

## **1. Ακοή και ακρόαση**

### **1.1 Ο κύκλος της ομιλίας**

Όσο ακούμε με το μυαλό, άλλο τόσο ακούμε με τα αυτιά. Μόνο μέρος απ' αυτό γίνεται συνειδητά. Άς προσπαθήσουμε να ακολουθήσουμε τη διαδικασία της παραγωγής του λόγου και να την κατανοήσουμε σαν μια διαδοχή μικρών βημάτων. Ένα αφηρημένο μήνυμα σχηματίζεται στο μυαλό του ομιλητή και αυτό σχηματίζεται στην πρόθεση να παραχθούν μια σειρά λέξεων - το κωδικοποιημένο μήνυμα. Ο ομιλητής τότε θέτει σε λειτουργία ένα αρκετά περίπλοκο μηχανισμό άρθρωσης που και αυτός με τη σειρά του παράγει μια διαδοχή ήχων.

Ιδανικά, υπάρχει μια σχέση μια προς μία μεταξύ του κωδικοποιημένου μηνύματος και του ηχητικού σήματος. Σ' αυτή την περίπτωση το μήνυμα ξανακωδικοποιείται σε μήνυμα, π.χ, μια φυσικά μετρήσιμη ποσότητα. Στην πρακτική, η κατάσταση αλλάζει. Κανένας από τους ήχους δεν αντιστοιχεί ακριβώς στην ιδέα που είχε ο ομιλητής έτσι ώστε να εκστομίσει τον ήχο εξαιτίας ποικίλων παραγόντων, των περιορισμών στις κινήσεις των φραστικών οργάνων, και της ελαττωματικής άρθρωσης, που παρεμβάλλονται με τους παρελθοντικούς και τους μελλοντικούς ήχους, με άνισους παλμούς των ηχητικών χορδών κ.λ.π. Μόνο σε μια πολύ γενικευμένη έννοια η φραστική εκστομίση αντιστοιχεί με τη διαδοχή των λέξεων [δηλαδή την πρόταση] που είχε ο ομιλητής στο μυαλό του. Όμως η δεύτερη ενδοκωδικοποιημένη διαδικασία απέχει αρκετά από το ιδανικό. Η εκστομίση μεταδίδεται σαν ένα ακουστικό κύμα το οποίο μπορεί να υποβληθεί σε διάφορες παραμορφώσεις καθώς φτάνει στο αυτί του ακροατή. Για παράδειγμα, το κύμα μπορεί να αντανακλάται από εμπόδια, τοίχους κ.λ.π. Επιπλέον, ενοχλητικοί ήχοι μπορεί να προστεθούν σ' αυτό, όπως για παράδειγμα ο περιβαλλοντικός θόρυβος. Θα πρέπει να συνειδητοποιήσουμε ότι το μήνυμα φτάνει στο αυτί του ακροατή με τη μορφή ενός υψηλά αλλοιωμένου σήματος και ότι είναι εξαιτίας του ειδικά προσαρμοσμένου χαρακτήρα των ακουστικών οργάνων που μπορούμε να αντιμετωπίσουμε αυτή την κατάσταση. Και χρειαζόμαστε και το μυαλό μας επίσης.

Τι συμβαίνει κατά τη διάρκεια της λήψης; Ένας ήχος εισέρχεται στο αυτί και αναλύεται στις διάφορες πλευρές του - κάποιος θα μπορούσε να πει ότι υπολογίζεται "ένα σύνολο παραμέτρων". Το αποτέλεσμα της ανάλυσης μεταφέρεται στον εγκέφαλο και οι υπολογισμένοι παράμετροι ελέγχονται έτσι ώστε να αναγνωριστεί η φύση του ήχου. Εξαιτίας τη αλλοίωσης, η αναγνώριση ενός μεμονωμένου ήχου συνήθως είναι αδύνατη. Πρέπει να υποθέσουμε ότι τα σύνολα των παραμέτρων των τωρινών και των προηγούμενων ήχων συνδυάζονται και ότι η προσπάθεια τη αναγνώρισης τους επαναλαμβάνεται. Τελικώς κάποιο μέρος της εκστομίσης αναγνωρίζεται. Στο μεταξύ κι άλλα μέρη έχουν εισέλθει και η διαδικασία της αποκωδικοποίησης πρέπει να συνεχιστεί. Στη διαδικασία αναγνώρισης γίνεται χρήση των "αποθηκευμένων" πληροφοριών που έχουν σχέση με τους ήχους της ομιλίας καθώς επίσης και των "αποθηκευμένων" πληροφοριών που έχουν σχέση με τους τρόπους με τους οποίους συνδυάζονται οι ήχοι της ομιλίας έτσι ώστε να δημιουργήσουν μέρη μηνυμάτων που να έχουν σημασία.

Στην ευρύτερη έννοια η γνώμη που έχουμε για τη "γλώσσα" είναι σημαντική για τη διαδικασία της αποκωδικοποίησης.

Μπορούμε να εκτιμήσουμε αυτό το πρόβλημα όταν ακούμε ένα μήνυμα στο ράδιο το οποίο παρεμβάλλεται από παράσιτα. Παρατηρούμε πόσο δύσκολο μας είναι το να καταλάβουμε ποια γλώσσα μιλιέται. Αν τύχει να γνωρίζουμε εκείνη τη γλώσσα, τότε η δουλειά μας γίνεται πολύ πιο εύκολη. Αν δεν την ξέρουμε, τότε είμαστε εντελώς ανίκανοι να καταγράψουμε μια φωνητική μεταγραφή έστω και της πιο μικρής πρότασης. [Με το πέρασμα, παρατηρούμε εδώ ότι η διαίρεση σε "λέξεις" δεν προσκολλείται στην ομιλούμενη γλώσσα, μια μικρή πρόταση συνήθως προφέρεται σαν μια μεμονωμένη εκστόμιση].

Η αντίληψη της ομιλίας, τότε, είναι μια συνεχής διαδικασία δοκιμής και λάθους κατά την οποία η ενεργή συμμετοχή της "δομής κωδικοποίησης"- η γλώσσα στη ευρύτερη έννοια - είναι απαραίτητη. Όμως, η διαδικασία της αποκωδικοποίησης δεν μπορεί να λειτουργήσει όταν η περιφερειακή ανάλυση του λαμβανομένου σήματος δεν είναι σωστή, δηλαδή, όταν "το σύνολο των παραμέτρων" που αναφέρονται προηγουμένως, δεν εξασφαλίζεται με τον καλύτερο τρόπο. Αυτές οι παράμετροι έχουν άμεση σχέση με τις φυσικές παραμέτρους του σήματος, και ο υπολογισμός τους εξαρτάται από τη σωστή λειτουργία του σχετικού μέρους του ακουστικού συστήματος. Μ' αυτό τον τρόπο μπορούμε να κατανοήσουμε καλά τα προβλήματα που έχουν οι άνθρωποι με ελαττωματική ακοή στο να καταλάβουν την ομιλία, ειδικά κάτω από μη ευνοϊκές ακουστικές καταστάσεις.

Ένα μεγάλο μέρος της διαδικασίας της επικοινωνίας εμφανίζεται σαν δουλειά αποκρυπτογράφησης ενός αλλοιωμένου μηνύματος. Αυτή η διαδικασία μπορεί να χωριστεί σ' έναν αριθμό [πάνω κάτω] ξεχωριστών βημάτων. Οι μετατροπές των σημάτων που γίνονται στο περιφερειακό μέρος του ακουστικού συστήματος παρουσιάζονται ως κάτι το πολύ ενδιαφέρον σ' αυτό το σημείο. Γιατί σ' αυτό το σημείο μια φυσική ανάλυση μπορεί να είναι ιδιαίτερα "καρποφόρα". Λειτουργώντας έτσι λοιπόν, μπορούμε να απομονώσουμε τους διάφορους φυσικούς παράγοντες που υπάρχουν και το ρόλο που παίζουν κατά τη διαδικασία του υπολογισμού της αποκωδικοποίησης. Όπως είναι συνηθισμένο στη φυσική, το σύστημα ή η διαδικασία που μελετάται "ξεχωρίζεται" έτσι ώστε να αποκαλύψει τις πιο ουσιώδεις πλευρές τους και μέσα από μια σειρά φυσικών και μαθηματικών αφαιρέσεων, το κάθε υποσύστημα αναλύεται ποσοτικά.

Η παρούσα εργασία παρουσιάζει αυτή την προσέγγιση στη μελέτη του περιφερειακού μέρους του ακουστικού συστήματος. Οι προηγούμενες επεξεργασίες παρουσιάζουν το πολύπλοκο πλαίσιο μέσα στο οποίο θα τοποθετηθεί μια τόσο λεπτομερής εργασία.

## 1.2. Τα κύρια σημεία της εργασίας.

Όπως είπαμε στην αρχή, μόνο ένα μέρος της διαδικασίας της ακουστικής αναγνώρισης γίνεται συνειδητά. Τα υπόλοιπα μέρη της ακοής μπορούν να μελετηθούν ή να κατανοηθούν μόνο μέσα από προσεκτικά σχεδιασμένα πειράματα. Σ' αυτό το σημείο ερχόμαστε αντιμέτωποι μ' ένα πρόβλημα το οποίο είναι χαρακτηριστικό αυτού του είδους έρευνας. Απ' τη μια πλευρά έχουμε μια κατάσταση που μπορεί να περιγραφεί ακριβώς από την άποψη της φυσικής: η παρουσίαση ενός ακουστικού ερεθίσματος στο αυτί του ακροατή. Στο άλλο τέλος της αλυσίδας η κατάσταση είναι τελείως διαφορετική. Εδώ η απόδοση του συστήματος που μελετούμε είναι κάτι της φύσεως μιας "εντύπωσης", μιας "ανίχνευσης" ή μιας "αναγνώρισης". Οι φυσικοί θα είχαν πρόβλημα μ' αυτό. Ευτυχώς, οι ψυχολόγοι κατάφεραν να τυποποιήσουν μεθόδους μέτρησης έτσι ώστε η σημαντική εργασία ολόκληρου του ακουστικού συστήματος να είναι εφικτή.

Γι' αυτό το λόγο συναντούμε ένα μεγάλο αριθμό πειραμάτων τα οποία διευκρινίζουν ποιες ιδιότητες σήματος είναι σημαντικές για την ακουστική ανάλυση και ποιες όχι. Επιπλέον, έχουμε έναν μεγάλο αριθμό πειραμάτων που είναι σχεδιασμένα για να βρουν τον τρόπο με τον οποίο τα προϊόντα της ανάλυσης συνδέονται από το μυαλό έτσι ώστε να δημιουργήσουν απόψεις των υποκειμενικών εντυπώσεων. Και τα δύο είδη της έρευνας είναι γνωστά ως ψυχοφυσικά, η έμφαση μπορεί να δοθεί στο προηγούμενο μέρος.

Στην παρούσα εργασία θα ασχοληθούμε κατά κύριο λόγο με τις φυσικές αρχές που εμφανίζονται στο μηχανισμό της ακοής και στις φυσικές μεθόδους που εφαρμόζονται στην ακουστική έρευνα. Δεν είναι δυνατό να υπολογίσουμε όσο έχουν επιτευχθεί σ' αυτό τον τομέα χωρίς να ξέρουμε τα βασικά αποτελέσματα της έρευνας στη ψυχοφυσική.

Γι' αυτό το λόγο πρέπει να διατηρήσουμε λίγο χώρο [παράγραφος 2] για αυτό τον τομέα έρευνας. Από τη ψυχοφυσική παίρνουμε κάποιες ιδέες όσον αφορά τις παραμέτρους, δηλαδή ποιές είναι οι πιο σημαντικές και ποιοι μηχανισμοί αξίζουν να μελετήσουμε.

Η ανατομία και η φυσιολογία μας δίνουν πολλές πληροφορίες για το πως πραγματοποιούνται συγκεκριμένα στάδια στην ακουστική διαδικασία. Η γνώση που αποκτούμε, όμως συνήθως δεν είναι ούτε ολοκληρωμένη ούτε μοναδική καθώς επίσης δεν είναι ούτε αρκετά ακριβής. Άλλωστε σ' αυτό το σημείο η φυσική αντίληψη μπορεί να αποδειχθεί ιδιαίτερα καρποφόρα και η φυσική μπορεί να μας δώσει ένα απευθείας μονοπάτι για τα κρίσιμα πειράματα ή την κατανόηση της λειτουργίας. Η Παράγραφος 3 αυτής της εργασίας περιγράφει ένα μεγάλο αριθμό βασικών ευρημάτων όσον αφορά την ανατομία και τη φυσιολογία, και δίνει ιδιαίτερη έμφαση στις πιθανές φυσικές τους συνέπειες. Όταν λοιπόν ξανακοιτάξουμε αυτό το υλικό, θα μας είναι ευκολότερο να προχωρήσουμε σε λεπτομέρειες. Η Παράγραφος 4 παρουσιάζει μια γρήγορη ανασκόπηση της μηχανικής του "ενδιάμεσου αυτιού" και οι Παράγραφοι 5 και 6 θα ασχοληθούν με το "εσωτερικό αυτί" [κοχλίας], ένα από τα πιο σημαντικά όργανα της αλυσίδας. Η Παράγραφος 5 περιγράφει τα αποτελέσματα των μηχανικών μετρήσεων στο εσωτερικό αυτί και η Παράγραφος 6 αναπτύσσει το απλούστερο πιθανό μαθηματικό μοντέλο που μπορεί να δώσει απαντήσεις για τα περισσότερα ευρήματα που παρουσιάζονται στην Παράγραφο 5. Θα παρουσιαστεί ποιες φυσικές αρχές είναι οι πιο σημαντικές για τη λειτουργία αυτού του οργάνου.

Στο δεύτερο μέρος αυτής της εργασίας - που θα εκδοθεί αργότερα - θα περιγραφούν τα ραφινάρια του μοντέλου του κοχλίου. Τα αποτελέσματα των μετρήσεων πάνω στη μηχανική του κοχλίου δείχνουν ότι ο βασικός μηχανισμός μόνος του είναι ανεπαρκής για να εξηγήσει τα περισσότερα σημαντικά ψυχοφυσικά ευρήματα για την επιλεκτικότητα της συχνότητας. Έτσι λοιπόν είναι απαραίτητο να συζητήσουμε σ' ένα ουδέτερο επίπεδο τις διαφορές μεταξύ της μηχανικής επιλεκτικότητας και της επιλεκτικότητας της συχνότητας. Ένας περίπλοκος παράγοντας που παίζει σημαντικό ρόλο σ' αυτό το σημείο είναι η μη - γραμμικότητα. Θα έχουμε την ευκαιρία να μελετήσουμε από κοντά τις διάφορες εκδηλώσεις της μη - γραμμικότητας αλλά και να παρακολουθήσουμε τις προσπάθειες έτσι ώστε να βρούμε την τάξη σ' αυτό το χάος. Αυτή η πρόχειρη περιγραφή μας δίνει μια γενική εικόνα των θεμάτων με τα οποία θα ασχοληθούμε σ' αυτή και την επόμενη εργασία. Προσπάθησα να κάνω τις παραγράφους όσο το δυνατόν πιο ανεξάρτητες τη μια απ' την άλλη, έτσι ώστε να μπορούν να διαβαστούν και μεμονωμένα απ' τις υπόλοιπες. Φυσικά, αυτό δεν είναι δυνατό να

γίνει με τον αυστηρότερο τρόπο, γι' αυτό και ο αναγνώστης θα συναντήσει αρκετές παραπομπές.

## 2. Να ακούτε τους ψυχοφυσικούς.

### 2.1 Μέτρηση του ήχου.

Τα ηχητικά κύματα είναι συμπιεσμένα κύματα που μπορούν να χαρακτηριστούν από την "ηχητική πίεση τους"  $p$  [t]. Στις περισσότερες περιπτώσεις η αφθονία των ταλαντώσεων στο  $p$ [t] είναι πολύ μικρή σε σύγκριση με την βαρομετρική πίεση  $P_0$ . Όταν ένα κύμα αεροπλάνου ταξιδεύει στον αέρα και η πίεση ποικίλει με μια ημιτονοειδή καμπύλη με το χρόνο, η ταχύτητα των μορίων ποικίλει εξίσου με μια ημιτονοειδή καμπύλη και σε φάση με την πίεση.

Στις περισσότερες περιπτώσεις θα μιλάμε για γραμμικά μέσα και γραμμικά συστήματα και τότε μόνο θα μπορέσουμε να μελετήσουμε τα συστήματα στα οποία όλες οι φυσικές μεταβολές που υπάρχουν ποικίλουν με μια ημιτονοειδή καμπύλη σε σχέση με το χρόνο. Μια πιο πολύπλοκη κατάσταση μπορεί να οραματιστεί αν προσθέσουμε διάφορες ταλαντώσεις με διαφορετικές συχνότητες - σύνθεση του Fourier. Έστω ότι οι μεταβλητές ποικίλουν σε σχέση με το χρόνο ως  $e^{i\omega t}$  - οι πραγματικές κινήσεις που γίνονται ως πραγματικό μέρος αυτής της έκφρασης - και έστω ότι τα σύμβολα που χρησιμοποιούμε όλη την ώρα είναι οι πολύπλοκες αφθονίες που πολλαπλασιάζονται με αυτή την αντιπροσωπευτική λειτουργία.

Όπως ειπώθηκε, σ' ένα αεροπλάνο η πίεση του κύματος  $p$  και η ταχύτητα του μορίου  $u$  είναι σε φάση, η ταχύτητα του μορίου είναι προς διάδοση. Το πηλίκο  $p/u$  θα είναι λοιπόν μια πραγματική ποσότητα. Στην ακουστική η μερίδα της πίεσης και της ταχύτητας είναι γνωστή ως *συγκεκριμένη ακουστική αντίδραση*. Σε ορισμένους τομείς της ακουστικής είναι βολικό να χρησιμοποιούμε ξεπερασμένες μονάδες c.g.s. Εφόσον οι μονάδες c.g.s. χρησιμοποιούνται εξίσου στο μεγαλύτερο μέρος των εντύπων στην υδροδυναμική του κοχλία (π.χ. στο εσωτερικό αυτί) καθώς επίσης στη δυναμική του μεσαίου αυτιού, θα ασχοληθούμε λοιπόν με τις μονάδες c.g.s. σ' αυτή την εργασία. Πότε-πότε, θα αναφερόμαστε στην μετατροπή σε MKS μονάδες. Η πίεση του ήχου ( $p$ ) εκφράζεται  $\text{dyne/cm}^2$ , ή, αντίστοιχα σε  $\text{mbar}$ . Ο ήχος  $1\text{mbar rms}$  πλάτους ηχητικής πίεσης είναι ένας σχετικά δυνατός ήχος όπως σε μια δυνατή συζήτηση. Στις μονάδες c.g.s. το πηλίκο  $p/u$  σε ένα κύμα αεροπλάνου ισοδυναμεί με  $42$  (μιλάμε με  $42$  ακουστικά  $\omega$ μ). Γι' αυτό το λόγο,  $p=1\text{ dyne/cm}^2$  και η ταχύτητα είναι  $1/42\text{ cm/sec(rms)}$ . Η ένταση, για παράδειγμα η ενέργεια ανά μονάδα του χρόνου που περνάει μέσα από την περιοχή της μονάδας, είναι τότε  $pu=1/42\text{ erg/sec cm}^2$ . Αν τη μετατρέψουμε σε μοντέρνες μονάδες, θα δούμε ότι είναι μικρότερη από  $2,5 \times 10^{-5}\text{ watt/m}^2$ . Το χαμηλότερο κατώφλι ακοής έχει ηχητική πίεση που είναι περίπου 1000 φορές χαμηλότερη. Οι δυνατότεροι ήχοι που μπορούμε να αντέξουμε είναι 300 φορές μεγαλύτεροι σε πλάτος. Εξαιτίας αυτού του τεράστιου πεδίου είναι συνηθισμένο να χρησιμοποιούμε μια λογαριθμική κλίμακα. Η κλίμακα βασίζεται στη σύγκριση

των ηχητικών εντάσεων. Η διαφορά επιπέδου ήχου σε  $\Delta L$  ντεσιμπέλ (dB) δύο ήχων με εντάσεις  $I_1$  και  $I_2$  ορίζεται ως

$$\Delta L = 10 \log_{10}(I_2/I_1). \quad (2-a)$$

Εφόσον η ένταση είναι ανάλογη με το τετράγωνο της ηχητικής πίεσης (η ηχητική πίεση και η ταχύτητα είναι ανάλογες), ο ίδιος ορισμός ισχύει για τις αντίστοιχες ηχητικές πιέσεις  $p_2$  και  $p_1$  :

$$\Delta L = 20 \log_{10}(p_2/p_1) \quad (2-b)$$

Θα είναι βολικό να θυμηθούμε ότι μια αλλαγή πλάτους από ένα παράγοντα  $\sqrt{2}$  - a αλλάζει την ένταση από ένα παράγοντα 2- και είναι αντίστοιχο με μια διαφορά ηχητικής πίεσης επιπέδου των 3 dB. Το (απόλυτο) επίπεδο ηχητικής πίεσης (SPL) καθορίζεται σύμφωνα με μια συγκεκριμένη ηχητική πίεση του  $p_0$  των  $0,0002 \text{ dyne/cm}^2$  (κατά προσέγγιση αντίστοιχο με  $2 \times 10^{-5} \text{ Pa}$ )\*ως

$$L = 20 \log_{10}(p/p_0) \quad (2-$$

c)

ή, σε σχέση με την αντίστοιχη σταθερή ένταση  $I_0 = 9.52 \times 10^{10} \text{ erg/sec cm}^2$  (αντίστοιχη με  $9,52 \times 10^{-13} \text{ W/m}^2$ ), ως

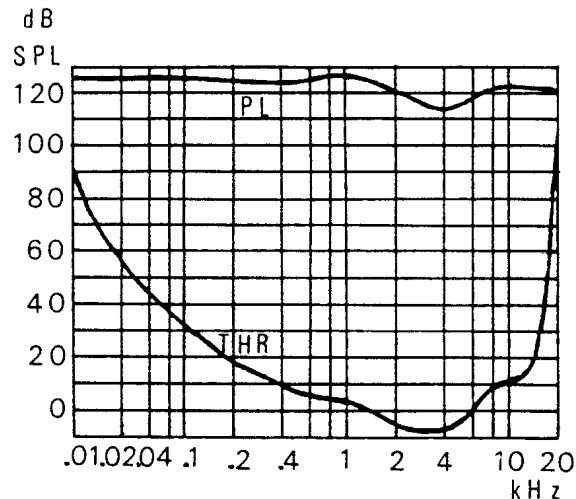
$$L = 10 \log_{10}(I/I_0) \quad (2-d)$$

## 2.2 Κατώφλι ακοής

Το επίπεδο αναφοράς για το επίπεδο της ηχητικής πίεσης επιλέχθηκε επίτηδες τόσο χαμηλό, το χαμηλότερο κατώφλι ακοής βρίσκεται κάτω από αυτό. Γι' αυτό το λόγο θα συναντήσουμε σπανίως αρνητικά επίπεδα ηχητικής πίεσης στην ακοή. Το κατώφλι της ακοής είναι καθορισμένο με τον παρακάτω τρόπο. Ο ήχος παρουσιάζεται σ' ένα δωμάτιο χωρίς ηχώ, π.χ. από ένα μεγάφωνο, σ' ένα παρατηρητή που έχει οδηγίες να σημειώσει την οποιαδήποτε στιγμή που νομίζει ότι ακούει κάποιο ήχο. Τα σήματα παρουσιάζονται ως ξεσπάσματα τόνων, όπως λέμε, με διάρκεια ενός δευτερολέπτου και με τις εντάσεις τους διεσπαρμένες γύρω από το αναμενόμενο κατώφλι. Το επίπεδο στο οποίο το άτομο αντιλαμβάνεται το σήμα με μια πιθανότητα πενήντα τοις εκατό ορίζεται ως το κατώφλι της ακοής. Βασικά, για να εξαλείψουμε τις επιδράσεις όπως για παράδειγμα τις προκαταλήψεις του παρατηρητή, πιο εξεζητημένα πειράματα χρησιμοποιούν ένα πιο περίπλοκο πειραματικό παράδειγμα με το οποίο όμως δεν θα ασχοληθούμε επί του παρόντος.

Εν όψει της σχεδόν γραμμικής συμπεριφοράς των πολλαπλών ιδιοτήτων στην ακουστική, ημιτονοειδή ξεσπάσματα τόνων χρησιμοποιούνται ως ερέθισμα σ' αυτό το είδος δοκιμασίας. Το Σχήμα 2.1 δείχνει το κατώφλι (σε dB SPL) σαν μια λειτουργία της συχνότητας των ξεσπασμάτων των τόνων. Το κατώφλι είναι χαμηλότερο στο πεδίο 1-3kHz

και στις δύο πλευρές του ακουστού πεδίου το κατώφλι αυξάνεται σε επίπεδο, π.χ. γινόμαστε πιο ευαίσθητοι. Θα είναι ένα μετέπειτα ζήτημα η προσπάθειά μας να καθορίσουμε το λόγο γι' αυτή τη μείωση ευαισθησίας.



Σχήμα 2.1.

Η ακουστική περιοχή. Οριζόντιος άξονας: συχνότητα σε kHz·Κατακόρυφος άξονας: επίπεδο ηχητικής πίεσης σε ντεσιμπέλ. THR: κατώφλι ακουστικότητας. PL: όριο πόνου. Βγαλμένο από: Λόγος και Ακοή σε επικοινωνία από τον Harvey Fletcher, © 1953 από τις εκπαιδευτικές εκδόσεις Litton, Inc. Ανατυπωμένο κατόπιν αδείας από την εταιρία Van Nostrand Reinhold . (Σχήμα 95 ,σελίδα 134). \*1Pa=1N/m<sup>2</sup>

Το ανώτερο όριο της ακουστικής μας περιοχής είναι λιγότερο εύκολο να το προσδιορίσουμε. Όταν ένας ήχος γίνεται όλο και δυνατότερος, γίνεται όλο και πιο δυσάρεστος και τελικά αρχίζουμε να νοιώθουμε πόνο. Το *όριο του πόνου* -το οποίο δεν προσδιορίζεται κανονικά για προφανείς λόγους-φαίνεται στο σχήμα 2.1. Για ένα μεγάλο πεδίο συχνοτήτων η διαφορά μεταξύ του κατωφλίου ακοής και του ορίου για τον πόνο είναι 100-120 ντεσιμπέλ, που αντιστοιχεί σε ένα παράγοντα των 10<sup>12</sup> σε ένταση και 10<sup>6</sup> σε πλάτος. Πραγματικά μια απίστευτη ικανότητα. Στην ηλεκτρονική, για παράδειγμα, είναι προς το παρόν πολύ δύσκολο να κατασκευάσουμε ένα ενισχυτή που να έχει εξίσου ευρύ πεδίο.

Τι είδους λοιπόν πείραμα μπορούμε να επινοήσουμε, τώρα, έτσι ώστε να αποκτήσουμε ποσοτικά δεδομένα για τις αισθήσεις που βιώνουμε για τους ενδιαμέσους ήχους; Εδώ λοιπόν παρατηρούμε μια από τις τυπικές τακτικές της ψυχοφυσικής. Στη δοκιμασία του κατωφλίου ακοής δώσαμε εντολή στο άτομο να μας δώσει κάποιο σήμα όποτε άκουγε κάτι. Δεν μας ενδιέφερε *τι* άκουγε, διότι εμείς χρησιμοποιούσαμε μόνο την ένδειξή του ότι *είτε άκουγε είτε δεν άκουγε* κάτι. Επίτηδες μειώσαμε την κατανοητή εργασία σε μια κατάσταση θετική / αρνητική: δηλαδή το ερέθισμα είτε γινόταν αντιληπτό είτε όχι.

Υπάρχει ένας σχετικός τρόπος για να ανακαλύψουμε την υπέρ - οριοθετημένη ακουστική περιοχή, για παράδειγμα το πεδίο των ήχων που βρίσκεται πάνω από το κατώφλι. Γίνεται παρουσίαση του ήχου και μια συγκεκριμένη πλευρά του τροποποιείται, ενώ στη συνέχεια ο ακροατής ρωτάται *για το εάν παρατηρεί ή όχι την διαφορά στον ήχο*. Για παράδειγμα, το ηχητικό επίπεδο πίεσης αλλάζεται στα 5 ντεσιμπέλ. Οι περισσότεροι ακροατές μπορούν εύκολα να προσδιορίσουν την διαφορά (του ήχου). Στη συνέχεια παρουσιάζεται μια μικρότερη αλλαγή και ούτω

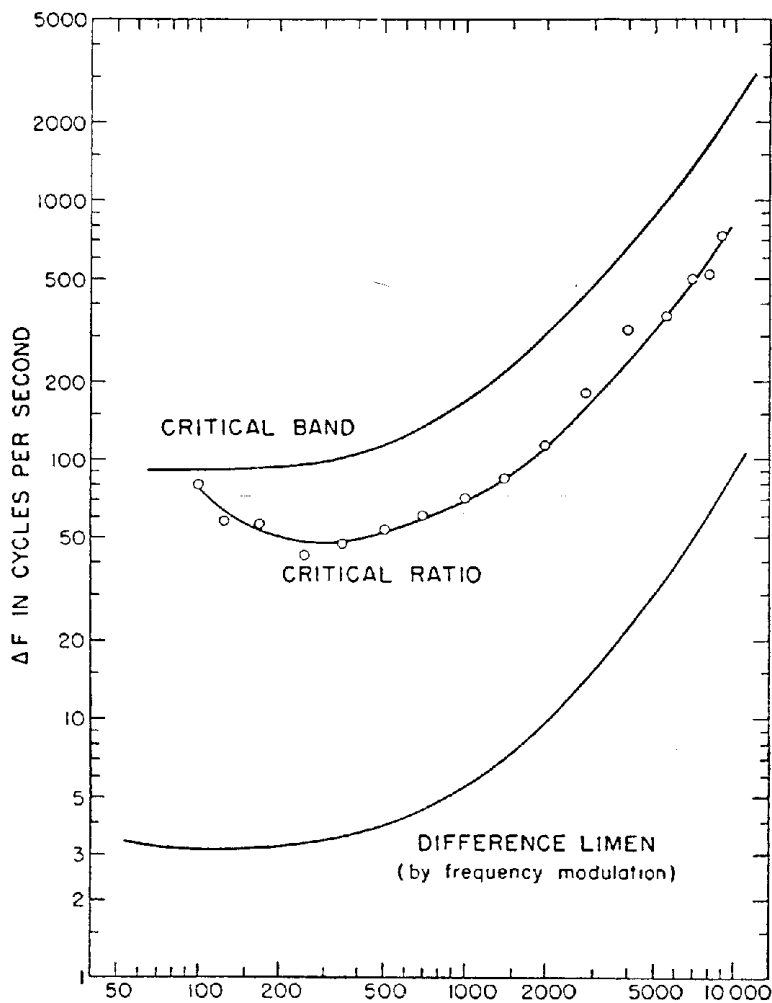
καθ' εξής. Θα υπάρξει ένα επίπεδο αλλαγής το οποίο θα μπορεί να προσδιοριστεί με 50% βεβαιότητα. Αυτό το επίπεδο διαφοράς είναι γνωστό ως "όριο διαφοράς" (DL) ή "απλώς αισθητή διαφορά" (jnd). Για τους ήχους που δεν είναι και τόσο αδύναμοι το όριο διαφοράς για την ένταση είναι περίπου 1 ντεσιμπέλ. Κάτω από 20-30 SPL το όριο διαφοράς αυξάνεται, και πάνω από 60 ντεσιμπέλ SPL μειώνεται κατά προσέγγιση στο 0,3 ντεσιμπέλ, τουλάχιστον για τα ξεσπάσματα των τόνων.

Αντίστοιχα, είναι δυνατόν να κατασκευάσουμε μια συνέχεια ήχων, κατά την οποία ο κάθε ήχος θα είναι προφανέστερα δυνατότερος από τον προηγούμενο. Αυτοί οι ήχοι θα διαφέρουν κατά προσέγγιση κατά 1 ντεσιμπέλ και ο αριθμός των βημάτων που είναι απαραίτητα έτσι ώστε να πάμε από τον ένα ήχο που έχει ένταση  $I_1$  σε ένα άλλο που έχει ένταση  $I_2$ , θα είναι κατά προσέγγιση ίσος με τον αριθμό των ντεσιμπέλ των οποίων τα ηχητικά επίπεδα πίεσης διαφέρουν  $\Delta L$  σύμφωνα με την εξίσωση (2-a) Αυτή η εξήγηση μας δίνει κάποια δικαιολόγηση για την χρήση κάποιου μέτρου ντεσιμπέλ. Σημερινά πειράματα σ' αυτό το σημείο δείχνουν ότι η εξήγηση δεν είναι πολύ ακριβής κι έτσι μπορούμε να την χρησιμοποιήσουμε μόνο σαν μια πρόχειρη κατευθυντήρια γραμμή.

Σ' αυτό το σημείο απεικονίσαμε τη μέτρηση των DL για την ένταση των καθαρών τόνων. Μπορούμε επίσης να τροποποιήσουμε την συχνότητα έτσι ώστε να αποκτήσουμε το DL για τη συχνότητα. Κατόπιν συναντούμε άλλη μία από τις εκπληκτικές ικανότητες του ακουστικού συστήματος. Στο κεντρικό πεδίο συχνότητας το DL που έχει να κάνει με τη συχνότητα είναι αρκετά κάτω από 1%. Το Σχήμα 2.2 (χαμηλότερη καμπύλη) δείχνει μερικά από τα αντιπροσωπευτικά αποτελέσματα. Οι τιμές που βρέθηκαν σε διαφορετικά πειράματα διαφέρουν κατά κάποιο τρόπο η μία από την άλλη εξ' αιτίας των διαφορετικών πειραματικών τεχνικών. Σε κάθε περίπτωση, το αυτό φαίνεται να είναι πολύ οξύ στη διαφοροποίηση της συχνότητας. (Οι υπόλοιπες καμπύλες σ' αυτό το σχήμα θα περιγραφούν αργότερα.)

Στη συνέχεια στρεφόμαστε σε πιο πολύπλοκα σχήματα. Ένα μεγάλο μέρος δουλειάς έχει επιτευχθεί με την τεχνική της *απόκρυψης*. Η παρουσία ενός ήχου μπορεί να καταστήσει αδύνατο να ακούσουμε κάποιον άλλον και όταν γίνεται κάτι τέτοιο, λέμε ότι ο επόμενος ήχος έχει αποκρυφτεί από τον προηγούμενο. Εάν διατηρήσουμε ίδιο τον αποκρυμμένο ήχο και τροποποιήσουμε το επίπεδό του, μπορούμε να προσδιορίσουμε το κατώφλι του αποκρυμμένου ήχου. (Σ' αυτό το σημείο έχουμε άλλη μία περίπτωση όπου μπορούμε να ανακαλύψουμε τις ικανότητες των υπέρ-οριοθετημένων ήχων μέσω μιας θετικής / αρνητικής τεχνικής.) Παίρνουμε, για παράδειγμα, ένα τόνο ως ένα αποκρυμμένο σήμα και διατηρούμε το επίπεδο και τη συχνότητά του σταθερά (π.χ. στα 80 ντεσιμπέλ SPL και στα 1000 Hz, αντίστοιχα). Προσδιορίζουμε το κατώφλι ενός δεύτερου τόνου ως μια λειτουργία της συχνότητάς του. Τυπικά αποτελέσματα παρουσιάζονται στο σχήμα 2.3. Το πρώτα πράγμα που παρατηρούμε είναι ότι για ένα μεγάλο μέρος του πεδίου συχνότητας το αποκρυμμένο κατώφλι σχεδόν συμπίπτει με το κανονικό, μη αποκρυμμένο κατώφλι. Μόνο στη περιοχή της συχνότητας αποκρυμμένων τόνων (1000 Hz) βρίσκουμε ανυψωμένα κατώφλια.

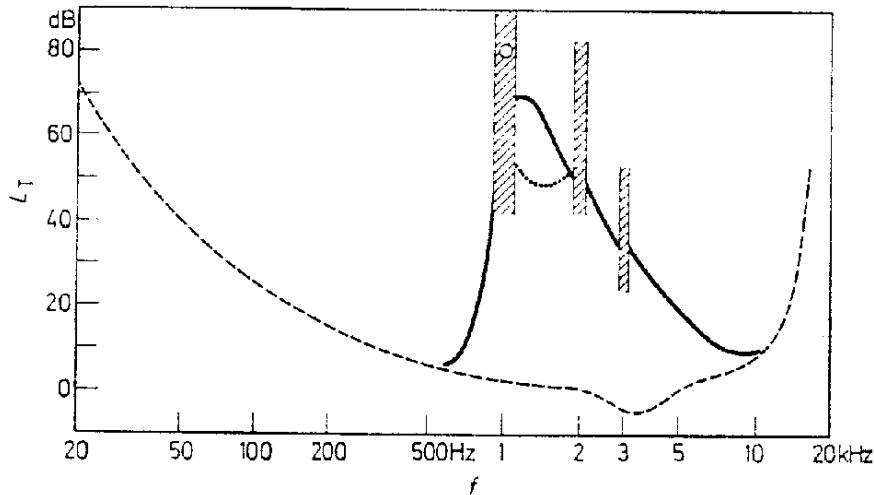
*E. de Boer, Ακουστική φυσική. Φυσικές αρχές στην ακουστική θεωρία . I*



### ΣΥΧΝΟΤΗΤΑ ΚΥΚΛΩΝ ΑΝΑ ΔΕΥΤΕΡΟΛΕΠΤΟ

Σχήμα 2.2 Όριο διαχωρισμού συχνοτήτων των καθαρών τόνων(χαμηλότερη καμπύλη). Κρίσιμο εύρος ζώνης(ανώτερη καμπύλη). Η κρίσιμη αναλογία (κεντρική καμπύλη) προσδιορίζεται από αποκρυμμένα πειράματα όπου ένας θόρυβος ευρείας ζώνης είναι ο αποκρυπτής, αυτό όμως δεν καλύπτεται στο κείμενο αυτό. Σύμφωνα με τους E. Zwicker et al., J. Acoust. Soc. Am. 29(1957) 548-557 (Σχήμα 12).





Σχήμα 2.3. Πατέντα απόκρυψης που παράχθηκε από ένα αποκρυπτή καθαρού τόνου. Διακεκομμένη γραμμή: μη- αποκρυμμένο κατώφλι. σκιαγραφημένες περιοχές: περιοχές όπου οι ήχοι είναι αισθητοί. Η γραμμή που έχει τελίτσες :εργαλεία που οφείλονται σε ακουστικούς συνδυασμούς τόνων. Ο κύκλος δείχνει την συχνότητα και το επίπεδο του αποκρυμμένου τόνου. Σύμφωνα με τον E. Zwicker, στο εγχειρίδιο της αισθητήριας φυσιολογίας, μέρος V/2,eds. W.D. Keidel and W.D. Neff (Springer- Verlag , Berlin, Heidelberg ,New York,1975) (σχήμα 2,σελίδα 404).

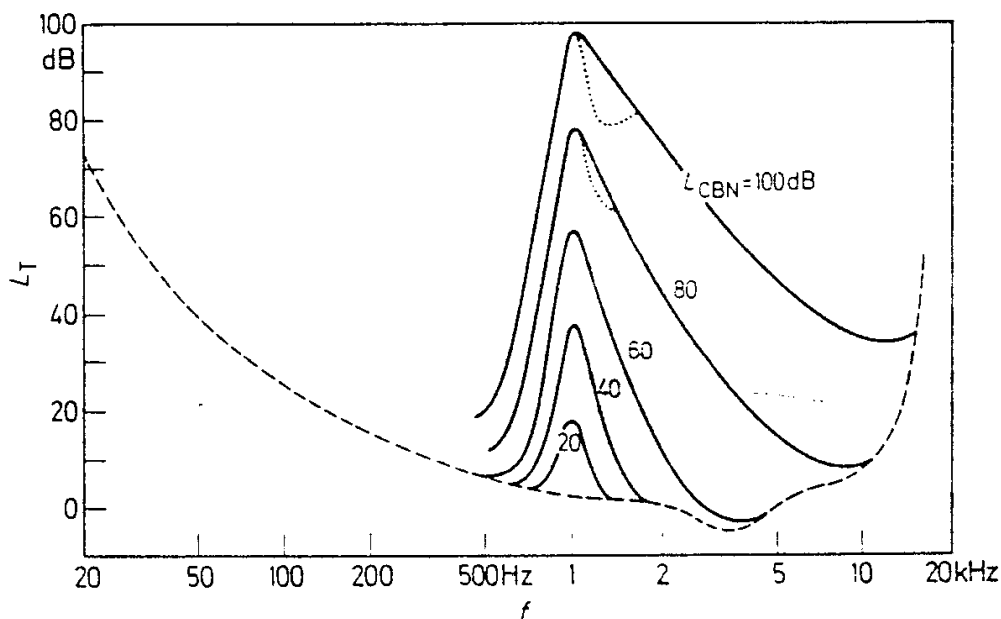
Θα ήταν μια εξαιρετική ανταμοιβή για μας αν μπορούσαμε να ανακαλύψουμε την ενδιαμέση περιοχή της συχνότητας του αποκρυμμένου τόνου με αυτό το τεστ. Δυστυχώς, αυτό δεν είναι δυνατό να γίνει, κοιτάξτε την σκιαγραφημένη περιοχή στο σχήμα 2.3. Όταν οι δύο τόνοι βρίσκονται σε κοντινή θέση στη συχνότητα, παράγουν ακουστικούς ήχους και γίνεται εφικτό για τον παρατηρητή να κρίνει αν ο δεύτερος ήχος είναι παρόν ή όχι, διότι μπορεί να πιστοποιήσει μόνο την παρουσία ή την απουσία των ήχων και δυστυχώς για μας δεν είναι αυτό που ζητούμε. Γι' αυτό το λόγο λοιπόν θα πρέπει να τροποποιήσουμε ελαφρώς το πείραμα. Ο αποκρυμμένος τόνος αντικαθιστάται από μια εξαιρετικά ευαίσθητη ζώνη συχνοτήτων τυχαίων θορύβων (εύρος ζώνης λιγοστών Hz).Βεβαίως, ένα τέτοιο σήμα μπορεί να περιγραφεί ως ένα ημιτονοειδές σήμα του οποίου το πλάτος και η φάση ποικίλλουν συνεχώς αλλά με αργούς ρυθμούς. Αντίστοιχα, ακούγεται σαν ένας τόνος με κυμαινόμενη ένταση. Με ένα τέτοιο αποκρυμμένο σήμα γίνεται πιο εύκολο για μας να μετρήσουμε την πορεία της απόκρυψης στην περιοχή της συχνότητας γύρω από τη μέση συχνότητα γιατί πλέον οι συνηθισμένοι χτύποι δεν μπορούν πλέον να παρατηρηθούν.

Το Σχήμα 2.4 παρουσιάζει τα αποτελέσματα των αποκρυμμένων πειραμάτων με τον αποκρυπτή περιορισμένης ζώνης συχνοτήτων. Η επεξήγηση του σχήματος 2.4 ξεκάθαρη. Κοντά στη συχνότητα του αποκρυμμένου τόνου βρίσκουμε μια περιοχή όπου υπάρχει η μεγαλύτερη απόκρυψη, και η οποία περιοχί ετεκτείνεται στο ένα τρίτο μιας οκτάβας (αναλογία από το μεγαλύτερο στο μικρότερο όριο συχνότητας, κατά προσέγγιση 1.25). Στη πλευρά χαμηλής συχνότητας αυτής της "κορυφής" η απόκρυψη πέφτει πολύ γρήγορα, και μέσα σε ένα πεδίο χαμηλής

συχνότητας η απόκρυψη φαίνεται να εξαφανίζεται εντελώς. Στη πλευρά υψηλής συχνότητας η απόκρυψη μειώνεται επίσης αλλά με πολύ αργότερο ρυθμό. Η πατέντα της απόκρυψης μας δείχνει κυματισμούς οι οποίοι όμως προδίδουν και κάποιες επιπλέον συνέπειες.

Δύο είναι τα χαρακτηριστικά που προκύπτουν από το σχήμα 2.4 και τα οποία αξίζουν να τα θυμόμαστε. Το πρώτο είναι ότι δεν υπάρχει σχεδόν καθόλου απόκρυψη για ένα μεγάλο πεδίο συχνοτήτων. Αντιστρόφως, η απόκρυψη είναι ανώτατη για ένα περιορισμένο πεδίο συχνοτήτων, το οποίο όμως βρίσκεται γύρω από την συχνότητα του αποκρυμμένου τόνου. Το δεύτερο χαρακτηριστικό είναι η υπερβολική κλίση της αποκρυμμένης πατέντας στην αριστερή πλευρά, η οποία πλευρά είναι της τάξεως των 100 ντεσιμπέλ /οκτάβα, και ορισμένες φορές ακόμα περισσότερο. Είναι δυνατό να ξεχωρίσουμε και ένα τρίτο χαρακτηριστικό το οποίο είναι εξίσου ορατό στο σχήμα 2.4. Όταν το επίπεδο του αποκρυμμένου τόνου αυξάνεται η αποκρυμμένη πατέντα γίνεται σταδιακά πιο ασύμμετρη. Για λόγους απλότητας θα παραλείψουμε το τελευταίο χαρακτηριστικό προς στιγμή, άλλωστε θα έχουμε την ευκαιρία να επανέλθουμε σε αυτό αργότερα.

Το γεγονός ότι ο αποκρυμμένος τόνος χρησιμοποιεί την επιρροή του μόνο για ένα περιορισμένο πεδίο συχνοτήτων μας δίνει να καταλάβουμε ότι το ακουστικό σύστημα χρησιμοποιεί ξεχωριστά "κανάλια" για τόνους με διαφορετικές συχνότητες[26]. Η ευρύτητα αυτής της κορυφής στην αποκρυμμένη πατέντα δείχνει λοιπόν το αποτελεσματικό εύρος ζώνης αυτών των καναλιών. Αυτή η ευρύτητα είναι γνωστή ως το *κρίσιμο εύρος ζώνης*, και μπορεί να μετρηθεί με πάρα πολλούς τρόπους όμως μια περιγραφή αυτών των μεθόδων θα μπορούσε να μας απομακρύνει πολύ, προς το παρόν (βλέπε Feldtkeller and Zwicker [18]). Το κρίσιμο εύρος ζώνης φαίνεται στο σχήμα 2.2 (ανώτερη καμπύλη) σαν μια λειτουργία της συχνότητας. Το προηγούμενο τεστ έδωσε μικρότερες τιμές του κρίσιμου εύρους ζώνης, όπως άλλωστε αποδεικνύεται από την τρίτη καμπύλη σε αυτό το σχήμα (χάρη στον Fletcher[20]).



Σχήμα 2.4.

Πατέντα απόκρυψης που παράγεται από ένα σήμα θορύβου περιορισμένης ζώνης συχνότητας

Παράμετρος :επίπεδο του αποκρυμμένου σήματος. After E. Zwicker, in :Handbook of sensory psysiology, part V/2, eds. W.D. Keidel and W.D. Neff(Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1975) (Σχήμα 4,σελίδα 405).

Αν το δούμε με ένα εναλλακτικό τρόπο, το ακουστικό σύστημα παρουσιάζεται σαν ένα σύστημα που αναλύει διαφορετικά συστατικά μέρη σε διαφορετικές ζώνες συχνότητων. Μ' αυτή την έννοια το ακουστικό σύστημα εκτελεί ένα ειδικό είδος *ανάλυσης συχνότητας*. Τότε το κρίσιμο εύρος ζώνης προκύπτει ως το όριο της λύσεως αυτής της ανάλυσης.

Ο αναγνώστης θα πρέπει να προειδοποιηθεί για το γεγονός ότι τα κανάλια δεν θεωρούνται σταθερά. Σε διάφορες περιπτώσεις το ακουστικό σύστημα λειτουργεί με τέτοιο τρόπο σαν τα κανάλια να τοποθετήθηκαν έτσι ώστε να είναι δυνατή η επίτευξη της μικρότερης παρεμβολής. Έχει παρατηρηθεί ότι το εύρος ζώνης των καναλιών δεν είναι μικρό, είναι μάλιστα της τάξεως του ενός τρίτου μιας οκτάβας. Τα όρια μεταξύ των καναλιών θα λέγαμε ότι είναι σχετικά αυστηρά, αυτό όμως φαίνεται να οφείλεται στο γεγονός ότι οι πατέντες απόκρυψης μπορούν να είναι ιδιαίτερα απότομες. Επιπλέον, το κρίσιμο εύρος ζώνης δεν είναι η μικρότερη δυνατή ένδειξη της ανάλυσης. Το DL για την συχνότητα είναι πολύ μικρότερο, βλέπε σχήμα 2.2 . Αυτό δείχνει ότι η περιγραφή του ακουστικού συστήματος σαν ένα σύστημα καναλιών είναι μια υπέρ-απλούστευση. Μια τέτοια περιγραφή μπορεί να εξυπηρετήσει κάποιο συγκεκριμένο σκοπό αλλά σε καμία περίπτωση δεν θα πρέπει να εκλαμβάνεται ως πλήρης.

Σ' αυτό το σημείο λοιπόν μάθαμε να συσχετίζουμε ένα μέτρο της επίλυσης της συχνότητας με την ακουστική ανάλυση. Είναι εξίσου απαραίτητο να δώσουμε προσοχή και στο αντίθετο, *στην ολοκλήρωση της συχνότητας*. Ας επιστρέψουμε στην περίπτωση που συζητήσαμε με λίγα λόγια στην παράγραφο 1:την αντίληψη μιας εναλλαγής φραστικών ήχων. Μεταξύ των φραστικών ήχων , τα φωνήεντα είναι πολύ σημαντικά. Κάθε σύμφωνο χαρακτηρίζεται από ένα ή περισσότερους φωνοσυντονισμούς, π.χ. έχει στο φάσμα συχνότητάς του μια ή περισσότερες περιοχές συχνότητας όπου εκεί η ένταση είναι μεγαλύτερη απ' ότι στις γύρω περιοχές [π.χ. 17.19]. Είναι άσχετο το εάν το φωνήεν ψιθυρίζεται ή λέγεται με "φωνή". Στην τελευταία περίπτωση το φραστικό κύμα είναι (σχεδόν) περιοδικό και το φάσμα περιλαμβάνει διακριτικές γραμμές. Οι φωνοσυντονισμοί είναι σε αυτή την περίπτωση εμφανείς στο στην περιβάλλουσα του φάσματος. Η ακουστική ανάλυση, που έχει το κρίσιμο εύρος ζώνης ως οριακή λύση, φαίνεται να ταιριάζει σε αυτή την περίπτωση: πολλές από τις φασματικές γραμμές δεν επιλύονται σε διαφορετικά κανάλια αλλά επεξεργάζονται σε ομάδες. Συνήθως κατ' αυτό τον τρόπο οι διάφοροι φωνοσυντονισμοί διαχωρίζονται καλά και μπορούμε εύκολα να καταλάβουμε ότι το σύνολο των σημαντικών παραμέτρων που προσδιορίζεται από το ακουστικό σύστημα είναι η διανομή της ηχητικής έντασης στα κανάλια. Σαν μια πιο βελτιωμένη ένδειξη μπορούμε να υποθέσουμε ότι η συχνότητα των πραγματικών φωνοσυντονισμών και το αντίστοιχο εύρος ζώνης τους θα έπρεπε να προσδιορίζονται, αυτό όμως είναι μια λεπτομέρεια που θα ήταν καλύτερα να την παραλείψουμε από την παρούσα περιγραφή διότι μας απομακρύνει από το αντικείμενό μας.

Αυτό που προσπαθήσαμε να κάνουμε σ' αυτή την παράγραφο ήταν να δώσουμε μια πολύ γενική περιγραφή της απόδοσης του ακουστικού συστήματος με μια αρκετά γενική έννοια. Αρκετές ιδέες παρουσιάστηκαν ως σημαντικές και ιδιαίτερα αυτή του κρίσιμου εύρους ζώνης. Διότι οι περαιτέρω λεπτομερειακές αναπτύξεις δεν ιδιαίτερα απαραίτητες. Θα πρέπει όμως να γίνει καλά κατανοητό, ότι αυτή η

παράγραφος δεν είναι μια πραγματική εισαγωγή στο θέμα της ψυχοφυσικής. Θα έχουμε αργότερα την ευκαιρία να συζητήσουμε τις βελτιώσεις στις ψυχοφυσικές μεθόδους και λεπτομέρειες ψυχοφυσικών μοντέλων ακουστικής όποτε θα υπάρχει μια συγκεκριμένη ανάγκη γι' αυτό. Γι' αυτή την στιγμή αυτό φαίνεται αρκετό έτσι ώστε να έχουμε μια συνολική άποψη.

### 3. Δανείζοντας το αυτί στους φυσιολόγους.

#### 3.1 Μια ματιά στην ανατομία.

Η κατανόηση της φυσιολογίας δεν είναι δυνατή αν δεν ρίξουμε μια καλή ματιά στην ανατομία. Σύμφωνα με την εμπειρία του συγγραφέα, η ανατομία αποτελεί ένα από τα πιο δύσκολα θέματα στη ζωή. Τα μάτια μας ουσιαστικά είναι σχεδιασμένα να αναλύουν δυσδιάστατες δομές και είναι από τη φύση τους ένας βοηθητικός μηχανισμός, στερεοσκοπική όραση, το γεγονός ότι έχουμε κάποια επίγνωση της τρίτης διάστασης. Παρόμοια, δεν έχουμε άλλη επιλογή από το να περιγράψουμε την ανατομία έχοντας ως βάση δυσδιάστατα σχήματα. Αλλά για το περιορισμένο μέρος γνώσης και αντίληψης που χρειαζόμαστε, αυτό φαίνεται να είναι επαρκές.

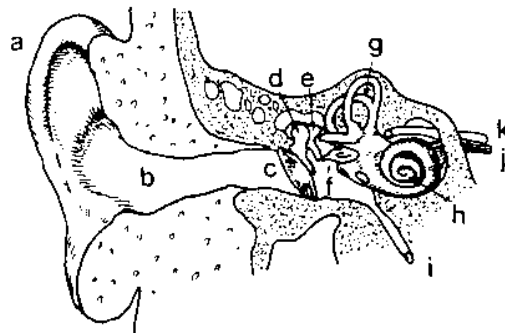
Συνηθίζεται να χωρίζουμε το περιφερειακό ακουστικό όργανο σε τρία μέρη, το *εξωτερικό αυτί*, το *μέσω αυτί* και το *εσωτερικό αυτί*. Βλέπε σχήμα 3.1. Το εξωτερικό μέρος του εξωτερικού αυτιού περιέχει το ακουστικό πτερύγιο ή αλλιώς το εξωτερικό μέρος του αυτιού και το ακουστικό κανάλι. Όμως, όσον αφορά τη διάδοση, την εξάπλωση και την απορρόφηση του ήχου, το κεφάλι και το σώμα είναι εξίσου σημαντικά και έτσι λοιπόν για φυσικούς λόγους το εξωτερικό αυτί θα πρέπει να συμπεριλαμβάνει το κεφάλι και το σώμα.

Το εξωτερικό ακουστικό κανάλι τελειώνει στην τυμπανική μεμβράνη, κοινώς γνωστή ως το τύμπανο του αυτιού. Το μέσο αυτί περιέχει την τυμπανική μεμβράνη και την αλυσίδα των οσταρίων τουτέστιν :το σφυρί ή σφύρα (τα οποία μερικώς συγχωνεύονται με το τύμπανο του αυτιού), το αμόνι ή άκμονα, και τον αναβολεύς ή αναβολέα. Η μεμβράνη του τύμπανου βοηθάει στο να μετατρέπουμε τα εισερχόμενα ακουστικά κύματα -που είναι οι ταλαντεύσεις της πίεσης του αέρα- σε δονήσεις. Τα οστάρια , που συνδέονται με μικροσκοπικές αρθρώσεις, μεταδίδουν τις δονήσεις στο εσωτερικό αυτί. Η ρύθμιση είναι τέτοια έτσι ώστε το κάθε οστάριο να περιστρέφεται ακριβώς γύρω από το κέντρο βαρύτητάς του. Κατ' αυτό τον τρόπο οι αδρανείς δυνάμεις σε συνεργασία με τις δονήσεις υψηλών συχνοτήτων ελαχιστοποιούνται.

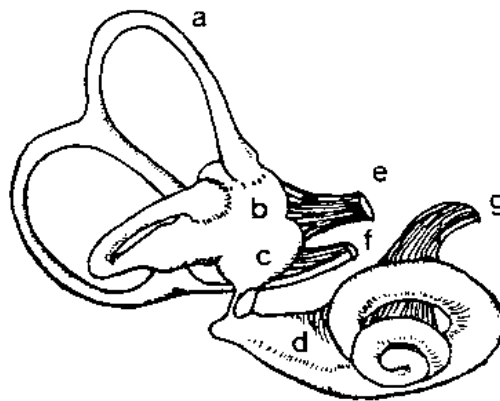
Η πλατφόρμα των αναβολέων σχηματίζει ένα όριο μεταξύ του μέσου και του εσωτερικού αυτιού. Σχεδόν γεμίζει το *ελλειψοειδές παράθυρο*, αφήνοντας μόνο μια μικρή περιοχή για ένα σύνδεσμο. Οι κινήσεις της πλατφόρμας μεταδίδονται στο υγρό με το οποίο το εσωτερικό αυτί γεμίζεται. Σχεδόν ολόκληρη η ηχητική πίεση που χρησιμοποιείται από την πλατφόρμα στο εσωτερικό αυτί χρησιμοποιείται έτσι ώστε να προκαλέσει την πίεση του υγρού. Το εσωτερικό αυτί περιλαμβάνει δύο όργανα, το *όργανο που λειτουργεί ως προθάλαμος* και το όργανο της ακοής, τον *κοχλία*, βλέπε σχήμα 3.2. Το τελευταίο έχει εξελιχθεί ως ειδικευση του προηγούμενου. Το όργανο που λειτουργεί ως προθάλαμος περιέχει δύο υπό-όργανα, το *sacculus* και *utrículus* , τα οποία παρουσιάζονται ειδικευμένα στο να εντοπίζουν τις γραμμικές επιταχύνσεις, και τρία ημικυκλικά κανάλια που ειδικεύονται στο να εντοπίζουν τις γωνιακές επιταχύνσεις. Και οι δύο τύποι του συστήματος λειτουργούν σαν ένα ελαττωμένο εκκρεμές. Εξαιτίας της μεγάλης

περιόδου ταλάντευσης ολοκληρώνουν την επιτάχυνση πάνω-κάτω, και πάνω από ένα συγκεκριμένο πεδίο γίνονται ανιχνευτές ταχύτητας.

Ο κοχλίας έχει πολλές ομοιότητες στη δομή του με τα όργανα που λειτουργούν ως προθάλαμοι. Έχει εξελιχθεί κατά τέτοιο τρόπο έτσι ώστε να είναι ευαίσθητος σε δονήσεις πολύ υψηλότερων συχνοτήτων και για αυτό το λόγο έχει αρκετά συγκεκριμένα ανατομικά χαρακτηριστικά. Επιπλέον, είναι σχεδιασμένος για να παρέχει για ένα συγκεκριμένο είδος ανάλυσης συχνότητας, όπως θα δούμε αργότερα, και αυτό συνεπάγεται ότι θα έπρεπε να λειτουργεί με πολύ μικρότερη αποτελεσματική απόσβεση πλάτους συχνότητας. Στα πουλιά ο κοχλίας είναι κατά κάποιον τρόπο καμπυλωτός, στα ψηλότερα ζώα όμως είναι μια τυλιγμένη κατασκευή με αρκετές στροφές, βλέπε σχήμα 3.2. Σε φυσικούς όρους η ανάγκη για ένα παρατεταμένο μήκος μπορεί να κατανοηθεί καλά αν συνειδητοποιήσουμε ότι τα διαφορετικά μέρη του οργάνου πρέπει να συντονιστούν σε διαφορετικές συχνότητες για ένα μεγάλο πεδίο στο οποίο η κάθε περιοχή συχνότητας θα πρέπει να υποβοηθάται από έναν επαρκή μεγάλο αριθμό κυττάρων.



Σχήμα 3.1. Εξωτερικό αυτί, μέσω αυτί και εσωτερικό αυτί. Βγαλμένο από μια από τις διάσημες εικόνες του Bro'del. a. εξωτερικό μέρος του αυτιού, b. εξωτερικό ακουστικό κανάλι, c. τυμπανική μεμβράνη, d. σφύρα (σφυρί), e. αμόνι, f. αναβολείς, g. ημικυκλικά κανάλια, h. κοχλίας, i. Eustachian tube, j. ακουστικό νεύρο, k. νεύρο προσώπου.

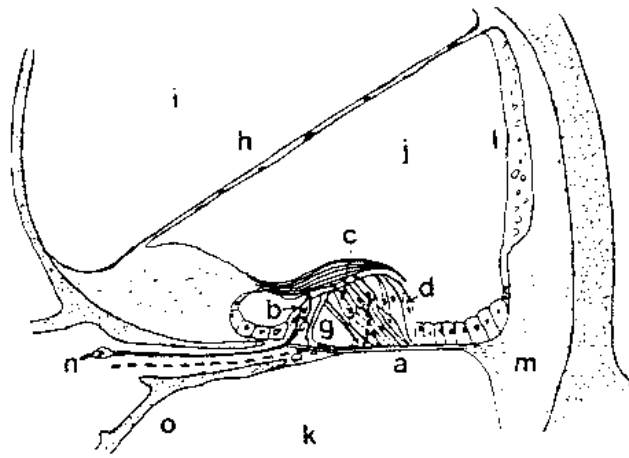


Σχήμα 3.2. Ο μεμβρανικός λαβύρινθος(καθορισμένος, με αφαιρεμένο το κόκαλο). Βγαλμένο από τις διάσημες εικόνες του Bro'del. a. ημικυκλικά κανάλια, b. utricle, c. saccule, d. cochlea, e. utricle, f. saccule, g. utricle.

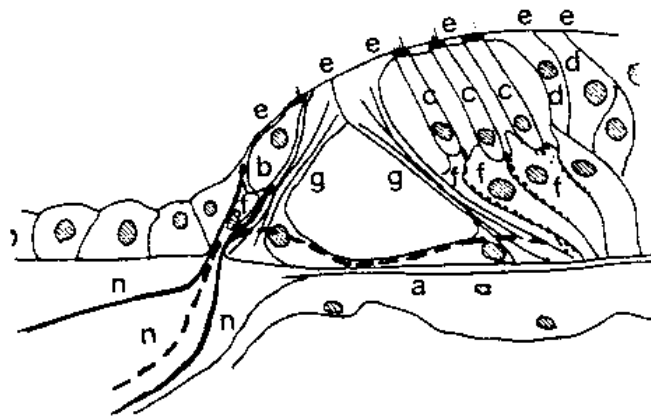
c. sacculus , d. κοχλίας, e. f. παραρτήματα του νεύρου του προθαλάμου, g. ακουστικό (κοχλίας) νεύρο.

Όπως το όργανο του προθαλάμου, ο κοχλίας είναι ένα κανάλι που είναι γεμάτο υγρό και που βρίσκεται στο petrous κόκαλο. Σε μια τομή του καναλιού, σχήμα 3.3, παρατηρούμε δύο μεμβράνες οι οποίες χωρίζουν το κανάλι σε τρία υπό-κανάλια ή *scalae* . Η *scala* που είναι αμέσως από πίσω από την πλατφόρμα των αναβολέων είναι η *scala vestibuli*. Αυτή είναι συνεχόμενη με τον προθάλαμο στον οποίο βρίσκονται τα όργανα του προθαλάμου. Μπορούμε να ακολουθήσουμε αυτή τη *scala* κατά μήκος του κοχλίου μέχρι να φτάσουμε στο τέλος (κορυφή). Εδώ βρίσκουμε μια σχέση, το *helicotrema* , στη *scala tympani*. Επιστρέφοντας στο μήκος του κοχλίου, αυτή η *scala* καταλήγει σ' ένα άλλο παράθυρο το οποίο τερματίζει στην κοιλότητα του μέσου αυτιού (η κοιλότητα αυτή είναι γεμάτη με αέρα): το *στρογγυλό παράθυρο*. Αυτή η *scala* είναι γεμάτη με ένα υγρό που ονομάζεται *perilymph* . Η τρίτη *scala*, η *scala media* , φαίνεται να είναι περιορισμένη μεταξύ της *scala vestibuli* και της *scala tympani*. Είναι κλειστή και από τις δύο πλευρές και είναι γεμισμένη με ένα διαφορετικό υγρό, το *endolymph*. Ο διαχωρισμός της *scala media* και της *scala vestibuli* δεν είναι παρά μια λεπτή μεμβράνη, η μεμβράνη του *Reissner*. Δεν φαίνεται να εκπληρώνει κάποιο μηχανικό σκοπό. Μεταξύ της *scala media* και της *scala tympani* βρίσκουμε μια πολύπλοκη κατανομή κυττάρων και μεμβρανών. Έτσι σχηματίζεται το *όργανο του Corti*, το αισθητικό όργανο στο οποίο οι δονήσεις μετατρέπονται σε μηνύματα τα οποία στέλνονται στον εγκέφαλο μέσω των ινών του ακουστικού νεύρου. Το Σχήμα 3.4. παρουσιάζει μια μεγενθυμένη άποψη του οργάνου του Corti.

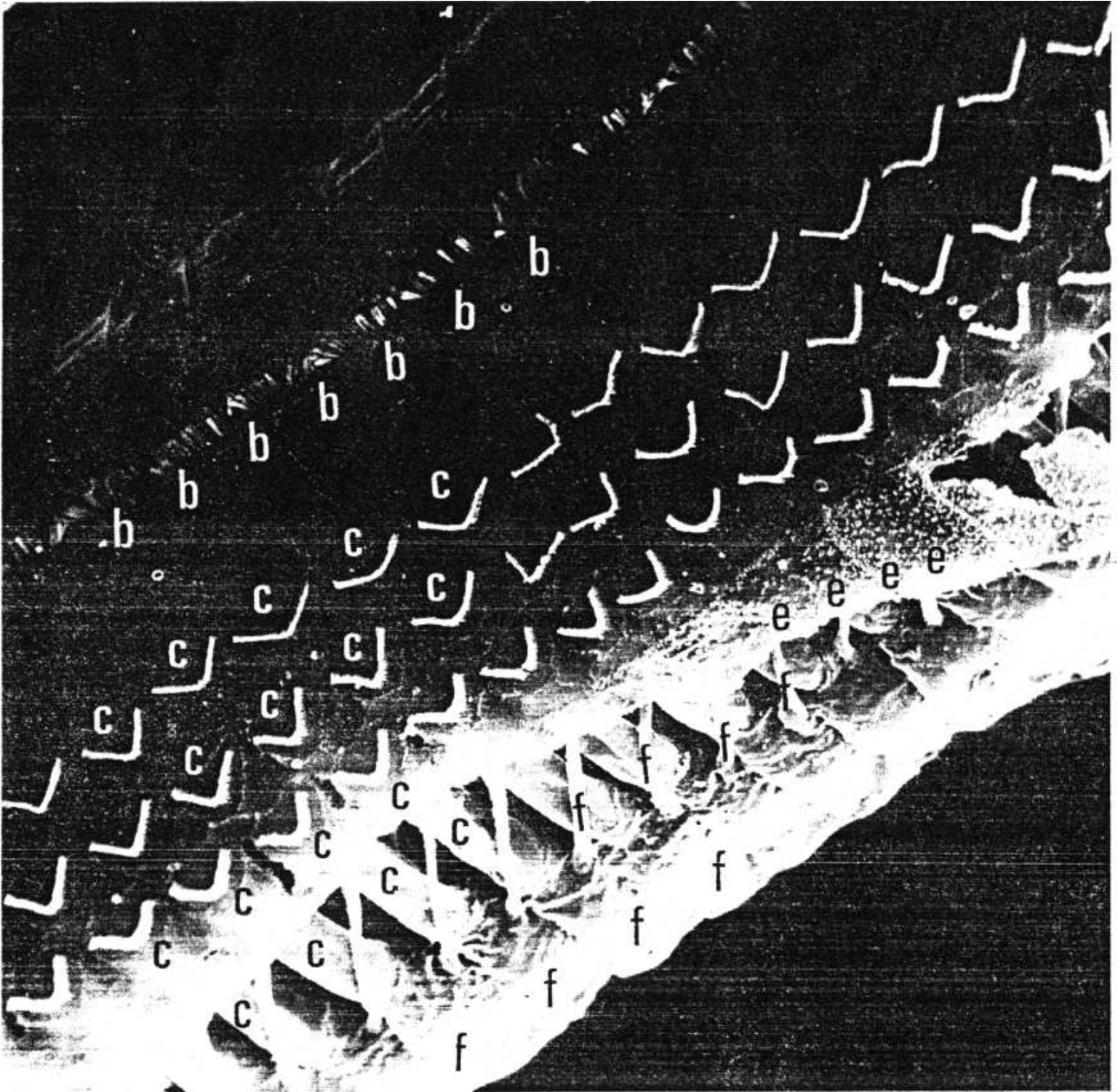
Στην πλευρά του *scala tympani* πρώτα απ' όλα παρατηρούμε μια μεμβράνη, την *basilar μεμβράνη*. Η μεμβράνη τεντώνεται κατά μήκος της *scala* και σχεδόν σε όλο το μήκος του κοχλίου. Στο μεγαλύτερο μέρος του κοχλίου διαχωρίζει ξεκάθαρα το κανάλι του κοχλίου όπως φαίνεται και στο σχήμα 3.3. Κοντά στα παράθυρα, η μεμβράνη παίρνει μια απότομη στροφή και διασχίζει μια μικρή απόσταση μεταξύ των παραθύρων. Κοντά στην κορυφή του κοχλίου η *basilar μεμβράνη* τελειώνει, όπως άλλωστε και η *scala media* , για να αφήσει ένα κενό επικοινωνίας, το *helicotrema* , μεταξύ της *scala vestibuli* και της *scala tympani* . Η *basilar μεμβράνη* συνεισφέρει το μεγαλύτερο μέρος των μηχανικών ιδιοτήτων του οργάνου του Corti. Η *basilar μεμβράνη* υποστηρίζεται στην εσωτερική πλευρά (ο άξονας του έλικα του κοχλίου ) από μια λεπτή κορυφογραμμή και στην εξωτερική πλευρά από ένα σύνδεσμο. Στην *basilar μεμβράνη* (σχήμα 3.4.) κάποια υποστηριζόμενα κύτταρα στα οποία βρίσκονται και τα *τριχοειδή κύτταρα*. Σ' αυτή την περιοχή βρίσκουμε επίσης την προέλευση των *ινών του ακουστικού νεύρου*. Στην εσωτερική πλευρά υπάρχει επίσης μια σειρά από τριχοειδή κύτταρα, τα *εσωτερικά τριχοειδή κύτταρα*. Αυτά τα τριχοειδή κύτταρα φαίνονται μάλλον χοντρά στην εμφάνιση. Μόλις απομακρυνθούμε από τον άξονα βρίσκουμε δύο ή τρεις σειρές *εξωτερικών τριχοειδών κυττάρων*, τα οποία χαρακτηρίζονται από τα λεπτά τους σχήματα. Τα ψηλότερα μέρη όλων των τριχοειδών κυττάρων είναι σφηνωμένα σε ένα πιάτο, το *cuticular plate*. Άλλα μέρη του *cuticular plate* σχηματίζονται από φάλαγγες των υποστηριζόμενων κυττάρων. Το σχήμα 3.5 δείχνει τη ρύθμιση του οργάνου του Corti σε μια ημι - διαστημική άποψη. Αυτή η εικόνα είναι φτιαγμένη με ένα ανιχνευτικό ηλεκτρονικό μικροσκόπιο (SEM) από μια στεγνά επιχρυσωμένη προετοιμασία του πειραματικού κοχλίου. Δείχνει ότι τα εξωτερικά τριχοειδή κύτταρα © επιπλέουν ελεύθερα στο υγρό που τα περιβάλλει (πιθανόν μοιάζει με *perilymph* ).



Σχήμα 3.3. Κάθετη τομή ενός από τους έλικες του κοχλίου. Παρμένο από τους H. Davis et al. , J. Acoust. Soc. Am. 25 (1953) 1180-1189 (σχήμα 1). Για τα σύμβολα a ως g, δεξ την εξήγηση του σχήματος 3.4 . h. Reissner's membrane, i. scala vestibuli, j. scala media, k. scala tympani, l. stria vascularis, m. spiral ligament, n. nerve fibres, o. spiral lamina (bony ridge).Οι περιοχές που έχουν τελίτσες δείχνουν κόκαλο.



Σχήμα 3.4. Μεγενθυμένη άποψη του οργάνου του Corti. a. basilar membrane, b. inner hair cell, c. outer hair cell, d. Hensen cell, e. cuticular plate, f. supporting cells (with phalanges reaching the cuticular plate, see fig. 3.5) , g. rods of Corti, tunnel of Corti. Παρμένο από H. Spoendlin, The organisation of the cochlear receptor (S. Karger AG, Basel, 1966) (fig. 102, p. 214).



Σχήμα 3.5. Εικόνα από το Ανεχνευτικό Ηλεκτρονικό Μικροσκόπιο (SEM) του οργάνου του Corti, όπως φαίνεται από την πάνω εικόνα. Σύμβολα :βλέπε την εικόνα του σχήματος 3.4 (με την ευγενική παραχώρηση του G. Nolst Trenite, Wilhelmina Gasthuis, Amsterdam).

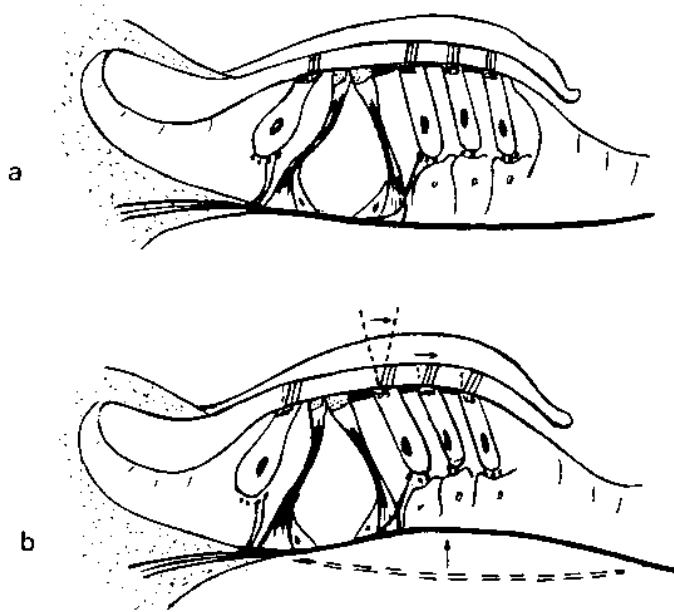
Οι περιοχές των εσωτερικών (b) και εξωτερικών τριχοειδών κυττάρων χωρίζονται από τη σήραγγα του Corti η οποία πλευρίζεται από σειρές των στυλοβατών κυττάρων. (σχήμα 3.4.). Αυτός ο τριγωνικός σωλήνας γενικότερα θεωρείται ότι είναι μια ενισχυμένη δομή η οποία αναγκάζει την κορυφή του οργάνου του Corti, π.χ. το cuticular plate, να μετακινηθεί μαζί με την basilar μεμβράνη. Τα κύτταρα στυλοβάτες φαίνεται να δρουν σαν πραγματικοί στυλοβάτες με αυτό τον τρόπο.

Η μεμβράνη που μοιάζει με ζελέ, η *tectorial μεμβράνη*, καλύπτει το cuticular plate. Είναι γνωστό ότι τα τριχίδια των εξωτερικών τριχοειδών κυττάρων είναι μερικώς σφηνωμένα μέσα σ' αυτό· αλλά υπάρχει κάποια συζήτηση για το αν αυτό



είναι εξίσου πραγματικό για τα εσωτερικά τριχοειδή κύτταρα [36,43,42]. Η tectorial μεμβράνη επιπλέει στο υγρό που το περιβάλλει και είναι μηχανικά 'κρεμασμένο' στην εσωτερική του πλευρά. Οι μηχανικές και φυσιολογικές ικανότητες της tectorial μεμβράνης είναι γενικότερα άγνωστες.

Τα τριχοειδή κύτταρα στα vestibular όργανα και στον κοχλία είναι βασικά παρόμοια στη δομή. Τα τριχίδια θεωρούνται να είναι τα ευαίσθητα μέρη των τριχοειδών κυττάρων. Στους τύπους της πλευρικής γραμμής των οργάνων και στα vestibular όργανα έχει παρατηρηθεί ότι το λυγισμό των τριχιδίων έχει ως αποτέλεσμα την διέγερση του κυττάρου. Δεν υπάρχει λόγος να πιστεύουμε ότι θα υπάρχει διαφορά στον κοχλία. Τα τριχίδια είναι μάλλον άκαμπτα και έτσι το περισσότερο μέρος του λυγίσματος γίνεται στις περιοχές όπου τα τριχίδια είναι ριζωμένα στο cuticular plate. Όταν η basilar μεμβράνη μετατοπίζεται, όπως συμβαίνει κατά τη διάρκεια της διέγερσης του αυτιού, ολόκληρο το όργανο του Corti κινείται μαζί του. Η tectorial μεμβράνη περιστρέφεται αποτελεσματικά σ' ένα διαφορετικό επίπεδο, έτσι λοιπόν θα υπάρχει μια σχετική κίνηση μεταξύ του cuticular plate και της tectorial μεμβράνης. Αυτό απεικονίζεται με μια υπερβολική μορφή στο σχήμα 3.6. Τα τριχίδια λυγίζονται κατά τη διάρκεια αυτής της κίνησης, όπου βλέπουμε ότι τα τριχίδια που ανήκουν στα εξωτερικά τριχοειδή κύτταρα λυγίζονται με άμεσο τρόπο ενώ τα τριχίδια που ανήκουν στα εσωτερικά τριχοειδή κύτταρα πιθανώς να λυγίζονται με έμμεσο τρόπο δηλαδή μέσω των κινήσεων που γίνονται στο υγρό. Αυτή η καμπή αποτελεί το ερέθισμα για τα τριχοειδή κύτταρα. Όταν ένα τριχοειδές κύτταρο διεγείρεται, ερεθίζει με τη σειρά του τις ίνες του ακουστικού νεύρου οι οποίες σχετίζονται με αυτό. Αργότερα θα δούμε τον τρόπο με τον οποίο οι διάφορες ομάδες των τριχοειδών κυττάρων ειδικεύονται σε σχέση με το φυσικό χαρακτήρα του ηχητικού σήματος που λαμβάνουμε. Η κάθε ομάδα των νευρικών ινών θα μεταφέρει τις "δικές της" πληροφορίες σχετικά με το μήνυμα και μ' αυτήν ακριβώς την κωδικοποιημένη μορφή στέλνεται το μήνυμα στον εγκέφαλο. Περισσότερες πληροφορίες για αυτή την διαδικασία θα συναντήσουμε αργότερα.



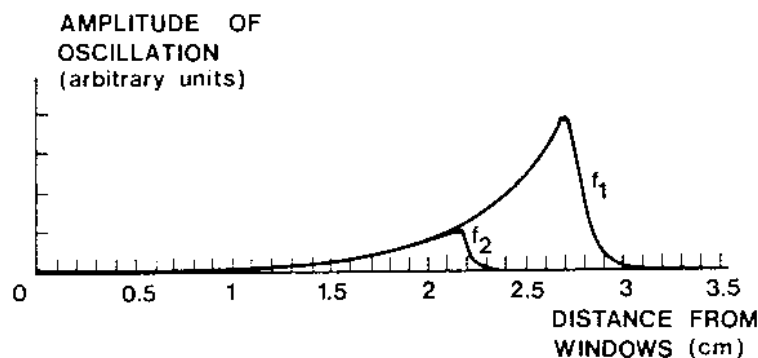
Σχήμα 3.6. Διέγερση των τριχοειδών κυττάρων από την κίνηση της basilar μεμβράνης. After J. Wersall and A. Flock ,in :Sensorineural hearing processes and disorders , ed. A.B. Graham, sponsored by Henry Ford Hospital ,Detroit,

Michigan, U.S.A. (Little, Brown and Company, Boston, 1967) ( Παρμένο από το σχήμα 4, σελίδα 6).

### 3.2. Κινήσεις της basilar μεμβράνης και δυνατότητες των τριχοειδών κυττάρων.

Προτού γίνουμε πιο συγκεκριμένοι σε ότι αφορά τις νευρικές ίνες και τον κώδικα που μεταδίδεται, είναι σημαντικό να λάβουμε υπόψη τα μηχανικά και φυσιολογικά γεγονότα που γίνονται στον κοχλία. Όσον αφορά το ημιτονοειδές ερέθισμα το οποίο έχει υπερβολικά χαμηλές συχνότητες, είναι εύκολο να δούμε ότι το στρογγυλό παράθυρο ταλαντεύεται με την ίδια ένταση ταχύτητας όπως και ο αναβολέας αλλά με διαφορετική πολικότητα. Η κίνηση του υγρού εκτείνεται σε μια μεγάλη επιφάνεια του κοχλία και βλέπουμε ότι η μεγαλύτερη ανταλλαγή υγρού μεταξύ των καναλιών γίνεται μέσω του *helicotrema*.

Για συχνότητες άνω των 100Hz αυτή η απλή εικόνα δεν ισχύει πλέον: η κίνηση του υγρού δεν φτάνει το *helicotrema*. Οι μηχανικές συνθήκες του οργάνου του Corti, ιδιαίτερα της basilar μεμβράνης, είναι τέτοιες που οι κινήσεις του υγρού εκτείνονται μόνο σε μια περιορισμένη επιφάνεια του κοχλία. Το ίδιο ισχύει για την κίνηση της basilar μεμβράνης (BM). Το Σχήμα 3. 7 μας δίνει την απεικόνιση του πλάτους της κίνησης του BM μαζί με το μήκος του BM για δύο συχνότητες. Παρατηρούμε ότι το πλάτος μεγαλώνει όταν αυξάνουμε την απόσταση από τα παράθυρα. Στο τελευταίο σημείο της πατένας παρατηρούμε μια γρήγορη μετάβαση του BM το οποίο από την κατάσταση δραστήριας κίνησης φτάνει σε απόλυτη ακινησία. Από εκείνο το σημείο λοιπόν μέχρι και το *helicotrema*, το BM κινείται πολύ αργά ή και καθόλου. Το σημείο στο οποίο γίνεται η γρήγορη μετάβαση, βασίζεται στη συχνότητα. Για τις χαμηλές συχνότητες είναι κοντά στο *helicotrema*, για υψηλές συχνότητες είναι κοντά στα παράθυρα του κοχλία.



Σχήμα 3.7. Πλάτος ταλάντευσης της basilar μεμβράνης για δύο συχνότητες. Η ταχύτητα του αναβολέα θεωρείται συνεχής. Το *helicotrema* βρίσκεται στην ψηλότερη δεξιά θέση.

Στα ανθρώπινα αυτιά το σημείο της basilar μεμβράνης που είναι κοντινότερο στα παράθυρα «συντονίζεται» σε μια συχνότητα κοντά στα 20.000 Hz. Σε πολλά άλλα θηλαστικά αυτή η συχνότητα είναι προφανώς ψηλότερη, μεταξύ 40 και 60 Hz. Η

χαμηλότερη «συντονισμένη» συχνότητα μπορεί να είναι κάλλιστα της τάξεως των 50-200Hz, ή και μεγαλύτερη σε άλλα θηλαστικά.

Ας συγκεντρωθούμε τώρα λοιπόν στις κινήσεις που εκτελούνται από ένα συγκεκριμένο σημείο της basilar μεμβράνης, και κάτω από την προϋπόθεση για την οποία το σχήμα 3.7 ισχύει: συνεχής ταχύτητα του αναβολέα. Όταν αυξάνεται η συχνότητα, το πλάτος της κίνησης παραμένει βασικά συνεχές, τουλάχιστον πάνω στη περιοχή των συχνοτήτων για τις οποίες το σημείο μετάβασης βρίσκεται στη δεξιά θέση του σημείου που λαμβάνουμε υπόψη. Για ακόμα ψηλότερες συχνότητες βρίσκουμε το πλάτος της κίνησης να πέφτει κατακόρυφα, και για λιγότερο από μια οκτάβα να μειώνεται και να αγγίζει το μηδέν (λιγότερο από της ανώτατης αξίας του). Βάσει της αντίδρασης της συχνότητας, φαίνεται να συμπεριφέρεται σαν ένα φίλτρο χαμηλού περάσματος, όπου περνούν όλες οι συχνότητες μέχρι ένα όριο και όλες οι υψηλότερες συχνότητες καταπιέζονται. (Αυτό δε θα πρέπει να μπερδευτεί με την εμφάνιση του σχήματος 3.7 το οποίο δεν είναι μια αντίδραση συχνότητας). Στην ακουστική συνηθίζεται να εξετάζουμε τις κινήσεις σε σχέση με την ταχύτητα και όχι με το πλάτος τους. Τότε λοιπόν πάνω από τη «ζώνη διέλευσης» βλέπουμε την ταχύτητα της κίνησης του BM να είναι ανάλογη με την συχνότητα. Με άλλα λόγια, η ταχύτητα αυξάνεται διπλάσια, π.χ. 6 dB ανά οκτάβα. Αυτή είναι μια βασική ικανότητα που θα ξανασυναντήσουμε αργότερα στους μηχανισμούς του κοχλίου. Πέρα από τη μετάβαση συχνότητας BM, η ταχύτητα μειώνεται με πιο αργούς ρυθμούς και αυτό γίνεται με το να αυξήσουμε τη συχνότητα παρά το πλάτος του BM, στην πραγματικότητα όμως η κατακόρυφη μείωση είναι τόσο γρήγορη που δεν μας κάνει κάποια διαφορά.

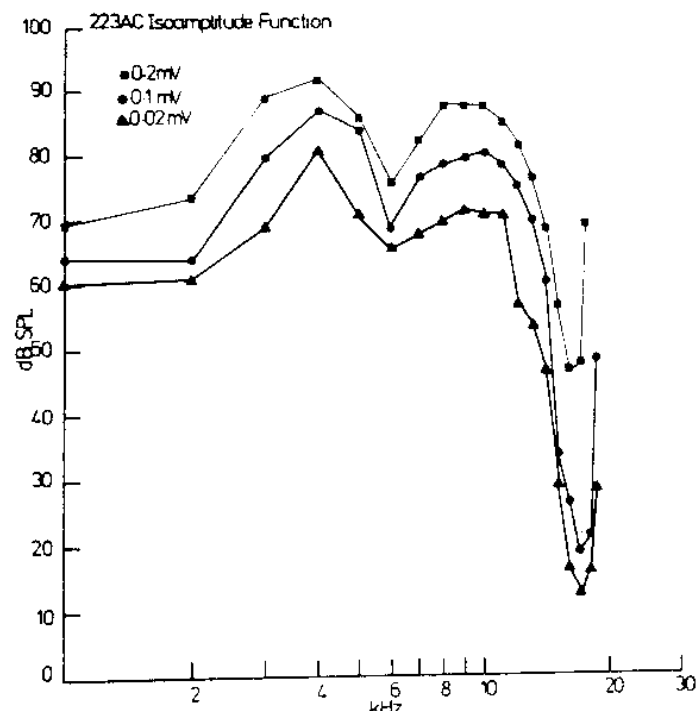
Η προηγούμενη περιγραφή βασίζεται στις μηχανικές μετρήσεις οι οποίες θα θεωρηθούν ως «κλασσικές» σ' αυτόν τον τομέα [2]. Πιο μοντέρνες μετρήσεις, θα περιγραφούν λεπτομερώς στην παράγραφο 5, και οι οποίες θα αποδώσουν βασικά τα ίδια αποτελέσματα με μια σημαντική όμως διαφορά. Η διακοπή στην αντίδραση της συχνότητας θεωρείται πολύ πιο απότομη απ' ό,τι στις παλιότερες μετρήσεις. Αυτή η διαφορά έχει κάνει τις «παλαιότερες» θεωρίες της μηχανικής του κοχλίου απαρχαιωμένες, όπως άλλωστε θα δούμε και στην παράγραφο 6. Η υπερβολική κλίση της πλευράς που έχει υψηλή συχνότητα (της τάξεως των 100dB/ οκτάβα) δημιούργησε την ανάγκη μιας γενικής επανάληψης της επεξεργασίας του μοντέλου του κοχλίου. Στο παρόν σημείο μπορούμε να επεξηγήσουμε αυτό το πειραματικό εύρημα με τέτοιο τρόπο που να πρέπει να συσχετίσουμε ένα πολύ ψιλό βαθμό συντονισμού με τις μηχανικές περιπτώσεις που συμβαίνουν στον κοχλίο.

Καθώς κινείται η basilar μεμβράνη, διεγείρονται τα τριχοειδή κύτταρα. Αυτό μπορεί να βεβαιωθεί από τις ηλεκτρικές τάσεις που παράγονται. Οι ικανότητες των ηλεκτρικών τάσεων που έχουν καταγραφεί έξω από τα τριχοειδή κύτταρα έχουν μελετηθεί εκτενώς για πάνω από πέντε δεκαετίες. Όμως, μόλις πρόσφατα κατάφεραν οι ερευνητές να καταγράψουν τις ηλεκτρικές τάσεις από την *εσωτερική πλευρά* των τριχοειδών κυττάρων των θηλαστικών [61]. Εφόσον είναι απλούστερο και πιο διαφωτιστικό να ακολουθήσουμε τις ικανότητες των ενδοκυτταρικών τάσεων, θα χρησιμοποιήσουμε μια αντι-ιστορική προσέγγιση σ' αυτό το σημείο και θα περιγράψουμε πρώτα τα πιο πρόσφατα ευρήματα. Αργότερα θα προσπαθήσουμε να εξηγήσουμε τις ικανότητες των πρόσθετων κυτταρικών τάσεων, εφόσον είναι απαραίτητες για το θέμα της παρούσας εργασίας.

Ο Russell και ο Sellick [61] κατέγραψαν από την *εσωτερική πλευρά τα ενδοτριχοειδή κύτταρα* του πειραματικού κοχλίου. Για να επιτευχθεί αυτό, έκαναν μια πολύ μικρή τρύπα στο λεπτό τοίχο του κοχλίου. Έβαλαν ένα μικροσκοπικό

σταγονόμετρο μέσα στο scala tympani και το έσπρωξαν μέσα στη basilar μεμβράνη. Υπό ευνοϊκές συνθήκες θα μπορούσαν να εισχωρήσουν στο ενδοτριχοειδές κύτταρο (η ακριβής τοποθεσία του ηλεκτροδίου αποδείχτηκε ιστορικά μετά το πείραμα). Η πραγματική εισχώρηση έγινε γνωστή από την εμφάνιση των διαφόρων χαρακτηριστικών τάσεων. Πρώτα, το ηλεκτρόδιο καταγράφει την *d.c. ενδοκυτταρική τάση*, περίπου 40m V αρνητική σε σχέση με τους ιστούς που υπάρχουν έξω από τον κοχλία. Η τάση μεγέθους αυτής της τάξεως (ή μάλλον πιο αρνητική) είναι χαρακτηριστική για όλα τα ζώντα κύτταρα. Η δεύτερη τάση ονομάζεται *μικροφωνική τάση* (MiP) και αυτή η a.c. τάση φαίνεται να έχει την κοντινότερη σχέση με τα μηχανικά γεγονότα. Το τρίτο χαρακτηριστικό τάσης για την ενδοκυτταρική καταγραφή ονομάζεται *αθροιστική τάση* (SP) (θα ήταν προτιμότερο να την ονομάσουμε με διαφορετική ονομασία, π.χ. διορθωτική τάση -RcP).

Για τις χαμηλές συχνότητες η ενδοκυτταρική μικροφωνική τάση (MiP) έχει ένα σχεδόν συνεχές πλάτος, ανεξάρτητο από την συχνότητα. Απ' τη στιγμή που είναι μικρή, χρειάζεται μια αρκετά μεγάλη ηχητική πίεση έτσι ώστε να την παρατηρήσουμε πιο εύκολα. Όταν η συχνότητα αυξάνεται όλο και περισσότερο το MiP παρουσιάζεται να αυξάνει εντελώς ξαφνικά και να εκθέτει ένα ρηχό ανώτατο όριο. Με άλλα λόγια, σε μια περιορισμένη περιοχή συχνότητας χρειάζονται πολύ *μικρότερες* ηχητικές πιέσεις έτσι ώστε να αποκτήσουμε ένα MiP δεδομένου μεγέθους.



Σχήμα 3.8. Καμπύλες ισο-αντίδρασης για την ενδοκυτταρική μικροφωνική τάση (MiP). After Sellick and Russell [62] (fig. 6-top, right-p. 124).

Το Σχήμα 3.8 [62] παρουσιάζει τα αποτελέσματα κάποιων αντιπροσωπευτικών μετρήσεων, αυτά σχεδιάζονται ως καμπύλες του επιπέδου της ηχητικής πίεσης (SPL) κατά της συχνότητας για ένα συνεχές κριτήριο MiP. Αν η παραγωγή του

MiP ήταν μια γραμμική διαδικασία, τότε οι καμπύλες ισο-αντίδρασης για τις διάφορες αντιδράσεις μεγεθών θα ήταν παράλληλες. Όπως φαίνεται από το σχήμα, όχι μόνο δεν είναι παράλληλες αλλά και οι αποκλίσεις από τη γραμμικότητα δεν είναι πολύ μεγάλες. Έτσι λοιπόν σε μια πρώτη προσέγγιση μπορούμε να θεωρήσουμε την παραγωγή του MiP σαν μια γραμμική διαδικασία. Αυτή η διαδικασία, λοιπόν, έχει ένα απρόσμενο τύπο αντίδρασης συχνότητας. Αντί να είναι κατά κύριο λόγο ένα είδος χαμηλής διέλευσης (σαν κίνηση της basilar μεμβράνης), παρουσιάζει τις συντονιστικές ιδιότητες σαν ένα φίλτρο ζώνης διέλευσης. Επιπλέον, η κλίση της πλευράς της αντίδρασης της καμπύλης είναι ιδιαίτερα εντυπωσιακή. Για να αναφέρουμε ακριβώς τους αριθμούς, η πλαγιά της πλευράς που έχει υψηλή συχνότητα του σημείου συντονισμού βρέθηκε να είναι της κλίμακας από 340 ως 650dB ανά οκτάβα. Στην πλευρά της χαμηλής συχνότητας είναι της κλίμακας 45-253dB ανά οκτάβα. Γι' αυτό το λόγο λοιπόν, παρά το γεγονός ότι το εύρος ζώνης δεν είναι υπερβολικά μικρό, η αντίδραση αντιπροσωπεύει έναν εκπληκτικό βαθμό φιλτραρίσματος. Επιπλέον, παρατηρούμε στην πλευρά χαμηλής συχνότητας του σημείου συντονισμού μια χαρακτηριστική «ουρά», που εκτείνεται και φτάνει μέχρι τις πιο χαμηλές συχνότητες. Αυτό δεν μπορούμε να το δούμε ποτέ στην πλευρά των υψηλών συχνοτήτων.

Όπως θα δούμε αργότερα, το ίδιο είδος συντονισμού βρίσκεται και στις ικανότητες αντίδρασης των νευρικών ινών του κοχλίου και αυτό που μας κάνει εντύπωση σ' αυτό το σημείο είναι το πόσο διαφέρει η αντίδραση MiP από την μηχανική αντίδραση της basilar μεμβράνης. Λόγω των ανατομικών περιορισμών τα πειράματα των Russell και Sellick μπορούν να εκτελεστούν μόνο σ' ένα μέρος του κοχλίου όπου η συχνότητα συντονισμού είναι της τάξεως των 17kHz, δεν έχουμε όμως λόγο να αμφιβάλλουμε ότι σε άλλες θέσεις η ίδια αντίδραση αποκτάται με διαφορετικές όμως συχνότητες συντονισμού. Πολύ πιθανόν το φαινόμενο συντονισμού σχετίζεται με την εξαιρετικά ραγδαία πτώση της μηχανικής αντίδρασης που παρακολουθήσαμε πρωτίτερα το πως γίνεται όμως παραμένει για μας ακόμα εντελώς άγνωστο. Αυτός είναι ένας λόγος λοιπόν να προσέξουμε ιδιαίτερα το φαινόμενο της πτώσεως όταν θα μελετούμε λεπτομερώς την μηχανική του κοχλίου.

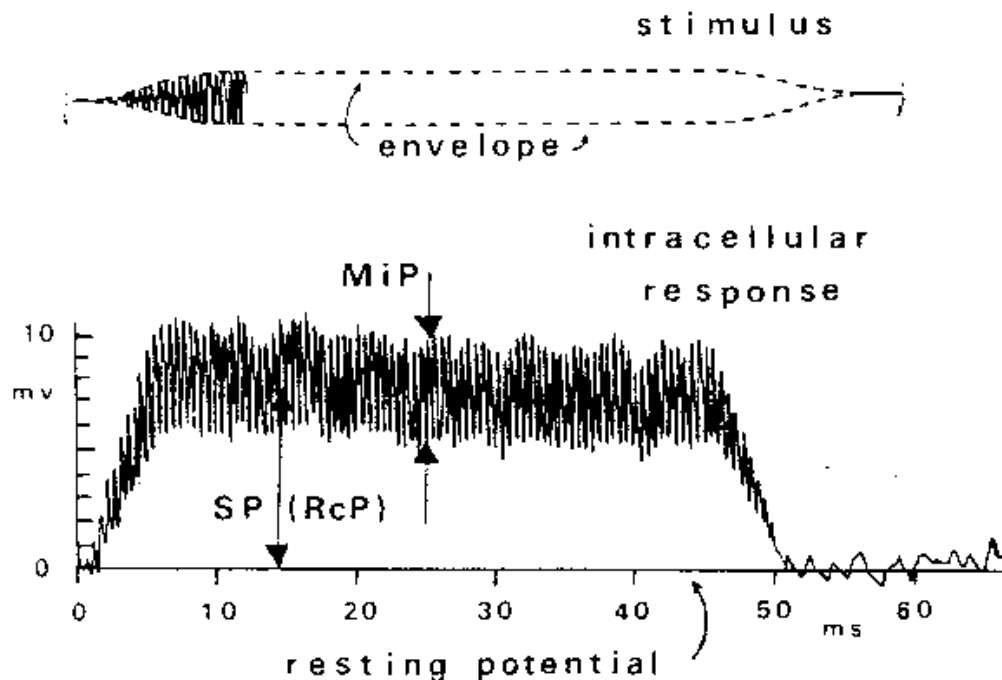
Ας επιστρέψουμε τώρα στις ενδοκυτταρικές τάσεις. Εκτός από την MiP, βρίσκουμε άλλη μια τάση. Λαμβάνοντας υπόψη αυτό το πρόσθετο κυτταρικό αντίγραφο, που είναι ήδη γνωστό εδώ και καιρό, το ονομάζουμε «αθροιστική τάση» (SP). Μετράται σε σχέση με το επίπεδο της ενδοκυτταρικής ισορροπίας. Μια ξεκάθαρη άποψη το SP εξασφαλίζεται από το ελαφρά στυλιζαρισμένο σχήμα 3.9.

Το ερέθισμα εδώ είναι ένα ξέσπασμα τόνου (με συχνότητα που δεν είναι στην περιοχή της απήχησης αλλά αυτό δεν είναι κάτι που μας ενδιαφέρει). Όσο διαρκεί το ξέσπασμα του τόνου, βλέπουμε μια d.c. αλλαγή στην τάση. Αυτό είναι το SP. Πάνω απ' αυτό είναι το MiP το οποίο (γι' αυτή τη συχνότητα) εμφανίζεται πολύ μικρό εν συγκρίσει με το SP. Ένα ακόμα απρόσμενο χαρακτηριστικό των ευρημάτων των Russell και Sellick είναι το μεγάλο μέγεθος του SP.

Ακόμα κι' όταν το επίπεδο ερεθίσματος είναι τόσο χαμηλό μπορούμε να υποθέσουμε ότι το τριχοειδές κύτταρο μπορεί να διεγερθεί κοντά στο κατώφλι ακοής, ενώ το SP είναι της τάξεως των 2mV. Στις ενδοκυτταρικές καταγραφές το SP είναι πάντα θετικό και γι' αυτό το λόγο προτείνουμε κάποια άλλη ονομασία: διορθωτική τάση (RcP).

Το SP δείχνει παρόμοιες συντονιστικές ικανότητες σαν το MiP και είναι κατά κάποιο τρόπο περισσότερο μη-γραμμικό. Το σχήμα 3.10 δείχνει καμπύλες ισο-

αντίδρασης για το SP. Για το μικρότερο κριτήριο αντίδρασης η καμπύλη έχει σχεδόν το ίδιο σχήμα σαν το κριτήριο για το MiP, για ένα όμως μεγαλύτερο κριτήριο αντίδρασης κινείται πολύ πιο οριζόντια.



Σχήμα 3.9. Κυματομορφή ικανότητας ηχογραφημένη ενδοκυτταρικά. Το εξάρτημα a.c είναι το MiP, το εξάρτημα d.c είναι το SP(RcP). Συχνότητα ερεθίσματος: 2kHz. Ένταση 80dB SPL. Στυλιζαρισμένο σχήμα από πραγματική ηχογράφιση. (courtesy P.M. Sellick).

Πράγματι, αν θέλαμε να μετρήσουμε το πλάτος SP ως μια λειτουργία του επιπέδου του ερεθίσματος, θα παρατηρούσαμε «μια περιορισμένη» μη-γραμμικότητα. Στα χαμηλά επίπεδα το πλάτος του SP μεγαλώνει γραμμικά με το αυξανόμενο επίπεδο του ερεθίσματος. Για μεγαλύτερα επίπεδα ερεθισμάτων το SP παύει να μεγαλώνει και γίνεται συνεχές. Αυτό το φαινόμενο αναφέρεται ως «σημείο κορεσμού». Βάσει αυτής της ικανότητας μπορούμε να περιγράψουμε το χαρακτήρα των καμπυλών ισο-αντίδρασης στο σχήμα 3.10: όποτε συμβαίνει ο κορεσμός το ερέθισμα πρέπει να αυξηθεί σ' ένα μεγάλο ποσό έτσι ώστε να επιτευχθεί μια μικρή αύξηση αντίδρασης. Όπως φαίνεται, το σημείο κορεσμού είναι εμφανές μόνο στην περιοχή συντονισμού. Με άλλα λόγια, ο παρατηρούμενος βαθμός μη-γραμμικότητας εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από τη συχνότητα.

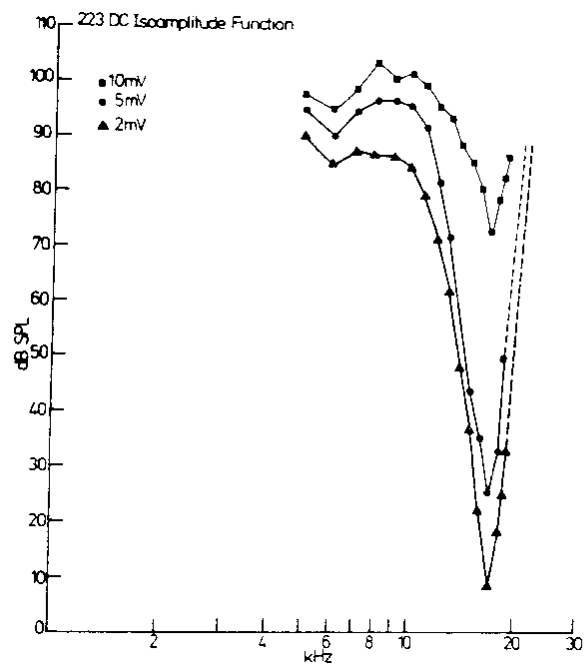
Για να απεικονίσουμε ακόμα περισσότερο την εξάρτηση της συχνότητας: το ανώτατο επίπεδο (κορεσμού) του SP είναι μικρότερο για τις συχνότητες που βρίσκονται πάνω από τη συχνότητα συντονισμού απ' ότι είναι για τις συχνότητες που βρίσκονται κάτω απ' τη συχνότητα συντονισμού. Παρακάτω το πραγματικό επίπεδο κορεσμού του SP και του MiP δείχνει κατά προσέγγιση τον ίδιο βαθμό

μη-γραμμικότητας. Θα πρέπει να θυμόμαστε όμως, ότι, σε αντίθεση με το MiP το SP είναι ουσιαστικά μια μη-γραμμική αντίδραση εφόσον κατευθύνεται από μια πηγή.

### 3.3. Εξωτερικές τάσεις του κοχλία (CM and SP)

Οι πολλαπλές κυτταρικές εκδηλώσεις των ενδοκυτταρικών τάσεων που καταγράφηκαν από τους Russell και Sellick [61] είναι γνωστές εδώ και καιρό. Όμως, η σχέση μεταξύ της εσωτερικής φυσιολογίας του κοχλία και οι εξωτερικά καταγεγραμμένες τάσεις δεν είναι προφανής. Με τα πρόσφατα δεδομένα των Russell και Sellick, ίσως διευκολυνθούμε στο να καταλάβουμε τις ικανότητες των πολλαπλών κυτταρικών τάσεων αλλά όπως θα δούμε, η παρούσα περιγραφή, απέχει σημαντικά από την ολοκλήρωσή της.

Η πιο ευρέως μελετημένη τάση κοχλία είναι η «κοχλιακή μικροφωνική» τάση, πιο γνωστή ως *κοχλιακή μικροφωνική* (CM). Θεωρείται ότι παραπάνω περιγράφουμε το πολλαπλό κυτταρικό αντίγραφο του MiP.

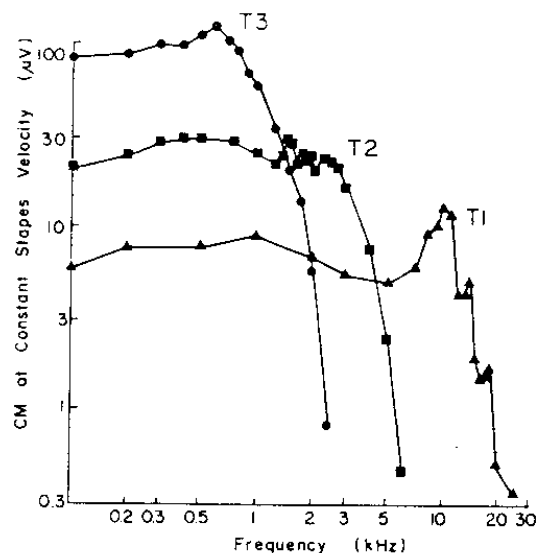


Σχήμα 3.10. Καμπύλες ισο-αντίδρασης του SP καταγεγραμμένες ενδοκυτταρικά. After Sellick and Russell [62] (fig, 6 - top, left - p. 124).

Αυτή η CM τάση εντοπίζεται εύκολα αν βάλουμε ένα ηλεκτρόδιο πάνω ή μέσα στην άμεσα γύρω περιοχή του κοχλία. Μέχρι ένα όριο μιμείται την κυματομορφή του ηχητικού ερεθίσματος, από κει άλλωστε προκύπτει το όνομα: ολόκληρος ο κοχλίας φαίνεται να λειτουργεί σαν ένα μικρόφωνο. Ένα σημαντικό ποσό προσπάθειας έχει ξοδευτεί στην μελέτη αυτής της τάσης, ιδιαίτερα από τον Hallowell Davis και του συνεργάτες του, και επίσης από τον Peter Dallos. Κριτικές εργασιών έχουν γραφτεί επίσης από τον Dallos [8] και τον Eldredge [15], μεταξύ άλλων.

Σε πιο λεπτομερή πειράματα συνηθίζεται να καταγράφουμε την τάση CM με διαφοροποιημένα ηλεκτρόδια, όπου το ένα ηλεκτρόδιο τοποθετείται στη scala tympani, το άλλο στη scala vestibuli ( ή scala media), και έτσι η τάση καταγράφεται σαν να ήταν η διαφορά των δύο τάσεων. Αυτή η ρύθμιση είναι ευνοϊκή μόνο για να καταγράφουμε τάσεις που παράγονται τοπικά. Συνήθως τα πειράματα γίνονται σε ινδικά χοιρίδια, διότι σ' αυτά τα ζώα ο κοχλίας εκτείνεται σχεδόν σε όλη την επιφάνεια σαν ένας ανεξάρτητος έλικας που βρίσκεται στην κοιλότητα του ενδιάμεσου αυτιού. Ένα ζευγάρι ηλεκτροδίων το οποίο εντοπίζεται στη βασική στροφή του κοχλίας, π.χ. κοντά στα παράθυρα, βρίσκει μια τάση η οποία όσον αφορά τις χαμηλές συχνότητες είναι ανεξάρτητη της συχνότητας (εννοείται ότι η ταχύτητα του αναβολέα είναι συνεχής). Είδαμε προηγουμένως ότι το πλάτος της δόνησης της basilar μεμβράνης έχει την ίδια ιδιότητα. Αυτό το γεγονός λοιπόν μας οδήγησε στην υπόθεση ότι η (τοπική) τάση CM είναι ανάλογη της μετατόπισης της basilar μεμβράνης [9,83].

Τα αποτελέσματα της μέτρησης στη CM που παρουσιάζονται στο σχήμα 3.11 απεικονίζουν αυτή την ιδιότητα. Στις χαμηλές συχνότητες η αντίδραση είναι ουσιαστικά συνεχής. Στις υψηλότερες συχνότητες η αντίδραση γίνεται άτακτη αλλά τελικά παρουσιάζεται να μειώνεται. Στη βασική στροφή (T1) η επιμικτική συχνότητα είναι υψηλή (πάνω από 10kHz), στη τρίτη (T3) από τις τέσσερις στροφές του πειραματικού κοχλίας είναι χαμηλή (κάτω του 1kHz). Αυτή η διαπίστωση συμφωνεί με τα όσα είναι γνωστά για τη μηχανική του πειραματικού κοχλίας. Εν όψει αυτής της υπόθεσης αυτή η αταξία στη μεταβατική περιοχή μπορεί να εξηγηθεί αν θεωρήσουμε ότι τα γειτονικά μέρη της basilar μεμβράνης με αρκετά διαφορετικά πλάτη, ή όταν δεν κινούνται, με αρκετά διαφορετικές φάσεις [cf. 37]. Τότε λοιπόν στη μεταβατική περιοχή η πραγματική αντίδραση εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από τις συνθήκες, δηλαδή την αποτελεσματική απόσταση από την οποία ένα ζευγάρι ηλεκτροδίων μπορεί να ηχογραφήσει και να είναι της τάξεως του 1mm.



Σχήμα 3.11. Πλάτος της κοχλιακής μικροφωνικής τάσης (CM) ως λειτουργία της συχνότητας. Κατάσταση εισαγωγής:συνεχής ταχύτητα αναβολέα. T1 ηχογράφηση από τη πρώτη (βασική) στροφή, T2 από τη δεύτερη και T3 από την τρίτη στροφή



του κοχλίου του πειραματόζωου. After P. Dallos, in : Basic mechanisms in hearing, ed. A.R. Moller (Academic Press, New York, 1973) (ΣΧΗΜΑ 2, σελίδα 341).

Σύμφωνα με τη θεωρία του Davis [11], η τάση CM παράγεται με τον ακόλουθο τρόπο. Η scala media έχει μια θετική τάση D.C. (κατά προσέγγιση +80 mV) σε σχέση με το όργανο του Corti. Το εσωτερικό ενός τριχοειδούς κυττάρου είναι αρνητικό (μετρημένο να είναι κατά προσέγγιση -40 mV) έτσι ώστε να εμφανίζεται μια σταθερή διαφορά τάσης κατά μήκος της ψηλότερης τομής του τριχοειδούς κυττάρου, δηλαδή η τομή που σχηματίζει μέρος του cuticular plate (cf. Fig. 3.4). Η διαφορά τάσης προκαλεί ένα σταθερό ρεύμα το οποίο ρέει μέσα από αυτό το μέρος. Όταν το τριχοειδές κύτταρο διεγείρεται, η αγωγιμότητα της μεμβράνης ποικίλει και το ρεύμα με τη σειρά του διαμορφώνεται. Σαν αποτέλεσμα οι τάσεις μέσα και έξω από το κύτταρο ποικίλουν. Είναι σαν να λέμε λοιπόν ότι δημιουργείται μια δίπολη πηγή τάσης κατά μήκος της μεμβράνης που φτάνει ως την κορυφή του τριχοειδούς κυττάρου. Η δύναμη αυτής της πηγής θα τείνει να ακολουθεί με τη σειρά της τη διέγερση του τριχοειδούς κυττάρου. Έτσι λοιπόν τίθενται περιορισμοί από τις αλλαγές της ανώτατης ταχύτητας της αγωγιμότητας, τη διαθεσιμότητα των ιόντων στις γύρω περιοχές και το σημαντικότερο, από τις συνεχείς φορτώσεις και εκφορτώσεις χωρητικότητας που σχηματίζεται από την εξωτερική μεμβράνη του τριχοειδούς κυττάρου.

Τα πρόσφατα ευρήματα των Sellick and Russell για τις ενδοκυτταρικές τάσεις μας παρέχουν με αρκετά ραφινάρισμα γι' αυτή τη θεωρία. Κατ' αρχήν, η διέγερση ενός εσωτερικού τριχοειδούς κυττάρου γίνεται με μια πολλή μεγαλύτερη διαχωριστικότητα συχνοτήτων απ' όσο φαίνεται πιθανή στη βάση της κοχλιακής μηχανικής. Δεύτερον, η αντίδραση είναι φανερά, αλλά όχι υπερβολικά, μη γραμμική. Το τρίτο σημαντικό εύρημα είναι ότι η ενδοκυτταρική SP είναι απροσδόκητα μεγάλη, συνήθως πολύ μεγαλύτερη από την ενδοκυτταρική MiP.

Μια σημαντική τάση απασχολεί τη φόρτωση και εκφόρτωση της μεμβράνης του τριχοειδούς κυττάρου. Στα πειράματά τους με ενδοκυτταρικά ηλεκτρόδια Sellick and Russell [61,62] πέτυχαν στο να μετρήσουν την ηλεκτρική αντίσταση της μεμβράνης των τριχοειδών τους κυττάρων. Βρήκαν ότι ήταν επικρατέστερα ευρύχωρη (όχι απρόσμενη) με συνεχές χρόνο 0.3-0.7 msec. Για ένα διεγερτικό χρόνο των 17kHz η περίοδος είναι πολύ μικρή για να γίνει μια πλήρη φόρτωση ή εκφόρτωση της χωρητικότητας της μεμβράνης. Πράγματι, η αναλογία των τάσεων MiP και SP παρουσιάζεται να μειώνεται όταν αυξάνεται η συχνότητα με ρυθμό ενός παράγοντα κατά προσέγγιση διπλάσιο για συχνότητες άνω των 200kHz. Σε υπερβολικά χαμηλές συχνότητες η τάση MiP είναι της τάξεως των 0.1 φορές SP. Μπορεί να ήταν μάλιστα της ίδιας τάξεως σημασίας αν μπορούσαμε να μετακινήσουμε την επίδραση της αντίστασης της μεμβράνης. Τέλος, οι μετρήσεις των Sellick and Russell επιβεβαίωσαν ένα σημαντικό στοιχείο στη θεωρία του Davis. Βρήκαν ότι κατά τη διάρκεια της διέγερσης η αντοχή της μεμβράνης μειώνεται, περίπου στο μισό της αρχικής αξίας της όταν πρόκειται για δυνατότερους ήχους.

Αν πράγματι η τάση πολλαπλών κυττάρων CM προκαλείται από την τάση MiP που παράγεται εσωτερικά στα τριχοειδή κύτταρα, συναντούμε αμέσως μια αντίφαση. Γιατί η τάση CM που καταγράφεται από ένα διαφορετικό ζευγάρι ηλεκτροδίων δεν αντανακλά τη (μέση) αντίδραση συντονισμού της ομάδας των τριχοειδών κυττάρων που βρίσκονται στη γύρω περιοχή; Δηλαδή, γιατί η τάση CM δεν συντονίζεται απότομα; Γενικά υπάρχουν δύο πιθανότητες. Πρώτον, μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι ο συντονισμός έχει εξαφανιστεί από την καταγραφή

επειδή οι τάσεις πολλών τριχοειδών κυττάρων, η κάθε μια με διαφορετική συχνότητα συντονισμού, αποκτούν κάποιο μέσο όρο. Δεύτερον, η τάση πολλαπλών κυττάρων CM μπορεί να παράχθηκε από τριχοειδή κύτταρα που έχουν τάσεις που διαφέρουν από εκείνες που καταγράφηκαν από τους Sellick and Russell [61]. Βασικά, αυτοί οι συγγραφείς ανέφεραν τάσεις μόνο από αναγνωρισμένα *εσωτερικά* τριχοειδή κύτταρα (IHC) ενώ απ' την άλλη πλευρά υπάρχουν άφθονα στοιχεία ότι η τάση πολλαπλών κυττάρων CM εξαρτάται από αντιδράσεις των *εξωτερικών* τριχοειδών κυττάρων (OHC) [9]. Αν η δεύτερη εξήγηση είναι σωστή, τότε μπορούμε να περιμένουμε τις τάσεις συντονισμού της OHC να είναι διαφορετικές από τις τάσεις IHC.

Αυτό δεν είναι απίθανο. Αυτή τη στιγμή δεν υπάρχουν ακριβή δεδομένα για την αντίδραση της συχνότητας της OHC. Έμμεσα δεδομένα όμως από διάφορα είδη νυχτερίδων προτείνουν ότι, ο συντονισμός της OHC μπορεί να είναι τουλάχιστον το ίδιο απότομος με αυτόν της IHC (βλέπε Wilson [78]). Πρέπει λοιπόν να περιμένουμε να συγκεντρωθούν περισσότερα δεδομένα προτού προσπαθήσουμε να διευθετήσουμε αυτό το θέμα.

Η ενδοκυτταρική τάση SP είναι εξ' ολοκλήρου θετική. Έξω από ένα τριχοειδές κύτταρο μπορούμε να βρούμε μόνο μια μικρή αρνητική SP, η οποία όμως είναι αναμενόμενη βάση της θεωρίας του Davis που αναφέραμε προηγουμένως. Επίσης όμως βρίσκουμε και *πολλαπλά κύτταρα θετικά και αρνητικά της τάσεως SP*, που βασίζονται στη τοποθεσία της καταγραφής αλλά και σε παραμέτρους όπως την συχνότητα και την ένταση του ερεθίσματος. Στην πραγματικότητα, η πατέντα του κοχλίου SP είναι τόσο πολύπλοκη [27,9] που δεν αποδέχεται κάποια ανάλυση. Αυτό, όπως γνωρίζουμε πλέον, οφείλεται αναμφισβήτητα στην πολύπλοκη φύση των τριχοειδών κυττάρων της SP, και ιδιαίτερα στη μη γραμμικότητά τους που εξαρτάται από τη συχνότητα.

Οι ιδιότητες των ενδοκυτταρικά καταγραμμένων τάσεων από τα τριχοειδή κύτταρα διαφωτίζουν την διαδικασία διέγερσης των νευρικών ινών που σχετίζεται μ' ένα τριχοειδές κύτταρο (σ' αυτή τη περίπτωση με μια IHC). Στη γραμμική έννοια η MiP μιμείται την αποτελεσματική διεγερμένη κυματομορφή. Η διαδικασία της τρέχουσας διαμόρφωσης σχετίζεται με τη διόρθωση έτσι ώστε μια μεταβολή d.c. της μεμβράνης της τάσης του κυττάρου συμβαίνει επίσης. Η μεταβολή d.c. είναι πάντα θετική (στα εσωτερικά ενός κυττάρου) και έτσι δεν αποτελεί μια πώλωση της κυτταρικής μεμβράνης. Στο κάτω μέρος του κυττάρου υπάρχουν κυστίδια που είναι γεμάτα με μια μη αναγνωρισμένη 'ουσία που παίζει το ρόλο του μεταδότη'. Όταν το κύτταρο παύει να πολώνεται αυτά τα κυστίδια μετακινούνται προς τον τοίχο και μπορούν να κρύψουν τα περιεχόμενά τους στο χώρο που βρίσκεται γύρω από τη βάση του τριχοειδούς κυττάρου. Σ' αυτό το σημείο εντοπίζονται οι αποφύσεις των νευρικών ινών και είναι σ' αυτό το σημείο επίσης που συμβαίνουν οι πρώτες σειρές των γεγονότων που οδηγούν στη διέγερση αυτών των ινών - και για τις οποίες θα μιλήσουμε στην επόμενη παράγραφο. Για τα κύτταρα στο βασικό μέρος του κοχλίου όπου οι συχνότητες συντονισμού είναι υψηλές, η μετακίνηση των κυστιδίων εξαρτάται σε μεγάλο βαθμό από την τάση SP, ενώ οι λεπτοί κυματισμοί στην κορυφή του, π.χ. η τάση MiP, ασκεί μετά βίας κάποια επιρροή. Αν υποθέσουμε ότι αυτή η ίδια διαδικασία θα παραμείνει ενεργή σε ολόκληρο το κοχλίο, θα συμπεράνουμε ότι τα πράγματα είναι διαφορετικά στα πιο κορυφώδη μέρη του κοχλίου. Εδώ, όπου οι συχνότητες συντονισμού είναι χαμηλότερες, το πιο αποτελεσματικό ερέθισμα θα προκαλέσει τάσεις στις οποίες η MiP έχει συγκρινόμενο πλάτος με την SP. Εδώ η μετακίνηση των κυστιδίων που είναι γεμάτα με μεταδότες μπορεί να ελέγχεται όχι μόνο από την SP, π.χ. από

το πλάτος του αποτελεσματικού ερεθίσματος, αλλά επίσης και από την MiP, π.χ. από την κυματομορφή. Συμπερασματικά περιμένουμε ένα μερικό συγχρονισμό μεταξύ του αποτελεσματικού ερεθίσματος σε ένα τριχοειδές κύτταρο και της κίνησης των κυστιδίων. Σε μια διαφορετική μορφή θα συναντήσουμε αυτό το είδος συγχρονισμού ξανά στις εκροές των νευρικών ινών, και το οποίο είναι το θέμα που θα ασχοληθούμε στην παρακάτω παράγραφο.

Η τρίτη σημαντική κοχλιακή τάση είναι η *ακουστική - νευρική δραστική τάση (AP)*. Αυτή η τάση αντανακλά τη συνολική δραστηριότητα όλων των ακουστικών νευρικών ινών που διεγείρονται από ένα ακουστικό ερέθισμα. Τα τελευταία χρόνια η AP έχει αποκτήσει ξανά το ενδιαφέρον της για 'αντικειμενική ακουστικομετρία'. Με αυτό τον όρο εννοείται μια μέθοδος με την οποία εξακριβώνουμε την ακεραιότητα της περιφερειακής ακουστικής συσκευής χωρίς να απαιτείται η ενεργή συμμετοχή του πειραματικού υποκειμένου. Η βασική εφαρμογή της αντικειμενικής ακουστικομετρίας γίνεται στην εξέταση των νεαρών παιδιών, συμπεριλαμβανομένων των νεογνών, για τα οποία υποψιαζόμαστε ότι είναι κουφά ή ότι έχουν δυσκολίες στην ακοή. Μια άλλη εφαρμογή είναι στην απόκρυψη των 'ψευδο-άρρωστων', δηλαδή ατόμων τα οποία ζητούν οικονομική αποζημίωση για μια ψευδή ακουστική αναπηρία. Διάφορες ιδιότητες της τάσης AP περιγράφονται στην παράγραφο 3.5. αλλά πριν απ' αυτό θα περιγράψουμε τις ιδιότητες των μεμονωμένων ινών του ακουστικού νεύρου.

#### 3.4. Νευρωνικές περιπτώσεις.

Κοντά στη βάση του κάθε τριχοειδούς κυττάρου βρίσκουμε τις προελεύσεις των ακουστικών νευρικών ινών. Σ' αυτό το μέρος γίνεται η πραγματική μετατροπή: το ταλαντούμενο ερέθισμα κωδικοποιείται σε μια σειρά τυπικών περιπτώσεων νευρονίων. Ας λάβουμε υπ' όψη πρώτα απ' όλα τον τρόπο με τον οποίο λειτουργεί ένα γενικό είδος νευρώνα (κάθε νευρική ίνα σχηματίζει μέρος ενός νευρονίου). Ένας νευρώνας έχει μία μεμβράνη η οποία έχει αρκετές ασυνήθιστες ιδιότητες. Συνήθως η τάση στο εσωτερικό της μεμβράνης είναι κατά προσέγγιση 100 mV αρνητική σε σχέση με το εξωτερικό της μεμβράνης. Αυτή η τάση διατηρείται από τη διαδικασία μεταφοράς ενός ενεργού ιόντος το οποίο μεταφέρεται έξω από το κύτταρο. Όταν διεγείρεται η μεμβράνη, η διαπερατότητά της για ορισμένα ιόντα αλλάζει απότομα. Η τάση στο εσωτερικό της μεμβράνης γίνεται αμέσως λιγότερο αρνητική και μπορεί να γίνει ακόμα και θετική για λίγο διάστημα. Για ένα χιλιοστό του δευτερολέπτου περίπου, αρχίζει η αναπαραγωγή και οι συνθήκες επιστρέφουν στα φυσιολογικά τους επίπεδα, αποκαθίσταται η ισορροπία του ιόντος και το εσωτερικό της μεμβράνης επιστρέφει στη μόνιμη τάση του των 100 mV. Στο μεταξύ όμως ενοχλείται η ισορροπία στη γύρω έκταση της μεμβράνης και μ' αυτό τον τρόπο η εκροή φαίνεται να ταξιδεύει σ' όλο το μήκος της μεμβράνης καθώς επίσης και στις διακλαδώσεις της. Η συνοχή των περιπτώσεων είναι η ίδια κάθε φορά που η κυτταρική μεμβράνη προκαλείται από το διεγερτικό ερέθισμα. Ένα ηλεκτρόδιο που τοποθετείται στη γύρω περιοχή μπορεί να εντοπίσει μια παλμική τάση κάθε φορά που γίνεται μια τέτοια διέγερση. Αυτή η παλμική τάση ονομάζεται *δυναμικό δράσης*. Όλες οι νευρωνικές περιπτώσεις είναι πανομοιότυπες έτσι ώστε με το ηλεκτρόδιο να καταγράφεται μια σειρά πανομοιότυπων ενεργών τάσεων. Η κωδικοποίηση του ερεθίσματος λοιπόν

βρίσκεται ολοκληρωτικά στη συνοχή των νευρωνικών περιπτώσεων και σε τίποτε άλλο.

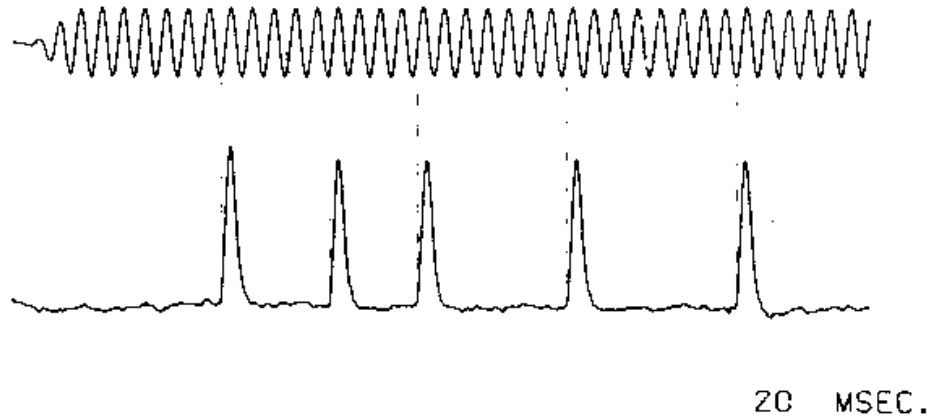
Η διέγερση ενός τριχοειδούς κυττάρου στον κοχλία έχει ως αποτέλεσμα τη μη δημιουργία πόλωσης μέσα σ' αυτό το κύτταρο και έτσι τα κυστίδια που περιέχουν μεταδοτική ουσία εκτοξεύονται. Αυτή η ουσία φτάνει στη νευρική ίνα αφού έχει πρώτα περάσει μια πολλή στενή ρωγμή, τη ρωγμή σύναψης. Το μεγαλύτερο μέρος της μη πόλωσης παρέχεται από τη τάση SP, αλλά μια ακόμα συνεισφορά προέρχεται από τη τάση MiP, όπως άλλωστε είδαμε και στην προηγούμενη παράγραφο. Αυτές οι δύο τάσεις μαζί σχηματίζουν την *δεικτική τάση*.

Η άφιξη του μεταδότη προκαλεί την μη πόλωση της νευρικής ίνας που γειτονεύει με το τριχοειδές κύτταρο, και που ονομάζεται *παράγωγη τάση*. Αυτή η μη πόλωση διεξάγεται (με κάποια συγκεκριμένη απώλεια) κατά μήκος της ίνας μέχρις ότου φτάσουμε στο σημείο όπου είναι δυνατή η διέγερση της μεμβράνης. Όταν η μη πόλωση είναι αρκετά μεγάλη, η μεμβράνη ξαφνικά αλλάζει τη διαπερατότητά της και η συνοχή των περιπτώσεων που περιγράφονται παραπάνω αρχίζει να αναπτύσσεται.

Όταν ένα μικροηλεκτρόδιο, που έχει κορυφή λιγότερη από 1μm σε διάμετρο, σπρώχνεται μέσα στο ακουστικό νεύρο, ίσως να πλησιάσει αρκετά μία από τις νευρικές ίνες για να εντοπίσει τις ενεργές τάσεις της. Το σχήμα 3.12 δείχνει μια τυπική καταγραφή. Το άνω σημάδι δείχνει το ακουστικό ερέθισμα, που σ' αυτή την περίπτωση είναι ένα τονικό ξέσπασμα, ενώ το κάτω σημάδι δείχνει την τάση που καταγράφεται από ένα μικροηλεκτρόδιο που είναι τοποθετημένο στο ακουστικό νεύρο μιας αναισθητοποιημένης γάτας. Οι ενεργές τάσεις αναγνωρίζονται εύκολα ως οξύς παλμοί. Το πρώτο πράγμα που εντοπίζουμε είναι ότι συμβαίνουν με ακανόνιστη εναλλαγή. Αν το κοιτάξουμε πιο προσεκτικά όμως, η στιγμή στην οποία συμβαίνει η ενεργή τάση φαίνεται να έχει σχέση με τη φάση του ερεθίσματος. Η κάθε ενεργή τάση δεν συμβαίνει ακριβώς στην ίδια φάση του ερεθίσματος. Η σχέση αυτή λοιπόν θα πρέπει να ερμηνευτεί με τη στατιστική έννοιά της: οι ενεργές τάσεις συμβαίνουν *προνομιικά* σε κάποια συγκεκριμένη φάση του ερεθίσματος. Αυτός ο μερικός συγχρονισμός μπορεί να γίνει για ερεθίσματα που φτάνουν τα 5 έως 6kHz.

Μια νευρική ίνα του ακουστικού νεύρου δεν ανταποκρίνεται σε κάθε συχνότητα ή κάθε ένταση. Αντίθετα, οι αντιδράσεις φαίνεται να είναι σε μεγάλο βαθμό επιλεκτικές όσο αφορά τη συχνότητα. Για την κάθε ίνα μπορεί να βρεθεί μια συχνότητα στην οποία η ίνα έχει την μέγιστη αντίδραση, π.χ. στην οποία αντιδρά το χαμηλότερο ερέθισμα έντασης. Αυτή η συχνότητα είναι γνωστή ως *χαρακτηριστική συχνότητα* (CF). Οι ίνες που έχουν διαφορετική CF πιστεύεται ότι προέρχονται από διαφορετικές τοποθεσίες του κοχλία. Όταν η ένταση αυξάνεται πάνω από την ελάχιστη τιμή, βρίσκεται ένα αυξανόμενο πεδίο συχνοτήτων στο οποίο η ίνα αντιδρά με τα τονικά ξεσπάσματα. Η διαχωριστική γραμμή μεταξύ αντίδρασης και μη αντίδρασης μπορεί να σκιαγραφηθεί στην επιφάνεια συχνότητας-έντασης, και ονομάζεται *καμπύλη συντονισμού* (TC) ή *καμπύλη συχνότητας κατωφλιού* (FTC).

75120330



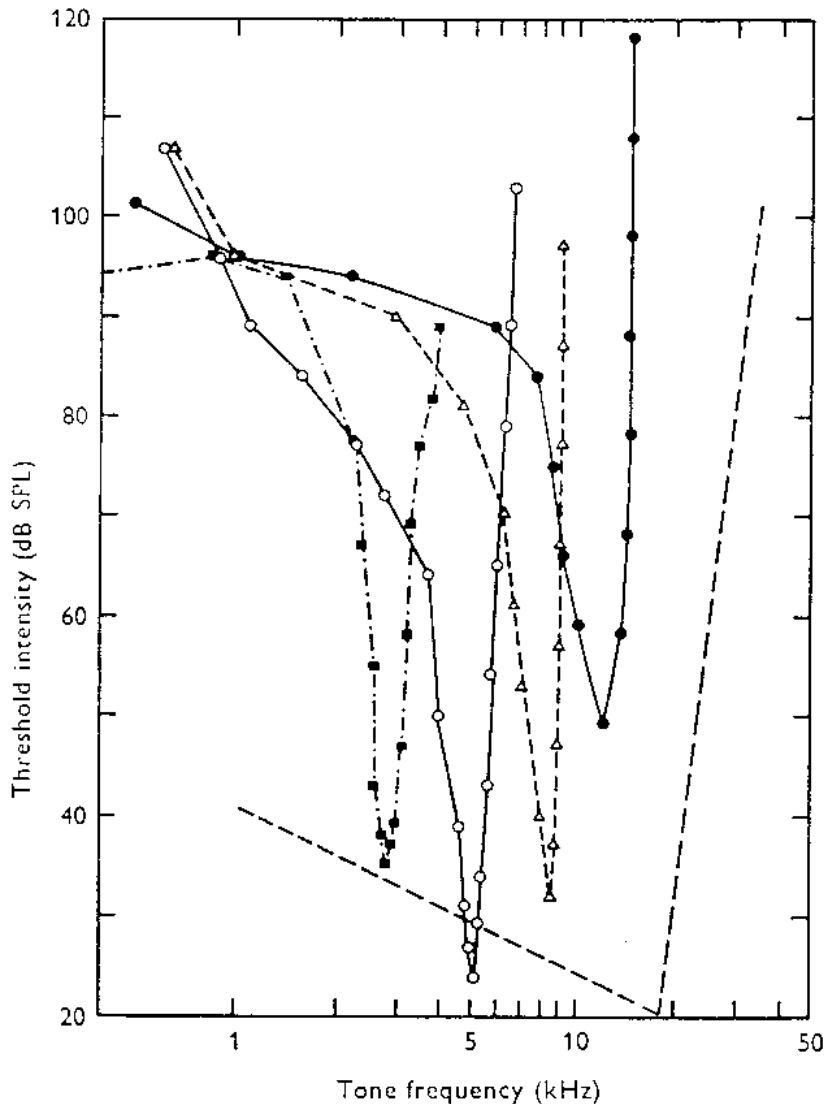
Σχήμα 3.12. Το παραπάνω σχήμα δείχνει τονικό ξέσπασμα (πάνω σχήμα) των 2000Hz και τάση που καταγράφονται από μια ακουστική νευρική ίνα (κάτω σχήμα). Παρατηρήστε τον κατά προσέγγιση συγχρονισμό των ενεργών τάσεων, βλέπε τις διακεκομμένες γραμμές.

Πολλές βασικές ακουστικές νευρικές ίνες είναι αυθόρμητα ενεργές, π.χ, παράγουν μια ακανόνιστη σειρά ενεργών τάσεων χωρίς να υπάρχει όμως εξωτερικό ερέθισμα. Ένα κριτήριο για 'το κατώφλι αντίδρασης' είναι η ένταση του ερεθίσματος που παράγει μια αύξηση του 20% της μέσης αναλογίας των ενεργών τάσεων. Τότε η καμπύλη συντονισμού περιγράφει αυτή τη γραμμή του κατωφλιού.

Για περισσότερες πληροφορίες βλέπε Kiang et al.[34-b].

Το σχήμα 3.13 δείχνει ένα παράδειγμα τέτοιου είδους καμπύλων συντονισμού. Σ' αυτή την περίπτωση οι χαρακτηριστικές συχνότητες των ινών ήταν 2.7, 5.1, 8.5 και 14kHz. Το πειραματόζωο ήταν ένα ινδικό χοιρίδιο. Αυτά τα ευρήματα καλύπτουν ένα σχετικά μικρό πεδίο των χαρακτηριστικών συχνοτήτων. Παρ' όλα αυτά, η μορφή των καμπύλων συντονισμού παρουσιάζεται να ποικίλει από ίνα σε ίνα. Γενικά, η μορφή μοιάζει με τις ισο-αντιδραστικές γραμμές από τις ενδοκυτταρικές τάσεις MiP και SP (σχήματα 3.8 και 3.10). το σχήμα 3.14 δείχνει καμπύλες συντονισμού για το ινδικό χοιρίδιο και για ένα μεγάλο πεδίο CF τιμών. Το σχετικό εύρος ζώνης των καμπύλων συντονισμού φαίνεται να έχει μια γενική τάση να μειώνεται όταν αυξάνεται το CF.

Δείχνουμε άλλη μια φορά τη διαφορά μεταξύ της απόλυτης επιλεκτικότητας του είδους συχνότητας στις καμπύλες συντονισμού των σχημάτων 3.13 και 3.14 και της κοχλιακής μηχανικής όπως παρουσιάζεται στο σχήμα 3.7 και συζητείται στο σχετικό κείμενο. Στην πραγματικότητα, οι διακεκομμένες γραμμές του σχήματος 3.13 δείχνουν πως θα φαινόνταν η καμπύλη συντονισμού στη βάση της κοχλιακής μηχανικής.



Σχήμα 3.13. Καμπύλες συντονισμού - ή Καμπύλες Συχνότητας Κατωφλιού - από τέσσερις κοχλιακές νευρικές ίνες του ινδικού χοιριδίου. Κατακόρυφος άξονας: επίπεδο ηχητικής πίεσης που μετρήθηκε στην τυμπανική μεμβράνη. Διακεκομμένη γραμμή: καμπύλη αντίδρασης της basilar μεμβράνης, βλέπε παράγραφος 5. After E.F. Evans, J. Physiol. 206 (1970) 14P-15P(σχήμα 1).

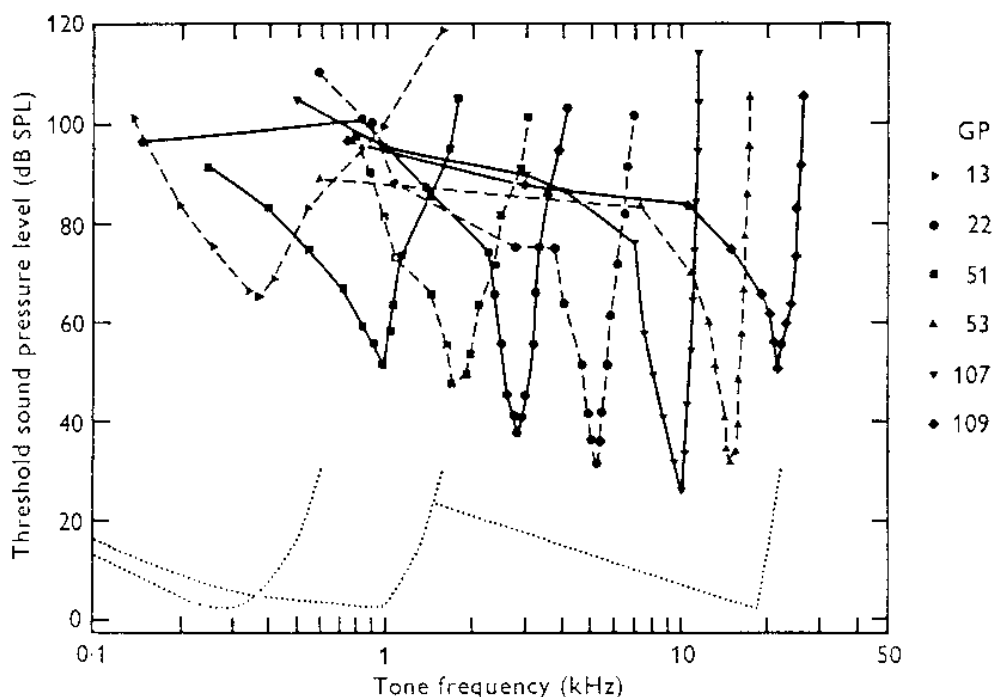
Η μηχανική 'καμπύλη συντονισμού' είναι κατά βάση του είδους χαμηλού περάσματος, ενώ οι νευρωνικές καμπύλες συντονισμού δείχνουν ένα ξεχωριστό χαρακτήρα διέλευσης ζώνης. Θα πρέπει επίσης να παρατηρηθεί ότι υπάρχει μια διαφορά στη πλευρά της κλίσης που έχει υψηλή συχνότητα. Η κλίση της μηχανικής καμπύλης είναι της τάξεως των 100dB ανά οκτάβα, και είναι μια ήδη εντυπωσιακή τιμή. Οι κλίσεις των νευρωνικών καμπύλων συντονισμού (στη

πλευρά των υψηλών συχνοτήτων) είναι ακόμα πιο απότομες, και μάλιστα έχουν μετρηθεί και τιμές των άνω 1000 dB/ οκτάβα.

Όταν αυξάνεται η ένταση του ερεθίσματος στο κατώφλι τιμών, ο μέσος ρυθμός της εκτόξευσης μιας νευρικής ίνας αυξάνεται (π.χ. ο μέσος αριθμός ενεργών τάσεων ανά δευτερόλεπτο). Αυτό ισχύει όμως, για ένα περιορισμένο πεδίο εντάσεων. Για εντάσεις άνω των 40 dB πάνω από το κατώφλι μιας ίνας, ο αριθμός εκτόξευσης δεν αυξάνεται πλέον, η ίνα δεν διατηρεί ένα μεγαλύτερο αριθμό ενεργών τάσεων ανά δευτερόλεπτο έτσι ώστε να μπορούν να παραχθούν. Μιλάμε λοιπόν για 'κορεσμό' όπως και στην περίπτωση των ενδοκυτταρικών τάσεων SP και MiP (παράγραφος 3.2). Η μέγιστη αναλογία είναι κατά προσέγγιση 250 παλμοί ανά δευτερόλεπτο. Αυτή είναι μόνο μία από τις πολλές μη γραμμικότητες που έχουν αποδειχτεί στις ιδιότητες αντίδρασης των ακουστικών νευρικών ινών.

Μια άλλη ιδιότητα των νευρωνικών καμπύλων συντονισμού είναι ότι τα χαμηλότερα σημεία τους βρίσκονται κοντά στο κατώφλι ακουστικότητας. (Απ' αυτή την άποψη οι καμπύλες που παρουσιάζονται στα σχήματα 3.13 και 3.14 δεν είναι αντιπροσωπευτικές.) Το κατώφλι στην τάση CF είναι συνήθως μέχρι 20 dB πάνω από το κατώφλι ακουστικότητας που έχει την ίδια συχνότητα [cf.34]. Αυτό, συνδυασμένο με το μικρό δυναμικό πεδίο πάνω στο οποίο αντιδρά μια ίνα, π.χ. το πεδίο μεταξύ κατωφλιού και κορεσμού, μας δημιουργεί κάποια προβλήματα όσον αφορά το πως θα πρέπει να αντιληφθούμε την καταγραφή των δυνατών ήχων. Σαφώς λοιπόν, ο ρυθμός εκτόξευσης δεν μπορεί να αποτελεί την μοναδική υπόδειξη για τους δυνατούς ήχους.

Υπάρχει ένα είδος αντίδρασης το οποίο έχει άμεση σχέση με τα όσα πρόκειται να συζητήσουμε στις επόμενες παραγράφους. Πρόκειται για την αντίδραση στους σύντομους ακουστικούς θορύβους. Αυτό το είδος αντίδρασης κοινώς παρουσιάζεται με την μορφή ενός *ιστογράμματος μεταξύ του χρόνου που ακολουθεί μετά από κάποιο ερέθισμα (PST)* στο οποίο η πιθανότητα εκτόξευσης μιας νευρικής ίνας 'συνωμοτεί' κατά του χρόνου που μεσολαβεί μετά την παρουσίαση του σύντομου θορύβου. Η πιθανότητα μετράται με την μορφή μιας σχετικής συχνότητας, ότι δηλαδή η ενεργή τάση εντοπίζεται σε ένα συγκεκριμένο χρονικό διάστημα μετά τον σύντομο θόρυβο. Λαμβάνοντας υπ' όψη την έμφυτη στοχαστική φύση των ενεργών τάσεων, όλα τα **PST** ιστογράμματα δείχνουν στοιχεία στατιστικών διακυμάνσεων.



Σχήμα 3.14 Καμπύλες συντονισμού - ή Καμπύλες Συχνότητας Κατωφλιού - από οκτώ κοχλιακές νευρικές ίνες σε πειραματόζωα. Καμπύλες με τελίτσες: τυπικές καμπύλες αντίδρασης basilar μεμβράνης, βλέπε παράγραφο 5. After E.F. Evans, J. Physiol. 226 (1972) 263 -286 (fig. 4).

Τυπικά **PST** ιστογράμματα για τις νευρικές ίνες στη γάτα παρουσιάζονται στο σχήμα 3.15 a, b και c. Το σχήμα 3.15 a δείχνει μια ίνα που έχει τάση CF 0.54 kHz. Έχει φανεί ότι χρειάζεται κάποιος χρόνος πριν συμβούν οι πρώτες ενεργές τάσεις. Εξ' αιτίας της χαμηλής της CF τάσης η προέλευση αυτής της νευρικής ίνας βρίσκεται στο ακραίο κορυφώδες μέρος του κοχλία. Με απλοποιημένους όρους μπορούμε να πούμε ότι ο ακουστικός παλμός πρέπει να ταξιδέψει σχεδόν κατά μήκος όλης της basilar μεμβράνης για να φτάσει εκείνο το μέρος και έτσι μπορούμε να εξηγήσουμε την καθυστέρηση. Το σχήμα 3.15b δείχνει το PST ιστογράμμα που έχει μια ίνα με τάση CF=2.1kHz. Η αρχική καθυστέρηση είναι μικρότερη και περισσότερες κορυφές είναι ορατές. Η διαφορά χρόνου μεταξύ των διαδοχικών κορυφών αντιστοιχεί με την αμοιβαία της CF. Τέλος, το σχήμα 3.15b παρουσιάζει το αποτέλεσμα για μία ίνα με υψηλή τάση CF, δηλαδή, 5.16 kHz. Εδώ δεν είναι πλέον ορατοί οι μεμονωμένοι κύκλοι των προτεινόμενων χρονικών στιγμών.

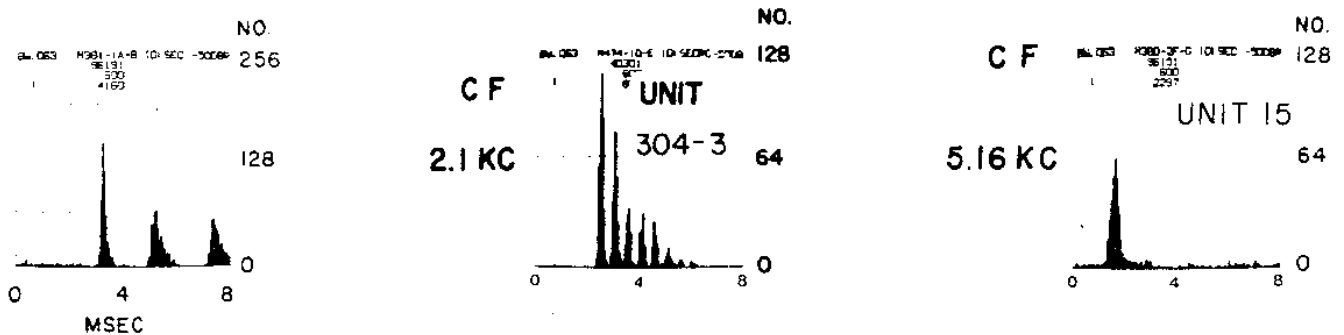
Ένας σύντομος θόρυβος είναι πιθανόν να θέσει το κάθε τμήμα του κοχλία σε ταλάντευση, που δεν είναι άλλη από την περίοδο ταλάντωσης που αντιστοιχεί στην συχνότητα συντονισμού εκείνου του τμήματος. Είναι δικαιολογημένο να υποθέσουμε ότι οι συχνότητες συντονισμού διανέμονται ισόποσα στον κοχλία και ότι η τάση CF μιας νευρικής ίνας αντιπροσωπεύει πραγματικά την σχετική συχνότητα συντονισμού. Γι' αυτό το λόγο μετά από ένα σύντομο θόρυβο ένα συγκεκριμένο ποσό "κουδονίσματος" θα λάβει χώρα στη διέγερση του κάθε τριχοειδούς κυττάρου και μπορούμε να ερμηνεύσουμε τα PST ιστογράμματα ως πρόχειρους δείκτες της (διορθωμένης) αντιδραστικής ώθησης. Ο μεγάλος αριθμός κύκλων στο PST ιστογράμμα του σχήματος 3.15b πιστοποιεί το γεγονός ότι το μηχανο-φυσιολογικό σύστημα λειτουργεί μόνο με ένα μικρό ποσό αποθάρρυνσης. Αυτή την ιδιότητα θα πρέπει να την θυμόμαστε καλά όταν συζητάμε για τα λεπτομερειακά μοντέλα της κοχλιακής μηχανικής.

### 3.5. Η ακουστική - νευρική ενεργή τάση (AP)

Ένα μεμονωμένο ηλεκτρόδιο τοποθετημένο στην άμεση περιοχή του κοχλία, μπορεί να καταγράψει μία τάση η οποία αντανακλά την αθροιστική δραστηριότητα όλων των ακουστικών - νευρικών ινών οι οποίες δραστηριοποιούνται από ένα ιδιαίτερο ακουστικό ερέθισμα. Στα πειράματα με ζώα αυτή η τάση, η ακουστική-νευρική τάση (AP), μπορεί να φτάσει μία ανώτατη τιμή περίπου 1 mV. Στις καταγραφές από ανθρώπους οι τάσεις είναι σπάνια μεγαλύτερες από 10  $\mu$  V. Η καταγραφή των κοχλιακών τάσεων AP και SP, είναι γνωστή στον άνθρωπο ως "ηλεκτρο-κοχλιογραφία", για μια επανάληψη της τεχνικής και των αποτελεσμάτων της απευθυνθείτε στη συλλογή εργασιών από τον Eggermont et al. [14]. Η μέτρηση αυτών των τάσεων (καθώς επίσης η μέτρηση των τάσεων που παράγονται από το νευρωνικό ακουστικό δρόμο) αποτελεί μια μορφή *αντικειμενικής ακουστικομετρίας* η οποία έχει αποδειχτεί πάρα πολύ χρήσιμη όσον αφορά το κλινικό περιβάλλον.



## UNIT 296-19 PST HISTOGRAM

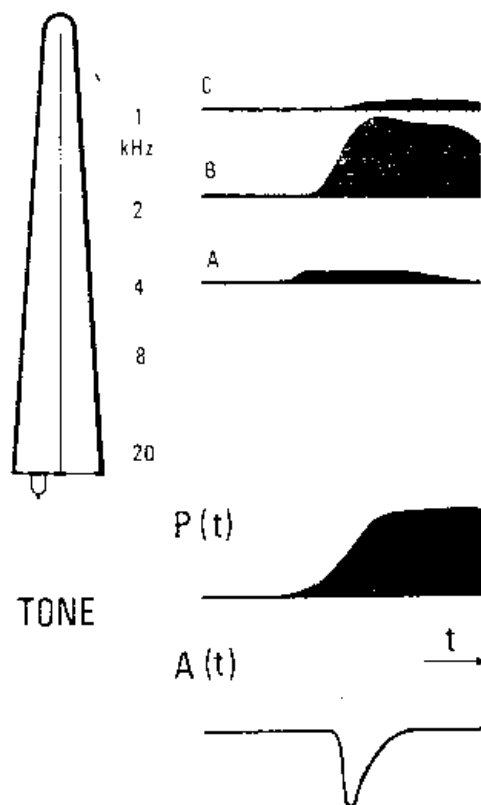


Σχήμα 3.15. PST ιστογράμματα για τρεις ακουστικές νευρικές ίνες σε γάτες. (a) ίνα με τάση CF των 0.56 kHz. (b) CF=2.1kHz. (c) CF=5.16kHz. After Kiang et al. [34-b]. Ανατυπωμένο από : πατέντες εκροής μεμονωμένων ινών στο ακουστικό νεύρο της γάτας, N.Y.-S. Kiang, T. Watanabe, E. C. Thomas and L. F. Clark, by permission of The M. I. T. Press, Cambridge, Massachusetts. Copyright 1965 by The Massachusetts Institute of Technology (p.21, fig. 4.1/ p.22, fig. 4. 2/ p.28, fig. 4.7 αντίστοιχα).

Η κάθε εκροή μιας μεμονωμένης ακουστικής νευρικής ίνας παράγει μια πολύ μικρή συνεισφορά στην AP που έχει μια δυφασική ή τριφασική κυματομορφή, που εξαρτάται από την τοποθεσία του ηλεκτροδίου που καταγράφει σε σχέση με το νεύρο. Μια συνεχής σειρά εκροών ενός μεγάλου αριθμού ινών δεν προκαλεί μια αναγνωρίσιμη τάση στο ηλεκτρόδιο που κάνει τις καταγραφές. Μόνο μια ξαφνική *ολοκληρωτική αλλαγή της δραστηριότητας* ενός συνόλου ινών προκαλεί μια τάση AP και μια τέτοια αλλαγή μπορεί να γίνει από ένα παροδικό ήχο. Γι' αυτό το λόγο έχουμε λοιπόν τη χρήση σύντομων θορύβων καθώς και σύντομων τονικών ξεσπασμάτων στην ηλεκτρο- κοχλιογραφία. Πρώτα απ' όλα ας λάβουμε υπ' όψη τη περίπτωση όπου ο κοχλίας διεγείρεται από ένα *αδύναμο τονικό ξέσπασμα* μιας όχι και τόσο υψηλής συχνότητας, της τάξεως των 2kHz, για παράδειγμα. Το σχήμα 3. 16 απεικονίζει αυτή την κατάσταση με μια συμβολική μορφή (βλέπε τη λεζάντα της εικόνας). Πολύ λίγες ακουστικές ίνες δραστηριοποιούνται και ιδιαίτερα εκείνες των οποίων η τάση CF είναι κοντά στη συχνότητα του διεγερτικού τόνου. Η προερχόμενη AP θα έχει *μικρό πλάτος* βέβαια, αλλά η *αμέσως επόμενη* στα μέσα χαρακτηριστικά ωρίμανσης της ομάδας των νευρικών ινών που δραστηριοποιούνται. Και είδαμε πρωτίτερα ότι αυτή η 'ωρίμανση' είναι μεγαλύτερη, όταν η χαρακτηριστική συχνότητα είναι όσο το δυνατόν πιο χαμηλή. Τα ερεθίσματα που έχουν χαμηλή συχνότητα πρέπει να μεταδοθούν σε μεγαλύτερο κοχλιακό μήκος πριν συναντήσουν νευρικές ίνες που να έχουν αντίστοιχες τάσεις CF. Στην παράγραφο 6 θα συναντήσουμε ποσοτικές εκφράσεις για τον *κοχλιακό χρόνο περάσματος*.

Όταν παρουσιάζεται το ίδιο ερέθισμα με μεγαλύτερη ένταση όμως, το πλάτος της AP που προκύπτει βλέπουμε ότι αυξάνεται. Όσον αφορά τη μέτρηση της αντίδρασης, η κατάσταση αλλάζει σημαντικά. Οι νευρικές ίνες που έχουν την τάση CF κοντά στη συχνότητα του ερεθίσματος θα φτάσουν σύντομα στο σημείο

κορεσμού, π.χ. ο αριθμός εκροών που παράγονται δεν αυξάνεται πλέον ακόμα κι αν αυξάνεται η ένταση του ερεθίσματος. Έτσι λοιπόν, οι συνεισφορές αυτών των ινών στην AP γίνονται σχετικά λιγότερο σημαντικές. Με τις ομάδες των νευρικών ινών που έχουν αυξανόμενη ένταση ερεθίσματος στις γειτονικές περιοχές θα παραχθεί μια αυξανόμενα μεγάλη συνεισφορά (εφόσον βέβαια αυτές οι ίνες δεν φτάσουν στο σημείο κορεσμού). Απ' αυτή την άποψη ειδικά οι ίνες που έχουν μεγαλύτερες τάσεις CF είναι σημαντικές διότι υπάρχει κάθε λόγος να υποθέσουμε ότι οι συνεισφορές τους στην AP είναι μεγαλύτερες. Αυτές οι ίνες εκτοξεύουν νωρίτερα γιατί εντοπίζονται πιο κοντά στα παράθυρα του κοχλίου και σαν αποτέλεσμα η AP αποκτά μια μικρότερη ωρίμανση. Γι' αυτό το λόγο, όταν έχουμε αυξανόμενη ένταση ερεθίσματος παρατηρούμε το πλάτος της AP να μεγαλώνει και την ωρίμανση να μειώνεται. Αυτό γίνεται με μία χαρακτηριστική πατέντα η οποία εξαρτάται από τη συχνότητα: για τις συχνότητες χαμηλών ερεθισμάτων οι αποκλίσεις ωρίμανσης είναι μεγαλύτερες.



Σχήμα 3.16. Γένεση της ακουστικής - νευρικής ενεργής τάσης - συμβολική. Διέγερση με ένα αδύναμο τόνο. Οι χαρακτηριστικές συχνότητες των διαφόρων ομάδων των ακουστικών νευρικών ινών σημειώνονται κατά μήκος του κοχλίου (not to scale). Τρεις ομάδες ινών, A, B και C, αντιδρούν διαφορετικά στο τόνο. Η μαύρη περιοχή δείχνει την πορεία πιθανότητας της εκτόξευσης σαν λειτουργία του χρόνου (συνολικός χρόνος scale 5 msec). Η λειτουργία  $P(t)$  απεικονίζει το σύνολο των πιθανοτήτων εκτόξευσης όλων των νευρικών ινών. Μόνο το κομμάτι εκείνο αυτής της λειτουργίας που αλλάζει γρήγορα παράγει μια ευδιάκριτη ακουστική - νευρική ενεργή τάση. Η (θεωρητική) κυματομορφή της τελευταίας σχεδιάζεται ως λειτουργία  $A(t)$ .

Ένα είδος της εφαρμογής της AP καταγραφής στην αντικειμενική ακουσικομετρία είναι σαφές: για την κάθε συχνότητα ερεθίσματος μπορεί να μετρηθεί *το κατώφλι της αντίδρασης*. Μ' αυτό το τρόπο το φυσιολογικό κατώφλι ακουστικότητας μπορεί να προσδιοριστεί. Αυτή η τεχνική έχει αποδειχτεί ότι είναι αρκετά ακριβής για κλινικές ανάγκες. Σαν ένα επιπλέον ραφινάρισμα είναι δυνατόν να μετρήσουμε *τις καμπύλες απόκρυψης*: ένας συνεχής τόνος παρουσιάζεται σαν αποκρυπτής και το κατώφλι της AP μελετάται στην περιοχή συχνότητας που βρίσκεται γύρω του. Συγκρίνετε την αντίστοιχη ψυχοφυσική τεχνική που περιγράφεται στην παράγραφο 2. Μ' αυτό το τρόπο η επιλεκτικότητα της κοχλιακής συχνότητας μπορεί να μελετηθεί με ένα πιο άμεσο τρόπο. Κάτω από ιδιαίτερες συνθήκες είναι δυνατόν να μετρήσουμε τις καμπύλες απόκρυψης που αντανakλούν *οι καμπύλες συντονισμού* των ομάδων των ακουστικών νευρικών ινών [67,10,13]. Μια άλλη χαρακτηριστική σχέση που μπορεί να παρατηρηθεί σε κλινικό περιβάλλον είναι η σχέση που υπάρχει μεταξύ του πλάτους του ερεθίσματος και της ωρίμανσης της AP. Όπως είδαμε παραπάνω, οι μεταβολές ωρίμανσης αντανakλούν άμεσα τις διαφορές στο χρόνο κίνησης στον κοχλία και της επιλεκτικότητας της συχνότητας των ακουστικών νευρώνων.