Теории слуха. Резонансная теория Гельмгольца. В XIX веке, когда господствующим в медицине было морфологическое направление, в качестве основного критерия, определяющего звуковосприятие, бралась определенная деталь строения слухового органа. Как уже упоминалось, основная мембрана, на которой расположен спиральный орган, при осмотре ее с помощью увеличительной оптики имеет поперечную исчерченность, как бы состоит из «струн» разной длины. Исходя из этого факта, Гельмгольц в 1863 г. создал так называемую резонансную теорию слуха. Согласно этой теории, в улитке возникают явления механического резонанса в отношении звуковых колебаний различных частот. По аналогии со струнными инструментами звуки высокой частоты приводят в колебательное движение участок основной мембраны с короткими волокнами у основания улитки, а звуки низкой частоты — в колебательное движение участок мембраны с длинными волокнами у верхушки улитки (рис. 56). При подаче и восприятии сложных звуков одновременно начинает колебаться несколько участков мембраны. Чувствительные клетки спирального органа воспринимают эти колебания и передают по нерву слуховым центрам. На основании изучения теории Гельмгольца можно сделать три вывода: 1) улитка является тем звеном слухового анализатора, где возникает первичный анализ звуков; 2) каждому простому звуку присущ определенный участок на основной мембране; 3) низкие звуки приводят в колебательное движение участки основной мембраны, расположенные у верхушки улитки, а высокие — у ее основания.

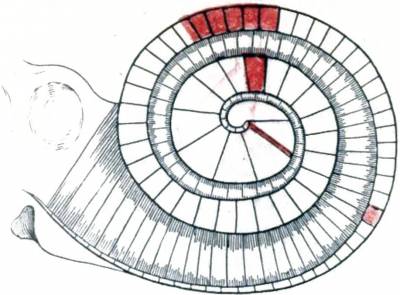


Рис. 56. Схема резонансной теории слуха Гельмгольца.

Таким образом, теория Гельмгольца впервые позволила объяснить основные свойства уха, т. е. определение высоты, силы и тембра. В свое время эта теория нашла много сторонников и до сих пор считается классической. Действительно, вывод Гельмгольца о том, что в улитке происходит первичный пространственный анализ звуков, полностью соответствует теории И. П. Павлова о способности к первичному анализу как концевых приборов афферентных нервов, так и в особенности сложных рецепторных аппаратов. Вывод о пространственном размещении рецепции разных тонов в улитке нашел подтверждение в работах Л. А. Андреева. Согласно его данным, при разрушении верхушки улитки у собак наблюдается выпадение условных рефлексов на низкие звуки, при разрушении ее основного завитка — на высокие звуки.

Резонансная теория Гельмгольца получила подтверждение и в клинике. Гистологическое исследование улиток умерших людей, страдавших островковыми выпадениями слуха, позволило обнаружить изменения кортиева органа в участках, соответствующих утраченной части слуха. Вместе с тем современные знания не подтверждают возможность резонирования отдельных «струн» основной мембраны; следовательно, необходимы более точные объяснения пространственной рецепции звуков в улитке.

Гидродинамическая теория. Исследования последнего времени показывают, что под влиянием звуков в лимфе улитки происходят сложные гидродинамические процессы. Это послужило основанием для создания Бекеши и Флетчером гидродинамической гипотезы слуха, которая значительно расширяет резонансную теорию Гельмгольца (рис. 57).

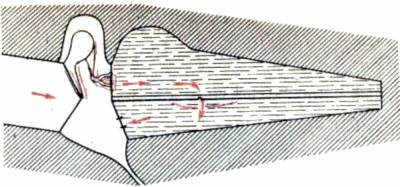


Рис. 57. Схема теории слуха по Бекеши.

Прямое изучение механических свойств основной мембраны показало, что ей не свойственна высокая механическая избирательность. Звуковые волны различных частот вызывают движения основной мембраны на довольно больших ее участках. Прямые наблюдения с регистрацией колебаний основной мембраны показали, что звуки определенной высоты вызывают на основной мембране «бегущую волну». Гребню этой волны соответствует большее смещение основной мембраны на одном из ее участков, локализация которого зависит от частоты звуковых колебаний. По мере повышения звука прогиб основной мембраны смещается. Наиболее низкие звуки приводят к прогибанию мембраны у верхушки улитки. Основная мембрана смещается на гребне «бегущей волны» и, колеблясь, вызывает деформацию сдвига в волосковых клетках спирального органа над этим участком мембраны.

Каким образом происходит трансформация механической энергии звуковых колебаний в нервное возбуждение, — на этот вопрос пытались и пытаются дать ответ многие исследователи. Значительный вклад в решение этой задачи сделан отечественными учеными. В основу электрофизиологического метода исследований данной проблемы положено учение Н. Е. Введенского о процессах нервного возбуждения. Согласно его взглядам, ритм возбуждения нервной ткани соответствует ритму раздражения. В результате таких действий появляются электрические колебания, получившие название биотоков, или токов действия. Эти токи, как оказалось, можно регистрировать. Развитие техники позволило не только наблюдать за характером биотоков, но и фиксировать их. При этом оказалось, что улитка способна генерировать определенный переменный электрический потенциал в ответ на определенное звуковое раздражение.

Таким образом была установлена роль улитки как органа, трансформирующего звуковые колебания в электрическую энергию. В последние годы оказалось возможным отводить токи, возникающие при воздействии звука, от окна улитки к телефону; при этом телефон с достаточной четкостью воспроизводит эти звуки. Такие токи получили название микрофонных потенциалов улитки. Впервые в нашей стране регистрацию микрофонных потенциалов улитки у человека произвел Т. В. Гершуни. Использование микроэлектродов позволило получать микрофонные потенциалы от любого участка основной мембраны, причем подтвердилось пространственное расположение восприятия частот на мембране, так как наибольшие микрофонные потенциалы получаются для каждой частоты с определенного участка мембраны. Ряд экспериментальных исследований позволил уточнить механизм трансформации звука. Нашли свое обоснованиеи процессы генерации электрических токов. Оказалось, что механизм генерирования электрической энергии присущ волосковым клеткам кортиева органа. Дальнейшее распространение раздражения к коре мозга происходит в виде импульсов, возникающих в волокнах слухового нерва, ядрах и слуховых путях.

Изучение механизма передачи звука позволило установить, что микрофонные потенциалы улитки находятся в определенной зависимости от обменных процессов, которые оказывают существенное влияние на процесс возбуждения. Еще в начале XX столетия отечественный ученый П. П. Лазарев придавал большое значение ионам калия и кальция в возникновении" процесса возбуждения. Он считал, что благодаря обменным процессам в рецепторном аппарате улитки во время покоя накапливается особое звукочувствительное вещество (наподобие зрительного пурпура), которое под влиянием звука разлагается, освобождая большое количество энергии.

В последние годы установлена тесная зависимость возникновения микрофонных потенциалов от электролитного состава ушной лимфы. В настоящее время доказано, что в тех случаях, когда волосковые клетки и безмякотные окончания слухового нерва омываются жидкостью, в которой концентрация натрия низкая, а калия — высокая, микрофонные потенциалы улитки, а следовательно, и процессы нервного возбуждения не могут иметь места.

Очень важен для понимания механизма трансформации звуковой энергий в нервный процесс вопрос о происхождении и значении микрофонных потенциалов. Основным источником микрофонных потенциалов являются волосковые клетки, так как в случае их отсутствия даже при неповрежденных мембранах микрофонные потенциалы почти полностью пропадают (Дэвис, В. Ф. Ундриц).

Таким образом, под влиянием деформации волосков рецептор-ных клеток при давлении покровной (текториальная) мембраны освобождается электрическая энергия синхронно со звуковыми колебаниями — эти потенциалы в виде микрофонных потенциалов отводятся наилучшим образом от самых волосковых клеток, а также от окна улитки благодаря электропроводимости ушной лимфы. Биотоки являются раздражителями тончайших окончаний веточек кохлеарного нерва, оплетающих волосковые клетки. Эти окончания имеют характер синапсов и возбуждение передается при помощи медиаторов (ацетилхолин). Следовательно, спиральный орган работает как детектор, отвечая только на определенный вид энергии (звук), и как трансформатор, превращая звуковую энергию в процесс нервного возбуждения.

Своими опытами по удалению височных долей мозга у собак И. П. Павлов установил, что отдельные элементы слухового анализатора рассеяны по всей коре больших полушарий и в них происходит низший анализ и синтез звуков. Однако высшие процессы анализа и синтеза звуковых раздражений возможны только в центре слухового анализатора, находящегося в коре височных долей.