

СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

1. Общие понятия физиологии слухового анализатора
2. Структурно-функциональная характеристика слухового анализатора
3. Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука

Вопрос_1

Общие понятия физиологии слухового анализатора

С помощью слухового анализатора человек ориентируется в звуковых сигналах окружающей среды, формирует соответствующие поведенческие реакции, например оборонительные или пищедобывательные. Способность восприятия человеком разговорной и вокальной речи, музыкальных произведений делает слуховой анализатор необходимым компонентом средств общения, познания, приспособления.

Адекватным раздражителем для слухового анализатора является звук, т.е. колебательные движения частиц упругих тел, распространяющихся в виде волн в различных средах и воспринимающиеся рецепторами слуха.

Звуковые волновые колебания (звуковые волны) характеризуются частотой и амплитудой. Частота звуковых волн определяет высоту звука. Человек различает звуковые волны с частотой от 20 до 20 000 Гц. Звуки, частота которых ниже 20 Гц – инфразвуки и выше 20 000 Гц (20 кГц) – ультразвуки, человеком не ощущаются. Звуковые волны, имеющие синусоидальные, или гармонические, колебания, называют *тоном*.

Звук, состоящий из не связанных между собой частот, называют шумом. При большой частоте звуковых волн – тон высокий, при малой – низкий. Второй характеристикой звука, которую различает слуховая сенсорная система, является его *сила*, зависящая от амплитуды звуковых волн. Сила звука воспринимаются человеком как громкость.

Ощущение громкости нарастает при усилении звука и зависит также от частоты звуковых колебаний, т.е. громкость звучания определяется взаимодействием интенсивности (силы) и высоты (частоты) звука. Единицей измерения громкости звука является *бел*, в практике обычно используется *децибел* (дБ), т.е. 0,1 бела. Человек различает звуки также по *тембру*, или «окраске». Тембр звукового сигнала зависит от спектра, т.е. от состава дополнительных частот – *обертонов*, которые сопровождают основную частоту – *тон*. По тембру можно различить звуки одинаковой высоты и громкости, на чем основано узнавание людей по голосу.

Чувствительность слухового анализатора определяется минимальной силой звука, достаточной для возникновения слухового ощущения. В области звуковых колебаний от 1000 до 3000 в секунду, что соответствует человеческой речи, ухо обладает наибольшей чувствительностью. Эта

совокупность частот получила название *речевой зоны*.

Вопрос_2

Структурно-функциональная характеристика слухового анализатора

Рецепторный (периферический) отдел слухового анализатора, превращающий энергию звуковых волн в энергию нервного возбуждения, представлен рецепторными волосковыми клетками кортиева органа (*орган Корти*), находящимися в улитке. Слуховые рецепторы (фонорецепторы) относятся к механорецепторам, являются вторичными и представлены внутренними и наружными волосковыми клетками. У человека приблизительно 3500 внутренних и 20 000 наружных волосковых клеток, которые расположены на основной мембране внутри среднего канала внутреннего уха.

Внутреннее ухо (звукоспринимающий аппарат), а также среднее ухо (звукопередающий аппарат) и наружное ухо (звукоулавливающий аппарат) объединяются в понятие орган слуха.

Наружное ухо за счет ушной раковины обеспечивает улавливание звуков, концентрацию их в направлении наружного слухового прохода и усиление интенсивности звуков. Кроме того, структуры наружного уха выполняют защитную функцию, охраняя барабанную перепонку от механических и температурных воздействий внешней среды.



Рисунок 1 – Орган слуха

Среднее ухо (звукопроводящий отдел) представлено барабанной полостью, где расположены три слуховые косточки: молоточек, наковальня и стремечко. От наружного слухового прохода среднее ухо отделено барабанной перепонкой. Рукоятка молоточка вплетена в барабанную

перепонку, другой его конец сочленен с наковальней, которая, в свою очередь, сочленена со стремечком. Стремечко прилегает к мембране овального окна. Площадь барабанной перепонки (70 мм^2) значительно больше площади овального окна ($3,2 \text{ мм}^2$), благодаря чему происходит усиление давления звуковых волн на мембрану овального окна примерно в 25 раз. Так как рычажный механизм косточек уменьшает амплитуду звуковых волн примерно в 2 раза, то, следовательно, происходит такое же усиление звуковых волн на овальном окне. Таким образом, происходит общее усиление звука средним ухом примерно в 60 – 70 раз. Если же учитывать усиливающий эффект наружного уха, то эта величина достигает 180 – 200 раз. Среднее ухо имеет специальный защитный механизм, представленный двумя мышцами: мышцей, натягивающей барабанную перепонку, и мышцей, фиксирующей стремечко. Степень сокращения этих мышц зависит от силы звуковых колебаний. При сильных звуковых колебаниях мышцы ограничивают амплитуду колебаний барабанной перепонки и движение стремечка, предохраняя тем самым рецепторный аппарат во внутреннем ухе от чрезмерного возбуждения и разрушения. При мгновенных сильных раздражениях (удар в колокол) этот защитный механизм не успевает срабатывать. Сокращение обеих мышц барабанной полости осуществляется по механизму безусловного рефлекса, который замыкается на уровне стволовых отделов мозга. В барабанной полости поддерживается давление, равное атмосферному, что очень важно для адекватного восприятия звуков. Эту функцию выполняет евстахиева труба, которая соединяет полость среднего уха с глоткой. При глотании труба открывается, вентилируя полость среднего уха и уравнивая давление в нем с атмосферным. Если внешнее давление быстро меняется (быстрый подъем на высоту), а глотания не происходит, то разность давлений между атмосферным воздухом и воздухом в барабанной полости приводит к натяжению барабанной перепонки и возникновению неприятных ощущений, снижению восприятия звуков.

Внутреннее ухо представлено улиткой – спирально закрученным костным каналом, имеющим 2,5 завитка, который разделен основной мембраной и мембраной Рейснера на три узких части (лестницы). Верхний канал (вестибулярная лестница) начинается от овального окна и соединяется с нижним каналом (барабанной лестницей) через геликотрему (отверстие в верхушке) и заканчивается круглым окном. Оба канала представляют собой единое целое и заполнены перилимфой, сходной по составу со спинномозговой жидкостью. Между верхним и нижним каналами находится средний (средняя лестница). Он изолирован и заполнен эндолимфой. Внутри среднего канала на основной мембране расположен собственно звуковоспринимающий аппарат – орган Корти (кортиев орган) с рецепторными клетками, представляющий периферический отдел слухового анализатора.

Основная мембрана вблизи овального окна по ширине составляет 0,04

мм, затем по направлению к вершине она постепенно расширяется, достигая у геликотремы 0,5 мм. Над кортиевым органом лежит текториальная (покровная) мембрана соединительнотканного происхождения, один край которой закреплен, второй - свободен. Волоски наружных и внутренних волосковых клеток соприкасаются с текториальной мембраной. При этом изменяется проводимость ионных каналов рецепторных (волосковых) клеток, формируются микрофонный и суммационный рецепторные потенциалы.

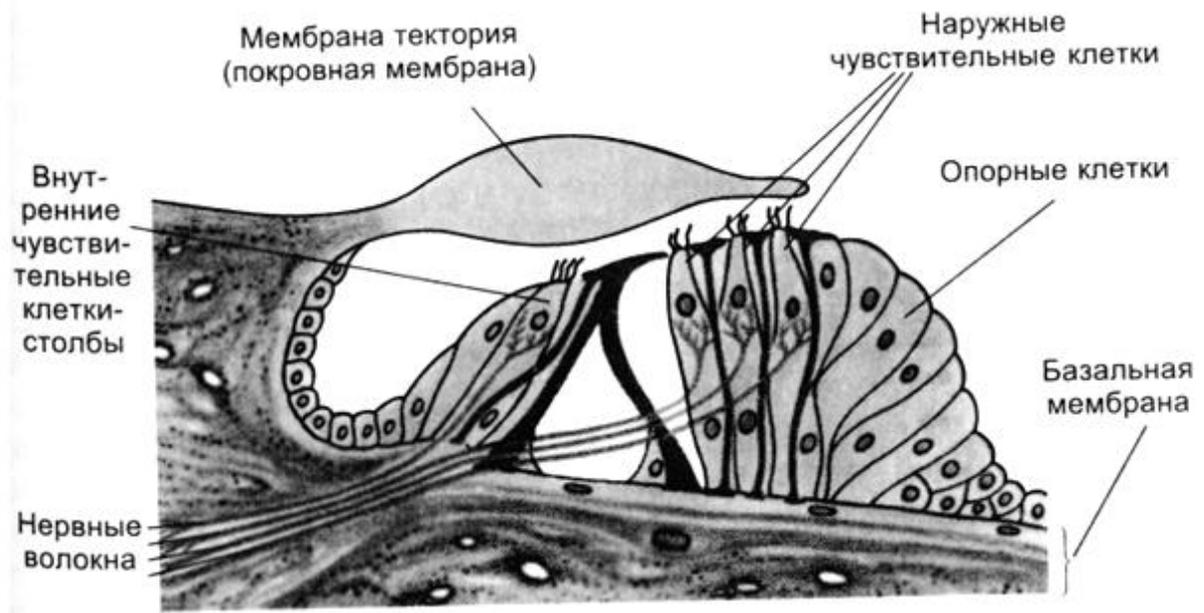


Рисунок 2 – Кортиев орган

Образуется и выделяется медиатор ацетилхолин в синаптическую щель рецепторно-афферентного синапса. Все это приводит к возбуждению волокна слухового нерва, к возникновению в нем потенциала действия. Так происходит трансформация энергии звуковых волн в нервный импульс. Каждое волокно слухового нерва имеет кривую частотной настройки, которая называется также *частотно-пороговой кривой*. Этот показатель характеризует площадь рецептивного поля волокна, которая может быть узкой или широкой. Узкой она бывает при тихих звуках, а при увеличении их интенсивности расширяется.

Проводниковый отдел слухового анализатора представлен периферическим биполярным нейроном, расположенным в спиральном ганглии улитки (первый нейрон). Волокна слухового (или кохлеарного) нерва, образованные аксонами нейронов спирального ганглия, заканчиваются на клетках ядер кохлеарного комплекса продолговатого мозга (второй нейрон). Затем после частичного перекреста волокна идут в медиальное коленчатое тело метаталамуса, где опять происходит переключение (третий нейрон), отсюда возбуждение поступает в кору (четвертый нейрон). В медиальных (внутренних) коленчатых телах, а также в нижних буграх

четверохолмия располагаются центры рефлекторных двигательных реакций, возникающих при действии звука.

Центральный, или корковый, отдел слухового анализатора находится в верхней части височной доли большого мозга (верхняя височная извилина, поля 41 и 42 по Бродману). Важное значение для функции слухового анализатора имеют поперечные височные извилины (извилины Гешля).

Слуховая сенсорная система дополняется механизмами обратной связи, обеспечивающими регуляцию деятельности всех уровней слухового анализатора с участием нисходящих путей. Такие пути начинаются от клеток слуховой коры, переключаясь последовательно в медиальных коленчатых телах метаталамуса, задних (нижних) буграх четверохолмия, в ядрах кохлеарного комплекса. Входя в состав слухового нерва, центробежные волокна достигают волосковых клеток кортиева органа и настраивают их на восприятие определенных звуковых сигналов.

Вопрос 3

Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука

Восприятие высоты, силы звука и локализации источника звука начинается с попадания звуковых волн в наружное ухо, где они приводят в движение барабанную перепонку. Колебания барабанной перепонки через систему слуховых косточек среднего уха передаются на мембрану овального окна, что вызывает колебание перилимфы вестибулярной (верхней) лестницы. Эти колебания через геликотрему передаются перилимфе барабанной (нижней) лестницы и доходят до круглого окна, смещая его мембрану по направлению к полости среднего уха (рис. 2.8).

Колебания перилимфы передаются также на эндолимфу перепончатого (среднего) канала, что приводит в колебательные движения основную мембрану, состоящую из отдельных волокон, натянутых, как струны рояля. При действии звука волокна мембраны приходят в колебательные движения вместе с рецепторными клетками кортиева органа, расположенными на них. При этом волоски рецепторных клеток контактируют с текториальной мембраной, реснички волосковых клеток деформируются. Возникает вначале рецепторный потенциал, а затем потенциал действия (нервный импульс), который далее проводится по слуховому нерву и передается в другие отделы слухового анализатора.

Электрические явления в улитке. В улитке можно зарегистрировать пять различных электрических феноменов.

1. Мембранный потенциал слуховой рецепторной клетки характеризует состояние покоя.

2. Потенциал эндолимфы, или эндокохлеарный потенциал, обусловлен различным уровнем окислительно-восстановительных процессов в каналах улитки, в результате чего возникает разность потенциалов (80 мВ) между

перилимфой среднего канала улитки (потенциал которой имеет положительный заряд) и содержимым верхнего и нижнего каналов. Этот эндокохлеарный потенциал оказывает влияние на мембранный потенциал слуховых рецепторных клеток, создавая у них критический уровень поляризации, при котором незначительное механическое воздействие во время контакта волосковых рецепторных клеток с текториальной мембраной приводит к возникновению в них возбуждения.

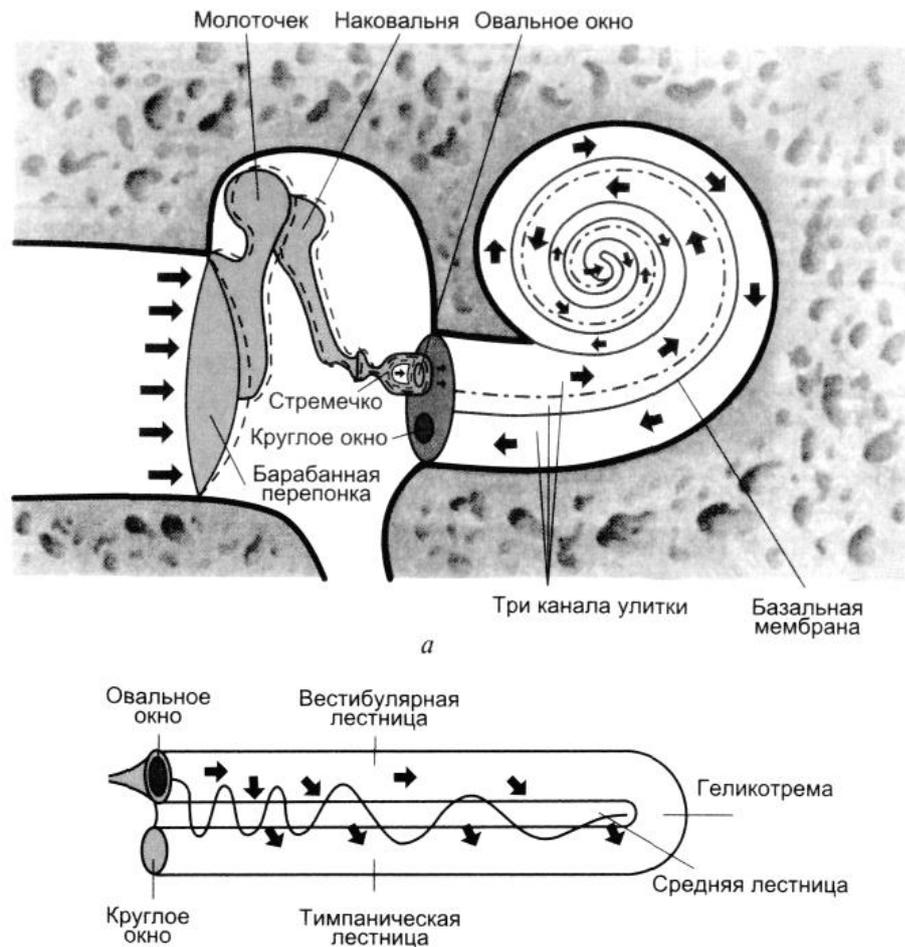


Рисунок 3 – Каналы улитки:

a – среднее и внутреннее ухо в разрезе (по П. Линдсею и Д. Норману, 1974); *б* – распространение звуковых колебаний в улитке

3. Микрофонный эффект улитки был получен в эксперименте на кошках. Электроды, введенные в улитку, соединялись с усилителем и громкоговорителем. Если рядом с ухом кошки произносили различные слова, то их можно услышать, находясь у громкоговорителя в другом помещении. Этот потенциал генерируется на мембране волосковой клетки в результате деформации волосков при соприкосновении с текториальной мембраной. Частота микрофонных потенциалов соответствует частоте звуковых колебаний, а амплитуда потенциалов в определенных границах

пропорциональна интенсивности звуков речи. Звуковые колебания, действующие на внутреннее ухо, приводят к тому, что возникающий микрофонный эффект накладывается на эндокохлеарный потенциал и вызывает его модуляцию.

4. Суммационный потенциал отличается от микрофонного потенциала тем, что отражает не форму звуковой волны, а ее огибающую. Он представляет собой совокупность микрофонных потенциалов, возникающих при действии сильных звуков с частотой выше 4000 – 5000 Гц. Микрофонный и суммационный потенциалы связывают с деятельностью наружных волосковых клеток и рассматривают как рецепторные потенциалы.

5. Потенциал действия слухового нерва регистрируется в его волокнах, частота импульсов соответствует частоте звуковых волн, если она не превышает 1000 Гц. При действии более высоких тонов частота импульсов в нервных волокнах не возрастает, так как 1000 имп/с – это почти максимально возможная частота генерации импульсов в волокнах слухового нерва. Потенциал действия в нервных окончаниях регистрируется через 0,5 – 1,0 мс после возникновения микрофонного эффекта, что свидетельствует о синаптической передаче возбуждения с волосковой клетки на волокно слухового нерва.

Восприятие звуков различной высоты (частоты), согласно резонансной теории Гельмгольца, обусловлено тем, что каждое волокно основной мембраны настроено на звук определенной частоты. Так, звуки низкой частоты воспринимаются длинными волнами основной мембраны, расположенными ближе к верхушке улитки, звуки высокой частоты воспринимаются короткими волокнами основной мембраны, расположенными ближе к основанию улитки. При действии сложного звука возникают колебания различных волокон мембраны.

В современной интерпретации резонансный механизм лежит в основе *теории места*, в соответствии с которой в состояние колебания вступает вся мембрана. Однако максимальное отклонение основной мембраны улитки происходит только в определенном месте. При увеличении частоты звуковых колебаний максимальное отклонение основной мембраны смещается к основанию улитки, где располагаются более короткие волокна основной мембраны, – у коротких волокон возможна более высокая частота колебаний. Возбуждение волосковых клеток именно этого участка мембраны при посредстве медиатора передается на волокна слухового нерва в виде определенного числа импульсов, частота следования которых ниже частоты звуковых волн (лабильность нервных волокон не превышает 800 – 1000 Гц). Частота воспринимаемых звуковых волн достигает 20 000 Гц. Таким способом осуществляется пространственный тип кодирования высоты и частоты звуковых сигналов.

При действии тонов примерно до 800 Гц кроме *пространственного* кодирования происходит еще и *временное (частотное)* кодирование, при котором информация передается также по определенным волокнам

слухового нерва, но в виде импульсов (залпов), частота следования которых повторяет частоту звуковых колебаний. Отдельные нейроны на разных уровнях слуховой сенсорной системы настроены на определенную частоту звука, т.е. каждый нейрон имеет свой специфический частотный порог, свою определенную частоту звука, на которую реакция нейрона максимальна. Таким образом, каждый нейрон из всей совокупности звуков воспринимает лишь определенные достаточно узкие участки частотного диапазона, не совпадающие между собой, а совокупности нейронов воспринимают весь частотный диапазон слышимых звуков, что и обеспечивает полноценное слуховое восприятие.

Правомерность этого положения подтверждается результатами протезирования слуха человека, когда электроды вживлялись в слуховой нерв, а его волокна раздражались электрическими импульсами разных частот, которые соответствовали звукосочетаниям определенных слов и фраз, обеспечивая смысловое восприятие речи.

Анализ интенсивности звука также осуществляется в слуховой сенсорной системе. При этом сила звука кодируется как частотой импульсов, так и числом возбужденных рецепторов и соответствующих нейронов. В частности, наружные и внутренние волосковые рецепторные клетки имеют разные пороги возбуждения. Внутренние клетки возбуждаются при большей силе звука, чем наружные. Кроме того, у внутренних клеток пороги возбуждения также различны. В связи с этим в зависимости от интенсивности звука меняются соотношение возбужденных рецепторных клеток кортиева органа и характер импульсации, поступающей в ЦНС. Нейроны слуховой сенсорной системы имеют различные пороги реакций. При слабом звуковом сигнале в реакцию вовлекается лишь небольшое число более возбудимых нейронов, а при усилении звука возбуждаются нейроны с меньшей возбудимостью.

Необходимо отметить, что кроме воздушной проводимости имеется **костная проводимость звука**, т.е. проведение звука непосредственно через кости черепа. При этом звуковые колебания вызывают вибрацию костей черепа и лабиринта, что приводит к повышению давления перилимфы в вестибулярном канале больше, чем в барабанном, так как перепонка, закрывающая круглое окно, эластична, а овальное окно закрыто стремечком. В результате этого происходит смещение основной мембраны, так же как и при воздушной передаче звуковых колебаний.

Определение **локализации источника звука** возможно с помощью **бинаурального слуха**, т. е. способности слышать одновременно двумя ушами. Благодаря бинауральному слуху человек способен более точно локализовать источник звука, чем при моноуральном слухе, и определять направление звука. Для высоких звуков определение их источника обусловлено разницей силы звука, поступающего к обоим ушам, вследствие различной их удаленности от источника звука. Для низких звуков важной является разность во времени между приходом одинаковых фаз звуковой волны к

обоим ушам.

Определение местоположения звучащего объекта осуществляется либо путем восприятия звуков непосредственно от звучащего объекта – первичная локализация, либо путем восприятия отраженных от объекта звуковых волн – вторичная локализация, или эхолокация. При помощи эхолокации ориентируются в пространстве некоторые животные (дельфины, летучие мыши).

Слуховая адаптация – это изменение слуховой чувствительности в процессе действия звука. Она складывается из соответствующих изменений функционального состояния всех отделов слухового анализатора. Ухо, адаптированное к тишине, обладает более высокой чувствительностью к звуковым раздражениям (слуховая сенситизация). При длительном слушании слуховая чувствительность снижается. Большую роль в слуховой адаптации играет ретикулярная формация, которая не только изменяет активность проводникового и коркового отделов слухового анализатора, но и за счет центробежных влияний регулирует чувствительность слуховых рецепторов, определяя уровень их «настройки» на восприятие слуховых раздражителей.

В органе слуха выделяют:

- наружное,
- среднее
- внутреннее ухо.

Наружное ухо включает ушную раковину и наружный слуховой проход, отграниченный от среднего уха барабанной перепонкой. Ушная раковина, приспособленная для улавливания звуков, образована эластическим хрящом, покрытым кожей. Нижняя часть ушной раковины (мочка) представляет собой кожную складку, не содержащую хряща. К височной кости ушная раковина прикреплена связками.

Наружный слуховой проход имеет хрящевую и костную части. В месте, где хрящевая часть переходит в костную, слуховой проход имеет сужение и изгиб. Длина наружного слухового прохода у взрослого человека около 33-35 мм, диаметр его просвета колеблется на разных участках от 0,8 до 0,9 см. Выстлан наружный слуховой проход кожей, в которой имеются трубчатые железы (видоизмененные потовые), вырабатывающие секрет желтоватого цвета — ушную серу.

Барабанная перепонка отделяет наружное ухо от среднего. Оно представляет собой соединительнотканную пластинку, снаружи покрытую тонкой кожей, а изнутри, со стороны барабанной полости, слизистой оболочкой. В центре барабанной перепонки имеется вдавление (пупок барабанной перепонки) — место прикрепления к перепонке одной из слуховых косточек — молоточка. У барабанной перепонки различают верхнюю тонкую, не содержащую коллагеновых волокон свободную, ненапрянутую часть и нижнюю упругую, натянутую часть. Перепонка расположена косо, она образует с горизонтальной плоскостью угол в 45—55,

открытый в латеральную сторону.

Среднее ухо располагается внутри пирамиды височной кости, оно включает барабанную полость и слуховую трубу, соединяющую барабанную полость с глоткой. Барабанная полость, имеющая объем около 1 см^3 , находится между барабанной перепонкой снаружи и внутренним ухом с медиальной стороны. В барабанной полости, выстланной слизистой оболочкой, находятся три слуховые косточки, подвижно соединенные друг с другом (молоточек, наковальня и стремя), передающие колебание барабанной перепонки во внутреннее ухо.

Движение слуховых косточек сдерживают прикрепляющиеся к ним миниатюрные мышцы – стременная мышца и мышца, натягивающая барабанную перепонку.

У барабанной полости имеется шесть стенок. Верхняя стенка (покрышечная) отделяет барабанную полость от полости черепа. Нижняя стенка (яремная) прилежит к яремной ямке височной кости. Медиальная стенка (лабиринтная) отделяет барабанную полость от внутреннего уха.

В этой стенке имеются овальное окно преддверия, закрытое основанием стремени, и круглое окно улитки, затянутое вторичной барабанной перепонкой. Латеральная стенка (перепончатая) образована барабанной перепонкой и окружающими ее отделами височной кости. На задней (сосцевидной) стенке находится отверстие – вход в сосцевидную пещеру. Ниже этого отверстия имеется пирамидальное возвышение, внутри которого располагается стременная мышца. Передняя (сонная) стенка отделяет барабанную полость от канала внутренней сонной артерии. На этой стенке открывается барабанное отверстие слуховой трубы, имеющей костную и хрящевую части. Костная часть представляет собой полуканал слуховой трубы, являющийся нижним отделом мышечно-трубного канала. В верхнем полуканале находится мышца, напрягающая барабанную перепонку.

Внутреннее ухо расположено в пирамиде височной кости между барабанной полостью и внутренним слуховым проходом. Оно представляет собой систему узких костных полостей (лабиринтов), содержащих рецепторные аппараты, воспринимающих звук и изменения положения тела.

В костных полостях, выстланных надкостницей, располагается перепончатый лабиринт, повторяющий форму костного лабиринта. Между перепончатым лабиринтом и костными стенками имеется узкая щель – перилимфатическое пространство, заполненное жидкостью – перилимфой.

Костный лабиринт состоит из преддверия, трех полукружных каналов и улитки. Костное преддверие имеет форму овальной полости, сообщающейся с полукружными каналами. На латеральной стенке костного преддверия имеется овальной формы окно преддверия, закрытое основанием стремени. На уровне начала улитки находится круглое окно улитки, затянутое эластичной мембраной. Три костных полукружных канала лежат в трех взаимноперпендикулярных плоскостях. В сагиттальной плоскости располагается передний полукружный канал, в горизонтальной –

латеральный, во фронтальной – задний канал. Каждый полукружный канал имеет по две ножки, одна из которых (ампулярная костная ножка) перед впадением в преддверие образует расширение – ампулу. Ножки переднего и заднего полукружных каналов соединяются и образуют общую костную ножку. Поэтому три канала открываются в преддверие пятью отверстиями.

Костная улитка имеет 2,5 завитка вокруг горизонтально лежащего стержня. Вокруг стержня наподобие винта закручена костная спиральная пластинка, пронизанная тонкими канальцами. В этих канальцах проходят волокна улитковой части преддверно-улиткового нерва. В основании пластинки расположен спиральный канал, в котором лежит спиральный нервный узел. Пластинка вместе с соединяющимся с ней перепончатым улитковым протоком делит полость канала улитки на две спирально извитые полости — лестницы (преддверную и барабанную), сообщающиеся между собой в области купола улитки.

Стенки перепончатого лабиринта образованы соединительной тканью. Перепончатый лабиринт заполнен жидкостью – эндолимфой, которая через эндолимфатический проток, проходящий в водопроводе преддверия, оттекает в эндолимфатический мешок, лежащий в толще твердой мозговой оболочки на задней поверхности пирамиды. Из перилимфатического пространства перилимфа по перилимфатическому протоку, проходящему в канальце улитки, оттекает в подпаутинное пространство на нижней поверхности пирамиды височной кости.