as revealed by gamma-band oscillations. *Neuropsychologia*. 2007;45:561–71. [PubMed: 16542688]

Serences, J.T. and Boynton, G.M. (2007) Feature-Based Attentional Modulations in the Absence of Direct Visual Stimulation. *Neuron* 55, 301–312

Sereno, M. I., & Huang, R. S. (2014). Multisensory maps in parietal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 24, 39–46.

Setti, A., Burke, K. E., Kenny, R. A., & Newell, F. N. (2011). Is inefficient multisensory processing associated with falls in older people? *Experimental Brain Research*, 209,375–384.

Setti, A., Finnigan, S., Sobolewski, R., McLaren, L., Robertson, I. H., Reilly, R. B., et al. (2011). Audiovisual temporal discrimination is less efficient with aging: An event-related potential study. *Neuroreport*, 22, 554–558.

Setti A., Stapleton J., Leahy D., Walshe C., Kenny R. A., Newell F. N. (2014) Improving the efficiency of multisensory integration in older adults: Audio-visual temporal discrimination

training reduces susceptibility to the sound-induced flash illusion. *Neuropsychologia*, 61, 259–268

Shams, L. and Beierholm, U. R. (2010). Causal inference in perception. *Trends in Cognitive Science*, 14, 425–432.

Shams L, Kamitani Y, Shimojo S. Modulations of visual perception by sound. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 27–33.

Shams, L. and Seitz, A. (2008). Benefits of multisensory learning. *Trends in Cognitive Sciences*, 12(11), 411-417.

Shams, L., Kamitani, Y., & Shimojo, S. (2000). What you see is what you hear. *Nature*, 408, 788.

Shams, L., Kamitani, Y., Thompson, S., & Shimojo, S. (2001). Sound alters visual evoked potentials in humans. *Neuroreport*, 12, 3849–3852.

Sharma A, Campbell J, Cardon G: Developmental and cross-modal plasticity in deafness: Evidence from the P1 and N1 Event related potentials in cochlear implanted children. *Int J Psychophysiol* 2014.

Sinnett S, Soto-Faraco S, Spence C. The co-occurrence of multisensory competition and facilitation. *Acta Psychologica*. 2008;128:153–61. [PubMed: 18207117]

Sliwinska-Kowalska, M. and Davis, A. (2012) ‘Noise-induced hearing loss’, *Noise and Health*, 14(61), p. 274. doi: 10.4103/1463-1741.104893. <http://www.noiseandhealth.org/text.asp?2012/14/61/274/104893>.

Smith, G. E., Housen, P., Yaffe, K., Ruff, R., Kennison, R. F., Mahncke, H. W., et al. (2009). A cognitive training programme based on principles of brain plasticity: Results from the Improvement in Memory with Plasticity-based Adaptive Cognitive Training (IMPACT) Study. *Journal of the American Geriatrics Society*, 57, 594–603.

Soto-Faraco S, Deco G: Multisensory contributions to the perception of vibrotactile events. *Behav Brain Res* 2009,196:145-154.

Sparks D.L. Translation of sensory signals into commands for control of saccadic eye movements: Role of primate superior colliculus. *Physiological Reviews*. 1986;66:118–71. [PubMed: 3511480]

Sparks D.L, Nelson J.S. Sensory and motor maps in the mammalian superior colliculus. *Trends in Neuroscience*. 1987;10:312–7.

Spence, C. and Driver, J. (1996) Audiovisual Links in Endogenous Covert Spatial Attention. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 22, 1005–1030

Spence,C.and Driver, J. (1997) Audiovisual links in exogenous covert spatial orienting. *Percept.*

Spence, C. and Driver, J. (2004) *Cross-Modal Space and Cross-Modal attention*, Oxford University Press

Spence, C. et al. (2000) Cross-modal selective attention: On the difficulty of ignoring sounds at the locus of visual attention. *Percept. Psychophys.* 62, 410–424

Stanford T.R, Stein B.E. Superadditivity in multisensory integration: Putting the computation in context. *Neuroreport.* 2007;18:787–92. [PubMed: 17471067]

Stanford T.R, Quessy S, Stein B.E. Evaluating the operations underlying multisensory integration in the cat superior colliculus. *Journal of Neuroscience.* 2005;25:6499–508. [PMC free article: PMC1237124] [PubMed: 16014711]

Stein B.E. Development of the superior colliculus. *Annual Review of Neuroscience.* 1984;7:95–125. [PubMed: 6370084]

Stein B.E, Arigbede M.O. Unimodal and multimodal response properties of neurons in the cat's superior colliculus. *Experimental Neurology.* 1972;36:179–96. [PubMed: 4558413]

Stein B.E, Clamann H.P. Control of pinna movements and sensorimotor register in cat superior colliculus. *Brain, Behavior and Evolution.* 1981;19:180–92. [PubMed: 7326575]

Stein B.E, Gallagher H.L. Maturation of cortical control over superior colliculus cells in cat. *Brain Research.* 1981;223:429–35. [PubMed: 7284822]

Stein B.E, Meredith M.A. *The merging of the senses.* Cambridge, MA: MIT Press; 1993.

Stein B.E, Rowland B.A. 2007. The critical role of cortico-collicular interactions in the development of multisensory integration. Paper presented at the Society for Neuroscience.

Stein B.E, Labos E, Kruger L. Sequence of changes in properties of neurons of superior colliculus of the kitten during maturation. *Journal of Neurophysiology.* 1973;36:667–79. [PubMed: 4713313]

Stein B.E, Magalhaes-Castro B, Kruger L. Relationship between visual and tactile representations in cat superior colliculus. *Journal of Neurophysiology.* 1976;39:401–19. [PubMed: 1255230]

Stein B.E, Spencer R.F, Edwards S.B. Efferent projections of the neonatal cat superior colliculus: Facial and cerebellum-related brainstem structures. *Journal of Comparative Neurology.* 1984;230:47–54. [PubMed: 6096413]

Stein B.E, Meredith M.A, Huneycutt W.S, McDade L. Behavioral indices of multisensory integration: Orientation to visual cues is affected by auditory stimuli. *Journal of Cognitive Neuroscience.* 1989;1:12–24. [PubMed: 23968407]

Stein B.E, Meredith M.A, Wallace M.T. The visually responsive neuron and beyond: Multisensory integration in cat and monkey. *Progress in Brain Research*. 1993;95:79–90. [PubMed: 8493355]

Stein B.E, Wallace M.W, Stanford T.R, Jiang W. Cortex governs multisensory integration in the midbrain. *Neuroscientist*. 2002;8:306–14. [PubMed: 12194499]

Stein, B.E. et al. (2005) Multisensory Integration in Single Neurons of the Midbrain. In *The Handbook of Multisensory Processes* (Calvert, G. et al., eds), pp. 243–264, MIT press

Stekelenburg, J.J. et al. (2004) Illusory sound shifts induced by the ventriloquist illusion evoke the mismatch negativity. *Neurosci. Lett.* 357, 163–166

Stevens, G. et al. (2013) ‘Global and regional hearing impairment prevalence: An analysis of 42 studies in 29 countries’, *European Journal of Public Health*, 23(1), pp. 146–152. doi: 10.1093/eurpub/ckr176.

Stevenson, R. A., Altieri, N. A., Kim, S., Pisoni, D. B., James, T. W., 2010. Neural processing of asynchronous audiovisual speech perception. *Neuroimage* 49, 3308–3318.

Stevenson, R. A., Van Der Klok, R. M., Pisoni, D. B., James, T. W., 2011. Discrete neural substrates underlie complementary audiovisual speech integration processes. *NeuroImage* 55 1339–1345

Stevenson, R. A., Wilson, M. M., Powers, A. R., & Wallace, M. T. (2013). The effects of visual training on multisensory temporal processing. *Experimental Brain Research*, 225(4), 479–489.

Stevenson, R. A., Zemtsov, R. K., & Wallace, M. T. (2012). Individual differences in the multisensory temporal binding window predict susceptibility to audiovisual illusions. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 38, 1517–1529.

Stocks, S. J. et al. (2015) ‘Trends in incidence of occupational asthma, contact dermatitis, noise-induced hearing loss, carpal tunnel syndrome and upper limb musculoskeletal disorders in European countries from 2000 to 2012’, *Occupational and Environmental Medicine*, 72(4), pp. 294–303. doi: 10.1136/oemed-2014-102534.

Strelnikov K, Rouger J, Demonet J-F, Lagleyre S, Fraysse B, Deguine O, Barone P: Visual activity predicts auditory recovery from deafness after adult cochlear implantation. *Brain* 2013, 136:3682-3695.

Striem-Amit E, Amedi A: Visual cortex extrastriate body-selective area activation in congenitally blind people seeing by using sounds. *Curr Biol* 2014, 24:687-692.

Striem-Amit E, Cohen L, Dehaene S, Amedi A: Reading with sounds: sensory substitution selectively activates the visual word form area in the blind. *Neuron* 2012, 76:640-652.

Striem-Amit E, Ovidia-Caro S, Caramazza A, Margulies DS, Villringer A, Amedi A: Functional

connectivity of visual cortex in the blind follows retinotopic organization principles. *Brain* 2015, 138:1679-1695.

Sugihara, T., Diltz, M. D., Averbach, B. B., & Romanski, L. M. (2006). Integration of auditory and visual communication information in the primate ventrolateral prefrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 26(43), 11138–11147.

Sumby W.H, Pollack I. Visual contribution to speech intelligibility in noise. *Journal of the Acoustical Society of America*. 1954;26:212–5.

Suzuki, M., & Gottlieb, J. (2013). Distinct neural mechanisms of distractor suppression in the frontal and parietal lobe. *Nature Neuroscience*, 16(1), 98–104.

Szelag, E., & Skolimowska, J. (2012). Cognitive function in elderly can be ameliorated by training in temporal information processing. *Restorative Neurology and Neuroscience*, 30,419–434.

Talsma D, Doty T.J, Stroud R, Woldorff M.G. Attentional capacity for processing concurrent stimuli is larger across sensory modalities than within a modality. *Psychophysiology*. 2006;43:541–9. [PubMed: 17076810]

Talsma D., Senkowski D., Soto-Faraco S. and Woldorff M.G. (2010) The multifaceted interplay between attention and multisensory integration. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 400–410

Talsma, D. and Woldorff, M.G. (2005) Selective attention and multisensory integration: Multiple phases of effects on the evoked brain activity. *J. Cogn. Neurosci.* 17, 1098–1114

Talsma, D. et al. (2007) Selective attention and audiovisual integration: Is attending to both modalities a prerequisite for early integration? *Cereb Cortex* 17, 679–690

Talsma, D. et al. (2009) Intermodal attention affects the processing of the temporal alignment of audiovisual stimuli. *Exp. Brain Res.* 198, 313–328

Theeuwes, J. (1991) Exogenous and Endogenous Control of Attention: the Effect of Visual Onsets and Offsets. *Percept. Psychophys.* 49, 83–90

Theeuwes, J. et al. (2000) On the Time Course of Top-Down and Bottom-Up Control of Visual Attention. In *Attention and Performance* (18) Monsel, S. and Driver, J., eds In pp. 105–124, MIT Press

Tomov, M. S., Dorfman, H. M., & Gershman, S. J. (2018). Neural computations underlying causal structure learning. *Journal of Neuroscience*, 38(32), 7143-7157. Trommershauser, J., Kording, K., & Landy, M. S. (Eds.). (2011). *Sensory cue integration*. Oxford University Press.

Uchida, Y., Sugiura, S., Nishita, Y., Saji, N., Sone, M., & Ueda, H. (2019). Age-related hearing loss and cognitive decline -the potential mechanisms linking the two. *Auris Nasus Larynx.*, 46(1),

1-9.

United Nations, D. of E. and S. A. P. D. (2015) World Population Ageing Report, Suggested citation: United Nations, Department of Economic and Social Affairs, Population Division (2015). World Population Ageing. doi: ST/ESA/SER.A/390.

United Nations, D. of E. and S. A. P. D. (2017) 'World Population Prospects The 2017 Revision Key Findings and Advance Tables', World Population Prospects The 2017, pp. 1–46.

van Atteveldt, N., Formisano, E., Goebel, R., & Blomert, L. (2004). Integration of letters and speech sounds in the human brain. *Neuron*, 43(2), 271–282.

van Atteveldt, N. M., Formisano, E., Blomert, L., Goebel, R., 2007. The effect of temporal asynchrony on the multisensory integration of letters and speech sounds. *Cereb. Cortex* 17, 962–974.

van Wassenhove, V. , Grant, K. W., Poeppel, D., 2007. Temporal window of integration in auditory–visual speech perception. *Neuropsychologia* 45, 598–607.

Vatakis, A. and Spence, C. (2007) Crossmodal binding: Evaluating the “unity assumption” using audiovisual speech stimuli. *Percept. Psychophys.* 69, 744–756

Vigneau M, Beaucousin V, Herve P-Y, Duffau H, Crivello F, Houde O, Mazoyer B, Tzourio - Mazoyer N: Meta-analyzing left hemisphere language areas: phonology, semantics, and sentence processing. *Neuroimage* 2006, 30:1414-1432.

von Bekesy G: Similarities between hearing and skin sensations. *Psychol Rev* 1959, 66:1.

Vos, T. et al. (2016) 'Global, regional, and national incidence, prevalence, and years lived with disability for 310 diseases and injuries, 1990–2015: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2015', *The Lancet*, 388(10053), pp. 1545–1602. doi: 10.1016/S0140-6736(16)31678-6.

Vroomen, J., & Keetels, M. (2010). Perception of intersensory synchrony: A tutorial review. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 72, 871–884.

Vroomen, J. et al. (2001) The ventriloquist effect does not depend on the direction of automatic visual attention. *Percept. Psychophys.* 63, 651–659

Wallace M.T. The development of multisensory integration. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004. pp. 625–42.

Wallace M.T, Stein B.E. Cross-modal synthesis in the midbrain depends on input from cortex. *Journal of Neurophysiology*. 1994;71:429–32. [PubMed: 8158240]

Wallace M.T, Stein B.E. Development of multisensory neurons and multisensory integration in cat superior colliculus. *Journal of Neuroscience*. 1997;17:2429–44. [PMC free article: PMC6573512] [PubMed: 9065504]

Wallace, M. T., Roberson, G. E., Hairston, W. D., Stein, B. E., Vaughan, J. W., & Schirillo, J. A. (2004). Unifying multisensory signals across time and space. *Experimental Brain Research*, 158(2), 252–258.

Wallace M.T, Stein B.E. Onset of cross-modal synthesis in the neonatal superior colliculus is gated by the development of cortical influences. *Journal of Neurophysiology*. 2000;83:3578–82. [PubMed: 10848574] 119. Wallace M.T, Stein B.E. Sensory and multisensory responses in the newborn monkey superior colliculus. *Journal of Neuroscience*. 2001;21:8886–94. [PMC free article: PMC6762279] [PubMed: 11698600]

Wallace M.T, Stein B.E. Early experience determines how the senses will interact. *Journal of Neurophysiology*. 2007;97:921–6. [PubMed: 16914616]

Wallace M.T, Meredith M.A, Stein B.E. Integration of multiple sensory modalities in cat cortex. *Experimental Brain Research*. 1992;91:484–8. [PubMed: 1483520]

Wallace M.T, Meredith M.A, Stein B.E. Converging influences from visual, auditory, and somatosensory cortices onto output neurons of the superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 1993;69:1797–809. [PubMed: 8350124]

Wallace M.T, Wilkinson L.K, Stein B.E. Representation and integration of multiple sensory inputs in primate superior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 1996;76:1246–66. [PubMed: 8871234]

Wallace M.T, Meredith M.A, Stein B.E. Multisensory integration in the superior colliculus of the alert cat. *Journal of Neurophysiology*. 1998;80:1006–10. [PubMed: 9705489]

Wallace M.T, Hairston W.D, Stein B.E. 2001. Long-term effects of dark-rearing on multisensory processing. Paper presented at the Society for Neuroscience.

Wallace M.T, Perrault T.J Jr., Hairston W.D, Stein B.E. Visual experience is necessary for the development of multisensory integration. *Journal of Neuroscience*. 2004a;24:9580–4. [PMC free article: PMC6730167] [PubMed: 15509745]

Wallace M.T, Ramachandran R, Stein B.E. A revised view of sensory cortical parcellation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2004b;101:2167–72. [PMC free article: PMC357070] [PubMed: 14766982]

Wallace M.T, Carriere B.N, Perrault T.J Jr., Vaughan J.W, Stein B.E. The development of cortical multisensory integration. *Journal of Neuroscience*. 2006;26:11844–9. [PMC free

article: PMC6674880] [PubMed: 17108157]

Wallace, M.T. et al. (1998) Multisensory integration in the superior colliculus of the alert cat. *J. Neurophys.* 80, 1006–1010

Walsh, V. (2003). A theory of magnitude: common cortical metrics of time, space and quantity. *Trends in Cognitive Sciences*, 7(11), 483–488.

Weisser V, Stilla R, Peltier S, Hu X, Sathian K. Short-term visual deprivation alters neural processing of tactile form. *Experimental Brain Research*. 2005;166:572–82. [PubMed: 16086141]

Welch, R.B. and Warren, D.H. (1980) Immediate perceptual response to intersensory discrepancy. *Psych. Bull.* 88, 638–667

Welch, R.B. and Warren, D.H. (1986) Intersensory Interactions. In *Handbook of Perception and Human Performance Volume 1: Sensory Processes and Perception* (Kauffman, K.R. and Thomas, J.P., eds), pp. 1–36, Wiley

Welch, R. B. (1999) Meaning, attention, and the “unity assumption” in the intersensory bias of spatial and temporal perceptions. In *Cognitive Contributions to the Perception of Spatial and Temporal Events* (Aschersleben, G. et al., eds), pp. 371–387, Elsevier

Wendt, D., Koelewijn, T., Księża, P., Kramer, S.E., & Lunner, T. (2018). Toward a more comprehensive understanding of the impact of masker type and signal-to-noise ratio on the pupillary response while performing a speech-in-noise test. *Hearing Research*, 369, 67-78.

WHO (2004) ‘Chronic suppurative otitis media - Burden of Illness and Management Options’, WHO Library Cataloguing-in-Publication Data, p. 84. doi: 10.1016/j.amjoto.2007.09.002.

WHO (2011) ‘World report on disability 2011’, *American journal of physical medicine rehabilitation Association of Academic Physiatrists*, 91, p. 549. doi: 10.1136/ip.2007.018143.

WHO (2012) WHO global estimates on prevalence of hearing loss. doi: 10.1002/2014GB005021.

WHO (2013) ‘Multi-country Assessment of National Capacity to Provide Hearing Care’, pp. 1–49.

WHO (2014) Companion handbook to the WHO guidelines for the problematic management of drugresistant tuberculosis. doi: WHO/HTM/TB/2014.11.

WHO (2015) Hearing loss due to recreational exposure to loud sounds - A review.

WHO (2016) Childhood Hearing Loss Strategies for prevention and care.

WHO (2017a) Global costs of unaddressed hearing loss and cost-effectiveness of interventions: a WHO report. doi: Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO. WHO (2017b) Global Tuberculosis

Report 2017, Who. doi: WHO/HTM/TB/2017.23.

WHO (2017c) Prevention of deafness and hearing loss: 70th World Health Assembly, agenda item 15.8.

WHO Europe (2017) WHO Europe GBD Data and statistics - Occupational health.

WHO (2018) Addressing the rising prevalence of hearing loss.

Wild, N. J. et al. (1989) 'Onset and severity of hearing loss due to congenital rubella infection.', *Archives of Disease in Childhood*, 64(9), pp. 1280–1283.

Wilkinson L.K, Meredith M.A, Stein B.E. The role of anterior ectosylvian cortex in cross-modality orientation and approach behavior. *Experimental Brain Research*. 1996;112:1–10. [PubMed: 8951401]

Willis, S. L., Tennstedt, S. L., Marsiske, M., Ball, K., Elias, J., Koepke, K. M., et al. (2006). Long-term effects of cognitive training on everyday functional outcomes in older adults. *Journal of the American Medical Association*, 296, 2805–2814.

Wilson, B. S. et al. (2017) 'Global hearing health care: new findings and perspectives', *The Lancet*. Elsevier Ltd, 390(10111), pp. 2503–2515. doi: 10.1016/S0140-6736(17)31073-5.

Woldorff M.G, Hazlett C.J, Fichtenholtz H.M, et al. Functional parcellation of attentional control regions of the brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2004;16:149–65. [PubMed: 15006044]

Woldorff, M.G. et al. (2004) Functional Parcellation of Attentional Control Regions of the Brain. *J. Cogn. Neurosci.* 16, 149–165

Woods T.M, Recanzone G.H. Cross-modal interactions evidenced by the ventriloquism effect in humans and monkeys. In: Calvert G.A, Spence C, Stein B.E, editors. *The handbook of multisensory processes*. Cambridge, MA: MIT Press; 2004a. pp. 35–48.

Woods T.M, Recanzone G.H. Visually induced plasticity of auditory spatial perception in macaques. *Current Biology*. 2004b;14:1559–64. [PubMed: 15341742]

World Health Organization (2008) 'The Global Burden of Disease: 2004 update', 2004 Update, p. 146. doi: 10.1038/npp.2011.85.

World Health Organization (2016) 'Priority Assistive Products List: Improving access to assistive technology for everyone, everywhere', *The Gate Initiative*, pp. 1–12.

Wozny, D. R., Beierholm, U. R., & Shams, L. (2010). Probability matching as a computational strategy used in perception. *PLoS Computational Biology*, 6(8), e1000871.

Wu, C.T. et al. (2007) The neural circuitry underlying the executive control of auditory spatial attention. *Brain Res.* 1134, 187–198

- Wurtz R.H, Albano J.E. Visual–motor function of the primate superior colliculus. *Annual Review of Neuroscience*. 1980;3:189–226. [PubMed: 6774653]
- Wurtz R.H, Goldberg M.E. Superior colliculus cell responses related to eye movements in awake monkeys. *Science*. 1971;171:82–4. [PubMed: 4992313]
- Yantis, S. and Jonides, J. (1984) Abrupt Visual Onsets and Selective Attention -Evidence from Visual-Search. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 10, 601–621
- Yantis, S. and Serences, J.T. (2003) Cortical mechanisms of space based and object-based attentional control. *Curr. Opin. in Neurobiol.* 13, 187–193
- Zampini, M., Guest, S., Shore, D. I., & Spence, C. (2005). Audio-visual simultaneity judgments. *Perception & Psychophysics*, 67,531–544.
- Zampini, M., Shore, D. I., & Spence, C. (2003a). Audiovisual temporal order judgments. *Experimental Brain Research*, 152,198–210.
- Zampini, M., Shore, D. I., & Spence, C. (2003b). Multisensory temporal order judgments: The role of hemispheric redundancy. *International Journal of Psychophysiology*, 50,165–180.
- Zangaladze A, Epstein C.M, Grafton S.T, Sathian K. Involvement of visual cortex in tactile discrimination of orientation. *Nature*. 1999;401:587–90. [PubMed: 10524625]
- Zhan, W. et al. (2010) ‘Generational differences in the prevalence of hearing impairment in older adults.’, *American journal of epidemiology*. United States, 171(2), pp. 260–266. doi: 10.1093/aje/kwp370.
- Zimmer, U. et al. (2010) The electrophysiological time course and interaction of stimulus conflict and the multisensory spread of attention. *Eur. J. Neurosci.* 31, 1744–1754
- Zimmer, U. et al. (2010) Multisensory conflict modulates the spread of visual attention across a multisensory object. *NeuroImage* DOI: 10.1016/j.neuroimage.2010.04.245