

Лекция 5. Среднее ухо. Строение и работа улитки. Слуховые центры головного мозга. Слуховая кора

Вестибулярная и звуковая системы имеют общий орган – внутреннее ухо – и схожие рецепторные клетки (волосковые рецепторы). В эволюции вестибулярная система возникает первой (знать, где находится верх и низ, а также реагировать на ускорения, случающиеся с организмом, важнее реакции на колебания окружающей среды) но звуковая система довольно быстро присоединяется: формируется конструкция, включающая в себя улитку (орган слуха) и вестибулярные мешочки с полукружными каналами (органы равновесия).



Рис. 5.1. Формирование вестибулярной и слуховой систем: вестибулярная часть – полукружные каналы, саккулус, утрикулус (круглый и овальный мешочки). Слуховая часть – лагена («озеро»), а затем улитка.

Звук и слуховая система

Рассмотрим, на что реагирует слуховая система (что такое звук). Звук – это колебания окружающей среды, их можно описывать в волновой форме, но в реальности это последовательные события уплотнения и разряжения частиц/молекул, формирующих среду, окружающую живой организм. Когда жизнь появляется и усложняется – она существует в водной среде. Соответственно, исходная задача слуховой системы – реагировать на колебания водной среды. После, когда животные вслед за растениями выходят на сушу, формируется реакция на колебания воздушной среды.

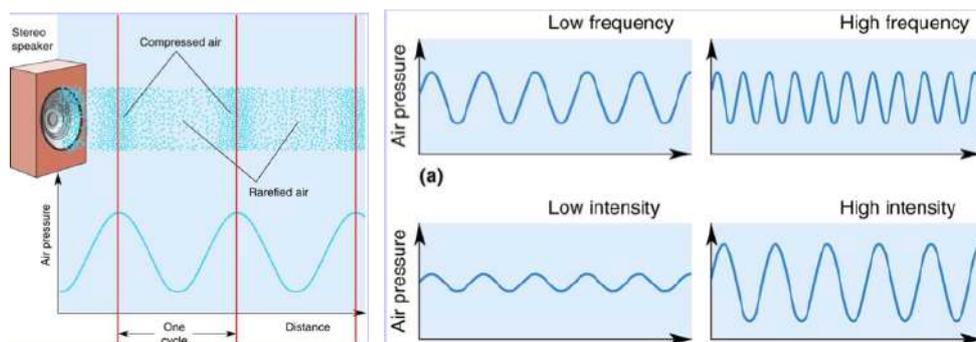


Рис. 5.2. Колебания окружающей среды.

Как и любой сенсорный сигнал, звук характеризуется количеством и качеством.

Вестибулярная система: «количество стимула» = величина ускорения, «качество стимула» = направление ускорения.

Слуховая система: «количество стимула» = интенсивность («громкость») звука, «качество стимула» = частота звуковых волн («тональность»).

Если в воде живым организмам достаточно внутреннего уха, то при выходе на сушу сначала формируется среднее ухо (барабанная перепонка на поверхности головы), а потом – наружное ухо (птицы и млекопитающие).

Наружное и среднее ухо. Улитка

Наружное ухо располагает «рупором» для сбора колебаний воздуха. В среднем ухе энергия колебаний воздуха улавливается барабанной перепонкой и передается слуховыми косточками на стенку улитки («овальное окно»). В результате возникают колебания лимфы, наполняющей улитку («бегущая волна»), что приводит к изгибу волосков и возбуждению расположенных вдоль улитки рецепторов.

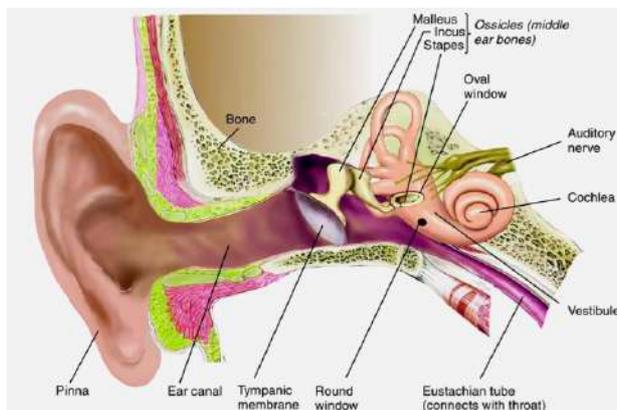


Рис. 5.3. Орган слуха человека.

(1) – барабанная полость, (2) – слуховая (евстахиева) труба для выравнивания давления воздуха по обе стороны барабанной перепонки, (3) – слуховые косточки: молоточек (*malleus*), наковальня (*incus*), стремя (*stapes*), (4) – мышца, напрягающая барабанную перепонку (*m. tensor tympani*) и стремени мышца (*m. stapedius*) –

адаптация к громким звукам, (5) – овальное и круглое окна в стенке улитки; наличие круглого окна предотвращает слишком быстрое угасание колебаний лимфы.

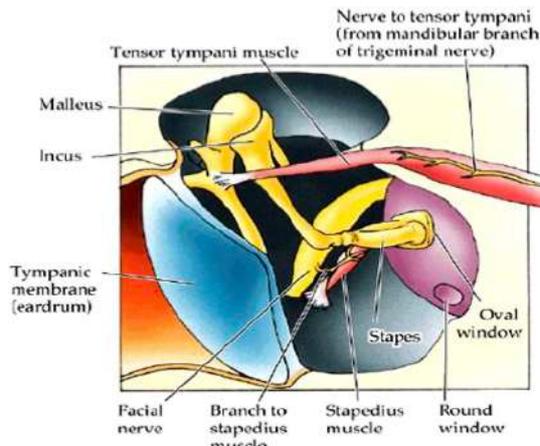


Рис. 5.4. Слуховые косточки.

Пространственная конфигурация улитки довольно сложная, поэтому на схемах ее часто «раскручивают» – превращают в конус. Распространение колебаний по каналам улитки происходят из верхнего канала в нижний (+ колебания базилярной мембраны).

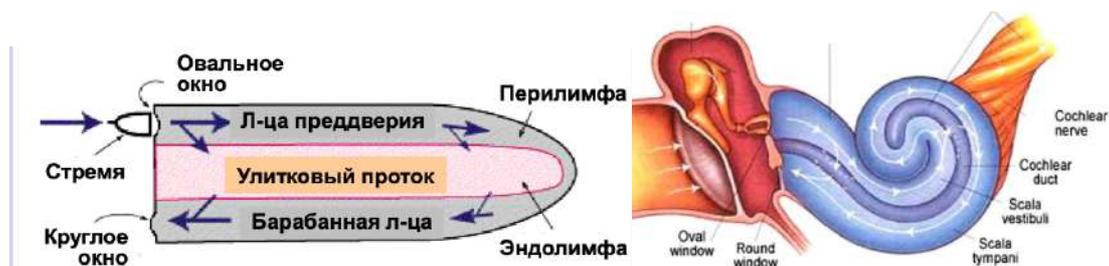


Рис. 5.5. Раскрученная и полураскрученная схема улитки.

Волосковые рецепторы являются самыми быстрыми (зрительные – самые медленные) – это позволяет реагировать на очень быстрые события (события, которые идут с частотой >5000 событий/с) и до какого-то уровня отслеживать не только возникновение звука, но и отдельные фазы звуковых волн.



Рис. 5.6. Поперечный разрез улитки: лестница преддверия (верхний канал), барабанная лестница (нижний канал) и улитковый проток (средний канал); Рейснерова (верхняя) и базилярная мембраны + текториальная мембрана над волосковыми рецепторами.

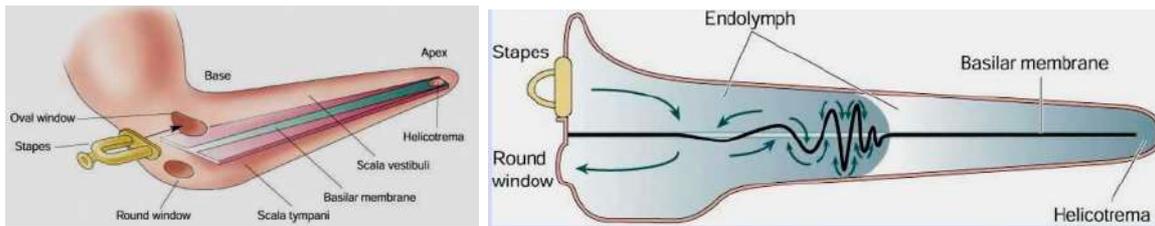


Рис. 5.6. Улитка (растянутое изображение): чем дальше от овального окна, тем шире базилярная мембрана.

Чем ниже частота колебаний, тем дальше от овального окна оказывается пик «бегущей волны». У препарата улитки низкая частотная избирательность (улучшается за счет наружных волосковых клеток).

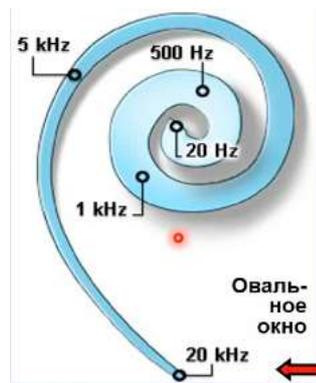


Рис. 5.7. Графическое изображение рассматриваемых свойств.

Кортиев орган. Внутренние и наружные волосковые клетки

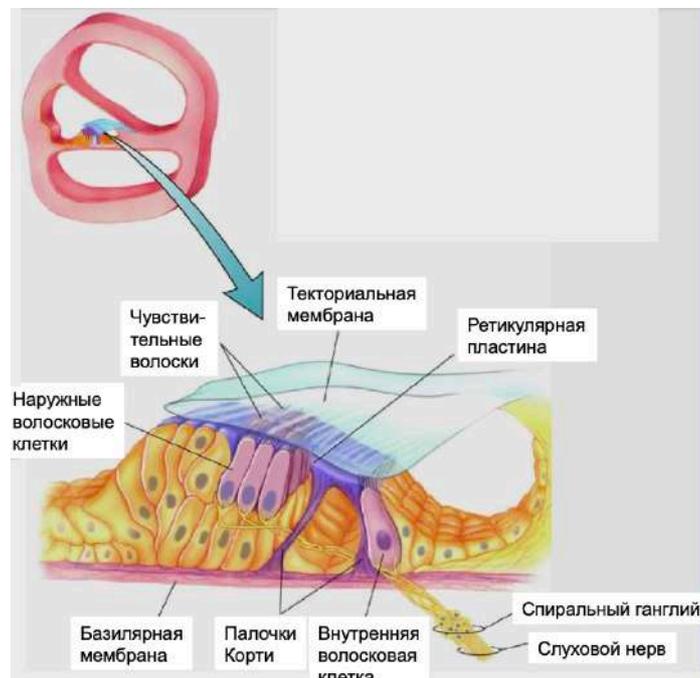


Рис. 5.8. Кортиев орган.

Кортиев орган (*organum spirale*) располагает одним рядом внутренних волосковых клеток (сенсорных) и тремя рядами наружных волосковых клеток (сенсорно-двигательных).

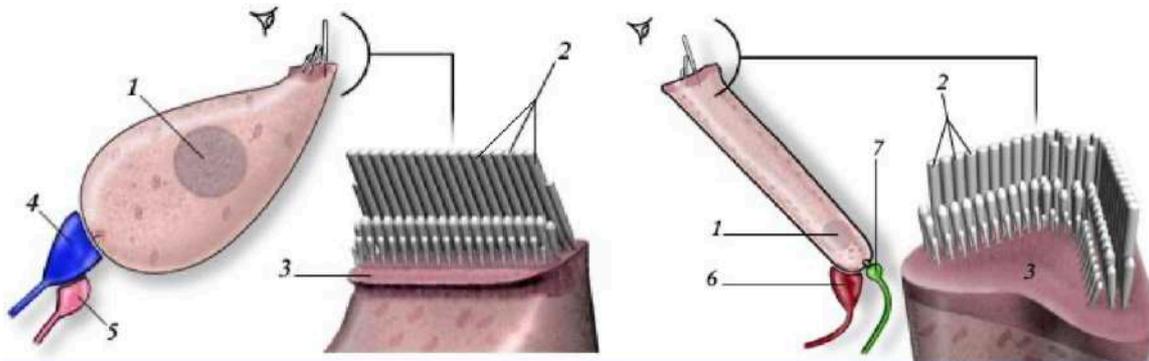


Рис. 5.9. Ядро (1), стереоцилии (2), кутикулярная пластина (3), афферентные окончания (4 и 6), эфферентные окончания/Ацх (5 и 7).

Принцип работы кортиева органа: звук вызывает смещение базилярной мембраны относительно текториальной, изгиб волосков и возбуждение рецепторов. Сигнал от ВК идет в слуховые ядра, где (за счет латерального торможения) его пик выделяется и возвращается на наружные ВК. Наружные ВК начинают сокращаться и «тянут на себя» текториальную мембрану, усиливая колебания в зоне пика (резкий рост частотной избирательности).



Рис. 5.10. Принцип работы кортиева органа.

В улитке работает минимум два (на самом деле три) механизма: механизм сокращения за счет наружных волосковых клеток, механизм бегущей волны и механизм, описанный Германом Гельмгольцем (резонансная теория слуха, рассматривающая базилярную мембрану как «арфу»).

Улитка – частотно-амплитудный анализатор («на выходе» – спектр звука). Поскольку латентный период развития рецепторного потенциала (РП) очень мал (0.1 мс), то РП способен «отслеживать» не только факт появления звука, но и каждую отдельную звуковую волну («микрофонный потенциал»); это справедливо и для частоты ПД в слух. нерве.

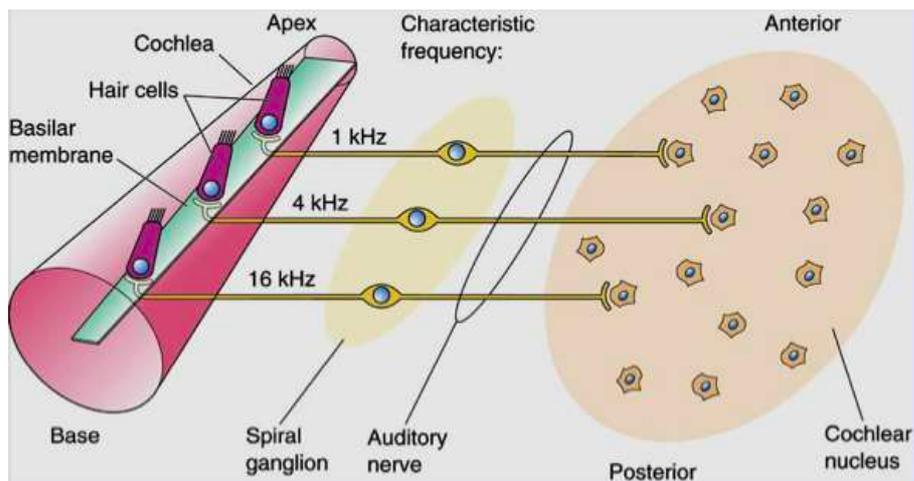


Рис. 5.11. Улитка как частотно-амплитудный анализатор.

Мутации генов, обеспечивающих синтез белков, специфических для волосковых рецепторов и работы улитки, может вести к врождённой глухоте.

Импланты улитки используют при нарушениях работы волосковых клеток (как правило, генетически обусловленных). Примеры: нарушение состава эндолимфы, недостаток ионов калия и потеря способности генерировать нормальный рецепторный потенциал (прежде всего, на высоких частотах).

Слуховые центры головного мозга

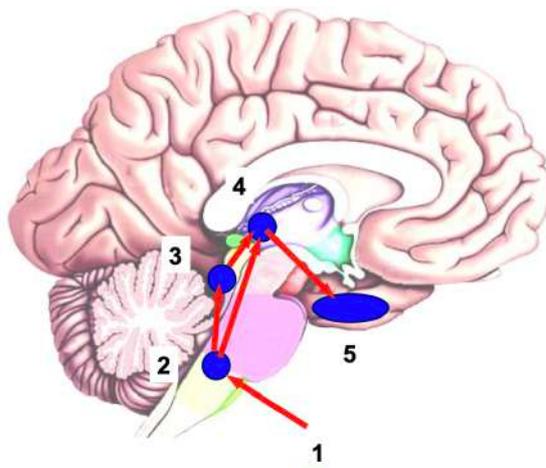


Рис. 5.12. Движение слуховой информации. Улитка (1), ядра ромбовидной ямки (2), четверохолмие (3), слуховые ядра таламуса (4), височная кора (5).

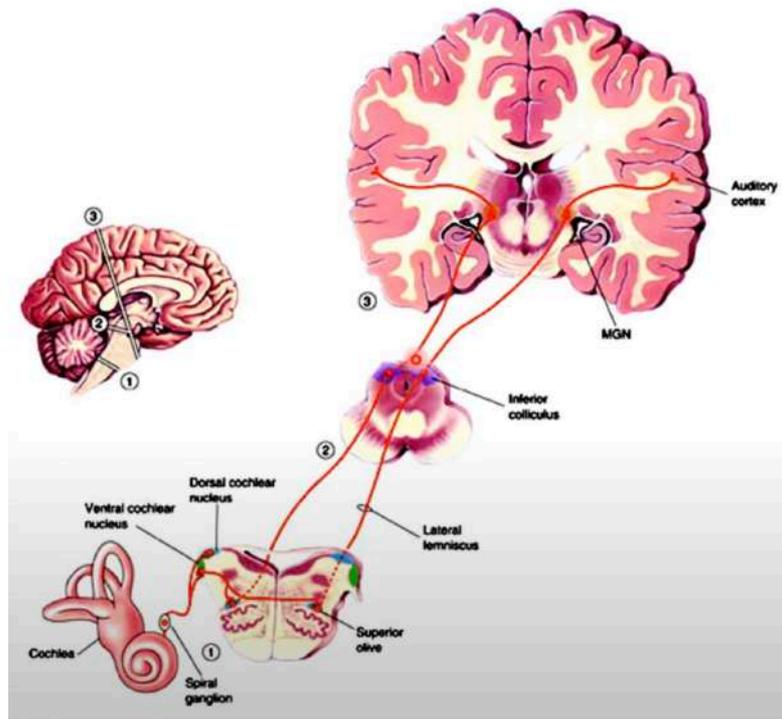


Рис. 5.13. Слуховые центры головного мозга.

Слуховые центры головного мозга:

- Дорзальные и вентральные улитковые ядра, ядра верхней оливы: взаимодействие с улиткой (с наружными ВК, сравнение сигналов от правой и левой улитки, – определение направления на источник звука).

На основе работы улитковых ядер была развита способность дельфинов и летучих мышей к эхолокации (анализ отражения звука-щелчка от объектов и препятствий). По тому, какими параметрами обладает эхо-сигнал, мозг дельфина или летучей мыши может рассчитать расстояние до объекта, его размер, движение и т. д. Так, эхолокация – это вариант осязания, основанный на слуховой системе.

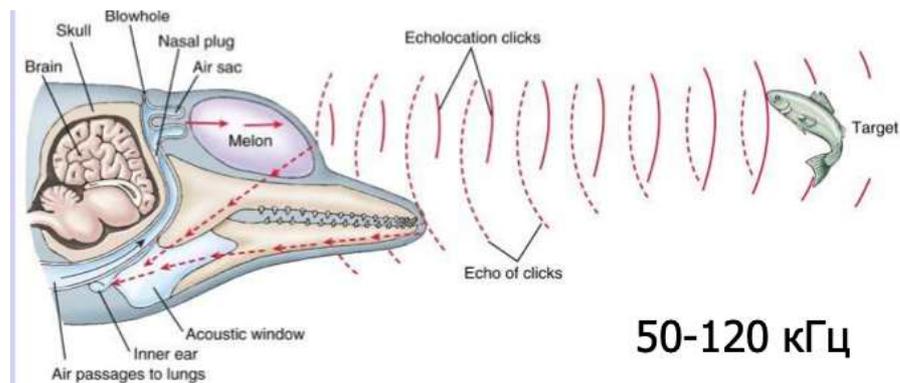


Рис. 5.14. Эхолокация дельфина.

- Нижние холмики четверохолмия – детекторы новизны (изменение частоты и громкости, движение источника звука). Детекторы запускают ориентировочный

рефлекс: поворот глаз, головы, ушных раковин в сторону нового сигнала (сбор новой информации);

- Медиальные колленчатые тела таламуса (MGN): контрастирование сигнала перед передачей в кору и повышение частотной избирательности нейронов.

Слуховая кора

Первичная слуховая кора расположена в височной доле, по границе латеральной борозды. В ней завершается частотно-амплитудный анализ, наиболее «детальная» тонотопическая карта. То, насколько точно кора работает, определяет способность к различению частот, – она в значительной степени задана врожденно («абсолютный музыкальный слух»).

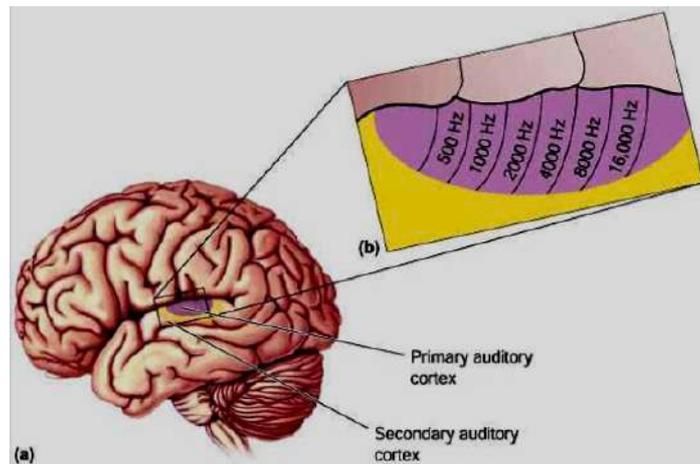


Рис. 5.15. Первичная и вторичная слуховая кора.

Под первичной расположена вторичная слуховая кора, отвечающая за распознавание звуковых образов как совокупности частот (шумы, «звуки природы» и т. п.). обычно свойства нейронов этой области – результат обучения. Невербальная информация (плач, смех и т. п.) опознается врожденно.

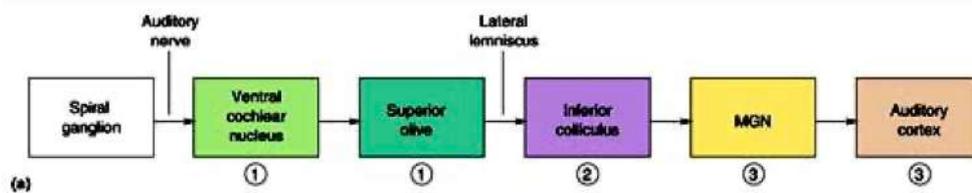


Рис. 5.16. Последовательность достижения сигналов слуховой коры головного мозга.

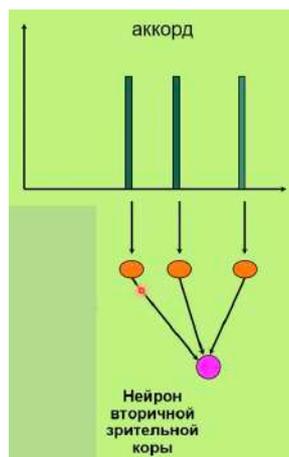


Рис. 5.17. Тонотопическая передача: вплоть до первичной зрительной коры.

Заднюю часть височной доли занимает третичная слуховая кора – в ней происходит узнавание наиболее точных слуховых образов (музыка, речь). За узнавание речи на слух отвечает зона Вернике (доминантное полушарие). Основная проблема – необходимость реагировать не на частоты и их совокупность, а на общую форму спектра (вне зависимости от конкретных частот) в реальном времени (например, понимать слово «вода» независимо от того, в каких октавах оно произнесено).

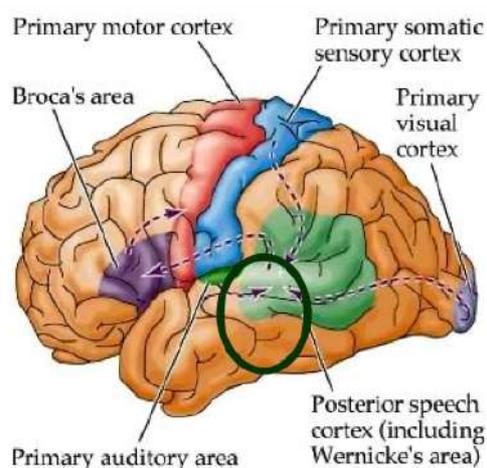


Рис. 5.18. Расположение третичной слуховой коры.

В случае с тональной речью межполушарная асимметрии отсутствует. Так, во вьетнамском языке выделяют шесть «тонов», то есть типов слогов: высокий ровный (má «призрак»); нисходящий плавный: падение тона со среднего на низкий уровень (mả «который»); нисходяще-восходящий: падение со среднего на низкий подъем до высокого; долгота гласного, придыхательная фонация (mã «лошадь»); восходяще-нисходящий: в среднем регистре; может сопровождаться гортанной смычкой на тональном переломе (mả «могила»); восходящий: в высоком регистре, часто сопровождается гортанной смычкой (má «мама»); резко нисходящий: быстрое падение с высокого на низкий, ларингализация, часто краткость гласного (mạ «рисовый побег»).

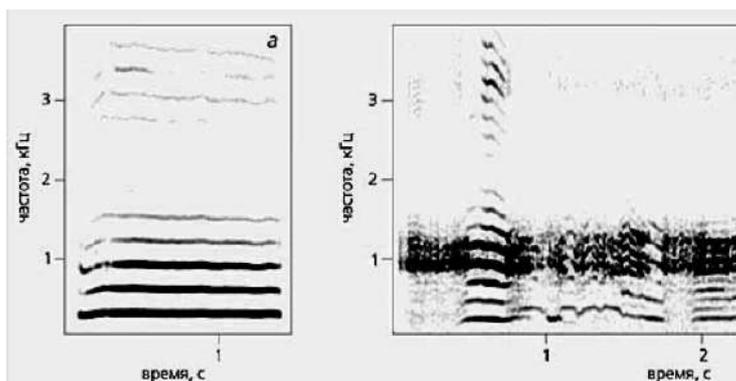
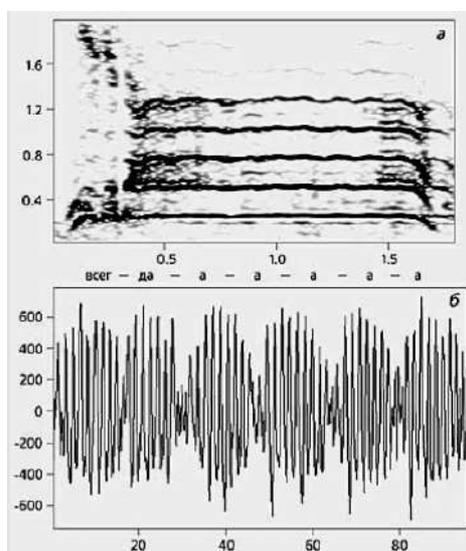


Рис. 5.19. Спектрограммы голоса человека. а – гласный звук «а-а» здорового содержит только основную частоту и кратные ей гармоники. б – гласный звук «а-а» пациента с ларингитом начинается с голосового шума, затем следует участок нормального голоса, который опять переходит в шум.



Голос Владимира Высоцкого. а – на спектрограмме слова «всегда-а-а» из песни «Ну вот исчезла дрожь в руках» хорошо заметны полосы сайдебандов над и под основной частотой и ее гармониками в начале и конце звука «а-а-а». б – осциллограмма конца фразы «Я поля-а-а» из песни «Баллада о любви» показывает, что основная частота голоса с периодом 1.5 мс сильно модулирована по амплитуде второй низкой частотой с периодом около 15 мс.

У животных присутствует широкое многообразие слуховых аппаратов. Например, пусть слуховая система насекомых гораздо проще человеческой, она крайне четко настроена на видоспецифические сигналы. Так, когда комар влетает в рой, где толкуются самки пяти видов, он находит самку своего вида по звучанию ее крыльев (благодаря мелким и многочисленным «струнам» в основании усиков)

Ритм, музыка и положительные эмоции

Ритмичная музыка способна генерировать мощные положительные эмоции – это связано с тем, что музыкальный ритм коррелирует с локомоцией (движениями, которые мы совершаем при ходьбе или беге). Поэтому самые древние музыкальные инструменты – не тона, а ритм (перкуссия).

Положительные эмоции, связанные с выделением дофамина, ощущаются от:

- Удовольствия от движений, танца (музыкальный ритм);
- Удовольствия от восприятия нового (новая музыка), от творчества (в т. ч. музыкального).