

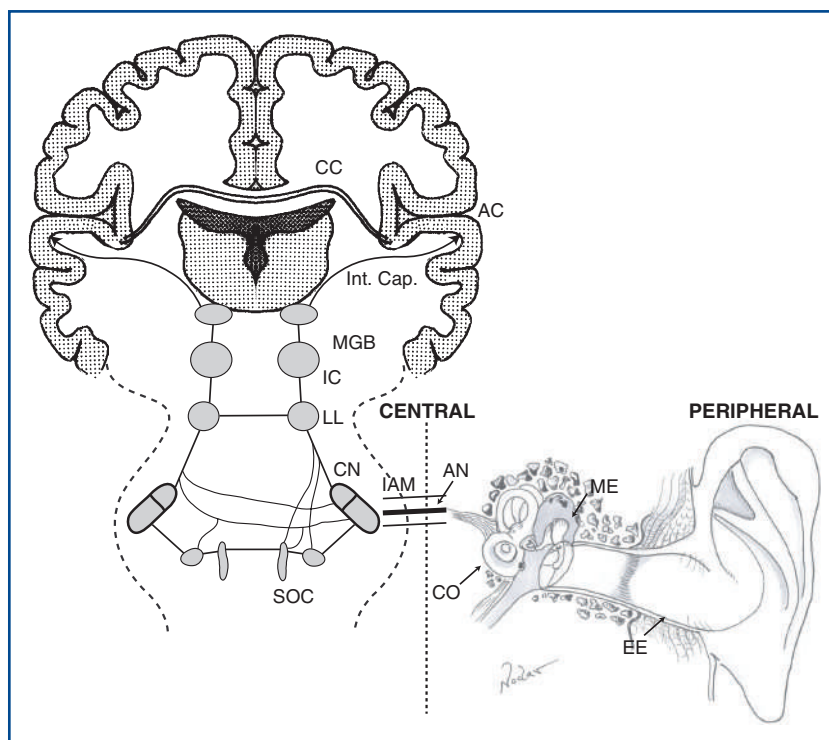
فصل اول

مروری بر آناتومی و
فیزیولوژی سیستم شنوایی

سیستم شنوایی: آناتومی، فیزیولوژی و همبستگی‌های بالینی

■ معرفی سیستم شنوایی

یکی از ویژگی‌های اصلی این کتاب، مروری متوازن بر دو بخش اصلی سیستم شنوایی یعنی سیستم شنوایی مرکزی و محیطی است (شکل ۱). سیستم محیطی شامل گوش خارجی، گوش میانی، حلزون و عصب شنوایی (AN) است. سیستم شنوایی مرکزی شامل هسته‌ی حلزونی (CN)، مجموعه‌ی زیتونی فوقانی (SOC)، نوار جانبی (LL)، هم هسته و هم مسیرهای آن، کولیکولوس تحتانی (IC)، جسم زانویی داخلی (MGB)، ساب-کورتکس شنوایی (ماده‌ی سفید زیر-قشری و ناحیه‌ی گانگلیای قاعده‌ای)، کورتکس و مسیرهای بین نیمکره‌ای از جمله کورپوس کالوزوم است.



شکل ۱: طرحی از سیستم‌های شنوایی مرکزی و محیطی. EE=گوش خارجی و کانال، ME=گوش میانی، CO=حلزون، AN=عصب شنوایی، IAM=حفره‌ی شنوایی داخلی، CN=هسته‌ی حلزونی، SOC=مجموعه‌ی زیتونی فوقانی، LL=لمنیسکوس طرفی، IC=کولیکولوس تحتانی، MGB=جسم زانویی داخلی، Int.cap.=کپسول داخلی، AC=قشر شنوایی، CC=کورپوس کالوزوم

اغلب بخش‌های سیستم شنوایی محیطی در استخوان تمپورال واقع شده‌اند (که بخشی از جمجمه است) و سیستم شنوایی مرکزی نیز در مغز قرار دارد. CN، SOC و LL در پل مغزی، IC در مغز میانی و MGB در بخش دمی تالاموس قرار دارند. زیر-قشر و قشر شنوایی شامل ساختارهایی از جمله کپسول داخلی، اینسولا، شکنج هشل، پلانوم تمپورال و بخش‌های دیگر شکنج تمپورال فوقانی هستند. نواحی پاسخی شنوایی نیز شامل بخش‌هایی از لوب فرونتال، لوب پریتال،

فصل اول: مروری بر آناتومی و فیزیولوژی سیستم شنوایی

شکنج زاویه‌ای، شکنج سوپرامارجینال و کورپوس کالوزوم می‌باشند. کل این سیستم اغلب تحت عنوان سیستم آوران شنوایی نام می‌گیرد؛ به این معنا که از گوش به نواحی بالاتر از جمله مغز می‌رود. سیستم وبران نیز مسیری مشابه سیستم آوران ولی از کورتکس به حلزون طی می‌کند.

عموماً سیستم شنوایی به دو طریق محرکات اکوستیک را پردازش می‌کند: متوالی و موازی. پردازش متوالی شامل انتقال اطلاعات از یک ناحیه یا سطح سیستم شنوایی به ناحیه یا سطح بعدی است که با بالا رفتن در سیستم آوران شنوایی، مناسب یک سازماندهی مرتبه‌ای می‌باشد. از طرف دیگر، پردازش موازی شامل عملکردهای همپوشانی است که تقریباً در یک زمان در کانال‌های مختلفی رخ می‌دهند. هردوی این پردازشات به منظور عملکرد مطلوب سیستم شنوایی ضروری‌اند. پردازش متوالی در کل سیستم شنوایی و پردازش موازی اغلب در سیستم عصبی رخ می‌دهد. مثال‌هایی از پردازش موازی در سیستم عصبی شنوایی ذکر شده‌اند. عصب شنوایی دارای فیبرهای نوع I و II است که به‌طور موازی به ساقه‌ی مغز می‌روند. مشابهاً، مسیرهای راست و چپ ساقه‌ی مغز، به‌طور موازی به کورتکس می‌روند. کورتکس عموماً متوالی است اما گروه‌های فیبری مجزایی نیز دارد که به‌طور موازی بین قشر شنوایی اولیه و ثانویه و سایر نواحی مغز حرکت می‌کنند.

اصل دیگر حاکم بر کل سیستم شنوایی که در حلزون، AN و سطوح مغزی بارزتر است، اثر مهار و تحریک می‌باشد. شواهد نشان می‌دهند که تعادل بین فرایندهای مهار و تحریک برای عملکرد نرمال سیستم شنوایی (مشابه سایر سیستم‌ها) ضروری است. این‌طور تصور می‌شود که اساس بیماری‌هایی همچون وزوز و حساسیت بیش‌ازحد به صدا، می‌تواند عدم تعادل بین مهار و تحریک در سیستم شنوایی باشد.

■ سیستم شنوایی محیطی

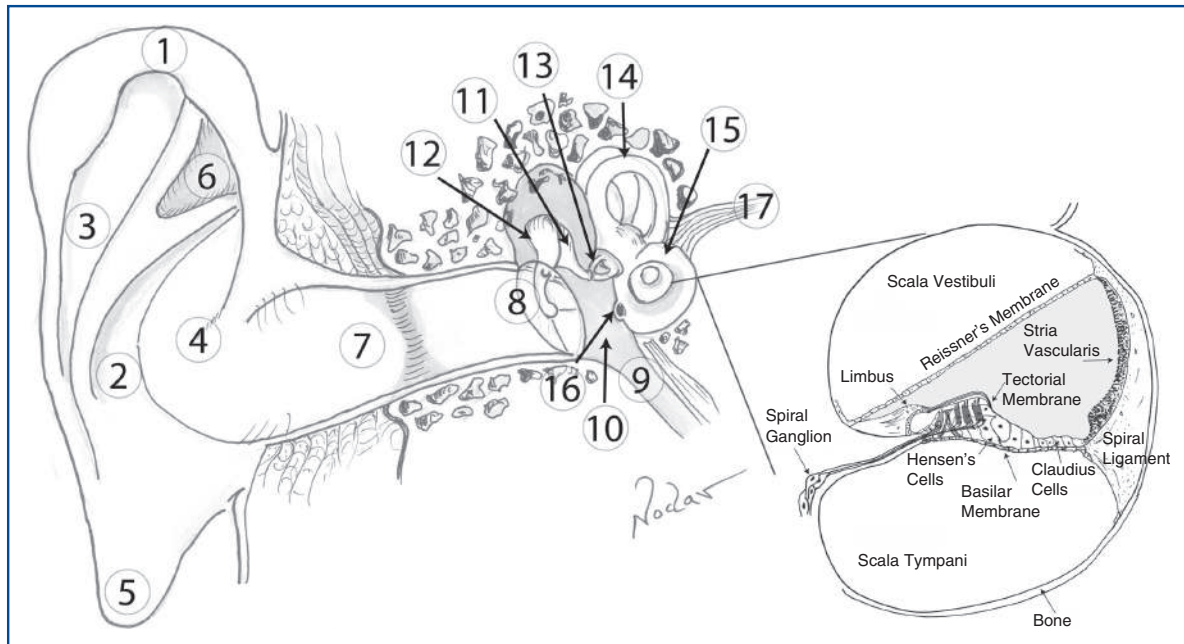
گوش میانی و گوش خارجی

آناتومی و فیزیولوژی

اصواتی که وارد سیستم شنوایی می‌شوند، ابتدا از طریق گوش خارجی به گوش میانی و سپس به گوش داخلی و مسیرهای عصبی سیستم شنوایی مرکزی و محیطی می‌روند (شکل ۲). به‌عنوان بخشی از فرایند انتقال صدا در سیستم شنوایی، اصواتی که توسط گوش کشف می‌شوند، از انرژی اکوستیکی در گوش خارجی به انرژی ارتعاشی (یا مکانیکی) در گوش میانی و داخلی و سپس به بازنمایی عصبی سیگنال اکوستیکی در حلزون و فراتر از آن تبدیل می‌شوند. از نظر آناتومیکی، گوش خارجی شامل لاله‌ی گوش و مجرای شنوایی خارجی (EAM) یا همان کانال گوش است. لاله‌ی گوش از کنار سر برآمده شده و شامل لیگامان‌ها و غضروفی است که توسط پوست پوشیده می‌شوند. این ساختار دارای برآمدگی‌ها و فرورفتگی‌ها بوده و مسئول جمع‌آوری انرژی صوتی است. به علت شکل خاص فرورفتگی‌ها و برآمدگی‌های این ساختار،

سیستم شنوایی: آناتومی، فیزیولوژی و همبستگی‌های بالینی

حداکثر پاسخ آن به برخی اصوات در ناحیه‌ی فرکانس بالا (حدود ۵۰۰۰ Hz) می‌باشد. نتیجه‌ی این پاسخ ترجیحی این است که سیگنال‌های اکوستیک در این ناحیه‌ی فرکانسی، پیش از هدایت به مجرای گوش، به‌طور خاصی تقویت می‌شوند. به نظر می‌رسد ویژگی‌های جمع‌آوری افتراقی صوت در لاله‌ی گوش، در مکان‌یابی صدا دخیل باشند.



شکل ۲: ساختارهای اصلی سیستم شنوایی محیطی و برش عرضی حلزون. ۱= هلیکس، ۲= آنتی-هلیکس، ۳= حفره‌ی اسکفونید، ۴= کونکا، ۵= نرمه‌ی گوش، ۶= حفره‌ی triangular، ۷= حفره‌ی شنوایی خارجی، ۸= غشای تیمپانیک، ۹= لوله‌ی استاش، ۱۰= فضای گوش میانی (تیمپانوم)، ۱۱= سندانی، ۱۲= چکشی، ۱۳= رکابی، ۱۴= مجرای نیم‌دایره‌ی فوقانی، ۱۵= صدف استخوانی حلزون (کپسول اتیک)، ۱۶= پنجره‌ی گرد، ۱۷= عصب هشتم.

EAM اصوات رسیده به گوش را به سمت پرده‌ی گوش (TM) هدایت می‌کند. به علت شکل خاص لوله-مانند آن با یک انتهای بسته و یک انتهای باز، رزونانسی ایجاد می‌کند که حداقل تا بخشی توسط ابعاد مجرای گوش تعیین می‌شود. در بزرگسالان، این رزونانس (تقویت سیگنال اکوستیک) معمولاً در محدوده‌ی ۳۰۰۰-۴۰۰۰ Hz رخ می‌دهد و وجود آن در درک طبیعی صدا حائز اهمیت است. کاهش یا اختلال در پاسخ نرمال مجرای گوش باعث می‌شود که گفتار و سایر سیگنال‌های اکوستیکی، غیرطبیعی درک شوند. این اتفاق اغلب در بیمارانی که از قالب گوش یا سمعک استفاده می‌کنند، رخ می‌دهد. گوش میانی یا تیمپانوم، فضایی در استخوان تمپورال و پر شده با هوا است. TM، دیواره‌ی خارجی این ساختار و بخش چگال استخوان تمپورال که جایگاه گوش داخلی است، دیواره‌ی داخلی این ساختار را تشکیل می‌دهد. دو ورودی در دیواره‌ی داخلی (یعنی پنجره‌های گرد و بیضی)، ارتباط با گوش داخلی را ممکن می‌سازند. سایر حواشی فضای گوش میانی توسط

فصل اول: مروری بر آناتومی و فیزیولوژی سیستم شنوایی

بخش‌هایی از استخوان تمپورال تشکیل شده‌اند. ساختارهای مهم گوش میانی شامل سه تا از کوچک‌ترین استخوان‌های بدن انسان (یعنی چکشی، سندان و رکابی) است که زنجیره‌ی استخوانچه‌ای را شکل می‌دهند و همچنین شیپور استاش که هوای تازه را برای فضای گوش میانی فراهم می‌کند و در صورت لزوم فشار آن را متعادل خواهد کرد. سایز، شکل و زاویه‌ی جهت‌گیری شیپور استاش (یا لوله‌ی شنوایی) درون سر با افزایش سن تغییر می‌کند. سایر ساختارهای گوش میانی شامل تاندون‌های دو عضله‌ی گوش میانی (یعنی تنسور تمپانی و رکابی) و شاخه‌ای از عصب ۷ (یا عصب صورتی که از گوش میانی عبور می‌کند) می‌باشند. تاندون‌های این دو عضله از زنجیره‌ی استخوانچه‌ای در فضای گوش میانی حمایت کرده و در پاسخ به محرکات شدت - بالا منقبض می‌شوند؛ این امر منجر به افزایش سختی زنجیره‌ی استخوانچه‌ای یا وقوع رفلکس اکوستیک می‌شود. حمایت‌های بیشتری برای زنجیره‌ی استخوانچه‌ای توسط لیگامان‌های موجود در حفره‌ی گوش میانی فراهم می‌شود.

عملکرد اصلی گوش میانی، تقویت انرژی رسیده به حلزون است که توسط سه مکانیزم ایجاد می‌شود: ۱) تفاوت مساحت TM و فوت پلیت رکابی، ۲) فرایند اهرمی ایجاد شده توسط زنجیره‌ی استخوانچه‌ای و ۳) خمیدگی TM در پاسخ به صدا. آنجایی که مساحت TM بسیار بیشتر از فوت پلیت رکابی است، انرژی ارتعاشی رسیده به TM، با نیروی بیشتری در سطح کوچک‌تر رکابی متمرکز می‌شود. عملکرد اهرمی زنجیره‌ی استخوانچه‌ای در انتقال صدا به حلزون نیروی بیشتری اعمال می‌کند و خمیدگی TM نیز منجر به ایجاد حرکات بزرگ‌تر TM با حداقل جابه‌جایی دسته‌ی استخوانچه‌ی چکشی می‌شود. تقویت کلی انرژی ناشی از این فرایندها، به علت عدم تطابق امپدانس بین گوش خارجی (امپدانس کم) و حلزون (امپدانس زیاد)، ضروری است. این عدم تطابق اساساً به علت انتقال انرژی از هوا به مایع است.

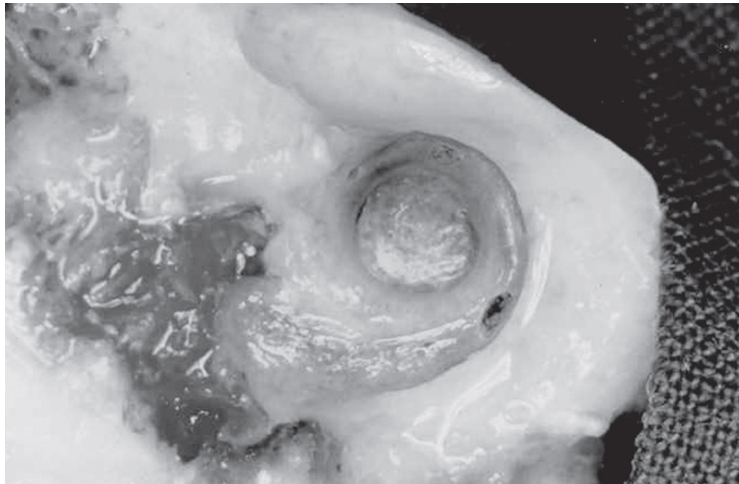
حلزون

آناتومی

استخوان تمپورال. حلزون، گوش میانی، گوش خارجی، سیستم وستیبولار و اعصاب ۷ و ۸ مغزی همگی واقع در استخوان تمپورال هستند. استخوان سخت تمپورال که بخشی از قاعده‌ی جمجمه است، دارای حفرات، کانال‌ها و مجاری حاوی ارگان‌های شنوایی و تعادل زیادی است؛ از این رو، اصطلاح لایبرنت به چندین ساختار واقع در استخوان تمپورال اطلاق می‌شود. استخوان تمپورال چهار بخش اصلی دارد: اسکواموس (بخش فوقانی مجرای گوش)، ماستوئید (خلف لاله‌ی گوش)، پتروس (در عمق جمجمه و شامل گوش داخلی) و تیمپانیک (مجرای گوش). پتروس محل قرارگیری ساختار گوش میانی، حلزون، ساختارهای وستیبولار و مجرای شنوایی داخلی (IAM) است. بخش مثلثی - شکل پتروس، قاعده‌ی جمجمه را به حفرات خلفی و میانی تقسیم می‌کند. IAM حاوی اعصاب شنوایی، صورتی و وستیبولار می‌باشد که به بخش خارجی ساقه‌ی مغز باز می‌شود.

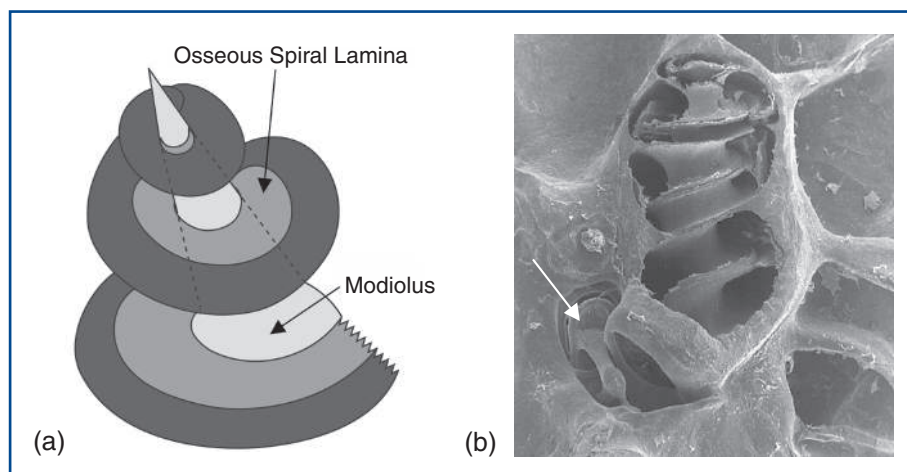
سیستم شنوایی: آناتومی، فیزیولوژی و همبستگی‌های بالینی

حلزون استخوانی. حلزون استخوانی در پتروس استخوان تمپورال قرار دارد و یک ساختار کاملاً پوشیده مشابه صدف یک حلزون است (شکل ۳).



شکل ۳: تصویری از حلزون استخوانی در استخوان تمپورال. لایه‌های فوقانی استخوان تراشیده شده‌اند تا پیش‌تر حلزون قابل مشاهده شود.

حلزون استخوانی شامل دو ورودی به نام‌های پنجره‌ی گرد و پنجره‌ی بیضی است که با غشاهایی پوشیده شده و دارای سطح مشترکی با حفره‌ی گوش میانی هستند. حلزون استخوانی حدود ۲,۵ دور پیچش دارد که پیچ قاعده (نزدیک‌ترین به گوش میانی) بزرگ‌تر از پیچ راسی است. یک هسته‌ی مرکزی استخوانی توخالی به نام مدیولوس در طول حلزون وجود دارد. لامینای اسپیرال استخوانی، ساختاری طاقچه‌مانند است که از قاعده تا راس دور مدیولوس می‌پیچد (شکل ۴).



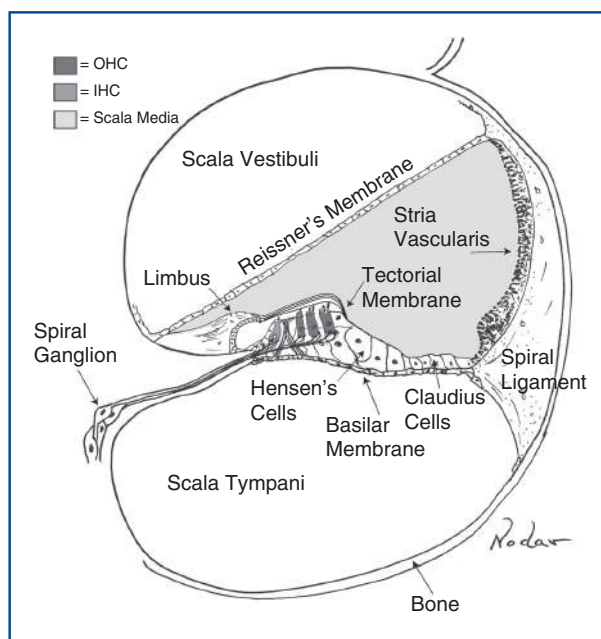
شکل ۴: (a) لامینای اسپیرال استخوانی. این طاقچه‌ی استخوانی از قاعده تا راس دور مدیولوس می‌چرخد. (b) لامینای اسپیرال استخوانی چینچیل از قاعده تا راس همراه فوت پلایت رکابی در پنجره‌ی بیضی.

فصل اول: مروری بر آناتومی و فیزیولوژی سیستم شنوایی

این لامینا همانند یک درخت صنوبر است؛ به این صورت که قاعده‌ی حلزون مرتبط با شاخه‌های پهن‌تر و راس آن مرتبط با شاخه‌های نازک‌تر در بالا می‌باشد. سوراخ‌های کوچک واقع در خارجی‌ترین وجه این ساختارهای طاقچه-مانند، سوراخ هابنولا نامیده می‌شوند که عبور فیبرهای AN را ممکن ساخته و در نهایت مدیولوس و تنه‌ی AN را تشکیل می‌دهند. لامینای اسپیرال در قاعده نسبت به راس پهن‌تر بوده و به عنوان مرجعی برای وجه داخلی غشای پایه عمل کرده که به تشکیل تقسیمات آناتومیکی حلزون کمک می‌کند.

حلزون غشایی. حلزون استخوانی شامل ساختارهای غشایی و الاستیکی است که از شکل حلزون استخوانی تبعیت می‌کنند. حلزون غشایی شامل سه مجرا به نام‌های اسکالا وستیبولی (فوقانی)، اسکالا مدیا یا مجرای حلزونی (میانی) و اسکالا تیمپانی (تحتانی) است. این سه مجرا توسط دو غشای مهم ایجاد می‌شوند؛ غشای پایه (BM) اسکالا تیمپانی را از بخش تحتانی اسکالا مدیا و غشای رایسنر وجه فوقانی اسکالا مدیا را از اسکالا وستیبولی جدا می‌کند. در راس حلزون، اسکالا تیمپانی و اسکالا وستیبولی در نقطه‌ای به نام هلیکوترما به هم مرتبط می‌شوند.

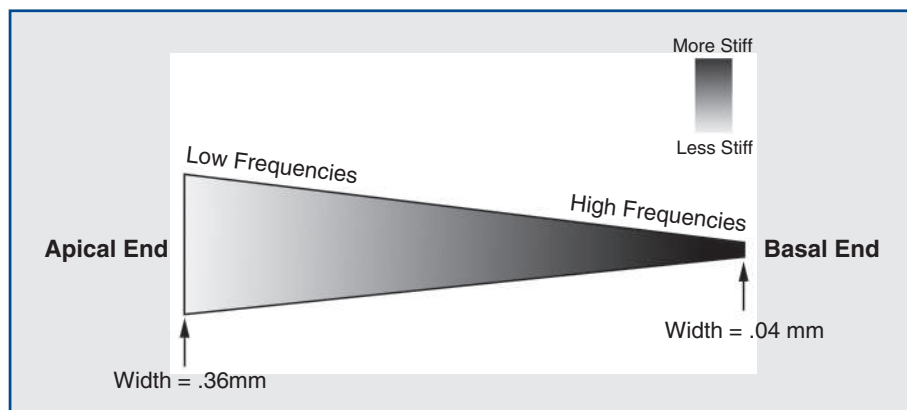
حلزون غشایی با مایع پر شده است. اسکالا تیمپانی و اسکالا وستیبولی حاوی پری‌لنف و اسکالا مدیا حاوی اندولنف و کرتیلنف می‌باشند. ترکیبات پری‌لنف مشابه مایع مغزی-نخاعی (CSF) با پتاسیم اندک، سدیم زیاد و بار الکتریکی صفر میلی‌ولت است. اندولنف پتاسیم بالا، سدیم اندک و بار الکتریکی $+80 \text{ mV}$ دارد. کرتیلنف (صفر میلی‌ولت) ترکیبی مشابه پری‌لنف دارد. اندولنف احتمالاً توسط استریا وسکولاریس تولید می‌شود که ساختاری عروقی واقع در دیواره‌ی خارجی مجرای حلزونی در مجاورت اسپیرال لیگامان است (شکل ۵).



شکل ۵: برش عرضی حلزون که اسکالامدیا، IHC و OHC به ترتیب با رنگ‌های روشن تا تیره مشخص شده‌اند.

سیستم شنوایی: آناتومی، فیزیولوژی و همبستگی‌های بالینی

قنات حلزونی و قنات دهلیزی نقش مهمی در هیدرودینامیک سیستم مایعات حلزونی ایفا می‌کنند. ساک و مجرای اندولنفاتیک درون قنات دهلیزی قرار دارند. این قنات وجه خلفی وستیبول را به بخش خلفی استخوان پتروس متصل می‌کند. به نظر می‌رسد که این کانال نوعی دریچه برای سرریز اندولنف اضافی باشد. قنات حلزونی از پیچ پایه‌ی حلزون تا وجه خلفی استخوان تمپورال امتداد یافته و انتقال CSF به اسکالا تیمپانی و اسکالا وستیبولی را ممکن می‌سازد. BM در طول حلزون گسترش می‌یابد (۳۵-۲۵ mm) و در راس پهن‌تر از قاعده است. فیبرهای BM در قاعده سخت‌تر و محکم‌تر از راس هستند (شکل‌های ۵ و ۶). این مسئله، کوک فرکانس بالا در قاعده و کوک فرکانس پایین در راس را ممکن می‌سازد. غشای رایسنر، الاستیک و نازک بوده و پری‌لنف اسکالا وستیبولی را از اندولنف اسکالا مدیا جدا می‌کند (شکل ۵). این غشا و BM، مرزهای فوقانی و تحتانی اسکالامدیا هستند.

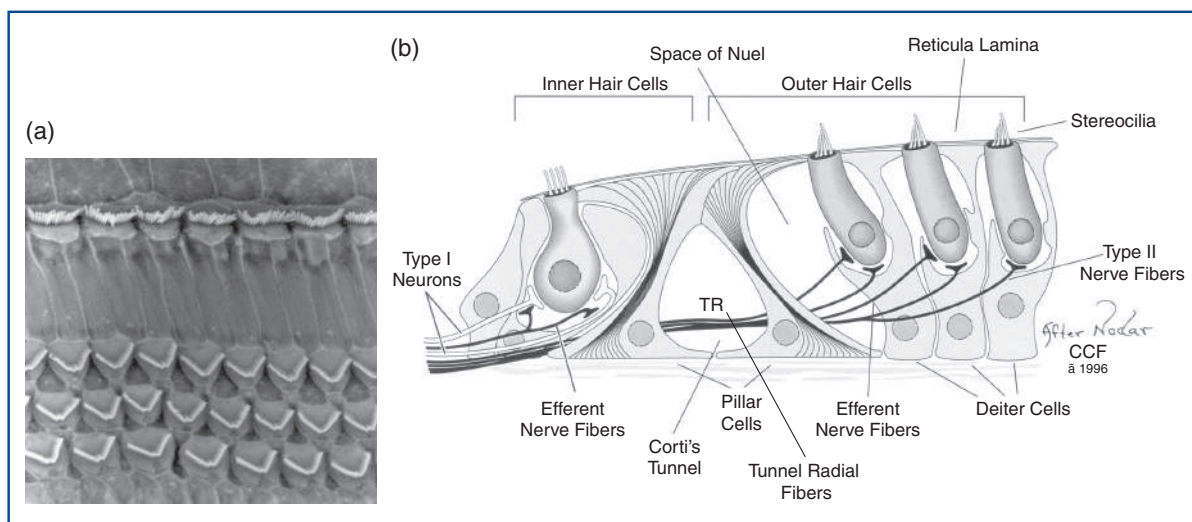


شکل ۶: طرحی از BM از بالا که تغییرات پهنای آن از راس تا قاعده و بازنمایی فرکانسی مرتبط در طول BM را نمایش می‌دهد

ارگان کرتی. ارگان کرتی که ارگان انتهایی شنوایی می‌باشد، روی BM قرار دارد. این ارگان متشکل از سلول‌های حسی، سلول‌های پشتیبان و تعدادی غشا است و در تمام طول مجرای حلزونی امتداد می‌یابد. غشای تکتوریال بخش فوقانی ارگان کرتی را مشخص می‌کند و سطح تحتانی این غشا با سلیلیای بلندتر OHCها در تماس است. سلیلیای IHCها با این غشا در تماس نیست. رتیکولار لامینا در قاعده‌ی استریوسیلیا قرار دارد که اتصال محکمی اطراف سلیلیاها ایجاد کرده و مانع ورود اندولنف به ناحیه‌ی سلول‌های مویی می‌شود. سطوح صاف فوقانی سلول‌های پشتیبان (دایترز) و صفحه‌ی کوتیکولار در بالای سلول‌های مویی، رتیکولار لامینا را تشکیل می‌دهند.

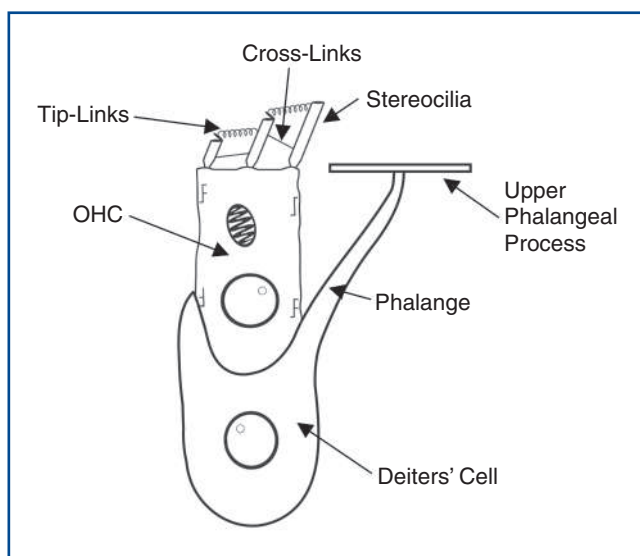
سلول‌های حسی ارگان کرتی شامل IHCها و OHCها، در هر سمت سلول‌های ستونی تشکیل‌دهنده‌ی تونل کرتی، سازمان یافته‌اند (شکل ۷).

فصل اول: مروری بر آناتومی و فیزیولوژی سیستم شنوایی



شکل ۷: (a) تصویری از یک ردیف IHC، سه ردیف OHC و رتیکولار لامینا پس از حذف غشای تکتوریال. ناحیه‌ی بین IHCها و اولین ردیف OHCها، ناحیه‌ی سلول ستونی است. سیلیاهای OHCها، W- شکل و سیلیاهای IHCها به شکل U مسطح است. (b) سلول‌های مویی و ساختارهای مرتبط.

در انسان، یک ردیف شامل ۳۵۰۰ IHC و چندین ردیف (۳-۵) حدود ۱۲۰۰۰ OHC وجود دارد که در طول حلزون امتداد می‌یابند (شکل ۷-b). IHCها فلاسکی- شکل و بزرگ و OHCها استوانه‌ای- شکل، باریک‌تر و بلندتر از IHCها هستند. بار الکتریکی در سلول‌های مویی ۴۰- تا ۷۰- میلی‌ولت است. در سطح فوقانی سلول‌های مویی، استریوسیلیا وجود دارد و به سطح تحتانی آن‌ها، فیبرهای AN متصل می‌شوند (پایانه‌های انتهایی). سیلیاها به ترتیب طول قرار گرفته‌اند. سیلیای OHها، W- شکل و سیلیای IHCها به شکل U مسطح است (شکل ۷-a).



شکل ۸: یک OHC و ساختار حمایتی‌اش

منافذ موجود در نزدیکی راس سیلیاها با خم شدن آن‌ها به سمت دیواره‌ی خارجی مجرای حلزونی، باز می‌شوند. تیپ- لینک‌ها (tip-link)، فیلامان‌های کوچکی در راس سیلیاها هستند که آن‌ها را به هم متصل کرده و به باز و بسته شدن منافذ کمک می‌کنند (که منجر به ورود یون K^+ به سلول و آغاز فرایند انتقال می‌شوند). کراس- لینک‌ها (cross-link) مشابه تیپ- لینک‌ها بوده اما واقع در کناره‌ی سیلیاها هستند (شکل ۸).

سیستم شنوایی: آناتومی، فیزیولوژی و همبستگی‌های بالینی

کراس-لینک‌ها به حرکت هماهنگ سیلیاها حین تحریک کمک می‌کنند. سلول‌های مویی در کل طول حلزون حضور دارند. سلول‌های قاعده، بهترین پاسخ را به فرکانس‌های بالا و سلول‌های راس، بهترین پاسخ را به فرکانس‌های پایین می‌دهند.

ارگان کرتی علاوه بر سلول‌های مویی (که مبدل‌های حسی هستند) وابسته به سلول‌های پشتیبان نیز می‌باشد. سلول‌های انگشتی از IHC ها و سلول‌های دایترز از OHC ها حمایت می‌کنند. سلول‌های مویی روی پایه‌ی سلول‌های پشتیبان قرار داشته و با بالا رفتن پایه‌ی این سلول‌های پشتیبان، رتیکولار لامینا شکل می‌گیرد. سلول‌های پشتیبان ستونی در زوایایی رو به هم قرار گرفته‌اند تا یک ساختار مثلی به نام تونل کرتی را شکل دهند. با مشاهده‌ی وجوه خارجی تر ارگان کرتی و پیشروی به سمت دیواره‌ی خارجی، سلول‌های پشتیبان بیشتری (هنسن و کلادین) دیده می‌شوند.

دیواره‌ی خارجی حلزون، انتهای ارگان کرتی را مشخص کرده که در برگرفته‌ی دو ساختار کلیدی است؛ استریا و سکولاریس، در بخش خارجی تر و سپس اسپیرال لیگامان که در مجاورت دیواره‌ی حلزونی استخوانی قرار دارد.

فیزیولوژی حلزونی

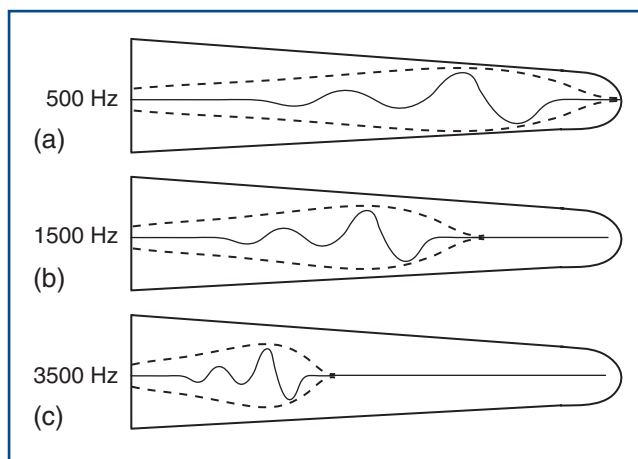
چگونه حلزون در جهت فراهم کردن تجربه‌ی شنیداری عمل می‌کند؟ بر اساس یک دیدگاه کلی، حلزون دارای عملکردهای کلیدی است که انرژی ارتعاشی (صدا) را به ایمپالس‌های الکتریکی تبدیل کرده تا مغز بتواند از این سیگنال‌ها استفاده کند. حلزون کدگذاری‌های اساسی جنبه‌های شدتی، فرکانسی و زمانی صدا را نیز فراهم می‌کند.

مکانیک‌های حلزونی. فیزیولوژی حلزون با ورودی مکانیکی از رکابی توسط دريچه‌ی بیضی آغاز شده که همراه با بسط یافتن غشای دريچه‌ی گرد است. با ورود یک موج تراکمی، رکابی به سمت داخل فشرده شده و دريچه‌ی بیضی تحذب می‌یابد. عکس این موضوع حین ورود موج صدای انبساطی رخ می‌دهد.

ورودی ارتعاشی از رکابی به حلزون، موج مسافری (TW) در مایعات حلزونی ایجاد کرده که در طول BM پیش می‌رود. این TW در قاعده، سریع‌تر (حدود ۱۰۰ متر بر ثانیه) و در راس، آهسته‌تر (۳ متر بر ثانیه) حرکت می‌کند. این تفاوت سرعت مرتبط با ویژگی‌های فیزیکی BM است (فیبرهای کوتاه و سخت در قاعده هم ارز با سرعت زیاد و فیبرهای شل تر و طولی تر راس هم ارز با سرعت آهسته هستند). موج تراکمی منجر به حرکت BM رو به پایین و موج انبساطی منجر به حرکت رو به بالای BM می‌شود. حرکت BM تحت تاثیر جایی است که به آن اتصال دارد. بخش داخلی BM به لامینای اسپیرال استخوانی متصل است که به عنوان نقطه‌ی اتکایی برای BM و ارگان کرتی عمل می‌کند. لبه‌ی خارجی لامینای اسپیرال استخوانی تقریباً به‌طور مستقیم زیر ستون داخلی قرار گرفته که حمایتی را برای حرکت BM فراهم می‌کند. بخش خارجی وجه خارجی BM به اسپیرال لیگامان متصل است. همان‌طور که انتظار می‌رود، وجه خارجی BM الاستیک‌تر از وجه داخلی آن است؛ از این رو راحت‌تر حرکت می‌کند.

فصل اول: مروری بر آناتومی و فیزیولوژی سیستم شنوایی

شدت و فرکانس. بازنمایی فرکانسی در حلزون توسط اصل مکان و یا زمان (تناوبی) و توسط ریت شلیک عصبی صورت می‌پذیرد. فرکانس‌های مختلف، TWهایی ایجاد می‌کنند که در قسمت‌های مختلفی در طول حلزون به حداکثر انحراف خود دست می‌یابند (شکل ۹).

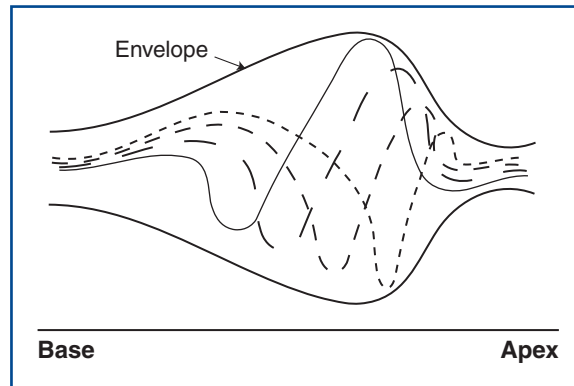


شکل ۹: موج‌های مسافر و پوش آن‌ها برای اصوات فرکانس (a) پایین (۵۰۰ Hz) متوسط (b) (۱۵۰۰ Hz) و بالا (c) (۳۵۰۰ Hz)

به بیان ساده، نقطه‌ی حداکثر انحراف در BM در نتیجه‌ی ویژگی‌های رزونانس آن و مطابق با فرکانس صدای تحریکی است. کوک BM از فرکانس‌های بالا (انتهای قاعده‌ای) تا فرکانس‌های پایین (انتهای راسی) امتداد می‌یابد؛ از این رو، نقطه‌ی حداکثر انحراف در طول مجرای حلزونی مرتبط با فرکانس صوت می‌باشد (مکان حداکثر انحراف برای فرکانس‌های بالا در بخش‌های قاعده‌ای‌تر و برای فرکانس‌های پایین در بخش‌های راسی‌تر است). مشکلی که پیرامون این دیدگاه وجود داشت، این بود که کوک فرکانسی BM پهن‌تر از آن است که ارزیابی سایکواکوستیک تمایز فرکانسی را توجیه کند (یعنی از نظر رفتاری، تمایز فرکانسی بسیار شارپ‌تر از آن بود که بتواند تنها توسط کوک فرکانسی BM پیش‌بینی شود)؛ از این رو، تئوری زمانی آنالیز فرکانسی پذیرفته شد.

در فرکانس‌های میانی و پایین، BM با یک حرکت تازیانه‌ای - شکل در ریت فرکانس صوت تحریکی مرتعش می‌شود (مثلاً اگر فرکانس صوت ۷۰۰ Hz است، BM به اندازه‌ی ۷۰۰ بار در ثانیه مرتعش شده و AN را نیز با این ریت تحریک می‌کند) (شکل‌های ۹ و ۱۰). این ارتعاش BM درون پوش TW رخ می‌دهد (اغلب حرکت یا ساختار ظریف پوش نامیده می‌شود). احتمالاً در فرکانس‌های پایین تا میانی، کدگذاری زمانی فرکانس علاوه بر اصل مکان یا به جای آن، به این شکل صورت می‌گیرد. در فرکانس‌های بالاتر، تئوری زمانی با مشکلاتی روبه‌رو شده و حمایت از این مفهوم دشوارتر خواهد شد (برای توضیحات بیشتر به فصل ۶ مراجعه شود). بسیاری بر این باورند که تئوری‌های زمان و مکان در کدگذاری فرکانسی مشارکت دارند.

سیستم شنوایی: آناتومی، فیزیولوژی و همبستگی‌های بالینی



شکل ۱۰: نمای نزدیکی از حرکت ظریف تازیانه‌ای - شکل BM و پوش جابه‌جایی آن. قله‌ی حداکثر جابه‌جایی، مکانی در BM مطابق با فرکانس محرک اکوستیک است.

بازنمایی شدت در حلزون مرتبط با دامنه‌ی پوش TW است؛ به این معنا که هرچه محرک شدیدتر باشد، حداکثر انحراف BM نیز بیشتر خواهد بود. به علت ویژگی‌های فیزیکی BM، انحرافات بزرگتری در راس نسبت به قاعده وجود دارد (در شدت یکسان). با افزایش شدت محرک، نه تنها دامنه‌ی پوش TW بزرگ‌تر می‌شود، بلکه شکل پوش آن نیز پهن‌تر خواهد شد. پهنای پوش TW در شدت‌های بالاتر، انتخاب فرکانسی BM را کاهش می‌دهد؛ از این رو، کوک فرکانسی BM برای محرکات شدت - پایین‌تر از محرکات شدت - بالا است. هرچه دامنه و پهنای انحراف BM بزرگ‌تر باشد، تعداد سلول‌های مویی تحریک‌شده نیز بیشتر خواهد شد. این جریان، پاسخ‌های عصبی بزرگتری ایجاد کرده که منجر به درک بلندی بیشتر می‌شود.

یک مفهوم مهم در بازنمایی شدت در حلزون، غیرخطی بودن آن است. قطعاً انحراف BM برای محرکات شدت - بالا بیشتر از محرکات شدت - پایین است، با این وجود با افزایش شدت صوت، تغییرات کمتری در دامنه‌ی انحراف BM مشاهده می‌شود. به بیان دیگر، برای بازنمایی شدت در سطوح بالا در حلزون، تراکم وجود دارد.

مکانیک‌های سلول مویی. سلول‌های مویی انرژی ارتعاشی را به انرژی الکتریکی تبدیل می‌کنند. یک جنبه‌ی اساسی این فرایند، مکانیک‌های سلول‌های مویی است که در سطح سیلیاها آغاز می‌شود. سیلیاهای OHCها به شیوه‌ی جالبی با غشای تکتوریال در ارتباط اند. یک موج تراکمی اکوستیک، BM و ارگان کرتی را به سمت پایین حرکت می‌دهد و منجر به حرکت برشی غشای تکتوریال خواهد شد که سیلیاها را به سمت لیمبوس هل می‌دهد و باعث می‌شود تیپ - لینک‌ها منافذ سیلیاها را ببندند. این امر باعث هایپرپلاریزاسیون (مهار) سلول مویی می‌شود. با حرکت BM به سمت بالا، سیلیاها در جهت مخالف (دور از لیمبوس) جابه‌جا می‌شوند؛ در نتیجه، تیپ - لینک‌ها منافذ سیلیاها را باز کرده، K^+ وارد سلول شده و بنابراین سلول‌ها شلیک خواهند کرد (دپلاریزاسیون) (شکل ۱۱).