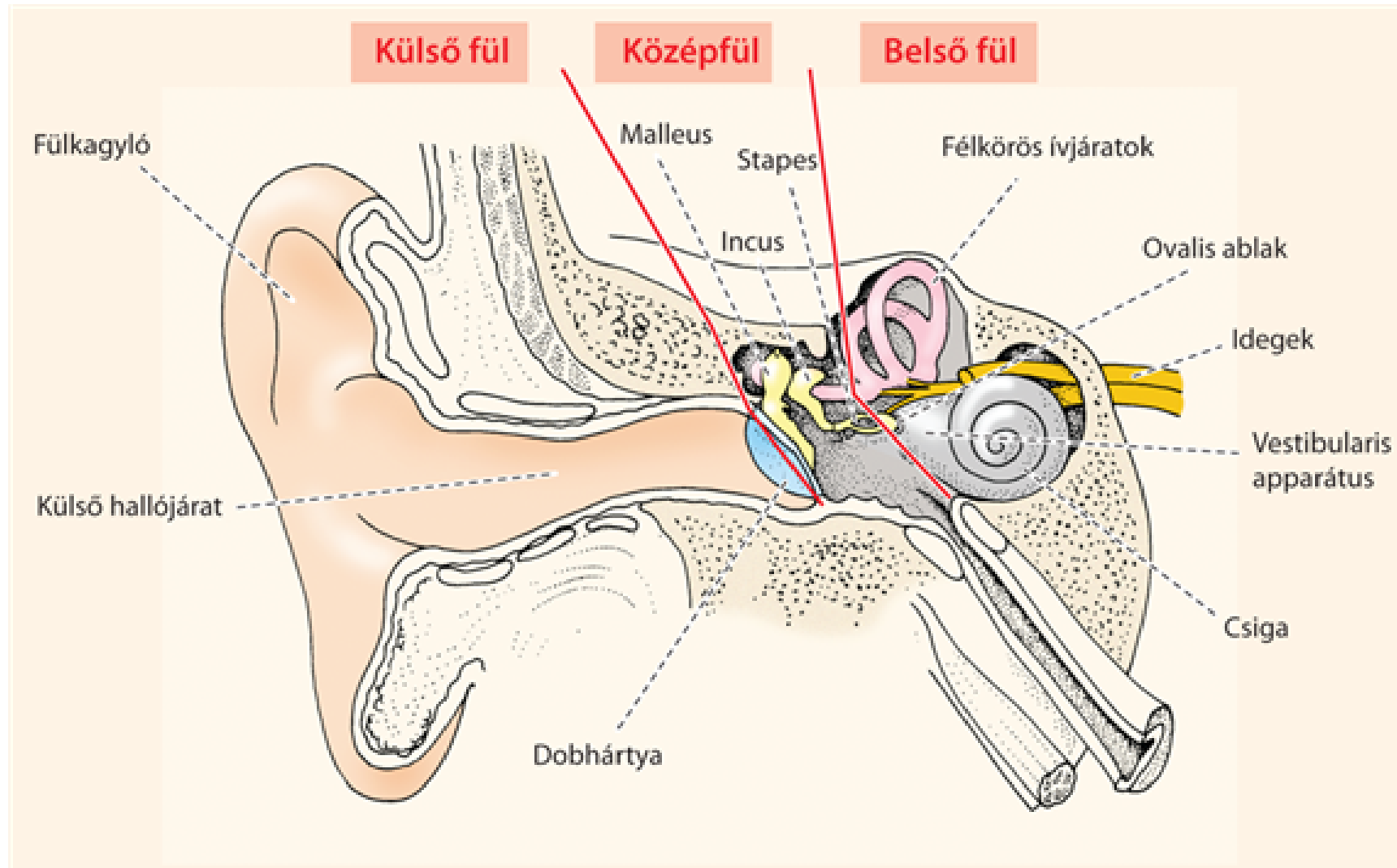


Hallás

Halló- és vestibuláris rendszer anatómiája



Hallórendszer

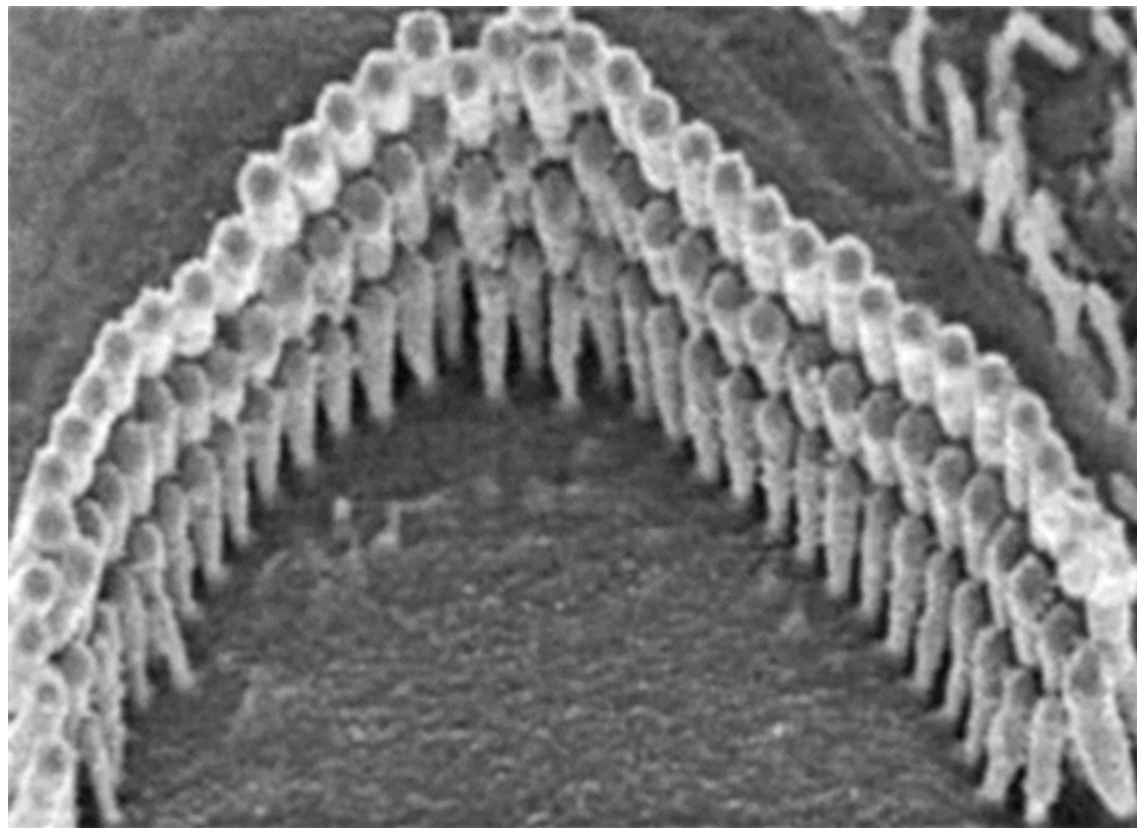
A hallás a hangfrekvenciájú levegőrezgések észlelése és tudatos feldolgozása.

Élőlény fennmaradását segíti:
a potenciális áldozatot figyelmezteti a veszélyre,
a ragadozót a potenciális prédára;

elősegíti a fajon belüli illetve fajok közötti kommunikációt,

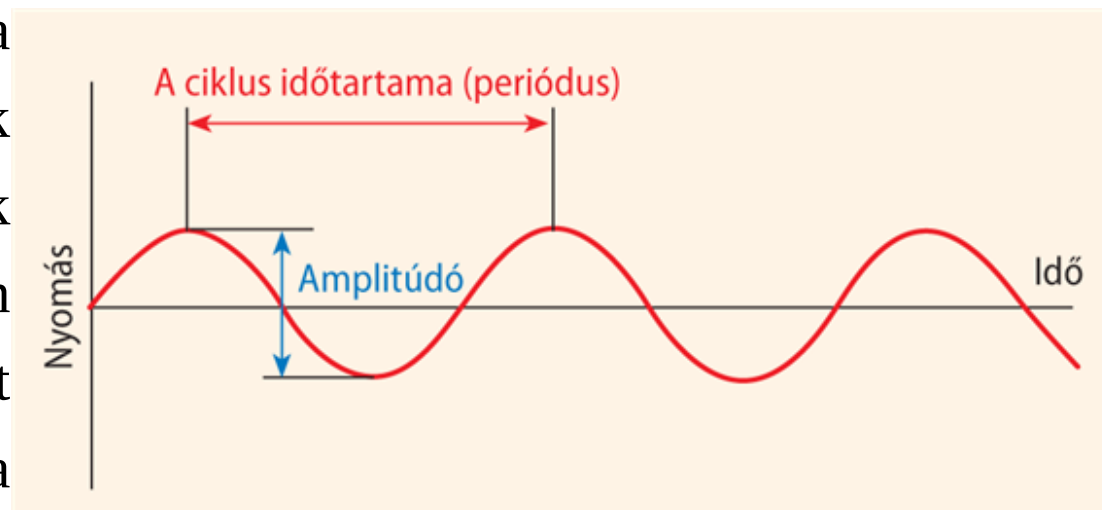
emberi társadalomban: nyelv és zene kapcsolódik szorosan a halláshoz.

Szőrsejtek pásztázó elektronmikroszkópos képe



Fiziológiai akusztikai alapfogalmak

A hang longitudinális rezgés: ha a hang levegőben terjed, sűrűsödések és ritkulások, nyomáshullámok lépnek fel. Egy adott pontban bekövetkező sűrűsödést és ritkulást az idő függvényében ábrázolva kapjuk a hanghullám grafikus ábrázolását.



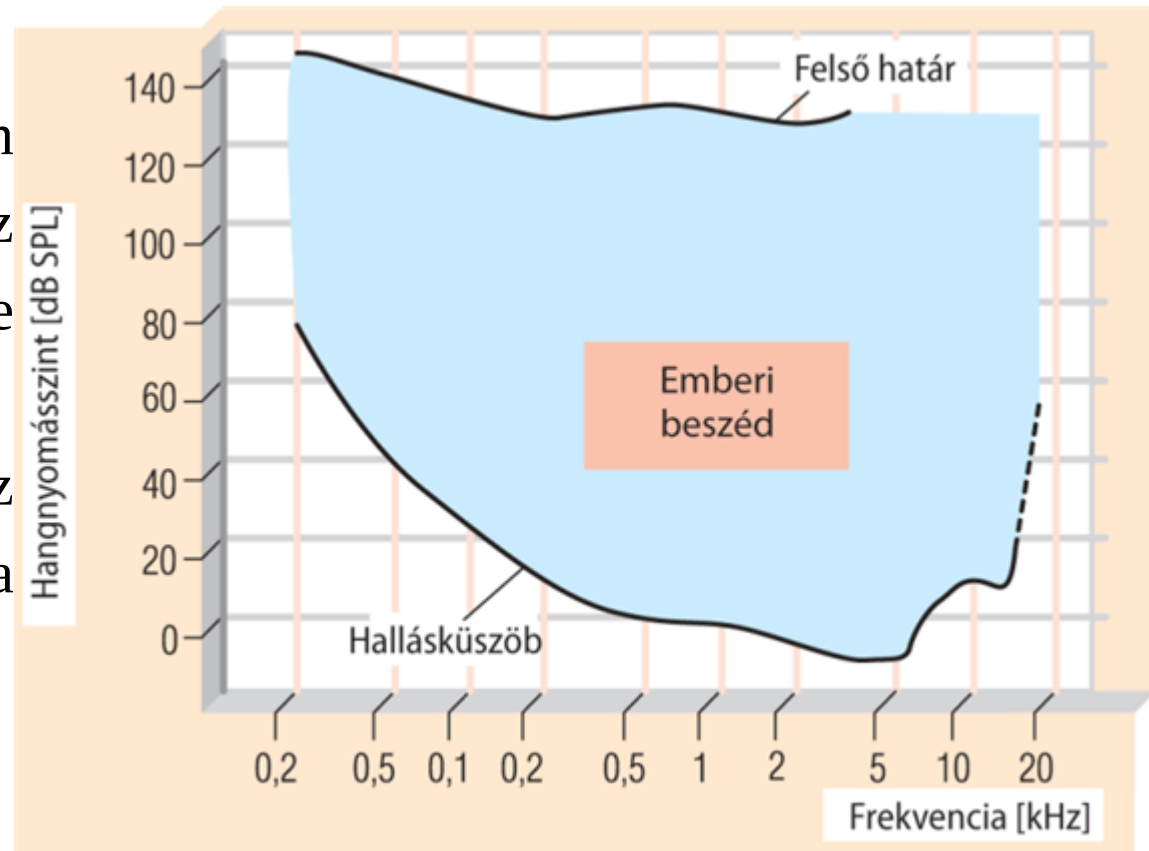
Hanghullámfüggvény jellemzői: frekvencia (frekvenciatartomány): egy másodperc alatti ciklusok száma.

A természetben előforduló hangok frekvenciaspektrummal jellemezhetők. A zenei hangok alaphangból és felharmonikusokból (az alaphang rezgésszámának egész számú többszörösei) állanak. A zörejek aperiodikus rezgések.

Az összetett függvények elemeikre bonthatók: a felbontást követően egymásra tevődött (szuperponált) szinuszgörbéket kapunk. Az összetett függvények frekvenciaanalízisét a matematikában Fourier-analízissel végzik; a belső fülben az összetett hangrezgések felbontására, a frekvenciaanalízisre a cochlea (csiga) szolgál.

Fiatal, egészséges egyén hallószerve 20 és 20 000 Hz közötti hangrezgésekre érzékeny.

A hallás az 1000–4000 Hz közötti tartományban a legérzékenyebb.



Az emberi hallás frekvenciatartománya

A külső hallójárat és a középfül működése (légvezetés)

A fülkagyló elősegíti a hangrezgések irányítását a dobhártyához.

A külső hallójárat rezonátorként működik; a dobhártyához érkező hangrezgéseknek néhány dB-lel nő a hangnyomásszintje.

A levegőrezgéseknek a cochleában lévő folyadékhoz kell eljutniuk, hogy a cochlea szőrsejtjeit ingerelhessék. A levegő és a folyadék közötti impedanciakülönbség a hangrezgések visszaverődéséhez (reflexióhoz) vezet vagyis a cochleába érkezéskor a hang több tíz dB-nyi veszteséget szenved. A veszteséget csökkenti a dobhártyából és a hallócsontocskákból álló lánc.

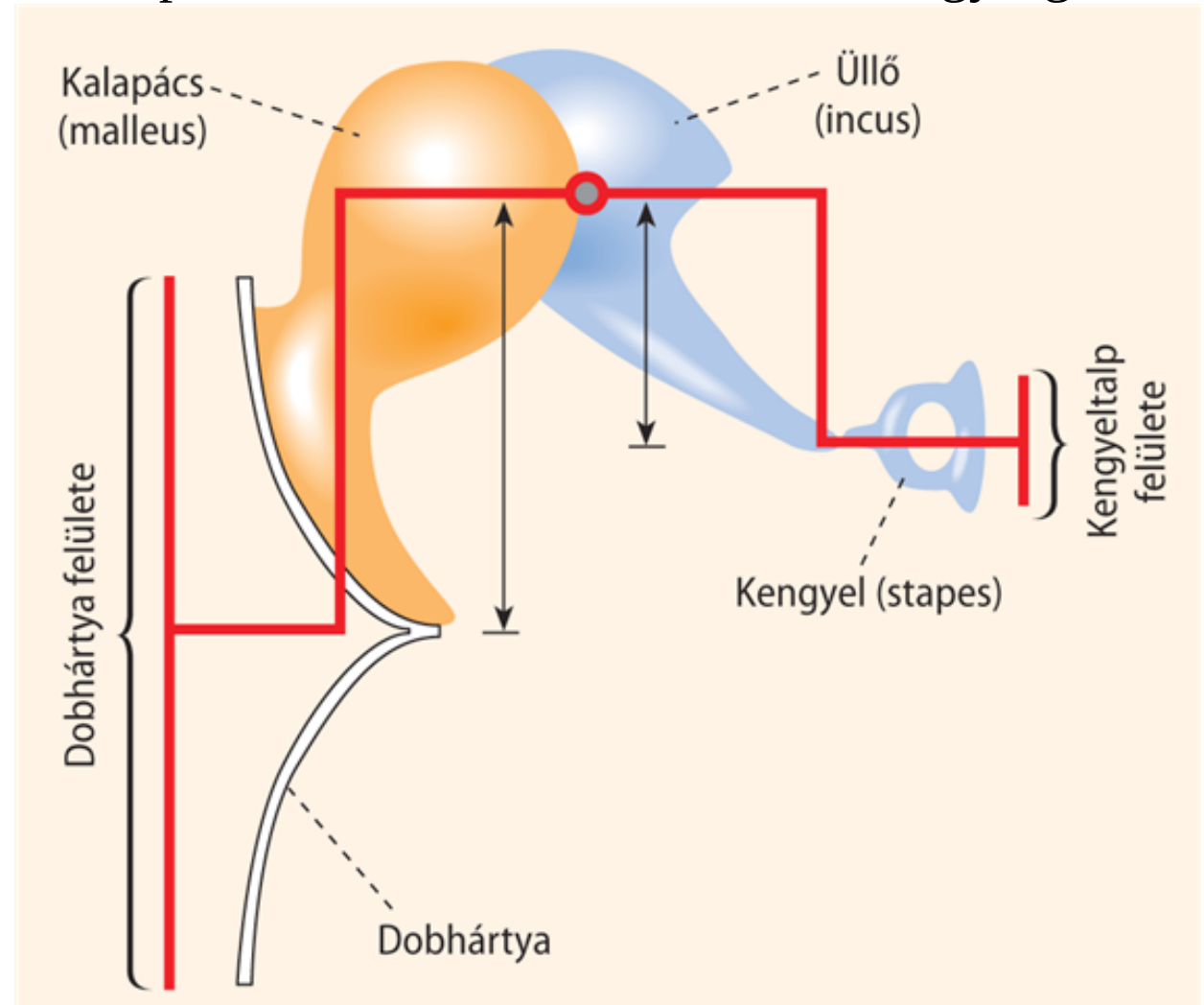
A dobhártya felülete a kengyel talpa felületének 17-szerese; a hallócsontocskák mintegy 1,3-szeres áttételű emelőt képeznek. A foramen ovale felületegységére eső nyomáshullám ezért mintegy 22-szerese a dobhártya felületéhez érkező nyomáshullámnak.

A középfül mechanikája: EM Relkin (1988): in *Physiology of the Ear*.

piros színnel a mechanikai ekvivalens modell látható.

A dobhártya az $\sim 1000\text{Hz}$ frekvencia-tartományban rezeg egységesen.

Holográfiával a kalapács nyele két oldalán egy-egy nagyobb amplitúddal rezgő rész figyelhető meg.



Csontvezetés

Normális körülmények között a külső eredetű hangok a dobhártyán és a középfülön keresztül légvezetéssel jutnak el a belső fülbe.

A hangot a koponya csontjai is vezetik: a hangok a középfül megkerülésével, „csontvezetéssel” is elérhetik a belső fület.

Saját hang felismerésében játszik szerepet: ha azt hangfelvételtől hallgatjuk – amikor nincs a szokásos csontvezetés –, akkor teljesen idegenként hat.

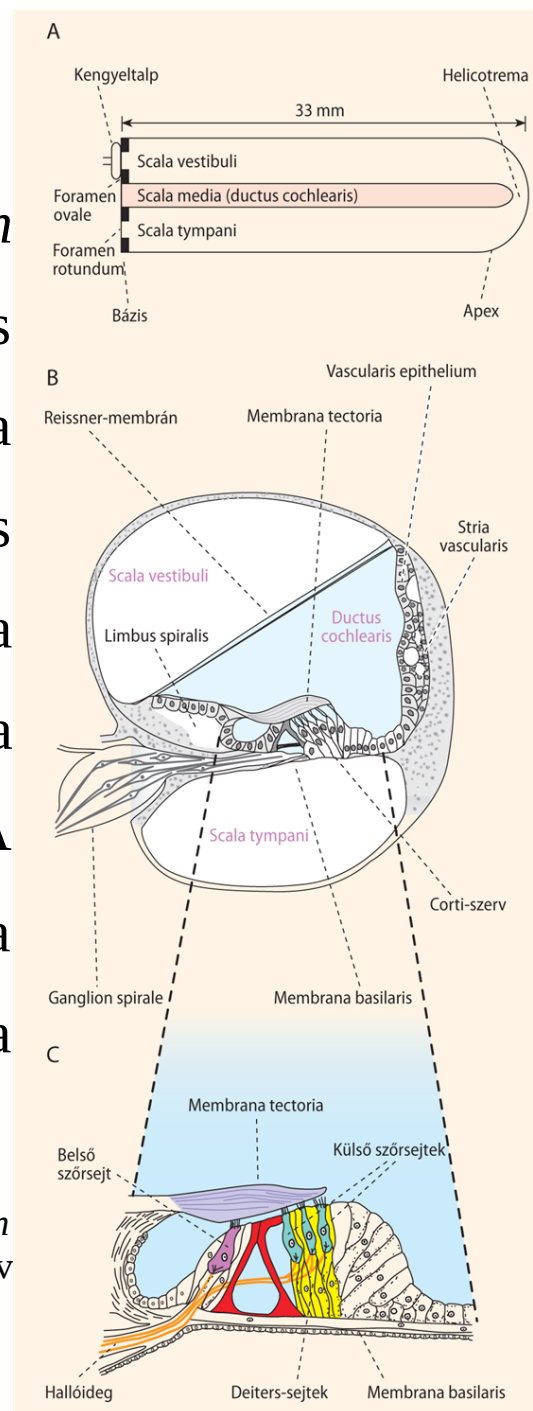
Külső hangok felismerésében a csontvezetésnek csak a légvezetés károsodása esetén tulajdonítunk jelentőséget.

A csontvezetés ingerküszöbe magasabb, mint a légvezetésé. A vezetéses és a perceptor (belső fül eredetű) halláscsökkenés elkülönítésére a légvezetést és a csontvezetést hasonlítják össze.

A cochlea szerkezete és működése

A cochlea a *foramen ovale*-n és *foramen rotundum*-on keresztül csatlakozik a középfülhöz. A cochlea két és félszer csavarodik tengelye körül. A kengyel talpa a foramen ovale-ba illeszkedik; ennek folytatása a csontos cochleán belüli hártvás falú scala vestibuli, ez a cochlea csúcsában átfordul a scala tympaniba. A scala tympanit a dobüreg felé a foramen rotundum-ot fedő hártva zárja le. A scala vestibuli és a scala tympani között helyezkedik el a scala media: ebben foglal helyet a Corti-féle szerv a szőrsejtekkel és a nervus cochlearis végződéseivel.

A) A síkban kiterített cochlea hosszmetzeti képe. Békésy, G. (1960): *Experiments on Hearing*. McGraw–Hill, New York B) A cochlea keresztmetzeti képe. C) A Corti-szerv ábrázolása a külső és a belső szőrsejtekkel. J. Ashmore (2008): *Physiological Rev.* 88.



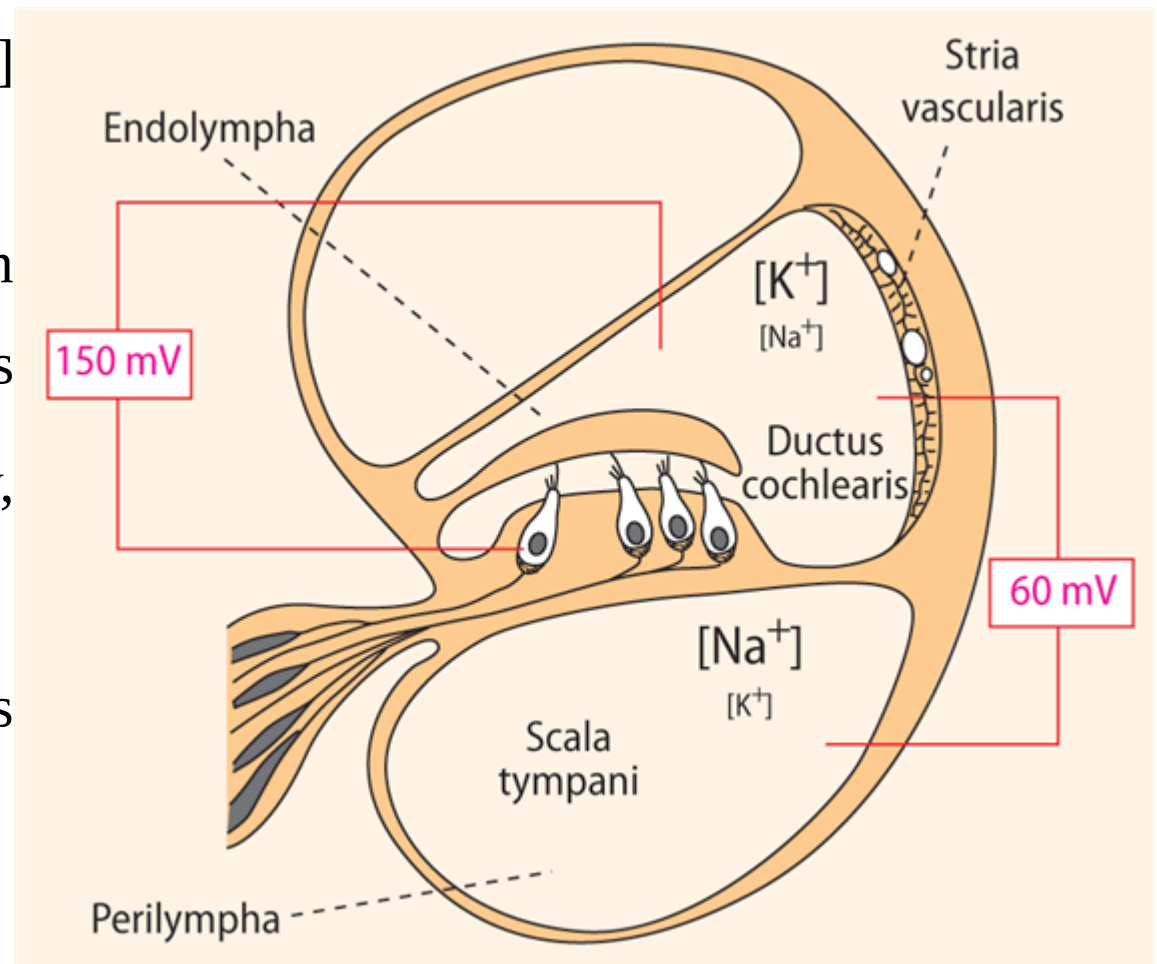
Cochlea folyadékkompartmentjei

A scala media-t (ductus cochlearis) a scala tympanitól a membrana basilaris, a scala vestibulitól a membrana Reissneri (Reissner-féle membrán) választja el.

A scala vestibuli és scala tympani terét **perilympa** tölti ki: extracelluláris folyadék, $[Na^+]$ magas, $[K^+]$ alacsony.

A ductus cochlearis terében **endolympa** van, intracelluláris jellegű folyadék $[Na^+]$ alacsony, $[K^+]$ magas.

Az endolympában mért elektromos potenciál: +60-80 mV.



Ductus cochlearis és a passzív frekvenciaanalízis

A cochlea frekvenciaanalizáló működésének alapja a „hely elv” (tonotópia).

A membrana basilaris a hang frekvenciájának függvényében mutat kitérést, a ductus cochlearis hosszában egymást követő szőrsejtek ingerülete jelzi a frekvenciát a központi idegrendszernek.

A cochlea bázisán (foramen ovaléhoz közel) elhelyezkedő szőrsejtek a magas a cochlea csúcsán elhelyezkedők pedig a mély hangokat közvetítik.

A kitérés a hang intenzitásával arányos. Nagyobb hangintenzitás a membrana basilaris nagyobb szakaszát téríti ki.

A különböző frekvenciáknak megfelelően a ductus cochlearis meghatározott helyén van maximális kitérés.

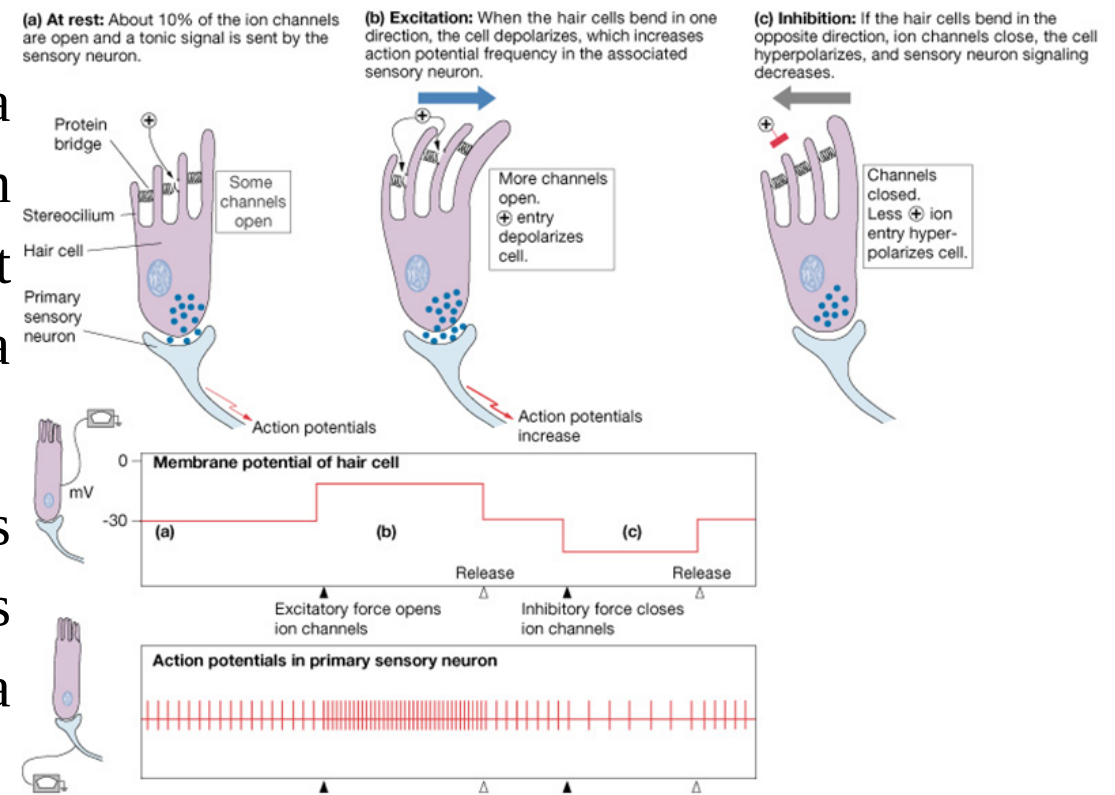
Szőrsejtek hangolása: a cochlea bázisához közeli szőrsejtek sztereociliumai rövidebbek és feszesebbek, alkalmasabbak a nagyobb frekvenciájú rezgések átvételére, míg a csúcshoz közeli szőrsejtek sztereociliumai hosszabbak és kevésbé feszesek, alacsonyabb frekvenciájú rezgésekre válaszolnak.

A mechanoelektromos transzdukció

Szőrsejtek módosult hámsejtek: az apicalis felszínen nagyság szerint rendezett, membránnal fedett aktinfilamentumok helyezkednek el, és az egyes szőrök többszörös vékony fehérjekötegekkel kapcsolódnak a mellettük elhelyezkedő hosszabb szőrhöz. A szőrök csúcsa közelében helyezkednek el a mechanoszenzitív kationcsatornák.

A belső szőrsejtek a membrana basilarisra támaszkodva egyetlen sort alkotnak. Sztereociliumaikat keskeny rés választja el a membrana tectoriától.

A külső szőrsejtek hármás/négyes sorokban helyezkednek el, és sztereociliumaik érintik a membrana tectoriát.

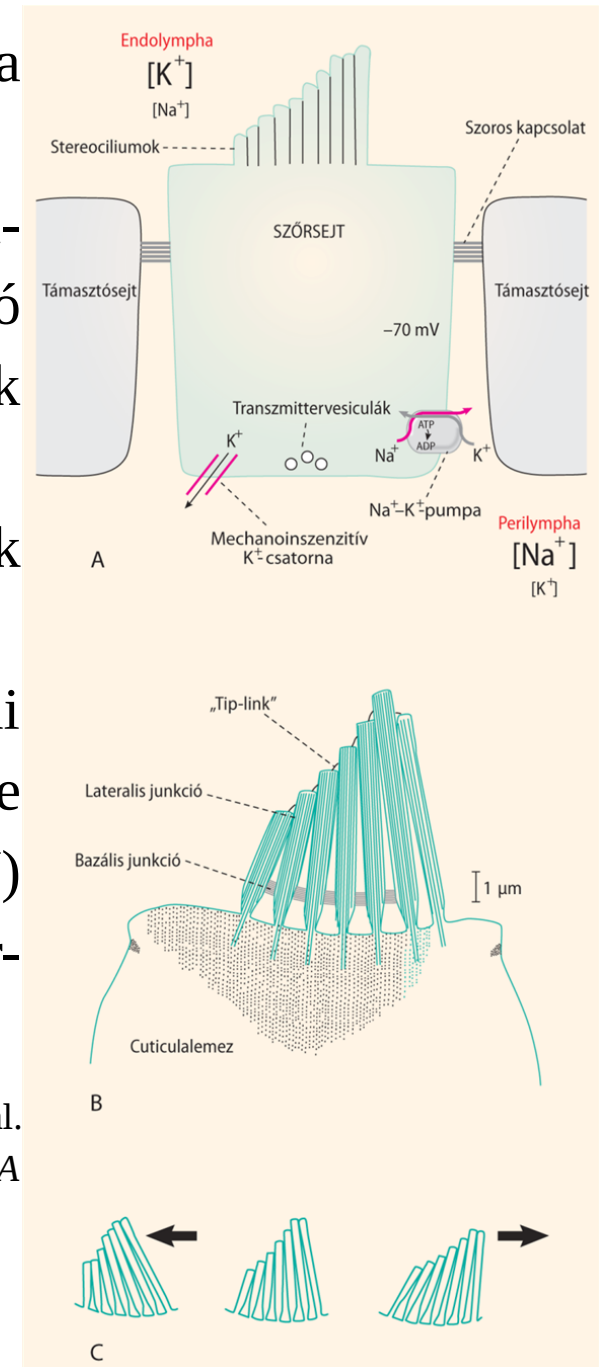


A membrana basilaris elmozdulásakor az endolympa a membrana tectoria alatti részben kitéríti a sztereociliumokat. A sztereociliumok csúcsán mechanoszenzitív kationcsatornák: növekvő nagyságú sztereociliumok irányába való kitérés a csatornák nyílását, ellenkező irányú a csatornák zárását okozza.

A közvetlen mechanikai kapcsolódás miatt a csatornák válasza gyors, leggyorsabban reagáló szenzoros receptor.

A szőrsejt belseje és a bazális perilympa közötti nyugalmi potenciál -70 mV. Az endolympa és a szőrsejt belseje közötti elektromos potenciálkülönbség $+80$ mV $- (-70$ mV) = $+150$ mV-nak adódik. A mechanoszenzitív kationcsatornák nyílásakor K^+ áramlik a szőrsejtbe, és depolarizálja.

A: szőrsejt vázlata . B: A sztereociliumköteg vázlata összeköttetésekkel. J Howard, et al. (1988): Annu. Rev. Biophys. Biophys. Chem. 17. B: sztereociliumok rögzítése. C: A mechanikus kitérítés hatása



Cochlearis erősítő: a külső szőrsejtek működése

A külső szőrsejtek száma 3-4x-e a belső szőrsejtekének. Sztereociliumaik érintik a membrana tectoriát.

A mechanoelektromos transzdukció azonos a belső szőrsejtekével.

Különbség: a külső szőrsejtek elektromos válasza közvetlenül hat alakjukra.

A basolateralis membrán presztin fehérjéje potenciálérzékeny, konformációját az elektromos erőternek megfelelően változtatja. A depolarizáció a sejteket megrövidíti, hiperpolarizáció megnyújtja.

A külső szőrsejtek sztereociliumai elérik a membrana tectoriát, alakváltozásuk elmozdítja azt, kis intenzitású ingerek esetén érzékenyebbé teszi a hallórendszert, a hallási küszöb mintegy 50 dB-lel csökken.

A külső szőrsejtek érzékenyek nagy intenzitású hangokra: azok hosszabb időn keresztül hatva tönkreteszik a frekvenciájuknak megfelelő külső szőrsejteket. Egyes antibiotikumok szelektíven károsítják a külső szőrsejteket, és ezzel irreverzibilis halláscsökkenést vagy teljes süketséget hoznak létre.

A nervus cochlearis akciós potenciál sorozata

A nervus cochlearis afferens axonjai zömmel a belső szőrsejtekhez futnak.

Egy afferens rost csak egy szőrsejttel képez szinapszist, és minden egyes szőrsejthez kb. 10 afferens rost csatlakozik.

Egy-egy Corti-szervben kb. 3500 belső szőrsejt van; a teljes emberi hallás összesen mintegy 7000 belső szőrsejt funkciójától és 60-70 000 afferens idegrost épségétől függ.

A belső szőrsejtek ingerülete – a leadott transzmitteren keresztül – a ganglion spirale bipoláris sejtjeinek végződéseire tevődik át.

A szőrsejtek és afferenseik karakterisztikus frekvenciájuknak megfelelően válaszolnak. A hangintenzitás növelésével a karakterisztikus frekvencia feletti és alatti frekvenciák is afferens aktiválódást váltanak ki.

A depolarizációk oszcillációi („AC depolarizáció”) a nervus cochlearis akciós potenciáljainak frekvenciaváltozásaiban is tükröződnek; a frekvencia maximuma a hangnyomásváltozások maximumaival esik össze: fáziscsatolás (*phase-locking*).

A hallópálya és a hangingerek központi feldolgozása

Központi idegrendszer által kinyert információk:

- a hanginger kialakulásának és megszűnésének időpontját,
- a hang forrásának helyét,
- a hangok frekvencia-összetétel, frekvenciamoduláció, intenzitásmoduláció analízise (azonosítás)

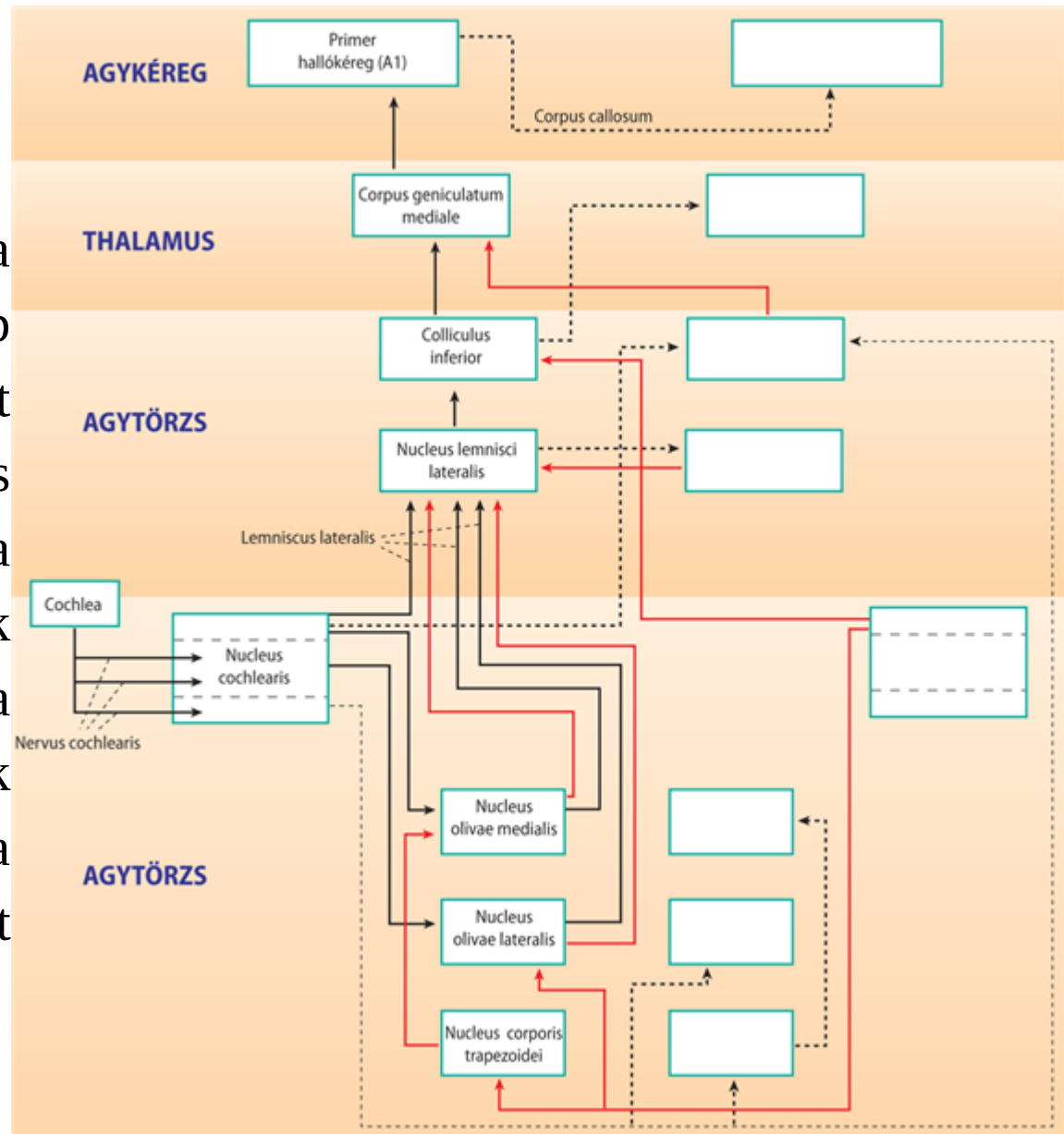
Hallórendszer anatómiája ismert, hangfeldolgozás kevésbé. Információ főleg macskából.

A nervus cochlearisban szállított jelzések már az első szinapszisban párhuzamos felszálló pályákra csatolódnak át;

a pályákon haladó információk minden átcsatolási szinten feldolgozáson mennek keresztül: frekvencia- és amplitúdómoduláció, binauralis vagy monoauralis jelleg a hallópálya szintjei között reciprok összeköttetések

A hallópálya vázlatja

Az ábra bal oldalán részletezzük a magokat és a pályákat; a jobb oldalon csak a kereszteződéseket tüntettük fel. A bal ipsilateralis pályák fekete kihúzott vonalak, a balról jobbra kereszteződő pályák fekete szaggatott vonalak, a jobbról balra kereszteződő pályák piros vonalak. Az ábrán csak a legfontosabb átcsatolódsokat szerepeltettük.



Az ingerületek útja a hallókéregig

A cochlea szomszédos helyeit ingerlő hangokkal szomszédos szőrsejtek és afferensek kerülnek ingerületbe.

Az egy belső szőrsejt ingerületét közvetítő kb. 10 afferens rost a cochlearis magokban egymás mellett végződve izofrekvenciás laminákat hoz létre: a szomszédos laminák a cochlearis tonotópiát képezik le.

A tonotóp szerveződés az auditív feldolgozás valamennyi szintjére jellemző.

A ganglion spirale centrális axonja az agytörzsbe lépve az első átcsatolódást megelőzően elágazódik: az egyik ág a nucleus cochlearis ventralis elülső részéhez fut, a másik ág ugyanezen mag hátsó részéhez ad kollaterálisokat, amelyek a nucleus cochlearis dorsalisban végződnek.

Cochlearis magok: szubdivíziókra oszlanak.

Anteroventralis szubdivízió:

laterális gátlás jelensége: közeli frekvenciák blokkolása, adott frekvencia kiemelése.

Chopper neuronok: egyes sejtei ritmikusan megszakítják a primer afferensek által indukált folyamatos ingerületleadást.

Posteroventralis szubdivízió:

a neuronok egy része a hanginger kezdetére reagál, majd ha az inger folyamatos, megszünteti a leadását.

nucleus cochlearis dorsalis: szinaptikus kapcsolatai összetettebbek, sok leszálló axon végződik benne, módosítják a felszálló ingerületeket.

A cochlearis magokban az ingerületek még szigorúan monoauralisak.

A hallópálya minden további szintjén a reprezentáció binauralis.

A nucleus cochlearis ventralis anteriorból az axonok az azonos és ellenoldali olivakomplexhez futnak.

Olivakomplex:

Funkció szempontjából két rész: medialis olivamag és lateralis olivamag a corpus trapezoideum medialis magjával együtt.

Mindkét neuroncsoport összeköttetései lehetővé teszik a két cochleát érő hangingerek összehasonlítását.

A medialis olivamag neuronjai a kétoldali ingerületek időbeli különbségének megfelelően adnak le impulzusokat.

A lateralis olivamag a két cochleát érő, azonos frekvenciájú hangok intenzitásbeli különbségeire érzékeny, a neuronok akkor aktiválódnak, ha az azonos oldali intenzitás nagyobb, mint az ellenoldali.

Az olivakomplex sérülése megszünteti a hangforrás lokalizációjának lehetőségét.

Az oliva superiorból származó axonok a lateralis lemniscusmagokhoz futnak.

A hallópálya következő szintje a colliculus inferior:

Az itt lévő neuronok legnagyobb részének binauralis bemenete van; az innen származó kimenő jel a két oldal felől bejövő jelek időbeli és intenzitásbeli különbségeivel arányos.

A colliculus inferior az egyik fő reléállomás az agytörzsben elhelyezkedő hallópályamagok és az előagy, azaz a thalamus és a primer hallókéreg között. Innen a nem auditív területekhez is mennek ingerületek, amelyek különböző jellegű szenzoros funkciókat koordinálnak az auditív bemenettel.

Corpus geniculatum laterale

- Hallópálya talamikus állomása
- Az információt a cortex felé, a primer hallókéregbe közvetíti.
- A tonotóp szerveződésű: azonos frekvenciára érzékeny neuronok elektromosan letapogatható laminákba rendeződnek.
- A ventralis szubdivízió valószínűleg relémagként működik.
- A dorsalis szubdivízióban az auditív információ elvegyül az egyéb szenzoros modalitásokkal, itt komplex információfeldolgozás folyik.

A primer hallókéreg (A1)

Mikroelektródos elvezetésekkel macskákban ki lehetett mutatni, hogy a primer hallókéreg ugyanúgy oszlopos (columnaris) szerveződésű, mint a többi szenzoros kérgi mező: egy-egy oszlop neuronjainak azonos karakterisztikus frekvenciája van.

A kérgi feldolgozásban is alapvető feladat a hangforrás lokalizációja. Ennek megfelelően egymás mellett, alternálva helyezkednek el olyan oszlopok, amelyekben az azonos és az ellenkező oldalról származó ingerületek egymást erősítik (szummációs oszlopok) azokkal, amelyekben a két oldal felől jövő ingerületek kioltják egymást (szuppresszor oszlopok).

A két oldal nagymérvű, több szinten megvalósuló összeköttetéseknek következtében a primer hallókéreg féloldali sérülése kevésbé befolyásolja a hangmagasság percepcióját.

A féloldali nagy kiterjedésű hallókéreg-sérülés megakadályozza a hangforrás lokalizációját.

A hallókéreg működése sokkal összetettebb, mint a hangok frekvenciájának, intenzitásának felismerése.

A kéregnek fel kell ismernie az akusztikus spektrumot, a mintázatot, azaz az egyes hangokban bekövetkező frekvencia- és intenzitásváltozásokat (a hangok frekvencia- és amplitúdómodulációit), amelyek emberben a beszédet jellemzik.

Az auditív emlékképek jól raktározhatók – talán nincs az érzékszervek által szállított információk közül még egy, amelyik ennyire pontosan reprodukálható egy következő alkalommal.