

Нейрофизиология слуховой системы



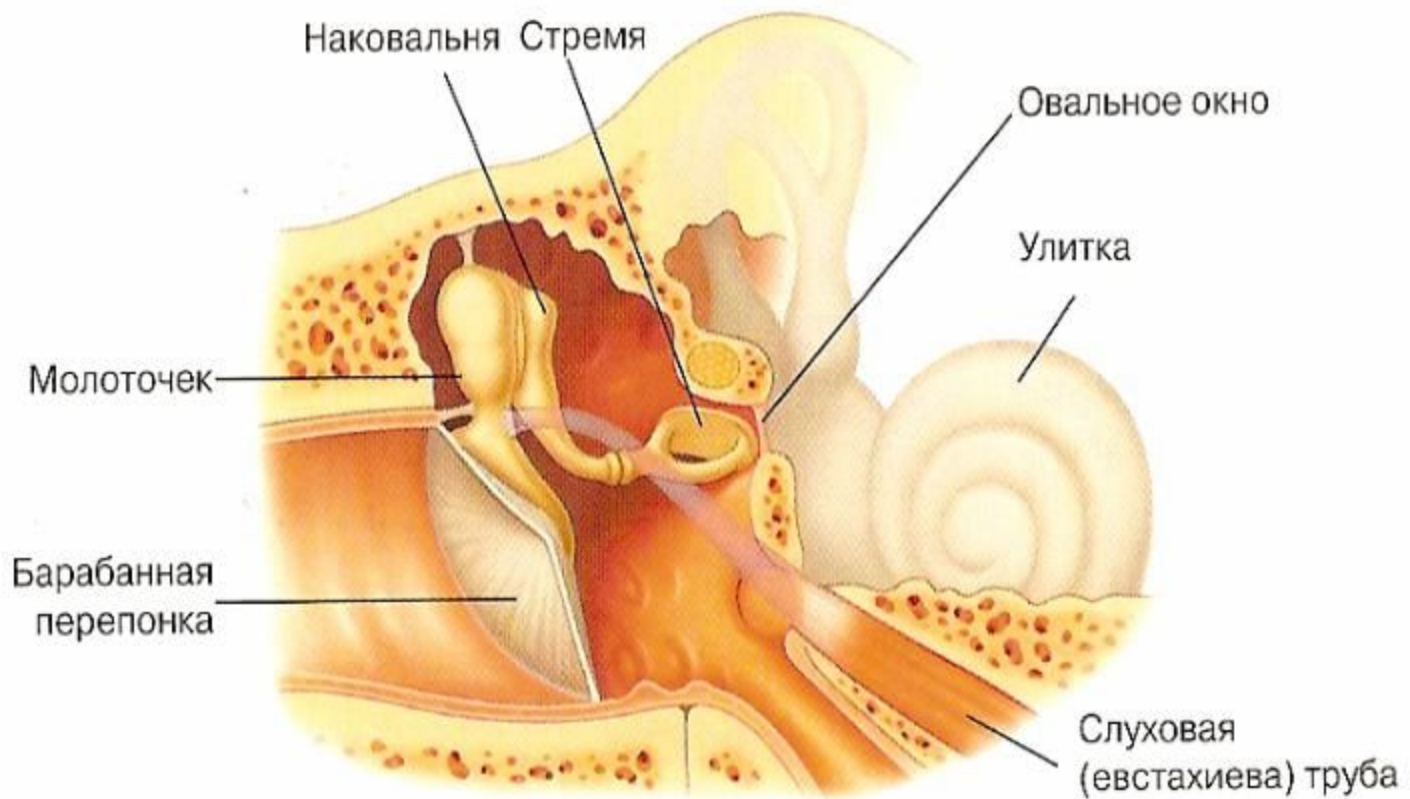
Мир, окружающий человека, полон звуков. Человек слышит не все звуки этого мира, а только те, которые находятся в диапазоне от 20 до 20 000 Гц. Но слуховая система человека предназначена преимущественно для того, чтобы слышать речь другого человека, и в этом отношении ее совершенство нельзя даже близко сравнивать со слуховыми системами других млекопитающих.

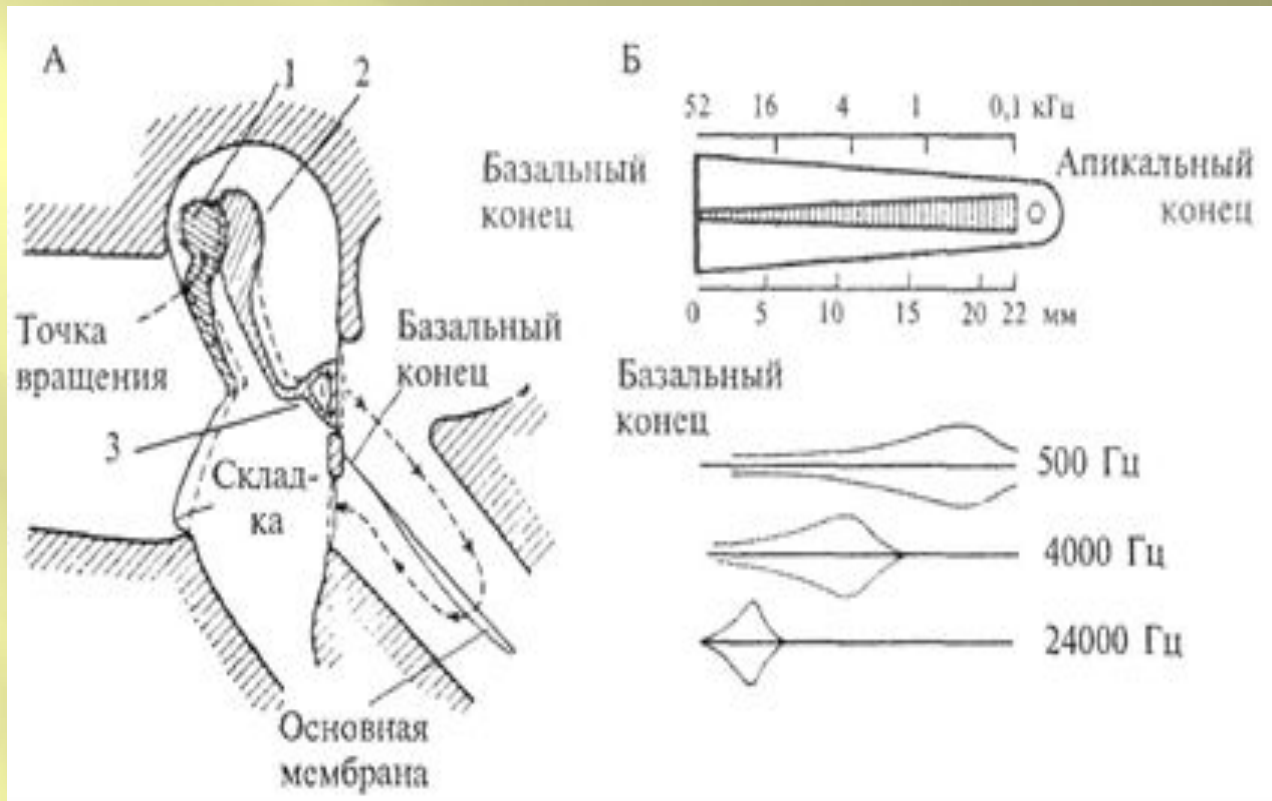
Наружное ухо включает ушную раковину и наружный слуховой проход. Рельеф ушной раковины играет значительную роль в восприятии звуков. Если, например, этот рельеф уничтожить, залив воском, человек заметно хуже определяет направление источника звука. Наружный слуховой проход



Среднее ухо отделено от наружного барабанной перепонкой, которая имеет вид конуса с вершиной, обращенной в барабанную полость. Среднее ухо человека состоит из барабанной полости, которая соединена евстахиевой трубой с полостью глотки, и барабанной перепонки с тремя слуховыми косточками (молоточком, наковальней и стремечком), сочлененных между собой. Слуховые косточки действуют как рычаги, улучшая передачу звуковых колебаний из воздушной среды наружного слухового прохода в более плотную водную среду внутреннего уха. Здесь имеются также две маленькие мышцы — одна прикреплена к ручке молоточка, а другая — к стремечку. Сокращение этих мышц предотвращает слишком большие колебания косточек, вызванных громкими звуками. Это так называемый акустический рефлекс. Таким образом, основной функцией акустического рефлекса является защита улитки от повреждающей стимуляции.

Среднее ухо

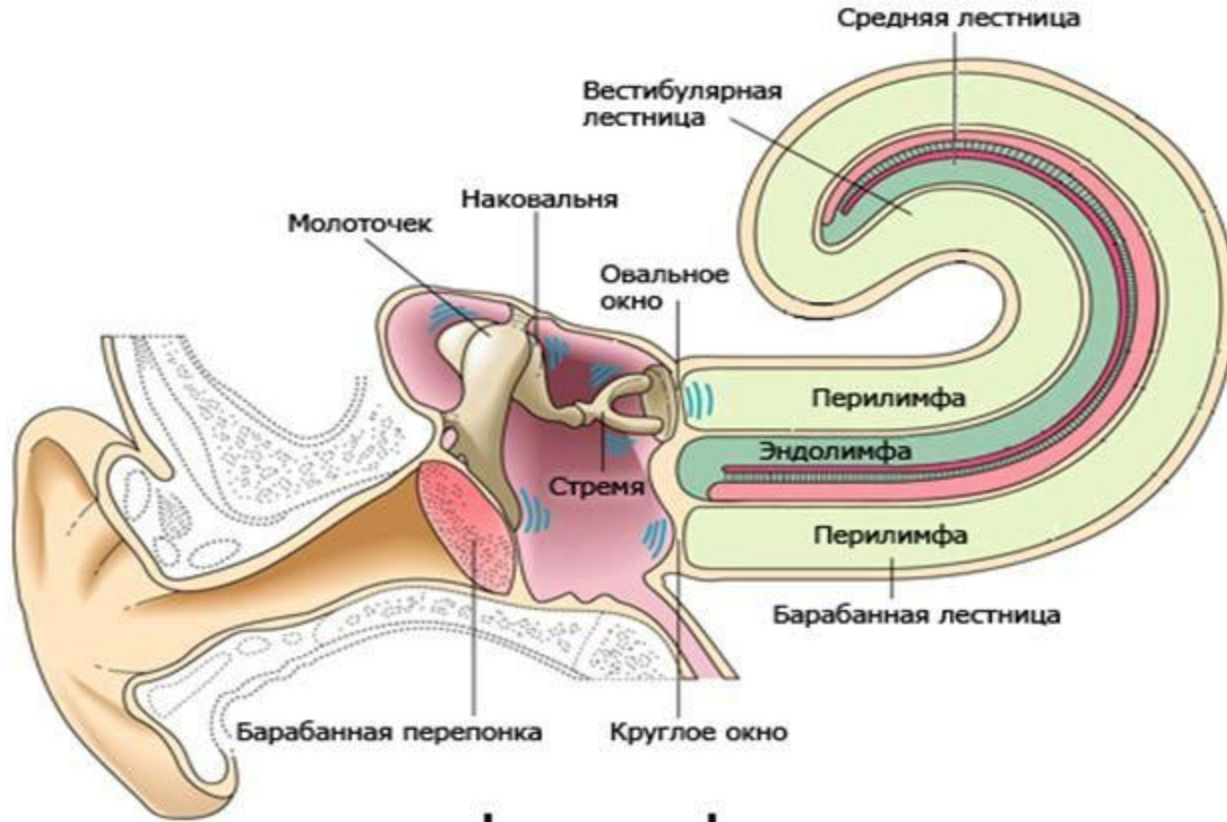




Строение среднего уха (схема). А – передача звуковых колебаний через среднее ухо к внутреннему уху; Б – улиточный ход базальной мембраны (вверху); бегущие волны и их внешние огибающие, вызываемые звуками разной частоты (внизу); 1 – молоточек; 2 – наковальня; 3 – стремечко.

Внутреннее ухо включает два рецепторных аппарата: вестибулярный и слуховой. Опишем слуховой орган. Костный канал улитки разделен двумя мембранами — основной, или базилярной, и рейснеровой — на три отдельных канала, или лестницы: барабанную, вестибулярную и среднюю. Каналы внутреннего уха заполнены жидкостями, ионный состав которых в каждом канале специфичен. Средняя лестница заполнена эндолимфой с высоким содержанием ионов калия; она сообщается с эндолимфой вестибулярного органа. Две другие лестницы заполнены перилимфой, состав которой не отличается от тканевой жидкости. Внутри лестницы имеется еще один канал — кортиев туннель. По обе стороны от него находятся опорные клетки и ряды волосковых клеток (слуховые рецепторы), называемые соответственно внутренними и наружными клетками. Волосковые и опорные клетки, а также кортиев туннель покрыты соединительнотканной покровной (текториальной) мембраной, играющей важную роль в возбуждении слуховых рецепторов. Эта структура (нейроэпителий и покровная мембрана), протянувшаяся по всей длине улитки, называется кортиевым органом. Вестибулярная и барабанная лестницы на вершине улитки соединяются через небольшое отверстие — геликотрему,

Строение внутреннего уха



Наружное ухо

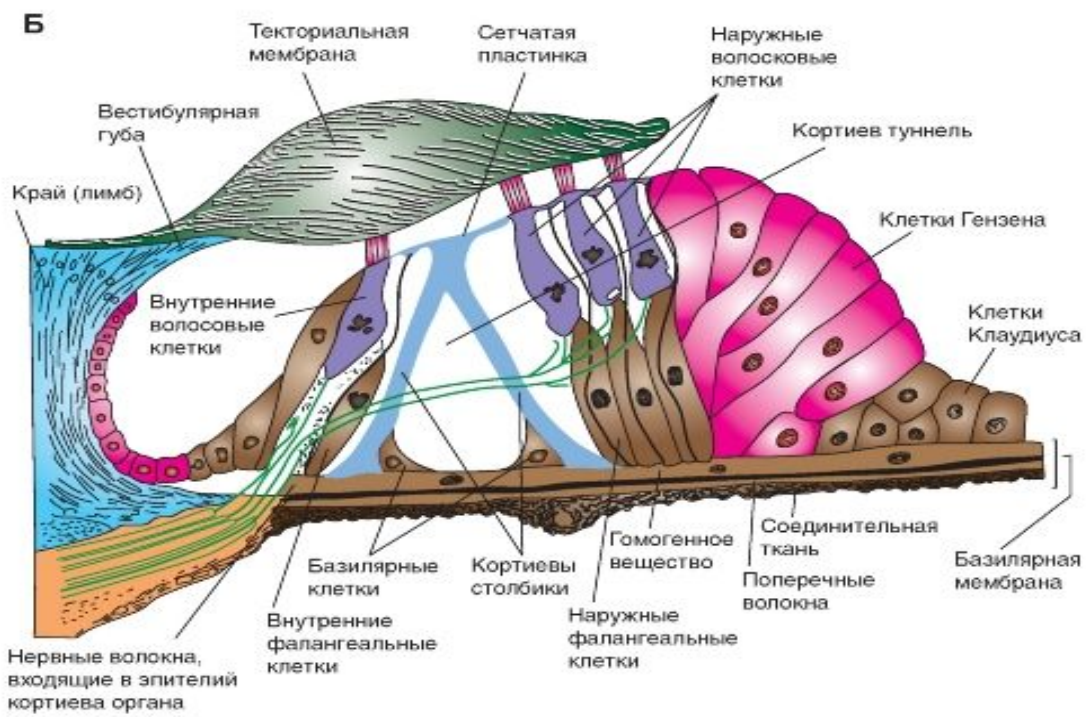
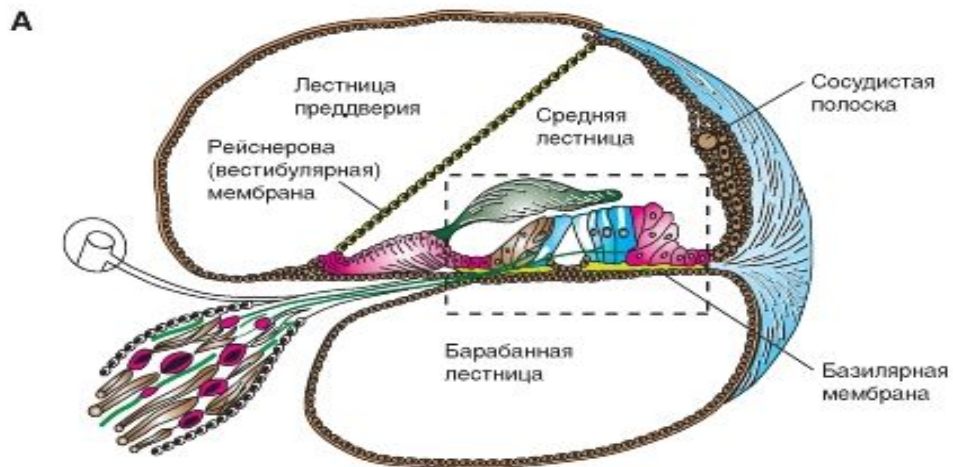
Среднее ухо

Внутреннее ухо

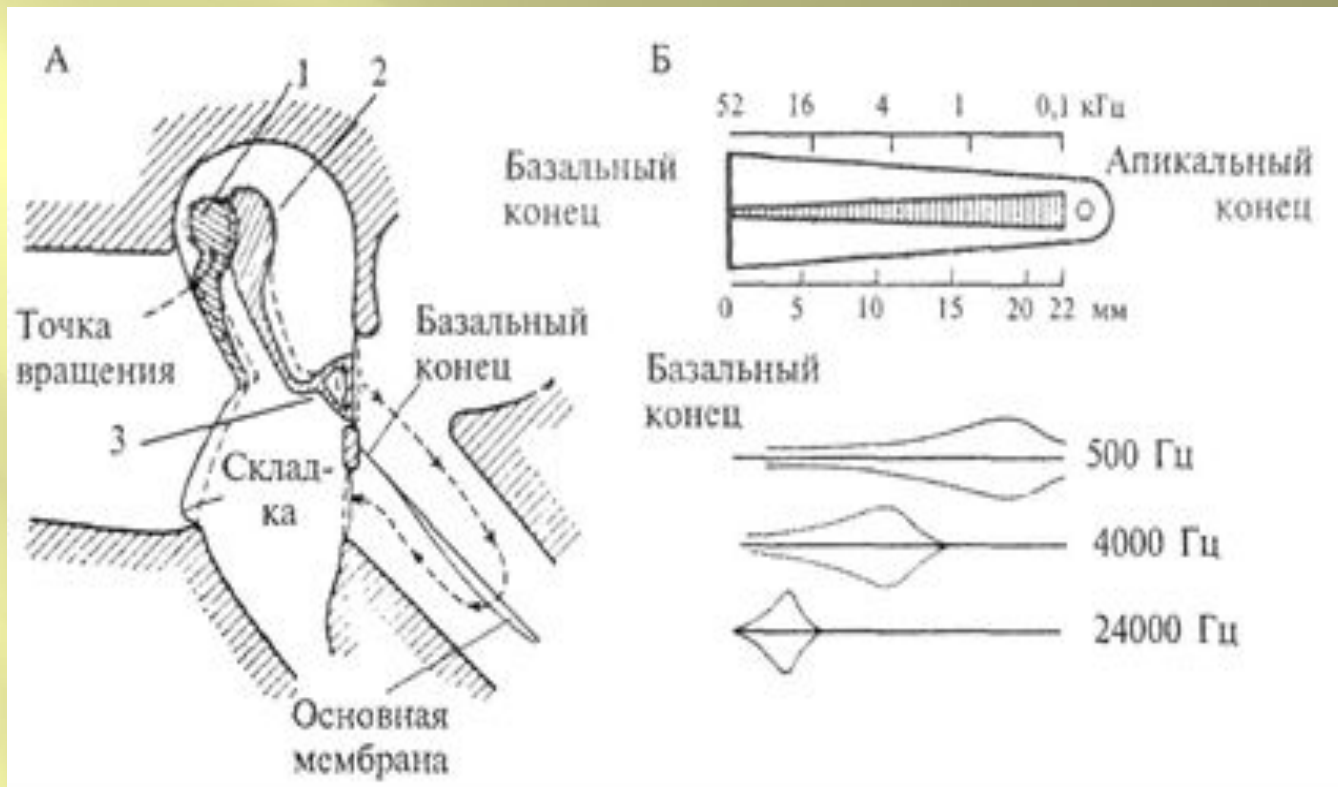
Средняя лестница, заполненная эндолимфой, заряжена положительно (до +80 мВ) относительно двух других лестниц. Разность потенциала (эндокохлеарный потенциал) на участке средняя лестница – кортиева орган может составить около 160 мВ. Эндокохлеарный потенциал улитки чрезвычайно чувствителен к недостатку кислорода. Эндокохлеарный потенциал играет важную роль в возбуждении волосковых клеток.

Звуковая волна действует на барабанную перепонку, и далее через систему косточек звуковое давление передается на овальное окно и воздействует на перилимфу вестибулярной лестницы. Жидкость несжимаема, то перемещение перилимфы может передаваться через геликотрему в барабанную лестницу, а оттуда через круглое окно - обратно в полость среднего уха. Колебания основной мембраны приводят к смещению волосковых клеток относительно покровной мембраны и, следовательно, к их деполяризации и далее к возбуждению волокон слухового нерва.

Поперечный разрез через внутреннее ухо (вверху) и строение кортиева органа (внизу)



Венгерский ученый Г. Бекеш (1951) предложил «теорию бегущей волны», позволяющую понять, как звуковая волна определенной частоты возбуждает волосковые клетки, находящиеся в определенном месте основной мембраны. Основная мембрана расширяется от основания улитки к ее вершине примерно в 10 раз (у человека от 0,04 до 0,5 мм). Предполагается, что основная мембрана закреплена только по одному краю, остальная ее часть свободно скользит, что соответствует морфологическим данным. Теория Бекеш объясняет механизм анализа звуковой волны следующим образом: высокочастотные колебания проходят по мембране лишь короткое расстояние, а длинные волны распространяются далеко. Тогда начальная часть основной мембраны служит высокочастотным фильтром, а длинные волны проходят весь путь до геликотремы. Соединив все точки максимального перемещения колеблющейся мембраны, можно получить воображаемую поверхность, которую называют огибающей колебания.



Показаны в поперечном разрезе огибающие колебаний основной мембраны для разных частот. Чистые тоны имеют огибающие с одним максимумом, от которого пологий спуск ведет к основанию, а более крутой — к верхушке улитки. Максимальные перемещения для разных частот происходят в разных точках основной мембраны: чем ниже тон, тем ближе его максимум к верхушке улитки. Таким образом, высота звука кодируется местом на основной мембране.

Физиология путей и центров слуховой системы. Нейроны 1-го порядка (биполярные нейроны) находятся в спиральном ганглии, который расположен параллельно кортиеvu органу и повторяет завитки улитки. Один отросток биполярного нейрона образует синапс на слуховом рецепторе, а другой направляется к головному мозгу, образуя слуховой нерв. Волокна слухового нерва выходят из внутреннего слухового прохода и достигают головного мозга в области так называемого мостомозжечкового угла (это анатомическая граница между продолговатым мозгом и мостом).

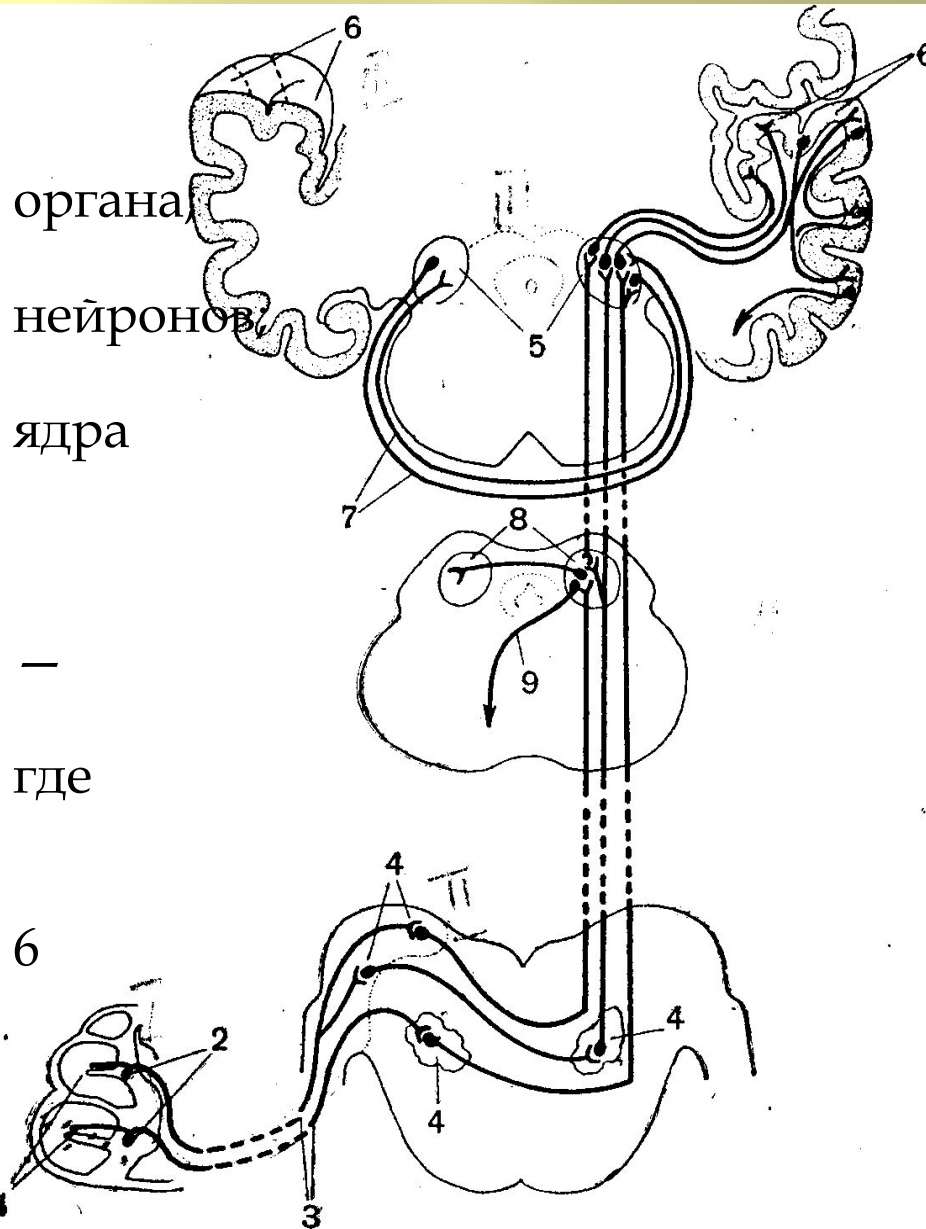


Схема проводящих путей
слухового анализатора:
1 — рецепторы кортиева
2 — тела биполярных
3 — улитковый нерв; 4 —
продолговатого мозга, где
расположены тела второго
нейрона проводящих путей; 5
внутреннее коленчатое тело,
начинается третий нейрон
основных проводящих путей;
— верхняя поверхность
височной доли коры больших
полушарий (нижняя стенка
поперечной щели), где
оканчивается третий нейрон;

— нервные волокна,

Нейроны 2-го порядка образуют в продолговатом мозге комплекс слуховых ядер. Этот комплекс делят на дорсальный и вентральный, который, в свою очередь, состоит из переднелатеральной и заднелатеральной частей. В каждом из этих трех подразделений слуховых ядер имеется самостоятельное представление кортиева органа.

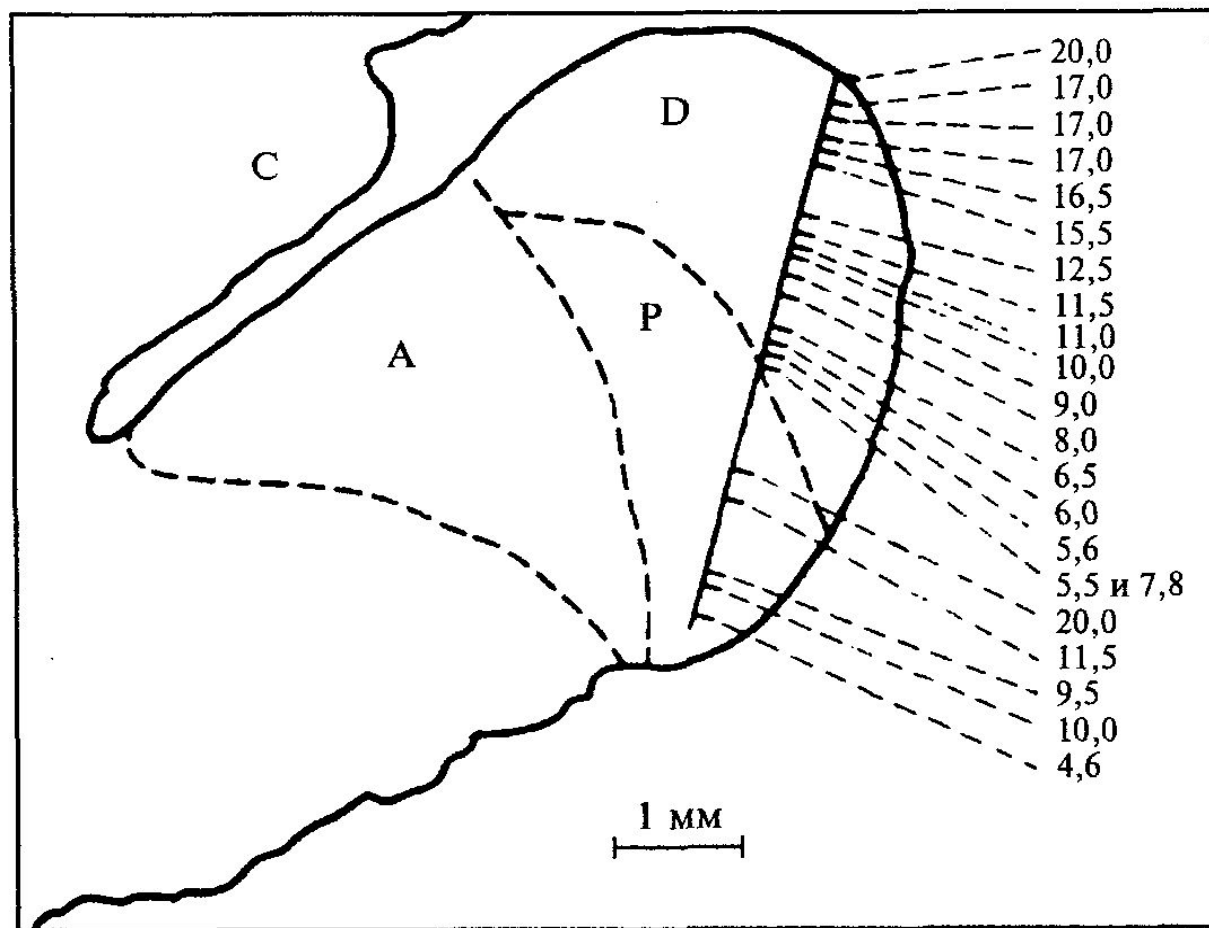


Рис. 6.17. Сагиттальный (продольный) разрез через левый комплекс слуховых ядер (схема).

А — переднее ядро; С — мозжечок; D — дорсальное ядро; P — заднее ядро; цифры — характеристические частоты (кГц); ход электрода показан прямой линией, пересекающей D и P.

Следующий уровень слуховой системы находится на уровне моста и представлен ядрами верхней оливы (медиальным и латеральным) и ядром трапецевидного тела. На этом уровне уже осуществляется бинауральный (от обеих ушей) анализ звуковых сигналов. Проекции слуховых путей на указанные ядра моста организованы также тонотопически. Большинство нейронов ядер верхней оливы возбуждаются бинаурально. Обнаружены две категории бинауральных нейронов. Одни возбуждаются звуковыми сигналами от обеих ушей (ВВ-тип), другие возбуждаются от одного уха, но тормозятся от другого (ВТ-тип).

Аксоны клеток слуховых ядер моста идут в составе латеральной петли. Основная часть его волокон (в основном от медиальной оливы) переключается в нижнем двухолмии, другая часть идет в таламус и заканчивается на нейронах внутреннего (медиального) коленчатого тела, а также в переднем двухолмии. Кроме того, часть волокон латеральной петли иннервирует контралатеральный холмик нижнего двухолмия, образуя комиссуру Пробста.

Нижнее двуххолмие, расположенное на дорсальной поверхности среднего мозга, является важнейшим центром анализа звуковых сигналов. На этом уровне заканчивается анализ звуковых сигналов, необходимых для ориентировочных реакций на звук. Основная часть клеточных элементов заднего холма локализована в центральном ядре. Аксоны клеток заднего холма направляются в составе его ручки к медиальному коленчатому телу. Однако часть аксонов идет к противоположному холму, образуя интеркаликулярную комиссуру.

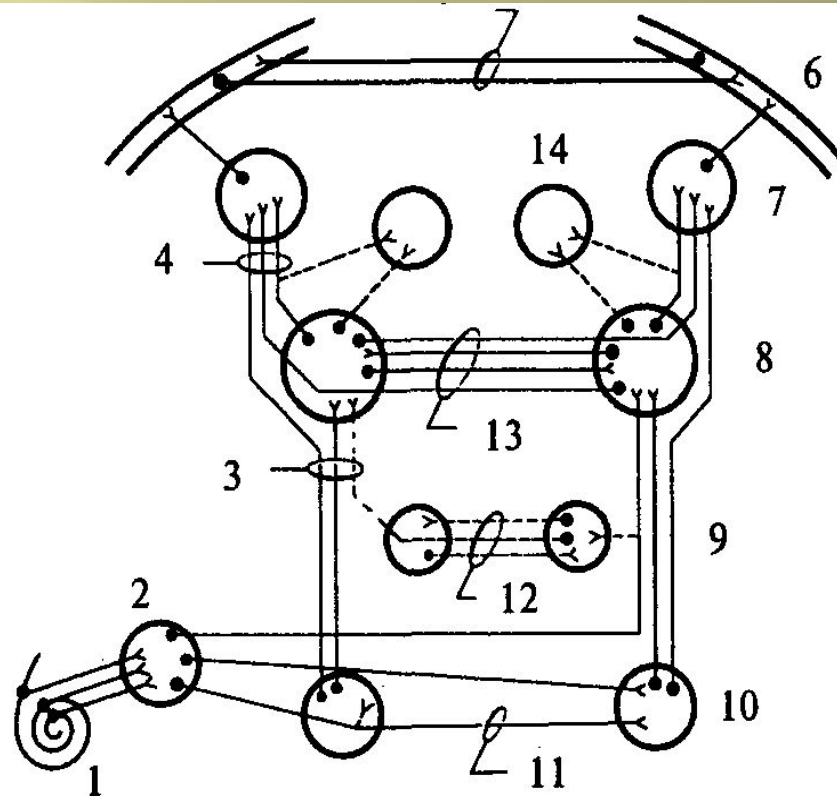
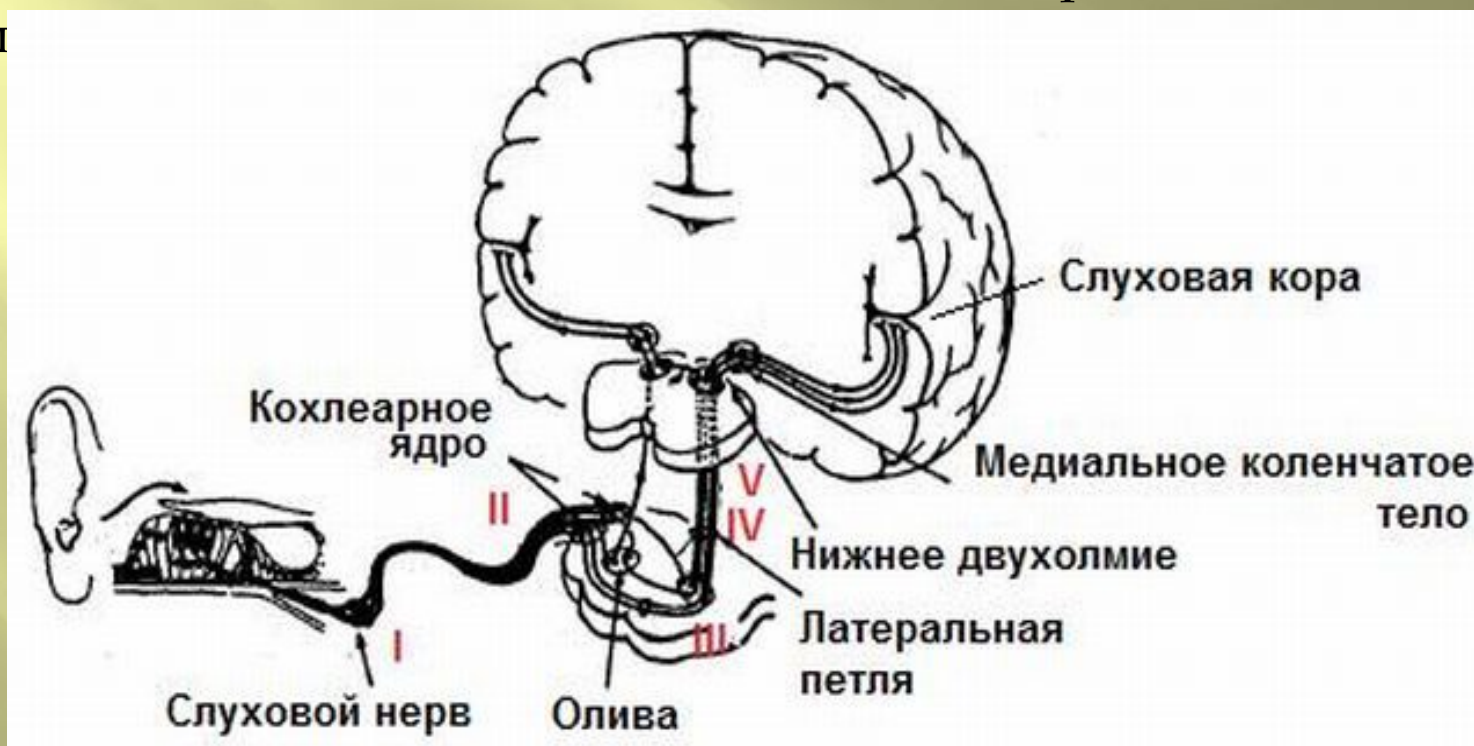


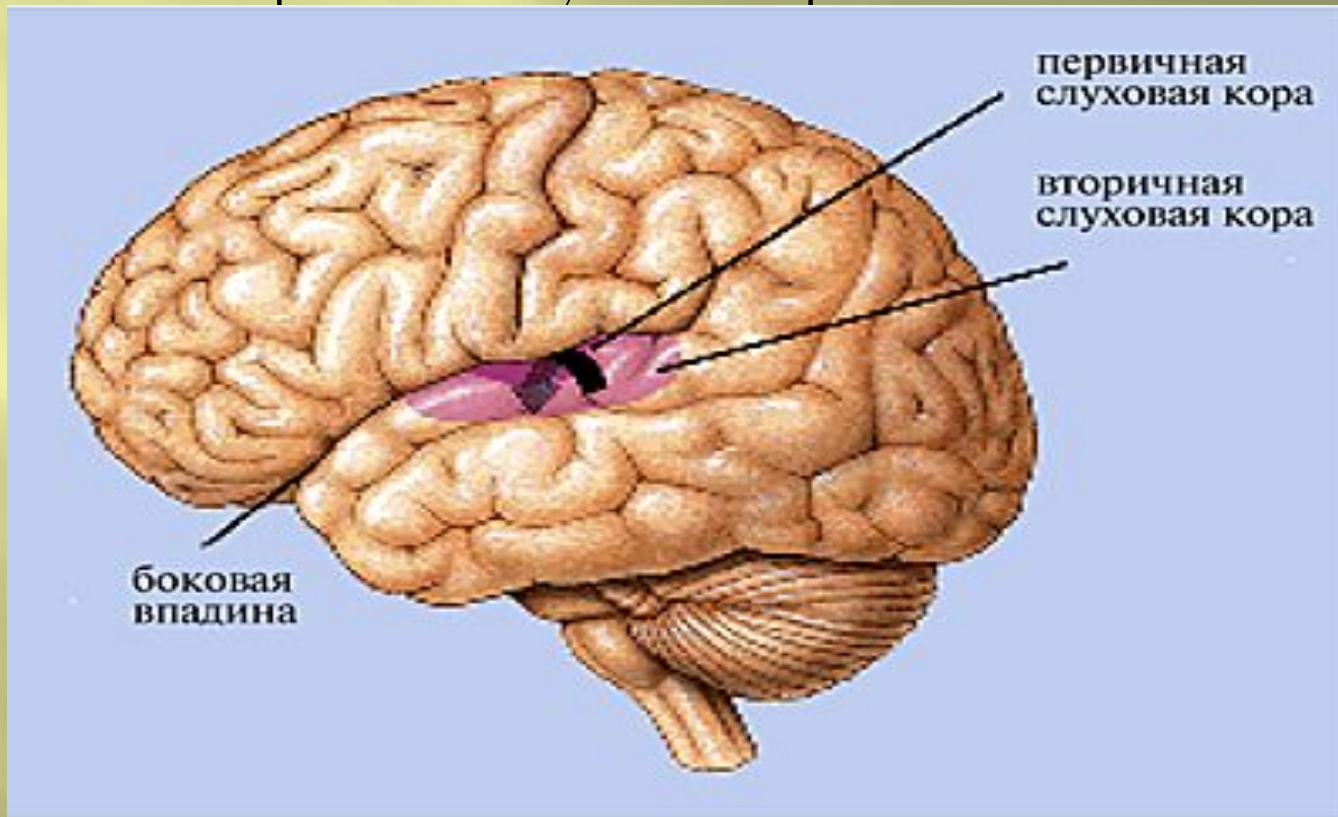
Рис. 6.18. Нейроанатомическая схема слуховой системы.

1 — улитка; 2 — слуховое ядро; 3 — латеральная петля; 4 — ручка нижнего бугорка; 5 — мозолистое тело; 6 — слуховая кора; 7 — медиаьльное коленчатое тело; 8 — нижний бугорок; 9 — ядро латеральной петли; 10 — верхняя олива; 11 — трапециевидное тело; 12 — комиссура Пробста; 13 — комиссура нижнего бугорка; 14 — верхний бугорок.

Медиальное коленчатое тело является таламическим центром слуховой системы. В нем различают крупноклеточную и мелкоклеточную (основную) части. Аксоны нейронов мелкоклеточной части коленчатого тела образуют акустическую радиацию и направляются в слуховую область коры. Крупноклеточная часть внутреннего коленчатого тела получает проекции от нижнего двухолмия. В этом таламическом ядре также прослеживается тонотопия: низкая частота представлена в лат



Слуховая кора представляет высший центр слуховой системы и располагается в височной доле. У человека в ее состав входят поля 41, 42 и частично 43. В каждой из зон имеет место тонотопия, т. е. полное представительство нейроэпителия кортиева органа. Пространственное представительство частот в слуховых зонах сочетается с колончатой организацией слуховой коры, особенно выраженной в первичной слуховой коре.



Частотно-пороговые характеристики нейронов слуховой системы. Частотную избирательность нейронов слуховой системы описывают частотно-пороговой кривой (ЧПК), отражающей зависимость порога реакции нейрона от частоты тонального стимула. Частота, при которой порог возбуждения данного нейрона минимальный, называется характеристической частотой. ЧПК волокон слухового нерва имеет V-образную форму с одним минимумом, который соответствует характеристической частоте данного нейрона.

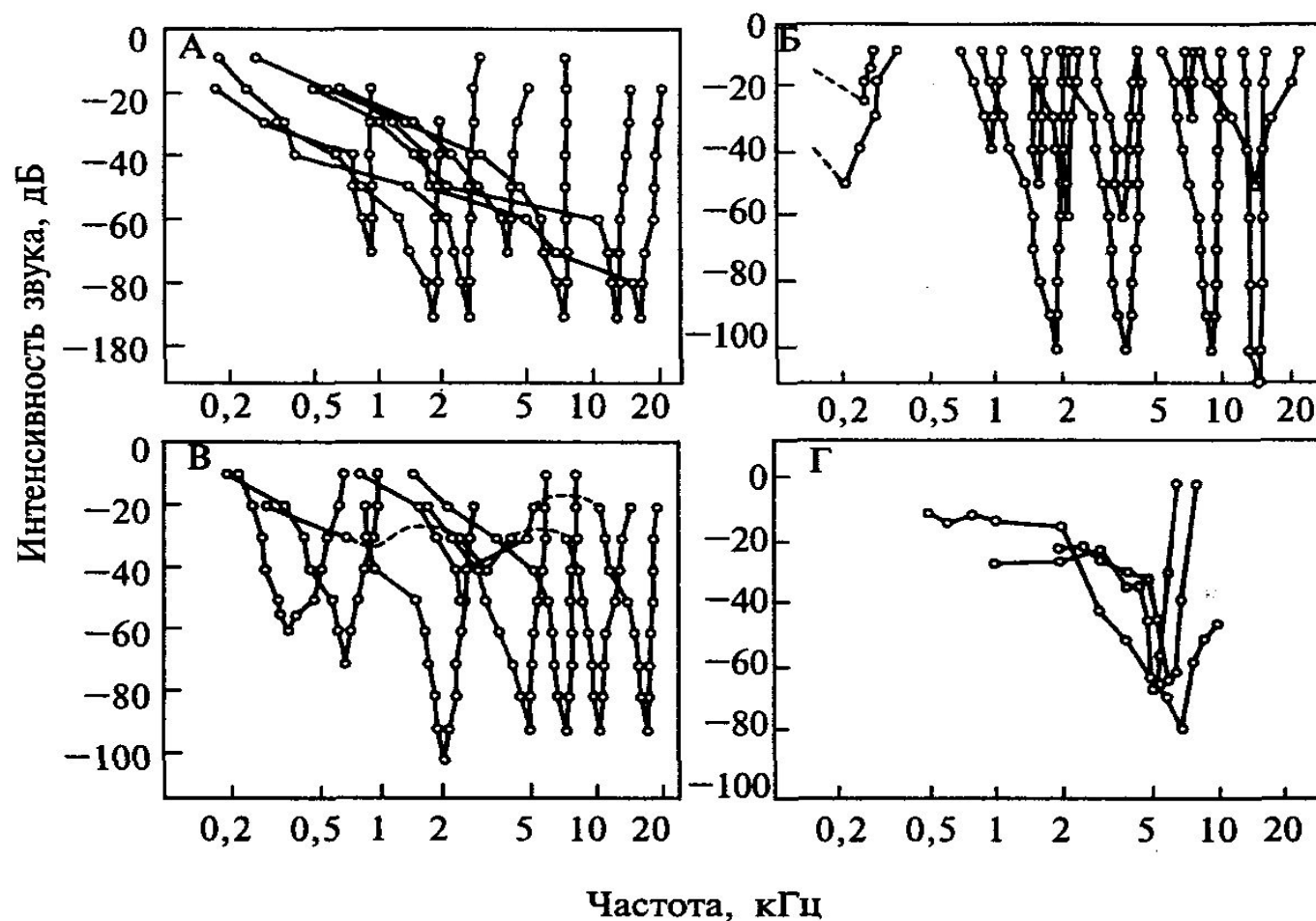


Рис. 6.19. Частотно-пороговые характеристики одиночных нейронов разных уровней слуховой системы.

А — волокна слухового нерва; Б — нижнее двухолмие; В — трапециевидное тело; Г — медиальное коленчатое тело. За ноль шкалы принято звуковое давление $0,0002 \text{ дин/см}^2$.

Кодирование интенсивности звука. Для большинства нейронов разных уровней слуховой системы характерно увеличение их реакций при росте интенсивности стимула в широком диапазоне (от 0 до 120 дБ). Считают, что плотность потока импульсации является нейрофизиологическим коррелятом громкости. Вместе с тем в центральных отделах слуховой системы обнаружены нейроны, обладающие определенной избирательностью к интенсивности звука, т.е. реагирующие на довольно узкий диапазон интенсивности звука. Нейроны с такой реакцией впервые появляются на уровне слуховых ядер. На более высоких уровнях слуховой системы их количество возрастает. Диапазон выделяемых ими интенсивностей суживается, достигая минимальных значений у нейронов коры. Предполагают, что такая специализация нейронов отражает последовательный анализ интенсивности звука в слуховой системе.