

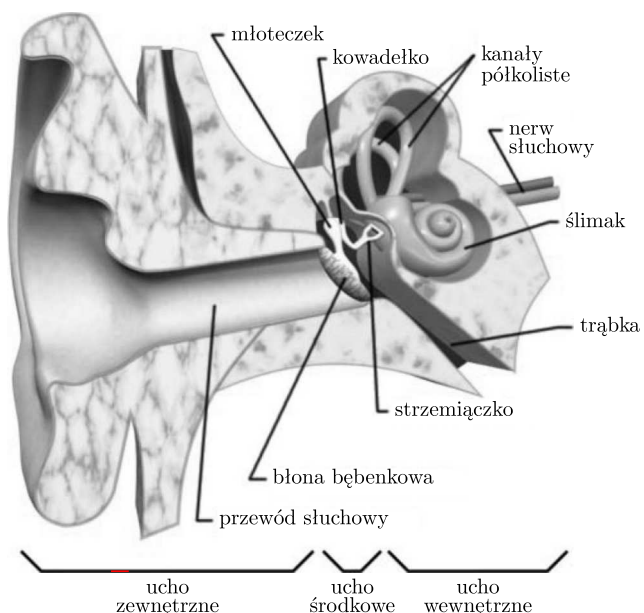
# Fizyczne mechanizmy działania narządu słuchu

W. Wiktor JĘDRZEJCZAK\*

Zagadka działania narządu słuchu już od dawna nurtowała fizyków i to głównie ich badaniom zawdzięczamy wiedzę na ten temat. Pierwsze godne uwagi teorie słyszenia tworzyli Georg Ohm i Hermann von Helmholtz w XIX wieku. W ciągu ostatnich stu pięćdziesięciu lat wyjaśniono wiele mechanizmów stojących za zdolnością słyszenia, jednakże wciąż pozostały liczne niewiadome. Poniżej zostanie przedstawiona obecna wiedza na ten temat ze szczególnym uwzględnieniem zjawisk fizycznych.

## Jak słyszymy?

W bardzo dużym uproszczeniu wygląda to tak. Fala dźwiękowa, nakierowana do kanału słuchowego przez małżowinę uszną (rys. 1), powoduje drgania błony bębenkowej. Te z kolei są przenoszone poprzez system kosteczek słuchowych (młoteczek, kowadełko i strzemiączko) do ślimaka – kostnego kanału wypełnionego płynem i skręconego w taki sposób, że przypomina muszlę. Wewnątrz ślimaka zostają wprowadzone w ruch rzęski komórek słuchowych. Komórki te zamieniają drgania mechaniczne na impulsy nerwowe czyli sygnały elektryczne. Impulsy te biegną dalej nerwem słuchowym do kory mózgowej, gdzie następuje ich analiza. Ucho ludzkie wrażliwe jest na dźwięki o zakresie częstotliwości od 20 Hz do 20 kHz.

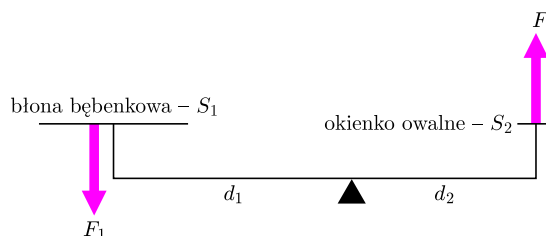


Rys. 1. Budowa ucha.

## Ucho środkowe

W uchu środkowym znajduje się jama bębenkowa z błoną bębenkową i kosteczkami słuchowymi (rys. 1). Kosteczki słuchowe są połączone więzadłami, przy czym młoteczek jest dodatkowo przyczepiony do błony bębenkowej, a strzemiączko do okienka owalnego – membrany zamykającej ślimak. Układ ten jest swego rodzaju transformatorem mechanicznym i zapewnia między innymi odpowiedni sposób transferu fali akustycznej między powietrzem (przewód słuchowy) i płynem (wnętrze ślimaka).

Ponieważ wartość ciśnienia jest wyrażana przez stosunek siły do powierzchni, to ze względu na dwudziestokrotnie większą powierzchnię błony bębenkowej w odniesieniu do okienka owalnego ślimaka, ciśnienie działające na okienko owalne też jest 20 razy większe, niż ciśnienie działające na błonę bębenkową (rys. 2). Z kolei dzięki różnicy długości młoteczka i kowadełka, na zasadzie dźwigni, siła przenoszona z błony bębenkowej na strzemiączko wzrasta w przybliżeniu 1,3 razy. Czyli szacując całkowity wynik tej transformacji, otrzymujemy wzmocnienie o około 26 razy.



Rys. 2. Schemat ucha środkowego. Błona bębenkowa –  $S_1 = 0,6 \text{ cm}^2$ , okienko owalne ślimaka –  $S_2 = 0,03 \text{ cm}^2$ ,  $S_1/S_2 = 20$ ,  $d_1/d_2 \sim 1,3$ . Z zasady dźwigni:  $F_1 d_1 = F_2 d_2$ , i stosunku ciśnień:  $p_2/p_1 = F_2 S_1 / F_1 S_2$ , dostajemy wzmocnienie:  $20 \cdot 1,3 = 26$ .

\*Instytut Fizyki Doświadczalnej  
Uniwersytetu Warszawskiego



### Rozwiązanie zadania F 677.

Przy ruchu przyspieszonym naczynia zmieni się rozkład ciśnienia wody wraz z wysokością. Różnica ciśnień między poziomami odległymi o  $h$  wynosi teraz  $\rho_w h(g + a)$ , ponieważ ta różnica powinna nie tylko kompensować siłę ciężkości słupa wody o wysokości  $h$ , ale także nadawać temu słupowi ciśnienie  $a$  skierowane do góry. Siła wyporu działająca na kulkę powinna zatem wzrosnąć  $\frac{g+a}{a}$  razy. Ponieważ kulka także porusza się w górę z przyspieszeniem  $a$ , różnica wartości siły wyporu  $F_w$  i siły ciężkości  $mg$  oraz nacisku wywieranego przez pokrywkę  $F$  będzie równa  $ma$ :

$$F_w - mg - F = ma,$$

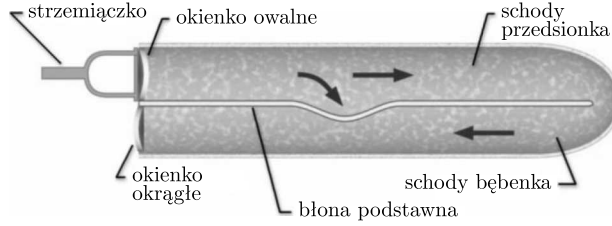
zatem

$$F = F_w - mg(1 + a/g),$$

czyli siła nacisku wzrasta  $1 + a/g$  razy.

## Mechanika ślimaka

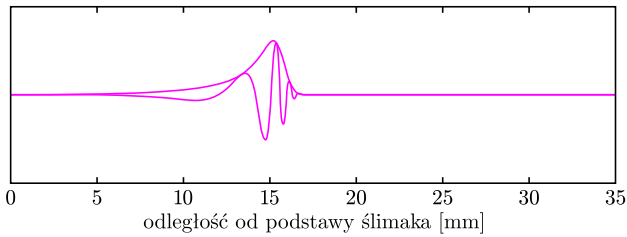
Ślimak to wypełniony płynami kostny przewód zamknięty dwiema membranami: okienkiem owalnym i okrągłym (rys. 3). Jest on także podzielony wzdłuż przez błonę podstawną na dwa kanały zwane schodami (schody przedsionka podzielone są dodatkowo, niepokazaną na rysunku, błoną przedsionkową).



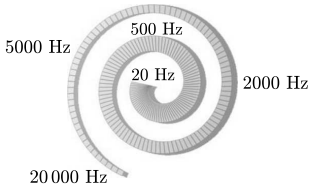
Rys. 3. Przekrój podłużny przez ślimak (po „wyprostowaniu”). Fale ciśnienia powodują oscylacje błony podstawnej.

Oscylacje strzemiączka są przenoszone przez okienko owalne do wnętrza ślimaka. Ponieważ płyny wypełniające ślimak nie są ściśliwe, następuje ruch okienka okrągłego. Te różnice ciśnienia powodują także drgania błony podstawnej, na której rozmieszczone są komórki słuchowe.

Drgania błony podstawnej przemieszczają się od podstawy do szczytu ślimaka tworząc tzw. fale biegnące.



Rys. 4. Fala biegnąca z zaznaczoną obwiednią. W zależności od częstości bodźca, maksimum obwiedni fali biegnącej ma inną pozycję.



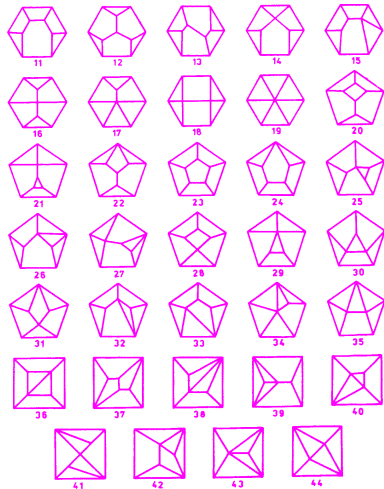
Rys. 5. Percepcja częstościowa na błonie podstawnej. Detekcja wysokich częstości zachodzi w części podstawnej ślimaka, a niskich – w szczytowej.

Właściwości błony podstawnej nie są takie same na całej długości. Jej sztywność maleje z odległością od podstawy w sposób eksponencjalny. Zmiana ta jest związana ze zwiększającą się szerokością i malejącą grubością błony. Na skutek tego położenie maksimum wychylenia błony podstawnej jest ściśle związane z częstością bodźca (rys. 5). Przy wysokich częstościach maksimum to znajduje się przy podstawie ślimaka i wraz ze spadkiem częstości przesuwa się w stronę szczytu ślimaka.

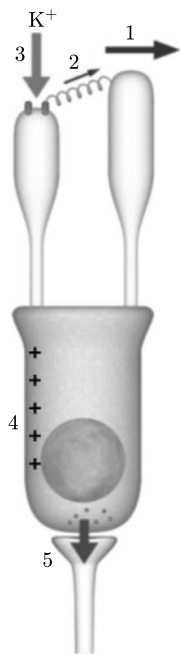
Pierwsze badania drgań błony podstawnej wykonane zostały na wypreparowanym ślimaku przez Georga von Bekesego i wyróżnione nagrodą Nobla w 1961 roku. Jednak nawet przy pobudzeniu tonalnym mierzone oscylacje rozciągały się na bardzo duży obszar błony, co było w sprzeczności z dużą rozdzielczością częstościową układu słuchowego. Zwrócił na to uwagę T. Gold i wskazał na potrzebę uwzględnienia procesów aktywnych w ślimaku. Zaproponował mechanizm polegający na tym, że ucho dodaje energię do częstości, którą próbuje wykryć. Ze względu na niedostateczne możliwości pomiarowe w tamtych czasach nie udało mu się potwierdzić tych przewidywań eksperymentalnie. Dopiero późniejsze badania przeprowadzone *in vivo* (W. Rhode, 1971) pokazały, że maksima obwiedni fali biegnącej są dużo ostrzejsze niż *in vitro*. Jest to związane z odkrytym stosunkowo niedawno (W. Brownell i inni, 1983) zjawiskiem elektrokurczliwości komórek słuchowych zewnętrznych, będącym urzeczywistnieniem aktywnych procesów przewidzianych przez Golda.

## Komórki słuchowe

Komórki słuchowe są rozmieszczone wzdłuż całej długości błony podstawnej i są nakryte błoną pokrywkową. Charakteryzują się tym, że są unerwione i mają kilka rzędów małych rzęsek. Przy odkształceniu danego obszaru błony podstawnej pobudzone są leżące na nim partie komórek słuchowych.



wszystkie wielościany siedmiościenne



Rys. 6. Działanie komórki słuchowej. 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.

Dzięki ruchom między błoną pokrywkową a błoną podstawną rzęski są poruszane. W zakończeniach rzęsek znajdują się kanały jonowe sterowane ich falowaniem (rys. 6). 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 (około 12 000), 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). Pobudzone są te OHC, które leżały wewnątrz obszaru najsilniejszego pobudzenia błony podstawnej falą dźwiękową. Można ten efekt nazwać „dostrajaniem” do częstości 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.

## Kodowanie dźwięku

Jak wspomniano wcześniej, komórki słuchowe są połączone z neuronami i informacja o odebranych sygnałach jest przekazywana w postaci impulsów elektrycznych do centralnego układu nerwowego. Cała droga włókien nerwowych począwszy od ślimaka aż do kory mózgowej jest bardzo dobrze poznana. Wzdłuż niej istnieją pewne centra przekaźnikowe, w których następuje wstępna analiza sygnału i łączenie informacji z obydwu uszu. Jednak, jeśli chodzi o samo kodowanie dźwięku, to jest jeszcze wiele niewiadomych. Częstości dźwięków są kodowane poprzez miejsce pobudzenia błony podstawnej (rys. 5). Czyli gdy są pobudzone konkretne komórki słuchowe, to wiadomo, jaka była częstość dźwięku. Takie przestrzenne kodowanie przenosi się także na korę mózgową. Kora słuchowa jest podzielona na obszary odpowiedzialne za analizę różnych częstości, przy czym wysokie częstości są analizowane w przedniej części kory słuchowej, a niskie w tylnej. Amplituda bodźca w systemie nerwowym kodowana jest poprzez ilość wyładowań w czasie. Ponieważ jednak liczba wyładowań na sekundę pojedynczego neuronu nie wystarczałaby na odwzorowanie zakresu dynamiki, jaką jesteśmy w stanie odbierać organem słuchu, to uważa się, że natężenie jest kodowane przez większą ilość komórek naraz – tzw. teoria salw.

## Emisje otoakustyczne

W 1978 roku David Kemp dokonał fascynującego odkrycia. Mianowicie że przy użyciu bardzo czułego mikrofonu w przewodzie słuchowym udało mu się uchwycić słabe sygnały dźwiękowe. Nazwano je emisjami otoakustycznymi (*OtoAcoustic Emissions* – OAE). Mechanizm ich generacji nie jest do końca wyjaśniony, ale powszechnie uważa się, że są efektem aktywnych procesów w ślimaku, a ich źródłem jest prawdopodobnie ruchliwość komórek słuchowych zewnętrznych. Wywołane przez nie drgania są przenoszone z powrotem przez całą drogę słuchową aż do błony bębenkowej i w efekcie powodują powstanie fali akustycznej w przewodzie słuchowym.

### Bibliografia

- Ozimek E., „Dźwięk i jego percepcja – Aspekty fizyczne i psychoakustyczne”, PWN 2002.  
 Pujol R., Reclar-Enjalbert V., Pujol T. „Promenade ‘round the cochlea’”, strona internetowa: [www.iurc.montp.inserm.fr](http://www.iurc.montp.inserm.fr).  
 Shepherd G. M., „Neurobiology”, Oxford University Press 1983.



### Rozwiązanie zadania M 1147.

Na mocy danej równości uzyskujemy

$$a(a + b + c + d) = (a + c)(a + d).$$

Zatem gdyby liczba  $a + b + c + d$  była pierwsza, to byłaby ona dzielnikiem jednej z liczb  $a + c$  lub  $a + d$ . Nie jest to możliwe, bowiem każda z tych liczb jest mniejsza od  $a + b + c + d$ .

Uzyskana sprzeczność dowodzi, że liczba  $a + b + c + d$  jest złożona.

Zadanie pochodzi od D. Pompeiu.