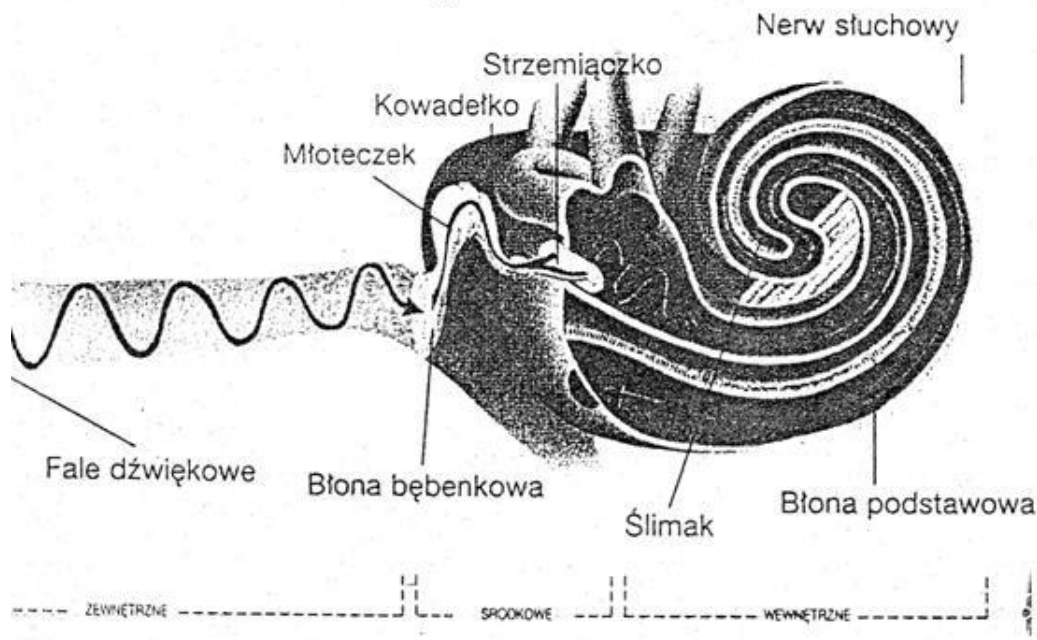
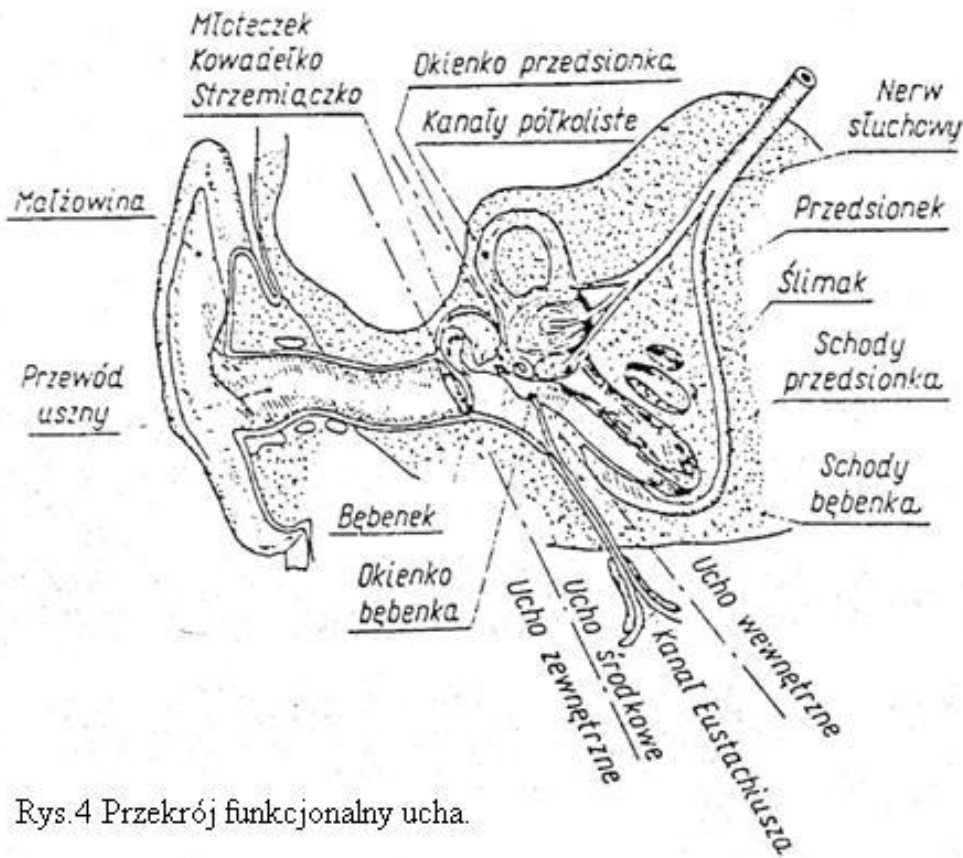


# JAK SŁYSZYMY DŹWIĘK

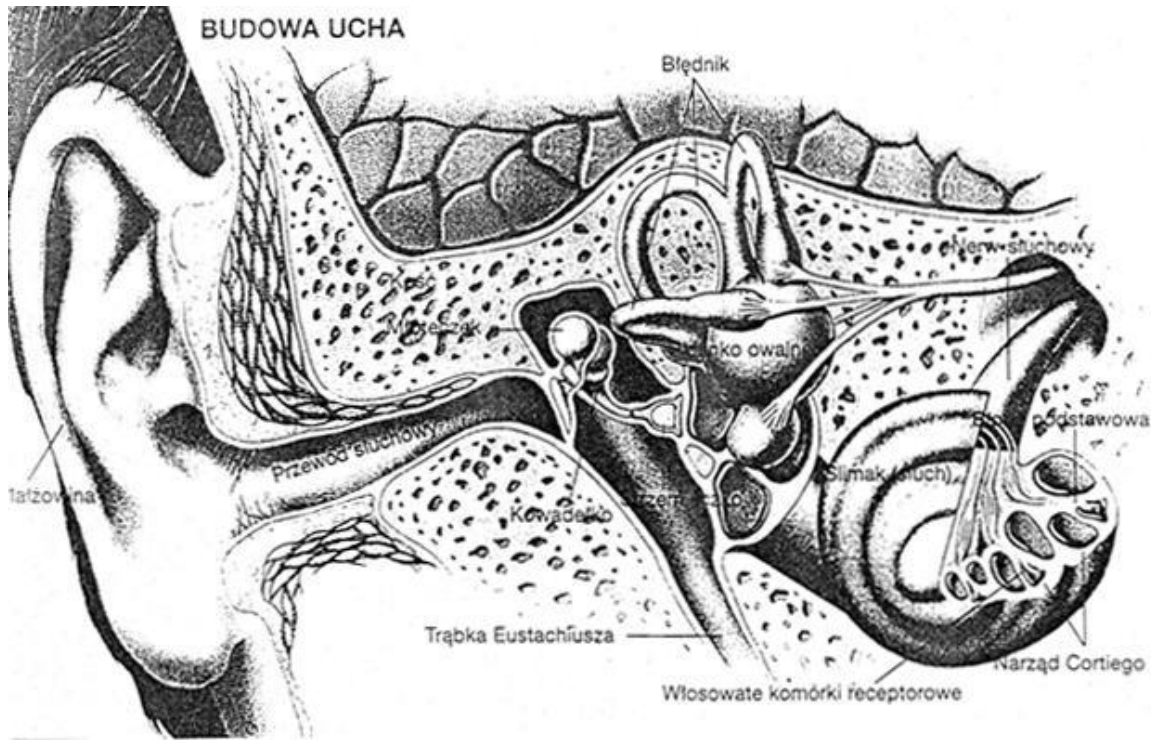


Fale dźwiękowe wchodzące do przewodu słuchowego zewnętrznego wywołują wibracje błony bębenkowej ucha środkowego i wewnętrznego. Fale powietrza rozchodzące się w wypełnionym płynem ślimaku pobudzają włosowate komórki czuciowe w narządzie Cortiego. Nerw słuchowy przenosi wytworzone przez nie impulsy do mózgu, gdzie są rozpoznawane jako dźwięki.

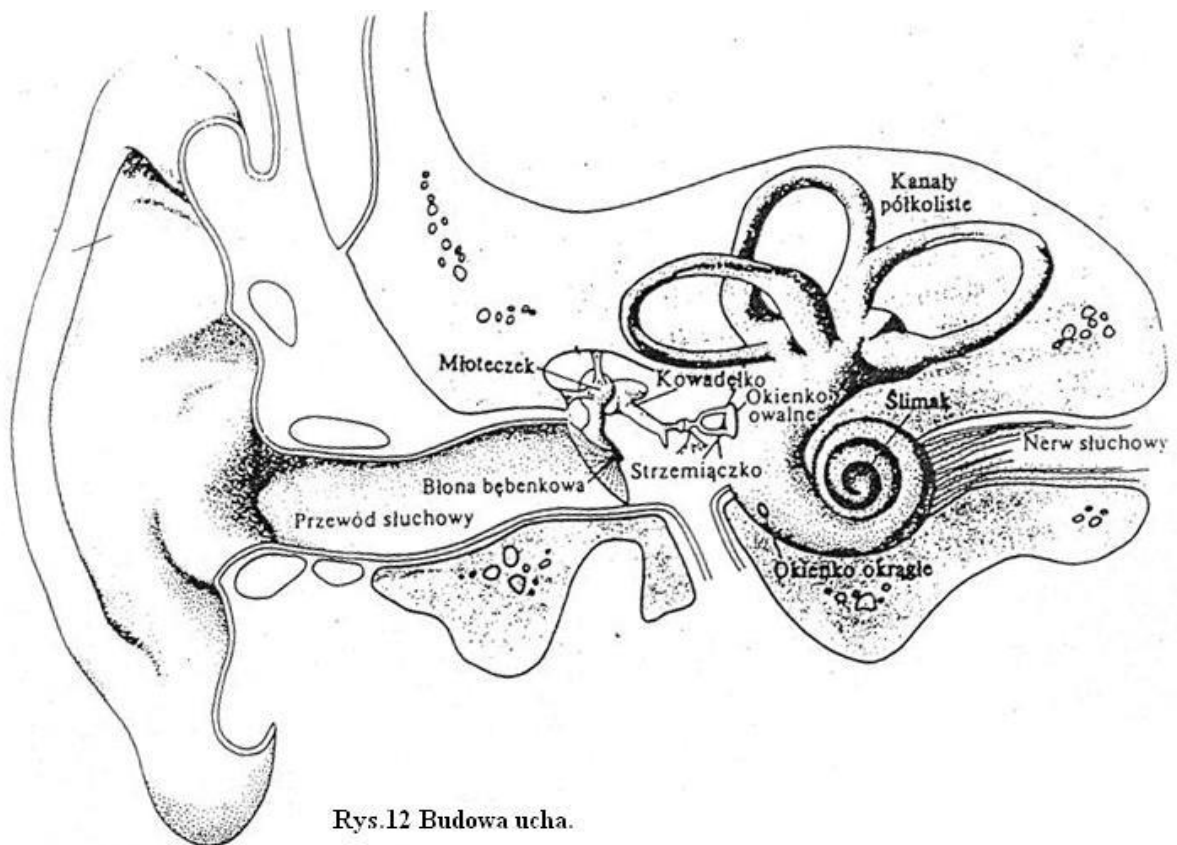
Rys. 1 Budowa ucha



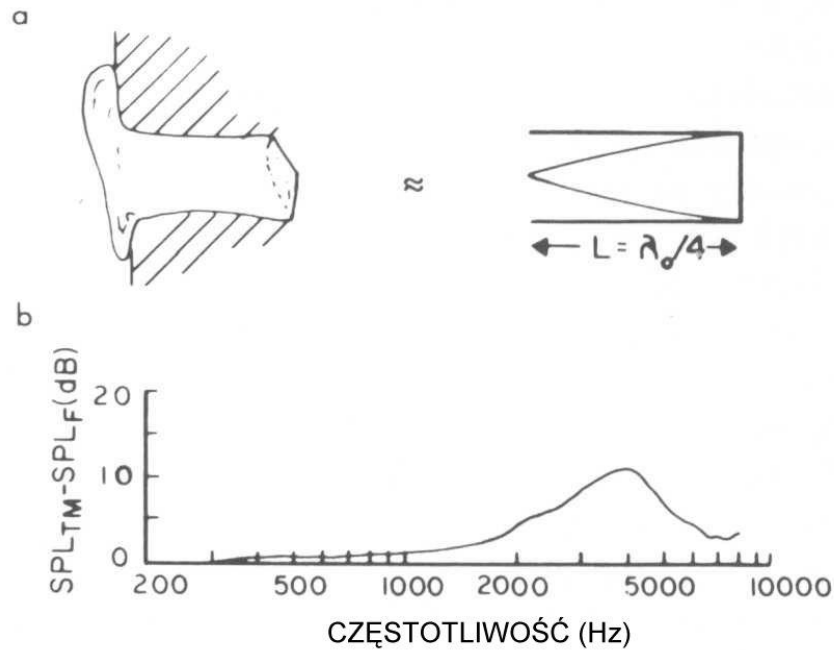
Rys. 4 Przekrój funkcjonalny ucha.



Rys.2 Budowa ucha.



Rys.12 Budowa ucha.



**Rys. 2-4.** Przewód słuchowy (a), wykres wzmocnienia poziomu ciśnienia akustycznego (SPL) w przewodzie słuchowym (b)

$$f_o = \frac{c}{4 \cdot L} = \frac{343[\text{m/s}]}{4 \cdot 0,025[\text{m}]} = 3430[\text{Hz}]$$

gdzie:

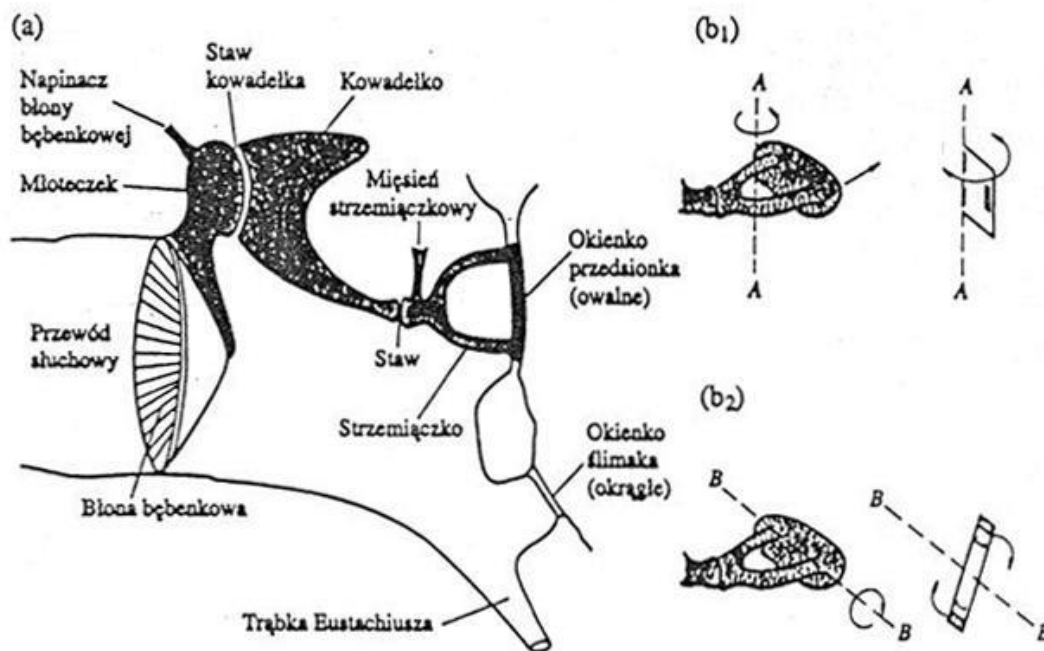
$c$  – prędkość rozchodzenia się dźwięku w powietrzu

$L$  – długość kanału słuchowego

Jedną z funkcji ucha środkowego – **funkcja ochronna (refleks akustyczny)**, zabezpieczająca ucho wewnętrzne przed zbyt silnymi dźwiękami. Kosteczki słuchowe za pomocą specjalnych mięśni (mięsień strzemiączkowy i napinacz błony bębenkowej) są tak zawieszony, że mogą drgać w różny sposób (system antagonistyczny).

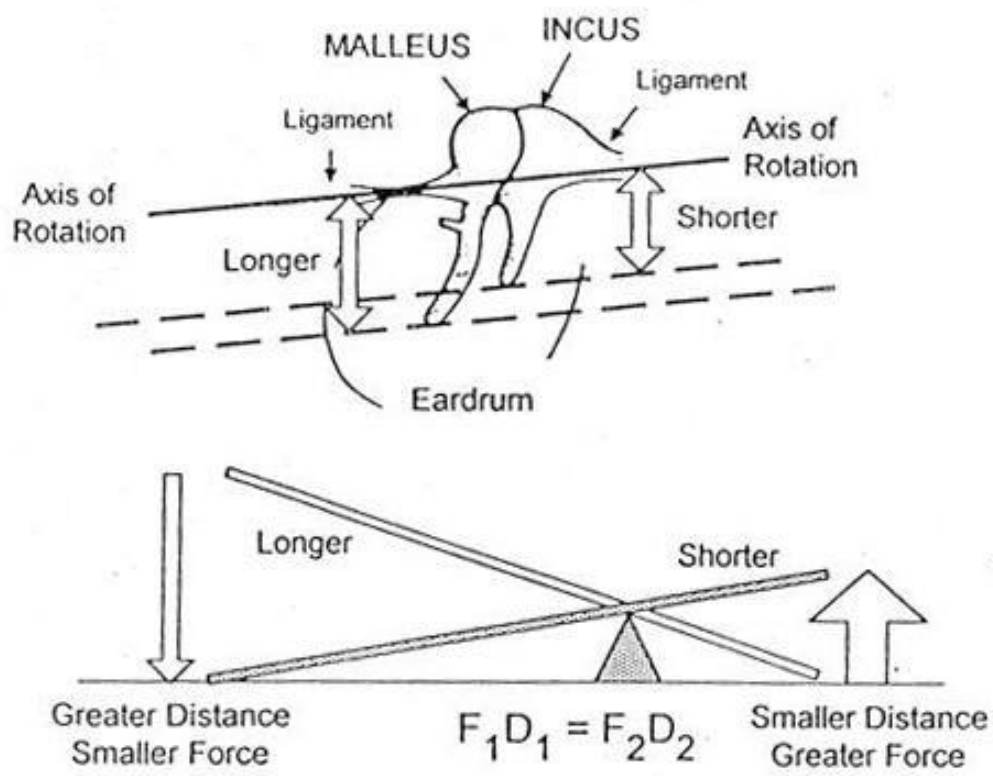
- Może nastąpić wciągnięcie bębenka do wewnątrz, zwiększające jego naprężenie, a także przesunięcie strzemiączka zmniejszające sprzężenie ucha środkowego z wewnętrznym,
- Może też zachodzić ruch obrotowy wokół poziomej osi strzemiączka przy zbyt silnym pobudzeniu błony bębenkowej.

Czas zadziałania tego mechanizmu ochronnego, zwany czasem latencji to około 150ms, a czas trwania (relaksacji) to około 1,5s. Stąd też pojedyncze impulsy akustyczne o krótkim czasie trwania są bardziej szkodliwe niż impulsy powtarzające się, a także, niż silne dźwięki pojedyncze, ale trwające dłużej.

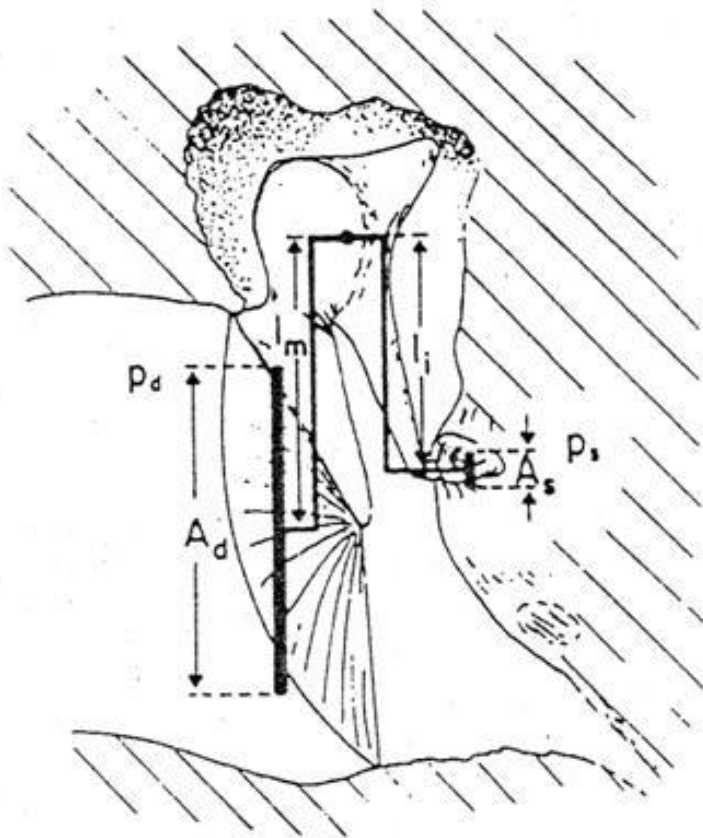


Rys.15. Kosteczki słuchowe ucha środkowego (a); postać drgań strzemiączka dla niskich i średnich poziomów ciśnienia akustycznego (b<sub>1</sub>) oraz dla dużych poziomów ciśnienia akustycznego (b<sub>2</sub>)

Przy transmisji tej zachodzą dwa rodzaje transformacji, wykorzystujące efekt dźwigni i efekt tłoka.



Rys.16 Współdziałanie kowadelka i strzemiączka.

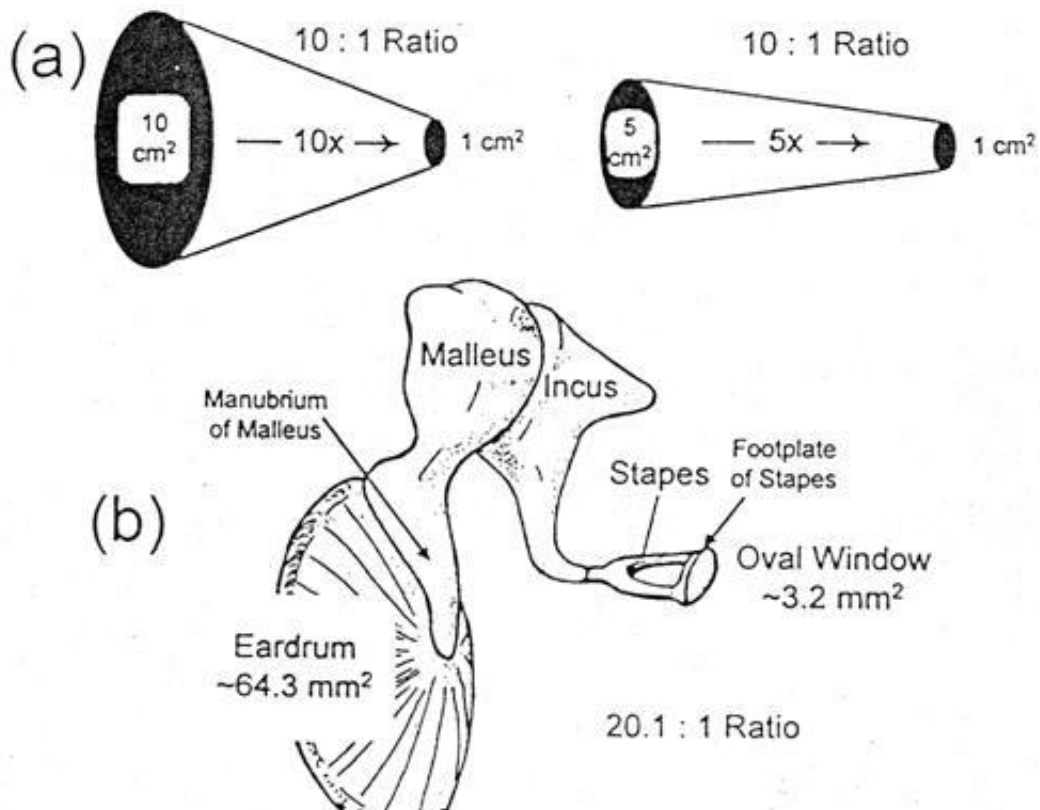


Rys.20 Components of the middle ear transformer.  
*A*, area; *p*, sound pressure; *l*, length. Subscripts: *d*, eardrum; *m*, manubrium of the malleus; *i*, long crus of the incus; *s*, stapes footplate.

Drugi rodzaj działania to „efekt tłoka”.

Powierzchnia podstawy strzemiączka jest znacznie mniejsza od powierzchni bębenka.

Siła  $p_1 A_1$  działa więc na mniejszą powierzchnię  $A_2$  z ciśnieniem  $p_2$ , które można obliczyć jako iloraz siły  $F = p_1 A_1$  przez powierzchnię  $A_2$ .



Rys.17 Koncepcyjne przedstawienie współczynnika przestrzeni

Zadaniem tych obu transformacji jest zwiększenie sprawności przekazywania energii z lekkiego i ściśliwego ośrodka powietrznego do gęstego i nieściśliwego płynu w uchu wewnętrznym – perylimfy.

## Kolejna funkcja ucha środkowego

1. transformacja energii między środowiskiem powietrznym i płynnym ucha wewnętrznego (zapobieganie stratom) = przeniesienie dźwięku z powietrza do cieczy
2. wzmocnienie dźwięku dzięki różnicy powierzchni (17x) i stosunku długości ramion dźwigni kosteczek (1,3 x)
3. kształt błony (stożek) – wzmocnienie 2x

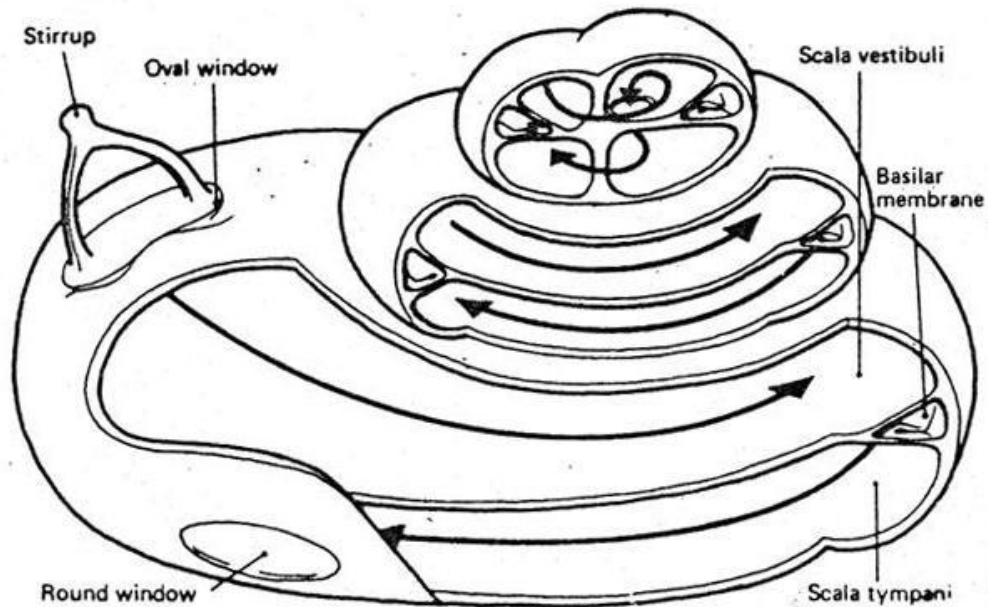
Ogółem:

$$1,3 \times 17 \times 2 = 44 \text{ (33 dB)}$$

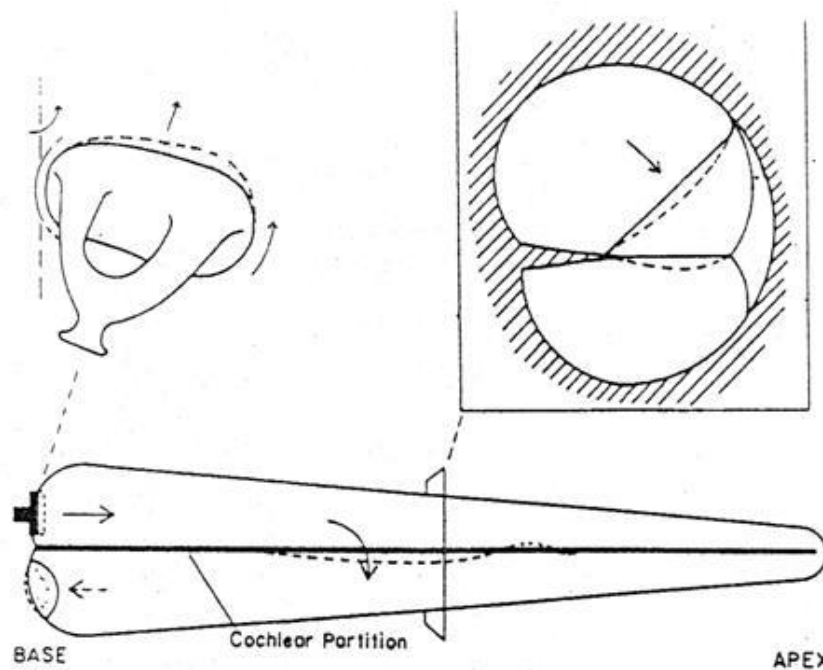
**Ze względu na niedopasowanie impedancyjne (ok. 60% energii), sumaryczne wzmocnienie wynosi ok. 27 razy (22 dB).**

Okienko owalne, za którym znajduje się gęsta nieściśliwa ciecz **perylimfa**, ma powierzchnię sztywną, a zatem odbijałoby ono większość padającej energii dźwiękowej, gdyby nie transformujące

działanie ucha środkowego (systemu kosteczek). Tylko dzięki temu działaniu ucho jest w stanie reagować na mikroskopijne wielkości energii niesionej przez dźwięki.

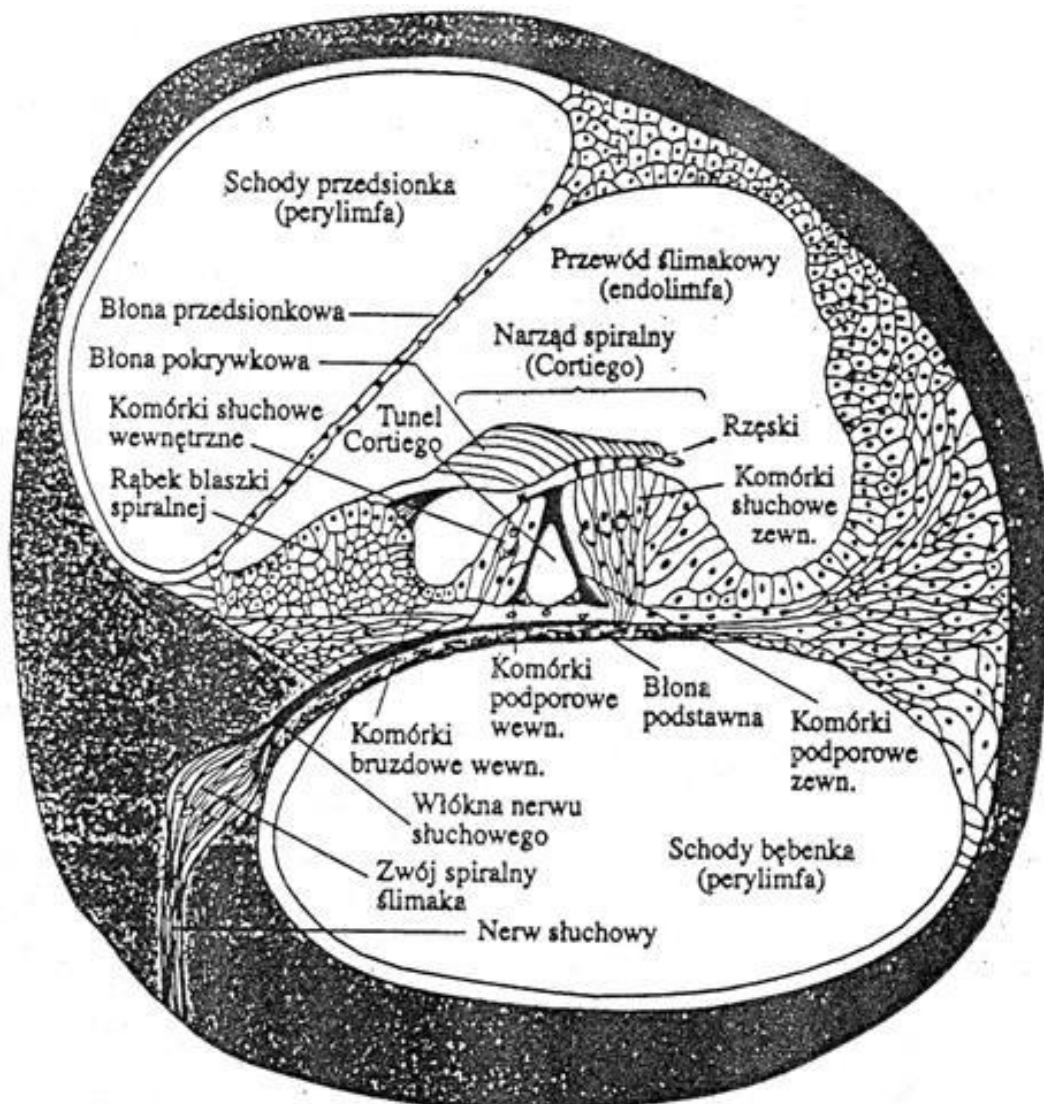


Rys.13 Przekrój przez ślimaka



Rys.18 Illustration of the manner in which displacement of the stapes leads to displacement of the cochlear partition (and the basilar membrane, in particular). *Inset* drawings indicate in more detail the actual modes of displacement of the stapes and, subsequently, the cochlear partition. Note that the stapes appears to move about an axis defined by the ligament along the posterior aspect of the footplate, although a certain amount of its motion is also piston-like in the truest sense, namely linear. (After Bekesy, G. v. (1960). *Experiments in Hearing*, translated and edited by E. G. Wever. McGraw-Hill, New York.)

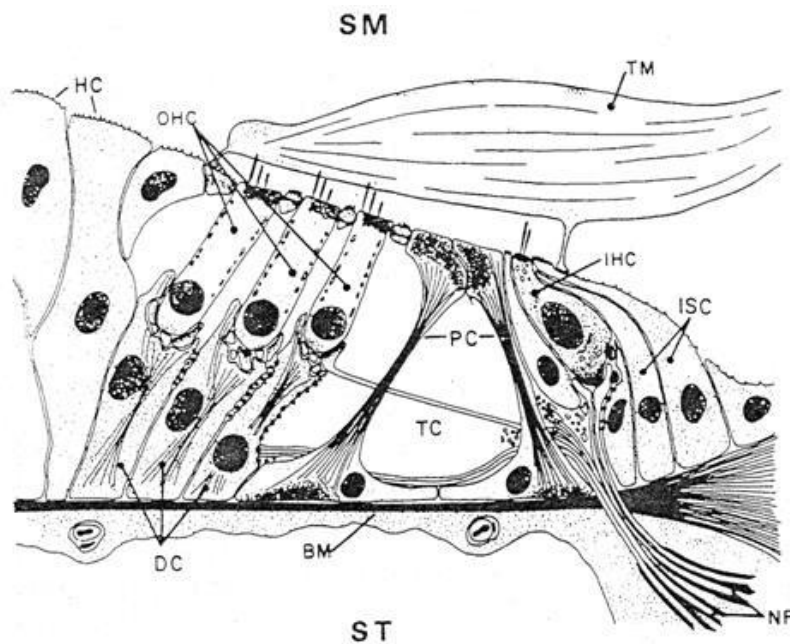




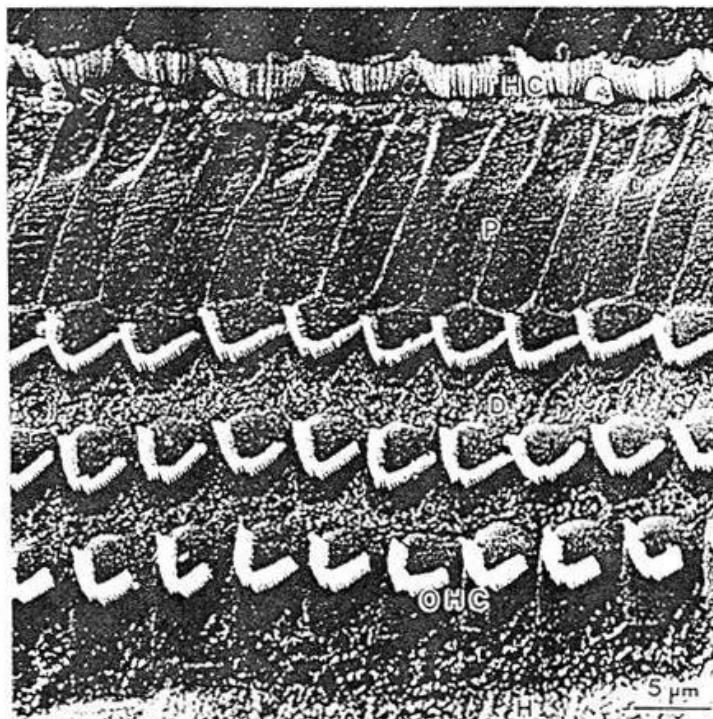
Rys. 22 Przekrój poprzeczny ślimaka wraz z uwypukleniem narządu Cortiego

ST = scala tympani – schody bębienka, SV = scala vestibule (schody przedsionka), CSF - płyn mózgowo-rdzeniowy (ang. cerebrospinal fluid)

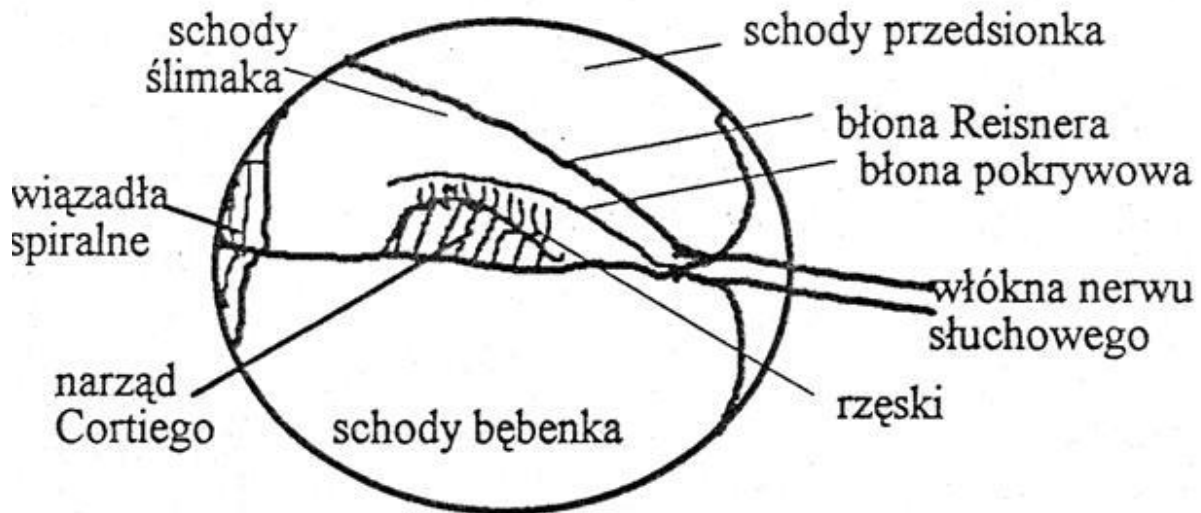
	ST Perylimfa	SV Perylimfa	Przewód ślimakowy Endolimfa	CSF
Sód (mM)	148	141	1.3	149
Potas (mM)	4.2	6.0	157	3.1
Chlor (mM)	119	121	132	129
Wapń (mM)	1.3	0.6	0.023	-
Proteiny (mg/dl)	178	242	38	24
pH	7.3	7.3	7.4	7.3



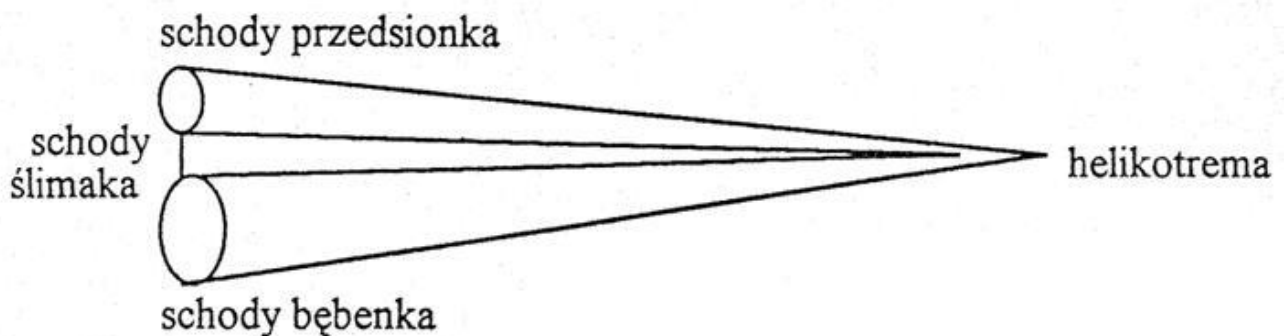
**Rys.24** Drawing of the cross-section of the organ of Corti, based on histological data, including electron microscopy, as well as electrophysiological data and theoretical considerations. Scala media (SM), tunnel of Corti (TC), scala tympani, (ST), tectorial membrane (TM), inner supporting cells (ISC), Deiters' cells (DC), Hensen's cells (HC), pillar cells (PC), nerve fibers (NF), and outer (OHC) and inner hair cells (IHC). (Adapted from Ryan, A., and Dallos, P. Physiology of the inner ear. (1976). In *Communicative Disorders: Hearing Loss*, edited by J. L. Northern. Little, Brown & Co., Boston.)



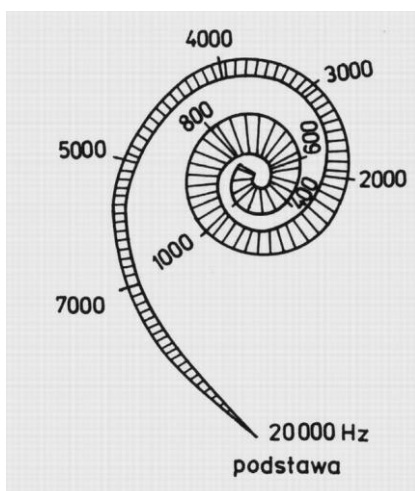
**Rys.23** Zdjęcie mikroskopowe szczytów komórek rzęskowych. Rzęski ułożone w kształcie litery V lub W charakteryzują zewnętrzne komórki rzęskowe. U góry pojedynczy rząd wewnętrznych komórek rzęskowych.



Rys.10 Przekrój poprzeczny ślimaka

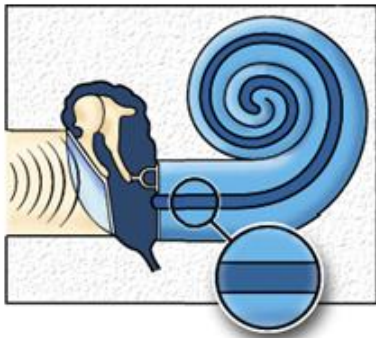


Rys.11 Schemat rozwiniętego ślimaka ze zbiegającymi się kanałami

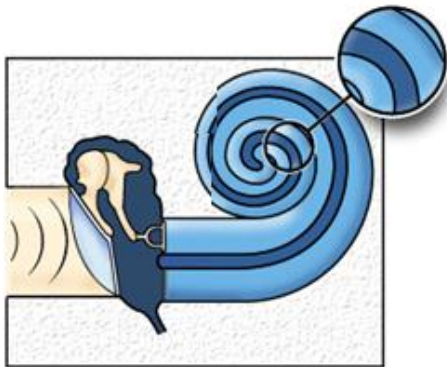


Od osklepka (szczytu) w kierunku podstawy błony podstawnej rozkład miejsc pobudzeń zmienia się proporcjonalnie do logarytmu częstotliwości

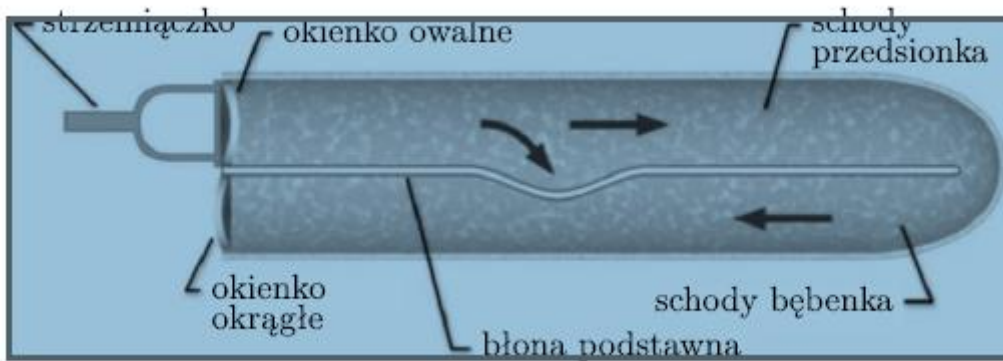
Błona podstawna rozszerza się od podstawy do wierzchołka (szczytu) ślimaka, a dźwięki o najwyższych częstotliwościach słyszalnych dają maksimum wychylenia w pobliżu podstawy ślimaka, czyli okienka owalnego.



Wysoka częstotliwość

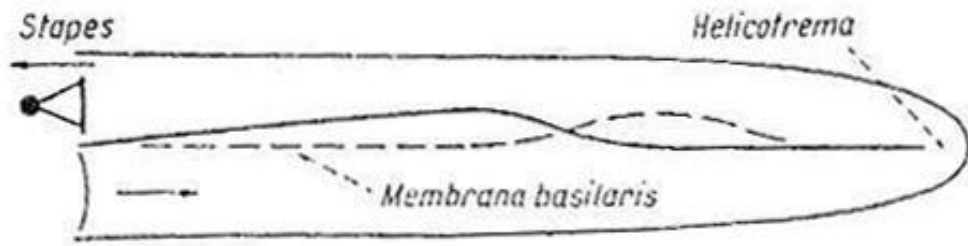


Niska częstotliwość

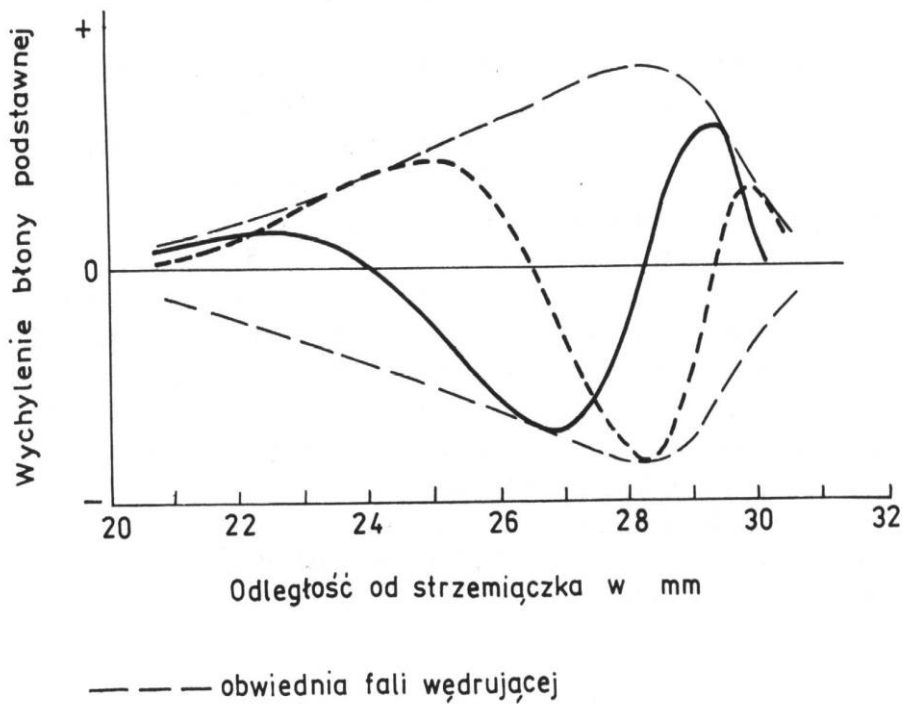


(<http://www.mimuw.edu.pl/delta/artykuly/delta1006/ucho.pdf>)

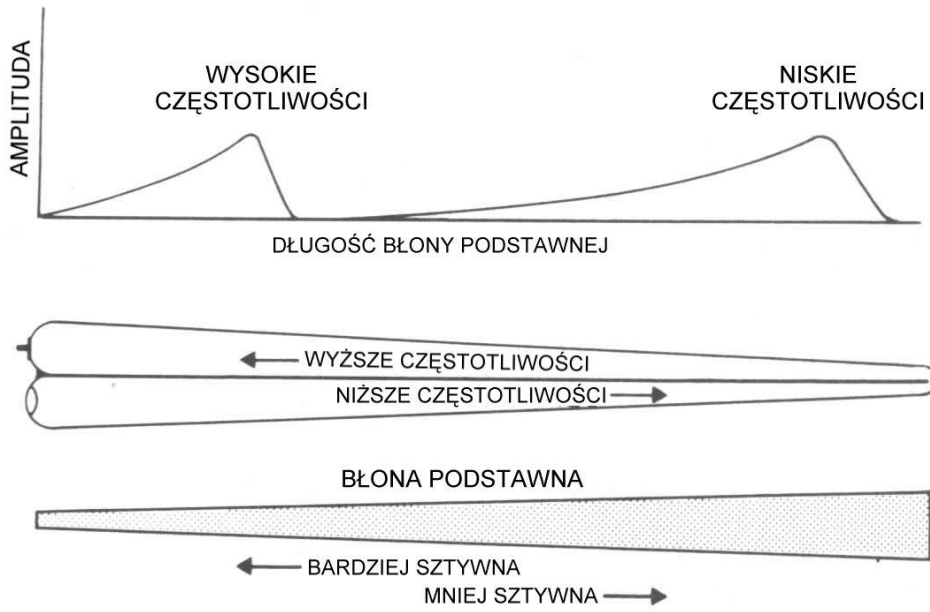
Ciśnienie wywierane na okienko owalne wywołuje falę biegnącą (ang. *travelling wave*, zjawisko odkryte przez Bekesy'ego) w ślimaku, co powoduje wychylenie - „oscylacje” błony podstawnej w ślimaku



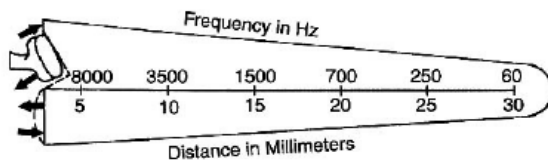
Rys. 6 Fala wędrująca po błonie podstawnej. Ślimak rozwinięto dla przedstawienia schematycznego.



Rys. 6. Wychylenie błony podstawnej (uzyskane dla modelu ślimaka) dla dwu kolejnych chwil w odpowiedzi na sygnał tonalny o częstotliwości 200 Hz. Powstaje fala wędrująca, która przemieszcza się od strzemiączka do helikotremy. Jej amplituda narasta stopniowo, osiąga maksimum i stosunkowo szybko maleje. Obwiednia fali posiada maksimum w ściśle określonym miejscu błony podstawnej



## NARZĄD CORTIEGO – MAKROMECHANIKA ŚLIMAKA

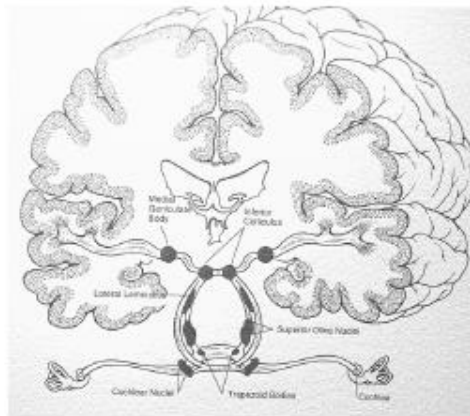


# Mechanizm strojenia systemu słuchowego

Problem: szeroka obwiednia fali biegnącej a słyszymy czyste tony –  
Wniosek: musi istnieć dodatkowy mechanizm strojenia systemu słuchowego do częstotliwości dźwięku.

Dzięki określonemu pobudzeniu błony podstawnej następuje wstępna dyskryminacja częstotliwości. Dalszy etap dyskryminacji częstotliwości następuje w neuronach. Można to zaobserwować na rysunku przedstawiającym krzywe strojenia czterech wybranych neuronów. Każdy z nich wykazuje wyraźnie strojenie częstotliwościowe, czyli każdy ma najniższy próg pobudzenia dla sygnału o ściśle określonej częstotliwości, zwanej częstotliwością charakterystyczną. Częstotliwość dźwięku wywołującego maksymalne wychylenie określonego punktu błony podstawnej nazywana jest częstotliwością charakterystyczną. Końcowa dyskryminacja następuje na dalszych piętrach układu nerwowego i ostateczna w korze mózgowej.

## NEURONALNE SZLAKI SŁUCHOWE

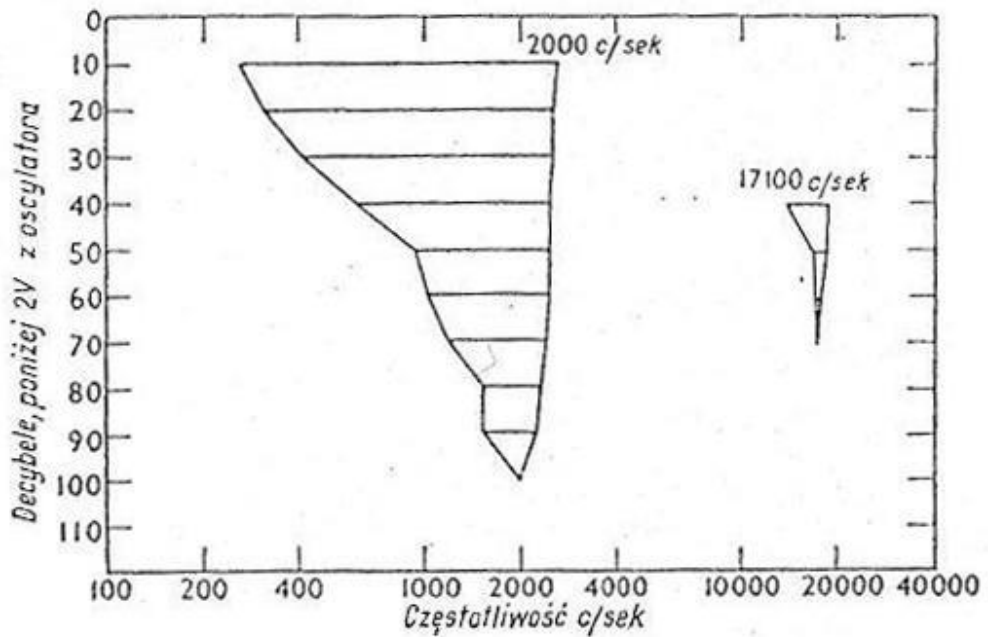
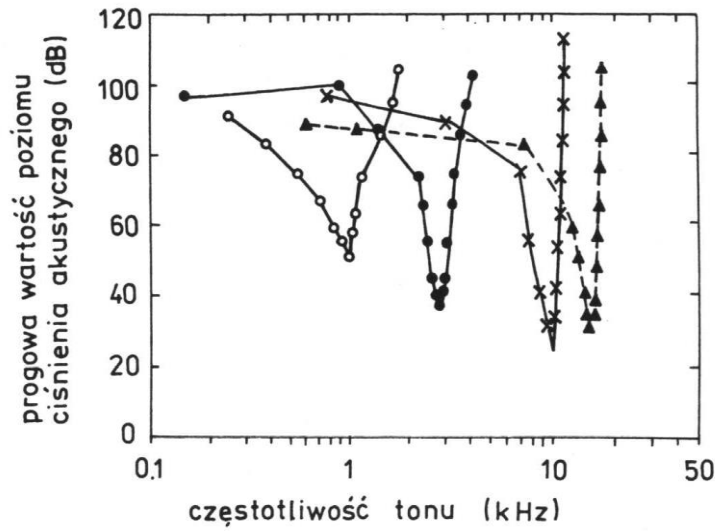


**I neuron** – komórki dwubiegunowe zwoju spiralnego (ślimak). Wypustki komórek zwoju spiralnego formują nerw ślimakowy.

**II neuron** – jądra ślimakowe brzuszne i grzbietowe

**III neuron** – jądro ciała czworobocznego, jądro wstęgi bocznej, jądro oliwki górnej i jądro wzgórka dolnego

**IV neuron** – międzymózgowie – jądro ciała kolankowatego przyśrodkowego, którego wypustki biegną do kory słuchowej



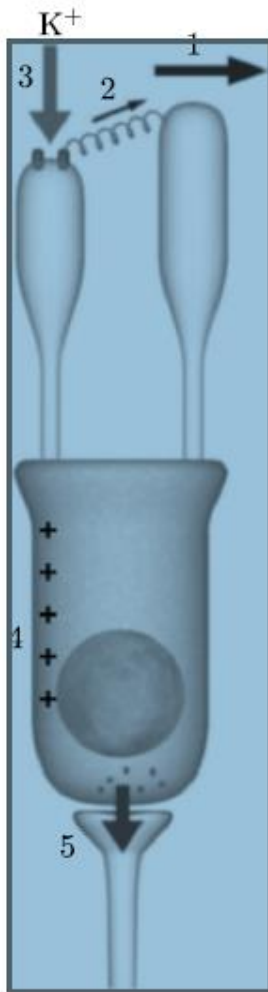
Rys. 11 Odpowiedź pojedynczych jednostek układu słuchowego na tony rozmaitych częstotliwości. Każde włókno miało znamiennej częstotliwość, na którą było najbardziej wrażliwe. W miarę wzrastania natężenia bodźca również inne tony stawały się skuteczne (Galambos i Davis, 1943). Jednostki uważa się za neurony drugiego rzędu (Galambos i Davis, 1948).



## Mikromechanika

Dzięki ruchom między błoną pokrywkową a błoną podstawną rzęski są poruszane. W zakończeniach rzęsek znajdują się kanały jonowe sterowane ich „falowaniem”. Przy odchyleniu w stronę najwyższej rzęski występuje krótkotrwałe otwarcie kanału i napływ jonów dodatnich, w które obfitują płyny ślimakowe, powodujący wzrost potencjału w receptorze, a następnie pobudzenie komórki nerwowej. W ten sposób następuje zamiana pobudzenia mechanicznego na elektryczne. Występują dwa rodzaje komórek słuchowych, które różnią się funkcją: komórki słuchowe wewnętrzne (ang. *Inner Hair Cells* {IHC}), oraz komórki słuchowe zewnętrzne (ang. *Outer Hair Cells* {OHC}).

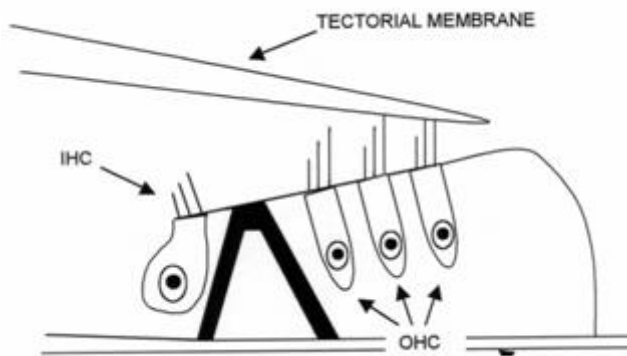
IHC w ilości około 3500 tworzą jeden rząd biegnący wzdłuż błony podstawnej i są unerwione głównie przez włókna dośrodkowe, które dostarczają sygnały do mózgu. Bardziej liczne są OHC (ok. 12000), które tworzą trzy rzędy i są unerwione głównie przez włókna odśrodkowe, które odbierają sygnały z centralnego układu nerwowego. Gdy ich rzęski są odchylane, komórki te są dodatkowo pobudzane przez zwrotne impulsy sterujące z centralnego układu nerwowego. Pod wpływem bodźców nerwowych komórki te zmieniają rytmicznie swoją długość (elektrokurczliwość). Pobudzane są te OHC, które leżały wewnątrz obszaru najsilniejszego pobudzenia błony podstawnej falą dźwiękową. Można ten efekt nazwać „dostrajaniem” do częstotliwości pobudzenia. Ponieważ ich rzęski zagłębione są w błonie pokrywkowej, ich ruch powoduje także drgania błony podstawnej. Siły generowane przez komórki zewnętrzne są zdolne do zmiany delikatnej mechaniki przegrody ślimakowej, zwiększając czułość słyszenia i selektywność częstościową. Podsumowując, uważa się, że o ile wewnętrzne komórki słuchowe działają jako główne komórki receptorowe układu słuchowego, to zewnętrzne komórki słuchowe działają jako komórki motoryczne wzmacniające ruch błony podstawnej (<http://www.mimuw.edu.pl/delta/artykuly/delta1006/ucho.pdf>).



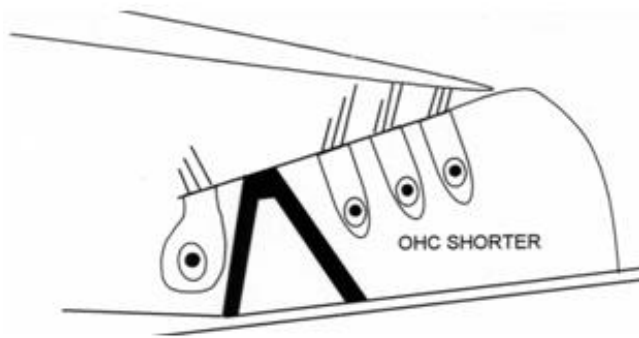
## Działanie komórki słuchowej

(<http://www.mimuw.edu.pl/delta/artykuly/delta1006/ucho.pdf>)

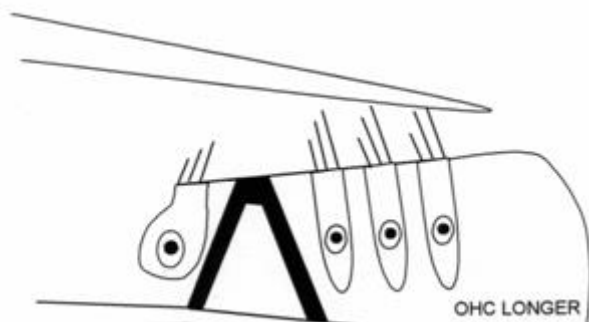
W zakończeniach rzęsek znajdują się kanały jonowe sterowane falowaniem rzęsek (1, 2). Przy odchyleniu w stronę najwyższej rzęski (1) występuje krótkotrwałe otwarcie kanału (2) i napływ jonów  $K^+$  (3) powodujący wzrost potencjału w receptorze (4), a następnie pobudzenie komórki nerwowej (5). W ten sposób następuje zamiana pobudzenia mechanicznego na elektryczne.



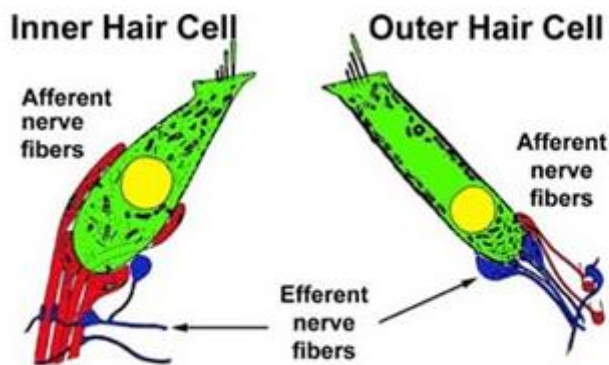
Stan równowagi



Odkształcenie błony podstawnej ku górze powoduje depolaryzację i skurcz komórek



Odkształcenie błony podstawnej w kierunku przeciwnym (ku dołowi) powoduje hiperpolaryzację i wydłużenie komórek

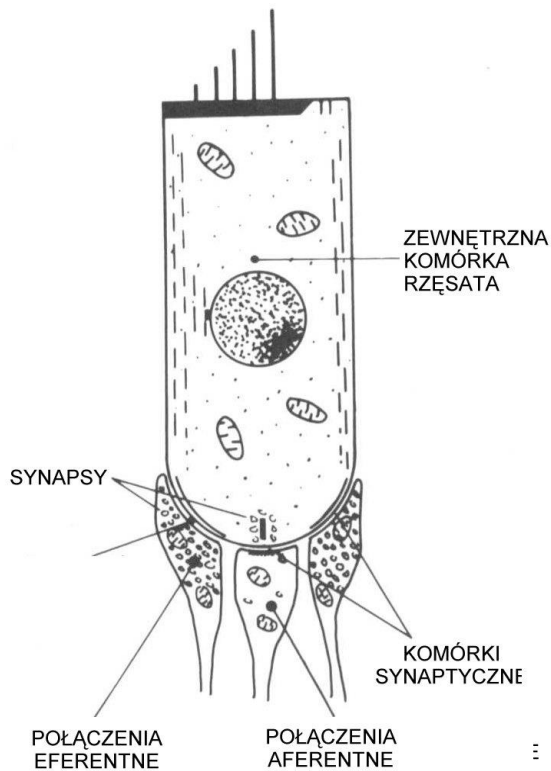


*Inner and outer hair cells*

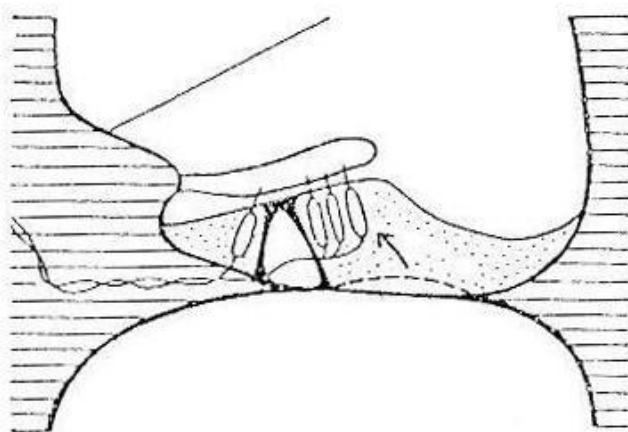
(<http://www.hei.org/research/cmb/cellstru/cellstru.htm>)

### **Komórki słuchowe zewnętrzne -**

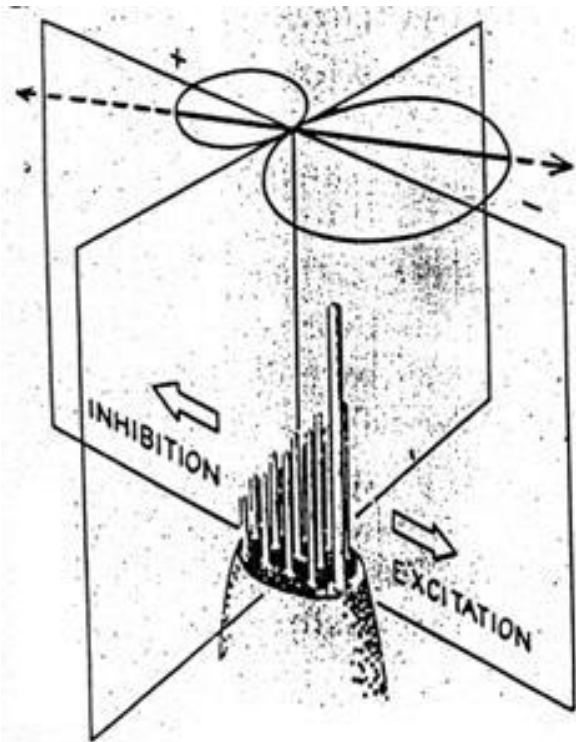
- Funkcja motoryczna: zmiana długości i kształtu
- Aktywne oddziaływanie na mechanikę ślimaka w celu uzyskania czułości i ostrego strojenia błony podstawnej,
- Źródło otoemisji akustycznych



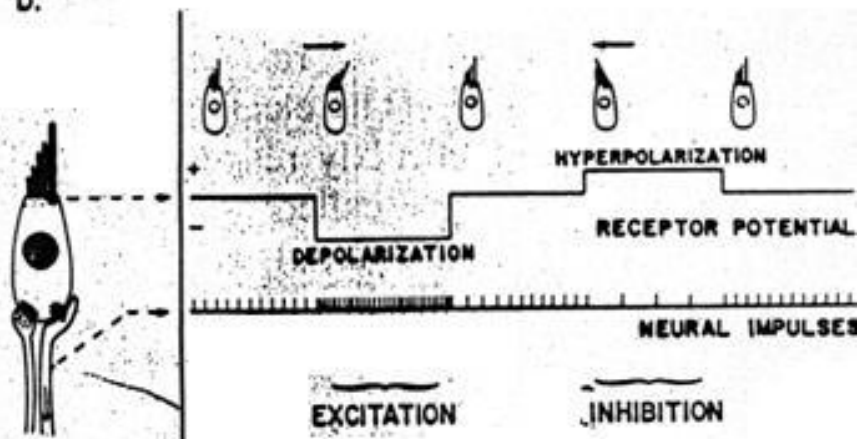
## Komórka słuchowa z połączeniami eferentnymi i aferentnymi



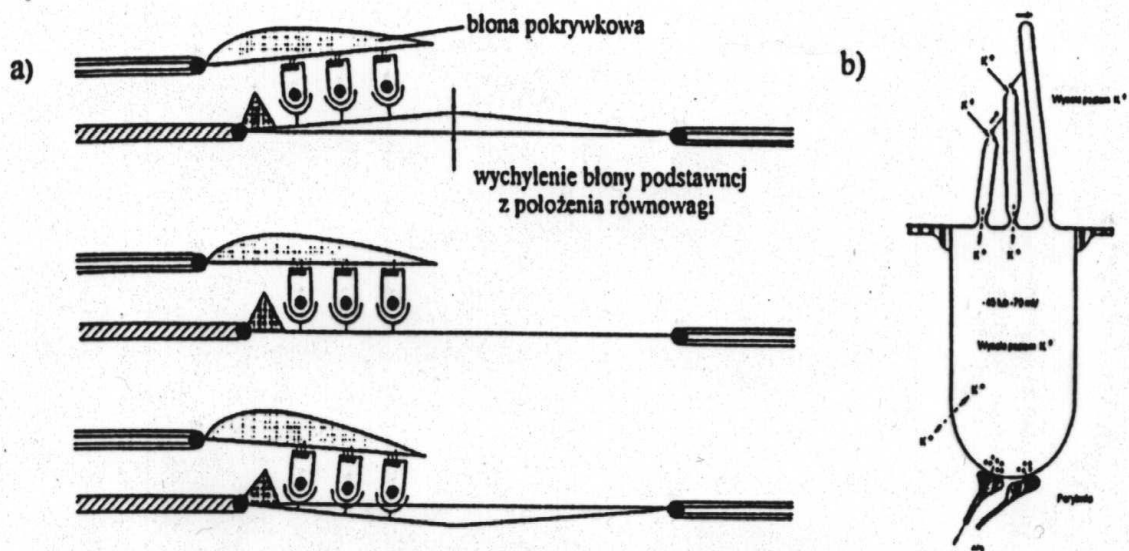
Rys.8 Budowa narządu Cortiego. Komórki rzęskowe wewnętrzne posiadają układ połączeń „punkt do punktu” z ośrodkowym układem nerwowym. Z drugiej strony, włókna spiralne zewnętrzne zaopatrujące część zewnętrzną narządu Cortiego unerwiają liczne komórki rzęskowe. Ten ostatni typ unerwienia zapewnia lepszą ochronę przed obrażeniami. Dandy (1934) stwierdził, że przecięcie nawet siedmiu ósmych nerwu słuchowego nie czyni ucha bezużytecznym. W tych okolicznościach ucierpieć może rozróżnianie wysokości i natężenia tonu, jakkolwiek podwyższenie progu dla tonów czystych może nie wystąpić lub być nieznaczne (wg Stevensa i Davisa, 1938 -- strzałka wskazuje kierunek ruchu).



b.

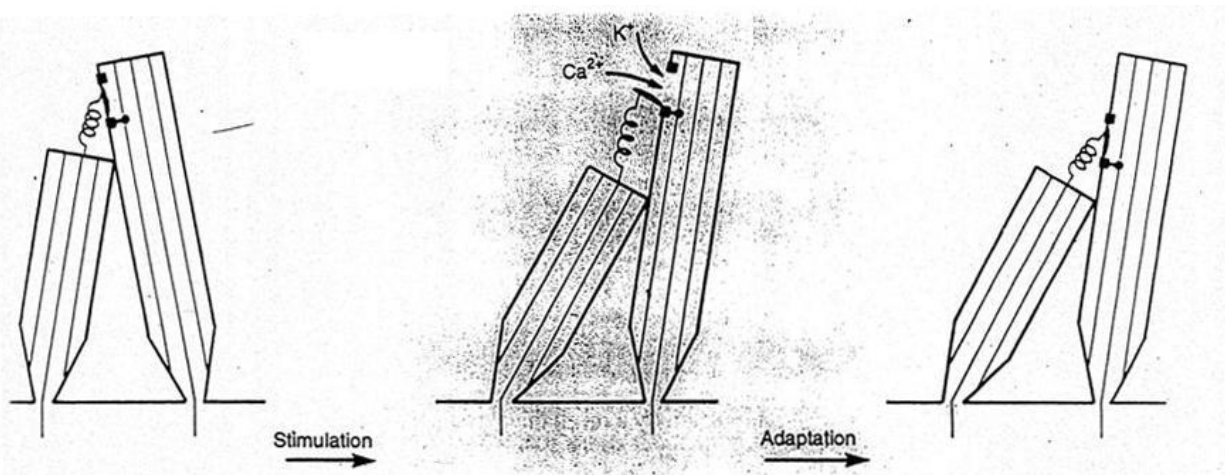


Rys.20 *a*: Diagram illustrating the directional sensitivity of the hair cell. *b*: Relationship of spike frequency to direction of shearing of the hairs.



Rys. 5. Schematyczne ilustracja kolejnych faz ruchu błony podstawnej, organu Cortiego i błony pokrywkowej (a) oraz odpowiadające im ruchy rzęsek komórek rzęskowych (b), [17].

Jeśli rzęski przeginane są w kierunku od wewnętrznych struktur ślimaka, to następuje otwieranie kanałów rzęskowych, przez które dodatkowo jony potasu z endolimfy mogą wnikać do wewnętrznych i zewnętrznych komórek rzęskowych (Źródło: prezentacja J. Renowski, Pol. Wrocławska)



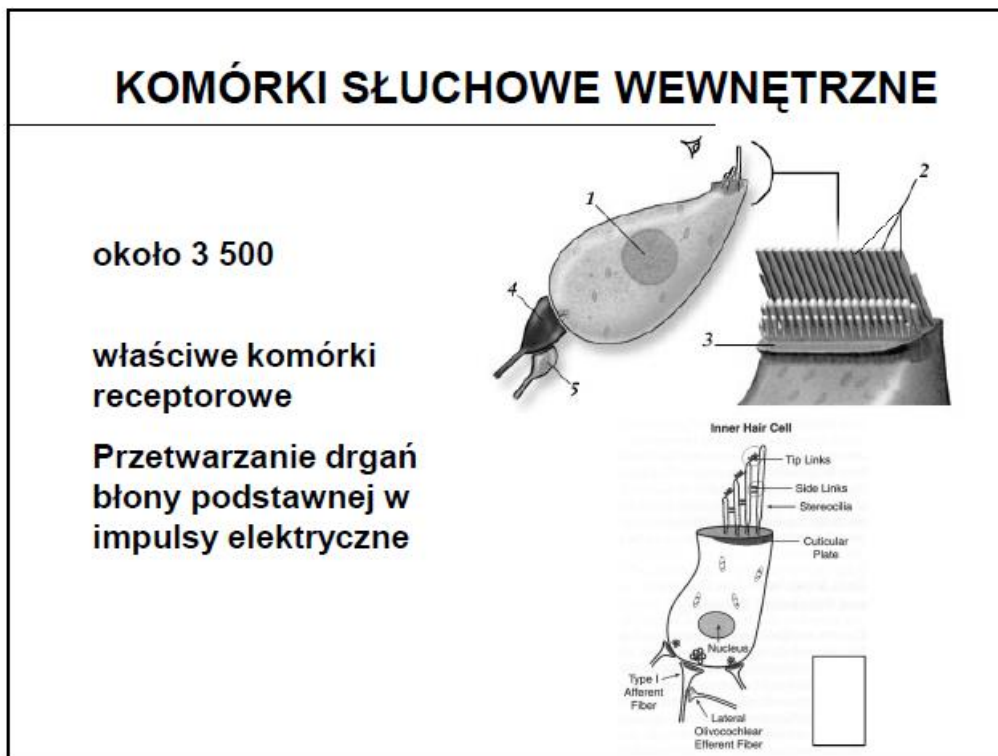
Rys.18 Adaptation of the transduction apparatus. During prolonged positive stimulation, the tip link's upper insertion slides down the stereocilium, reducing the tension in the gating spring and promoting channel closure. With prolonged negative stimulation, the insertion ascends the stereocilium, probably powered by myosin molecules and increases tension in the tip link until channels reopen. (Adapted from refs. 1 and 10.) Figure 4

Komórki rzęskowe wewnętrzne i zewnętrzne mają ujemne potencjały spoczynkowe równe odpowiednio:  $-45$  i  $-75\text{ mV}$  i wnikające do ich

wnętrza dodatnie jony potasu wywołują chwilową depolaryzację tych komórek.

Jeśli jednak rzęski wyginane są w kierunku wewnętrznych struktur ślimak, to odległości między rzęskami zmniejszają się, co powoduje zamykanie się kanałów rzęskowych.

Ta chwilowa depolaryzacja jest czynnikiem wyzwalającym impulsy w neuronach, których synapsy przylegają do komórek rzęskowych.



### Kodowanie natężenia sygnału

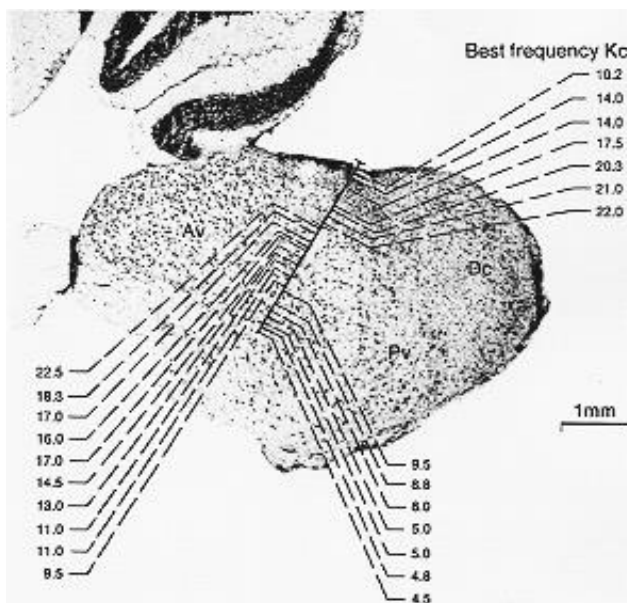
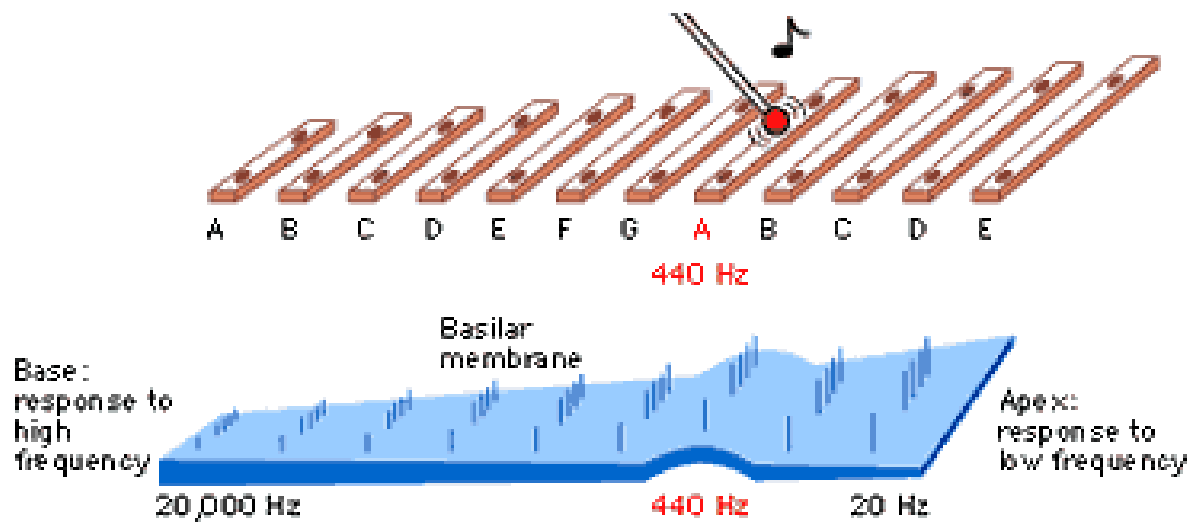
- amplituda wychylenia błony podstawnej
- częstotliwość potencjałów czynnościowych generowanych przez komórkę nerwową
- wzorzec pobudzenia włókien nerwowych

### Kodowanie częstotliwości sygnału

- kodowanie miejsca (ang. *place coding*) – wzor pobudzenia
- synchroniczność fazowa (ang. *phase locking, temporal coding*)
- zgodność fazy drgań miejsc na błonie podstawnej
- mikromechanika ślimaka – wzrost selektywności dla niskich natężeń
- częstotliwość otwierania i zamykania kanałów jonowych

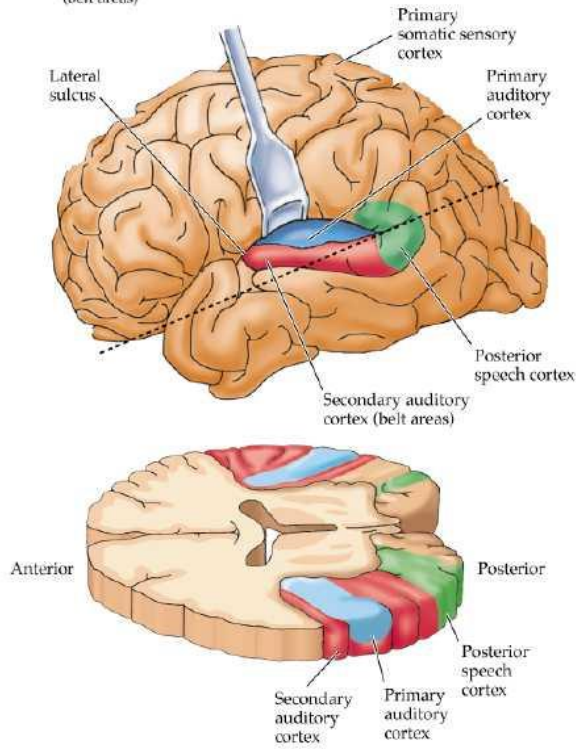
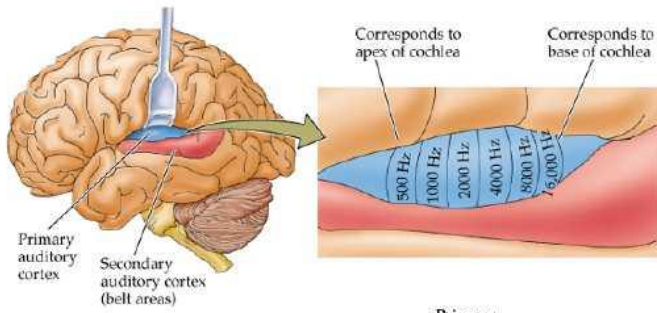
## ORGANIZACJA TONOTOPOWA

Mapowanie tonotopowe, czyli odwzorowanie częstotliwości na lokalizację przestrzenną na błonie podstawnej ślimaka.



Przekrój przez jądro ślimakowe kota ukazujący przestrzenną reprezentację charakterystycznych częstotliwości (CF – *characteristic frequency*) ślimaka.

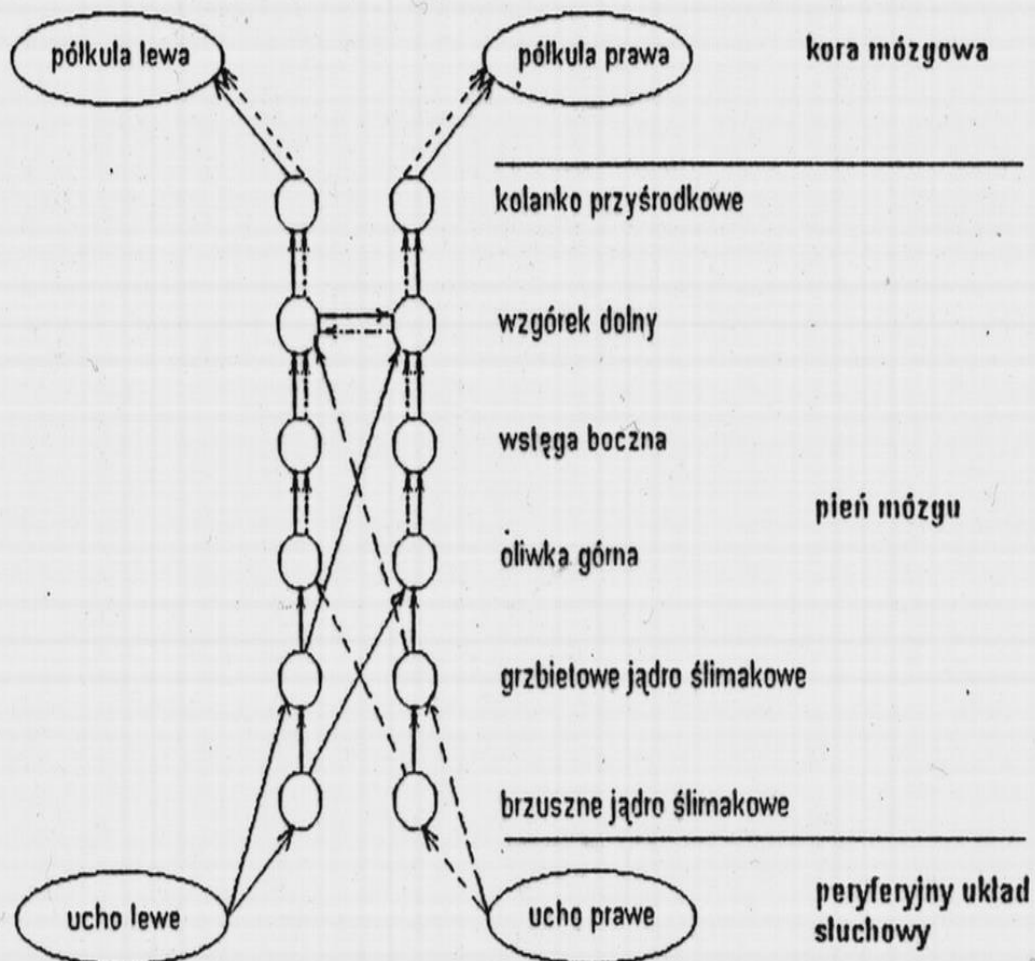




Mapowanie tonotopowe jest zachowane wzdłuż całej ośrodkowej drogi słuchowej i występuje w pierwszorzędowej korze słuchowej.

## 2. BUDOWA I DZIAŁANIE UKŁADU SŁUCHOWEGO

- Układ słuchowy:



- \* ucho: przetwarza drgania akustyczne w aktywność neuronów
- \* droga słuchowa: przenosi informacje z ucha do pola słuchowego kory mózgowej
- \* pole słuchowe kory mózgowej: tam powstają wrażenia słuchowe

Źródło: prezentacja J. Renowski, Pol. Wrocławska

## PODSUMOWANIE BUDOWY UCHA

PODZIAŁ	UCHO ZEWNĘTRZNE	UCHO ŚRODKOWE	UCHO WEWNĘTRZNE	CENTRALNY SŁUCHOWY UKŁAD NERWOWY
BUDOWA ANATOMICZNA	<p>The diagram illustrates the anatomy of the human ear, divided into four main sections. The external ear (Ucho zewnętrzne) includes the pinna (Makłowina uszna) and the external auditory canal (Przewód słuchowy zewnętrzny). The middle ear (Ucho środkowe) contains the ossicles: the malleus (Strzemiączko), incus (Kowadełko), and stapes (Szkiełka), along with the tensor tympani muscle (Mięśnie napinające układ kosteczek). The internal ear (Ucho wewnętrzne) consists of the ossicle chain, the oval window (Okienko owalne), the round window (Okienko okrągłe), the cochlea (Ślimak), and the vestibular system (Błędnik kostny) including the three semicircular canals (Kanały półkolisty). The Eustachian tube (Trąbka Eustachiusza) is also shown. The central auditory system (Centralny słuchowy układ nerwowy) includes the facial nerve (Nerw twarzowy) and the auditory nerve (Nerw słuchowy). Labels also include soft tissue (Tkanka miękka) and the eardrum (Błona bębenkowa).</p>			
ZASADA DZIAŁANIA	Drgania powietrza	Drgania mechaniczne	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Działanie mechaniczne</li> <li>- Hydrodynamiczne</li> <li>- Elektrochemiczne</li> </ul>	Działanie elektrochemiczne
FUNKCJA	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Ochrona</li> <li>- Wzmocnienie</li> <li>- Lokalizacja</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Dopasowanie impedancyjne</li> <li>- Stymulacja okienka owalnego</li> <li>- Wyrównywanie ciśnienia</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Filtrowanie</li> <li>- Transformacje mechano-elektryczne</li> </ul>	Obróbka informacji

Rys.14 Uproszczona budowa ucha wraz z zaznaczeniem jego głównych części, zasad działania i funkcji

W materiałach pomocniczych wykorzystano w części prezentację J. Renowskiego (Politechnika Wroclawska).