

SLUH

BENJAMIN BATISTIĆ
23 NOVEMBER 2009

KAZALO

1. Uvod	1
1.1. Majhna ilustracija zvoka	2
2. Polž (Cochlea)	2
2.1. Periferna anatomija	2
2.2. Anatomija polža	2
2.3. Funkcija	4
3. Eksperimentalna dejstva o delovanju polža	5
4. Matematični model polža	7
4.1. Formulacija 2D modela	7
4.2. Hidrodinamika	8
4.3. Robni pogoj na bazilarni membrani	8
5. Aktivni polž	9
6. Zaključna misel	10
Literatura	11

Anatomska dejstva, osnovni principi in modeli ušesa z vsem slikovnim materialom, so povzetek literature [1, 2], ki je ustrezno posodobljen v skladu z diskusijo v [3], nekaj zgodovinskih dejstev je iz poljudnih člankov, ki jih ne citiram. Uvod, oblika in zaključna misel, pa so originalni prispevek.

1. UVOD

Kako slišimo? Zadovoljiv odgovor na to vprašanje poznamo večinoma vsi. Rekli bi, da se nam iz glave izrašča tkivo, ki mu rečemo uhelj, ki krasí kanalček, ki mu rečemo sluhovod, po katerem potuje zvok, do bobniča, ki ustrezno z zvokom zaniha, hkrati z njim zaniha tudi ena od ušesnih koščic, če se utegnemo spomniti, omenimo kladivce, nakovalce in stremence, v tem vrsten redu, kako prenesejo nihanje bobniča do polža, kjer se nihanja prevedejo v živčni signal, ki konča v centru za sluh v možganih... tako povprečni odgovorimo. Morda nas na koncu za trenutek vzpreleti, da se nam je prava skrivnost sluha v resnici izmuznila. Mladi in drzni bi drezali naprej. In kaj po tem, ko je informacija v centru za sluh? Strejši, učeni, ki so nad to provokacijo morda že obupali, pa nemara vprašajo. Kako deluje polž? Na to zadnje bomo poskušali odgovoriti v tem spisu.

1.1. Majhna ilustracija zvoka. Snov dovolj hitrim mehničnim procesom na robu ne utegne slediti preko ravnovesnih stanj, za to se prav tam rojevajo neravnovesne motnje v obliki zgoščene in razredčene snovi. Takšne motnje, ki jim rečemo zvok, se propagirajo po snovi s hitrostjo zvoka in v idealizirani sliki sledijo valovni mehaniki. Pomembno je, da obstajajo tudi obratni procesi, kjer snov v neravnovesju na svojem robu opravlja mehnično delo in povzroči gibanje stičnih sistemov. Lahko si zamislimo dva sistema na robu plina, ki izkoriščata te lastnosti za komunikacijo.

2. POLŽ (COCHLEA)

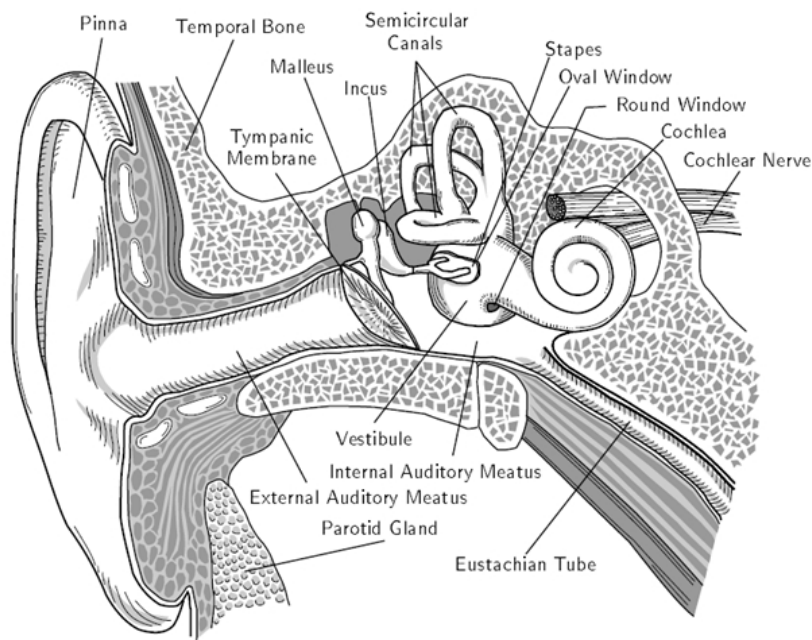
Polž je zelo kompleksen mehnični senzorni sistem. Njegova funkcija je pretvorba časovno odvisnih zvočnih signalov (časovnega poteka lokalnega tlaka) v časovno odvisen vzorec stimulacij 25000 vlaken slušnega živca. Na hitro si oglejmo relevantno anatomijo.

2.1. Periferna anatomija. Spremljajmo Sliko 1. Zvočni valovi potujejo po sluhovodu (meatus acusticus externus), na koncu katerega zanihajo bobnič (timpanična membrana). Na drugi strani timpanične membrane se razprostira z zrakom napolnjena timpanična votlina (meatus acusticus internus). Ta je preko Evstahijeve cevke povezana z ustno votlino in tako z zunanostjo, kar omogoča izenačevanje pritiska na obeh straneh timpanične membrane. Vibracije bobniča se prenašajo na majhne slušne koščice; kladivce (maleus), nakovalce (incus) in stremence (stapes). Sploščena površina stremenca pritiska na ovalno okence, odprtino v vestibulumu notranjega ušesa. Vibracije stremenca proizvajajo valove ki potujejo po tekočini znotraj vestibuluma in polža. Okroglo okence omogoča izenačevanje pritiska sicer nestisljive polževe tekočine. Koščice srednjega ušesa so oblikovane tako, da omogočajo učinkovit prenos zvočnih valov v valovanje polževe tekočine, oziroma polževih membran. Brez tega posrednega mehanizma bi se večina zvoka na stiku zraka in tekočine odbila.

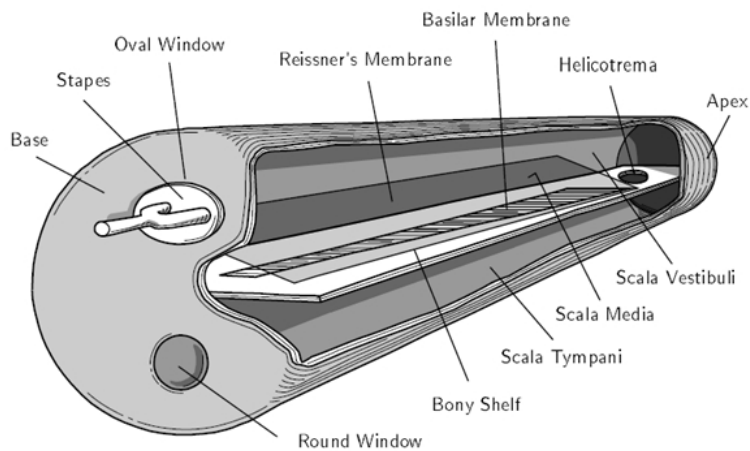
2.2. Anatomija polža. Pri človeku je polž približno 35 mm dolg in premera 2 mm. Če bi spiralno strukturo polža razvili in poravnali bi dobili dolgo, s tekočino napolnjeno tubo vzdolž katere se napenjata bazilarna in Reisnerjeva membrana, kot lahko vidimo na Sliki 2. Membrani in kostni greben (spiral osseus lamina) delijo notranjost polža na tri velike razdelke (scalae); scala vestibuli, scala media in scala timpani, ki se raztezajo od baze do apeksa (vrh).

Bazilarna membrana in Reisnerjeva membrana sta skoraj dolžine polža. Scala media se zaključi malo pred apeksom. V vrhu polža je v kostnem grebenu luknja (helicotrema), ki povezuje scalo vestibuli in timpani. Helicotrema omogoča izenačevanje pritiska in koncentracije ionov v tekočinah obeh kanalov.

Bazilarna membrana ni izotropna. Sestavljena je iz tankih prečnih niti, ki so med seboj zelo šibko mehnično sklopljene. Mehko prehaja od toge in ozke (okoli $100\ \mu\text{m}$), v bližini baze, v raztegljivo ter široko (okoli $500\ \mu\text{m}$), v bližini apeksa. Togost bazilarne membrane pojenja vzdolž polža eksponentno in se na obeh koncih razlikuje za več kot faktor 100. Reisnerjeva membrana je lahka, tanka in zelo prožna. Nima nikakršnega mehničnega pomena, razen da preprečuje mešanje tekočin scale vestibuli in scale media.

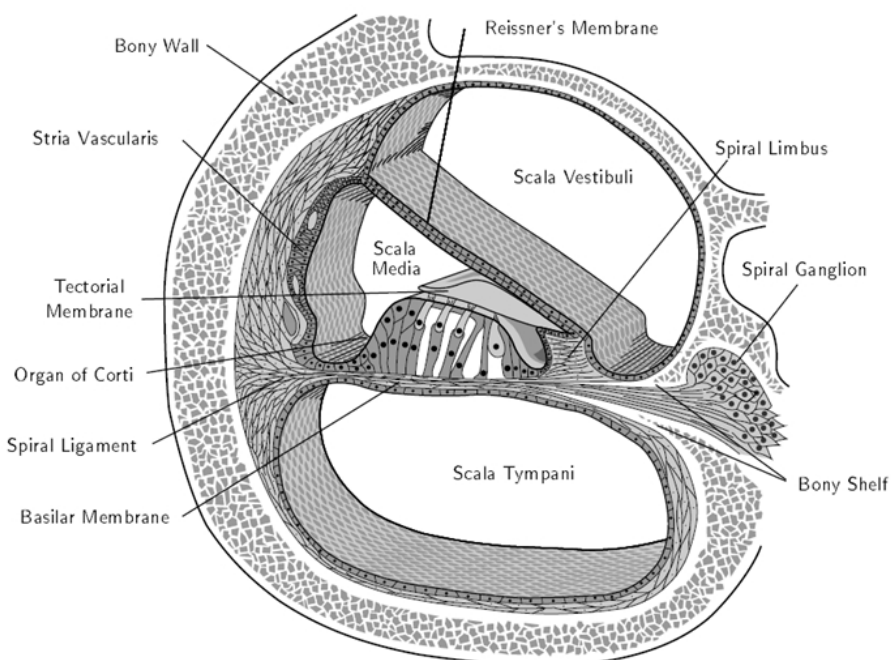


SLIKA 1. Anatomija ušesa.



SLIKA 2. Shematični prikaz notranjosti polža.

Tekočina v scala vestibuli in scala timpani se imenuje perilimfa, tekočina v scala media pa endolimfa. Tekočini imata različni sestavi in znatno razliko v koncentraciji ionov, ki jo vzdržuje gosta kapilarna mreža stria vascularis, slika 3. Razlika v električnem potencialu med tekočinama predstavlja pasiven vir energije, ki jo potrebujejo celice dlačnice v Cortijevem organu; te celice so občuljive na najmanjše gibe, zato morajo biti izolirane od vaskularnega šuma. V Cortijevem organu tako ni nobene žile.



SLIKA 3. Prečni prerez polža.

Tektorialna membrana je prozorna, necelična, prožna želatinasta masa, ki se nahaja med Cortijevim organom in Reissnerjevo membrano. Nad Cortijevim organom jo drži skupek celic imenovan spiralni limbus.

Cortijev organ, ki ga vidimo na sliki 4, je nameščen na površino bazilarne membrane. Sestavljajo ga ena vrsta notranjih celic dlačnic in tri vrste zunanjih celic dlačnic, ki se tako imenujejo z ozirom na oddaljenost od osi polževske spirale. Celic dlačnic je skupaj okoli 12000 v približnem razmiku $10 \mu\text{m}$. Dlačnice so toga pripete na bazilarno membrano s pomočjo podpornih (Dieterjevih) celic. Dieterjeve celice imajo izrastke, ki držijo vrhe celic dlačnic s katerimi tvorijo togo površino imenovano retikularna lamina. Na vrhu celic dlačnic se visoko izraščajo tanki laski imenovani stereocilije. Stereocilije posamezne dlačnice se razlikujejo po velikosti. Najdaljše stereocilije zunanjih celic dlačnic se močno pripenjajo na tektorialno membrano, krajše pa so proste.

2.3. Funkcija. Polž prejema signal na osnovi dinamike stremenca ki verno replicira tlačno dinamiko zvoka zunaj ušesa. Sinusno nihanje stremenca sproža valovanje sistema, ki vključuje tekočino in membrane znotraj polža. Val se v polžu ne propagira v obliki stisnjene tekočine, ki je učinkovito nestisljiva v frekvenčnem območju zvoka, ampak se tvori v kombiniranem gibanju tekočine in membran. Ker je tekočina nestisljiva, se mora zaradi ohranitve mase okroglo okence, ki zapira odprtino scale timpani, gibati v nasprotni fazi kot stremence, kar je bilo eksperimentalno pokazano (von Bekesy).

V bazalnem delu polža je bazilarna membrana ozka in toga, zato se valovi membranskega odmika propagirajo z veliko valovno dolžino in z veliko hitrostjo. Ko val

potuje vzdolž polža, membrana postaja vse bolj mehka, zato se valovi upočasnijo, valovna dolžina postaja vse ožja, amplituda vse večja, dokler v neki najboljši točki ki ustreza frekvenci vhodnega signala, amplituda ne doseže maksimalne vrednosti. Za to najboljšo točko membrana postane premehka, da bi lahko propagirala valovanje dane frekvence in energija valovanja zelo hitro disipira. Lega maksimumov na bazilarni membrani variira približno logaritemsko s frekvenco višjo od 1 kHz, medtem ko so maksimumi, ki ustrezajo nižjim frekvencam bolj zgoščeni.

V splošno sprejeti razlagi (Ter Kuile), povzročča gibanje bazilarne membrane strižno gibanje retikularne plasti glede na želatinasto tektorialno membrano. Za majhna nihanja je strižni premik proporcionalen odmiku bazilarne membrane. Strižnim premikom ustreza deformacija (raztezanje) najdaljših stereocilij na zunanjih dlačnicah, ki so pripete na tektorialno membrano. Njihova deformacija je torej sorazmerna z odklikom bazilarne membrane. Drugače je s stereocilijami, ki so proste. Te se med premikanjem deformirajo zaradi viskozne sile tekočine, ki pa je sorazmerna hitrosti gibanja membrane.

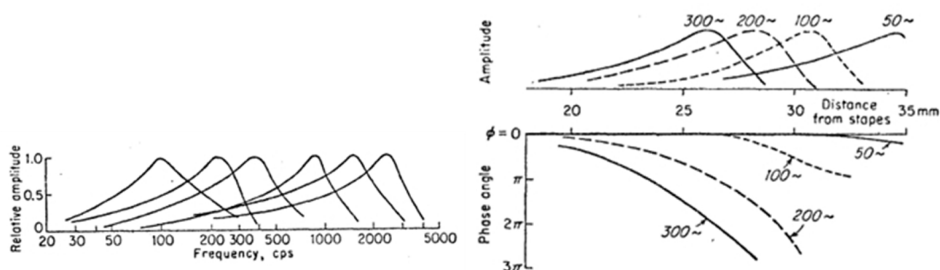
Ustrezne deformacije stereocilij notranjih celic dlačnic se prevedejo v živčne signale. Vloga zunanjih celic dlačnic pa zaenkrat ostaja skrivnost. Eksperimentalni podatki kažejo, da se zunanje dlačnice odzivajo na spremembe električne napetosti z mehničnim delom (krčenje, raztezanje). Zunanje dlačnice so preko stereocilij trdno pripete na tektorialno membrano in postavljene na sredino bazilarne membrane, kjer bi lahko učinkovito diktirale dinamiko med obema membranama. Pod določenimi pogoji bi lahko delovale kot ojačevalec signalov, ki so prešibki za učinkovito transdukcijo preko notranjih celic dlačnic. Karkoli je res, velja prepričanje, da zunanje dlačnice v procesu sluha igrajo aktivno vlogo. Hkrati pa ostaja pomembna uganka, kako aktivna dinamika pravzaprav deluje.

Pod določenimi pogoji lahko postane dinamika zunanjih celic dlačnic nestabilna, kar privede do oscilacij (tinitus), lahko pa tudi do valov, ki se propagirajo po polžu nazaj. Takšni valovi se lahko mehnično sklopijo s slušnimi koščicami in povzročijo nihanje bobniča, ki v tem primeru deluje kot zvočnik (otoakustična emisija).

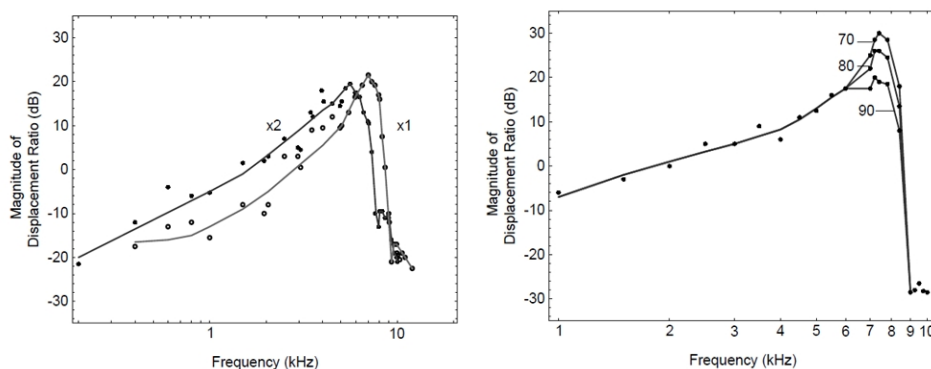
3. EKSPERIMENTALNA DEJSTVA O DELOVANJU POLŽA

Pionirsko eksperimentalno delo na področju delovanja polža je opravil von Békésy v letih od 1924 do 1960, za kar je leta 1961 prejel Nobelovo nagrado. Uporabil je takrat inovativne tehnike mikrodisekcije, optični mikroskop in stroboskopsko luč, kar mu je omogočalo opazovanje propagacije vala v neživem polžu, ki ga je vzbujal s čistimi toni. Njegove študije, Slika 4, so pokazale, da so odzivi bazilarne membrane linearni in niso ostro uglašeni; odsek membrane zaznavno zaniha v odzivu na širok frekvenčni spekter. V nasprotju s temi ugotovitvami, je leta 1965 Kiang s kolegi izmeril zelo ostro uglašen odziv na posameznih živčnih vlaknih ušesnega živca. 8 let kasneje sta Evans in Wilson opazila, da je resolucija odziva, merjena na posameznih živčnih vlaknih odvisna od fizičnega stanja (zdravja) živali. Ta opažanja so pripeljala do domneve, da obstaja nek fiziološko občutljiv sekundarni filter, ki omogoča tako ostro resolucijo živčnega signala.

Leta 1971 je Rhode ponovil van Békésyve eksperimente, tokrat na živem polžu. Pri tem je uporabil Mössbauerjevo tehniko; na bazilarno membrano je prilepil majhen radioaktivni izvor in meril hitrost membrane na osnovi Dopplerjevega premika izsevanih žarkov γ . Njegove meritve so pokazale, da je odziv membrane dosti ostreje uglašen v primerjavi z rezultati, ki jih je dobil von Békésy in da je le-ta nelinearen,

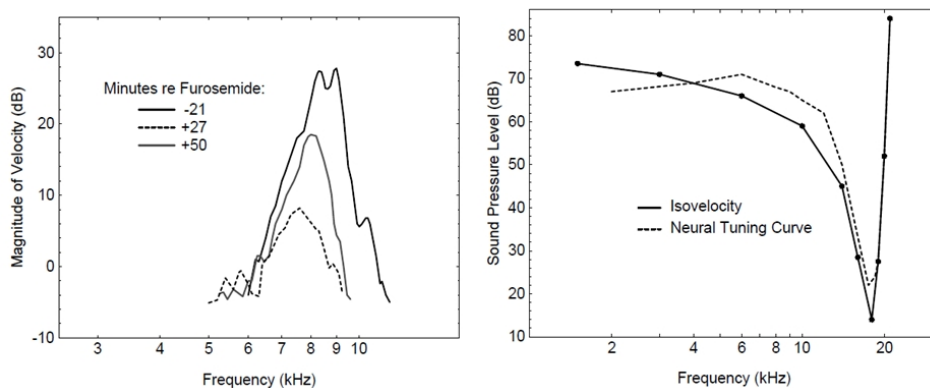


SLIKA 4. Rezultati eksperimentov, ki jih je opravil von Békésy na neživem človeškem polžu. *Levo*: relativna amplituda odmika bazilarne membrane v odvisnosti od frekvence na šestih različnih mestih vzdolž polža. *Desno*: Relativna amplituda in faza odmika bazilarne membrane pri štirih nižjih frekvencah. Vir von Békésy.



SLIKA 5. Rezultati eksperimentov, ki jih je opravil Rhode na živem polžu morskega prašička. *Levo*: relativna amplituda odmika bazilarne membrane v odvisnosti od frekvence na dveh različnih mestih vzdolž polža. x_2 je bližje apeksu. *Desno*: nelinearen odziv amplitude valov na tri različne amplitude zvoka (70 dB, 80 dB, 90 dB). Nelinearnost je posledica aktivnih procesov v polžu, kjer najverjetneje sodelujejo zunanje celice dlačnice.

Slika 5. Kot je pokazal, je bila resolucija odziva bazilarne membrane odvisna od fizičnega zdravja testnih živali, kar so še nazornje pokazali kasneje Ruggero in Rich, Slika 6. To so bili dovolj jasni znaki, da je polž notranjega ušesa aktiven slušni organ. Leta 1982 so Sellick, Patuzzi in Johnstone z izboljšanimi meritvami nihanja bazilarne membrane, in predvsem z izboljšano interpretacijo dobljenih meritev, pokazali, da je resolucija, ki so jo izmerili na posameznih živčnih vlaknih slušnega živca konsistentna z resolucijo nihanja bazilarne membrane, Slika 6, in tako ovrgli hipotezo o sekundarnem filtru.



SLIKA 6. *Levo*: Rezultat eksperimenta Rugerro in Rich, ki kaže fiziološko občutljivost delovanja polža. Testni živali so merili odziv bazilarne membrane (hitrost na izbranem mestu) pred vnosom, v času delovanja in po delnem prenehanju delovanja anestetika furosemida. *Desno*: Eksperiment Selick et.al. Merijo potrebno amplitudo zvoka dane frekvence, ki ne spremeni hitrosti izbrane točke na bazilarni membrani, in jo primerjajo s podobno meritvijo, kjer zahtevajo konstanten odziv ustreznih živčnih celic. Eksperiment kaže, da je ostra resolucija živčnega signala dobljena mehanično z odzivom bazilarne membrane.

4. MATEMATIČNI MODEL POLŽA

V prvem koraku moramo polža abstrahirati do minimalne reprezentacije, ki še ohranja vse njegove bistvene lastnosti. V drugem koraku reprezentacijo matematiziramo in upamo, da rešitev reproducira eksperiment.

Izkaže se, da spiralna oblika polža ni bistvena za propagacijo vala. Torej lahko polža razvijemo v dolg rahlo ožajoč se cilinder. Izkaže se tudi, da ničesar bistvenega ne spremenimo, če ta cilinder preoblikujemo v dolg kvader (konstanten presek oblike pravokotnika). Od vseh variabilnih parametrov vzdolž polža (premer, širina membrane) je najpomembnejše spreminjanje togosti bazilarne membrane, ki se v celoti spremeni za več kot faktor 100. Druga pomembna izbira je dimenzionalnost problema. Dolžina je vsekakor pomembna, ni pa očitno kako bistvena sta globina in širina. Izkaže se, da je nekaj pomembnih efektov moč opaziti le v dva in več dimenzionalnih modelih. Posebej, če želimo v model vključiti tudi delovanje zunanjih celic dlačnic. Poglejmo si dvo-dimenzionalni model.

4.1. Formulacija 2D modela. Predpostavimo, da je tekočina nestisljiva in gostote ρ . Spodaj, zgoraj in na koncu posode imamo toge meje kamor se tekočina ne more iztekati. Na sredini posode je bazilarna membrana, katere masa, trdota in upor se spreminjata vzdolž njene edine razsežnosti. Gibanje stremenca na levem koncu posode poganja sistem v gibanje. Ker je tekočina nestisljiva, ustreza gibanju stremenca v posodo, gibanje tekočine skozi krožno okence iz posode, in obratno. Tok tekočine nad membrano je ravno nasproten toku tekočine pod membrano, in fluktuacije tlaka okoli ravnovesja so ravno nasprotni v simetričnih parih točk v posodi. Zaradi te simetrije lahko obravnavamo samo rešitev v delu posode pod

membrano, če vzamemo v zakup ohranitev mase tekočine. V tem dodatno reduciranem modelu lahko helicotremo v apeksu zapremo, saj se valovi tipično zadušijo že dovolj preden dosežejo apeks. Dolžino bomo označevali z $x \in [0, L]$ in globino z $y \in [0, h]$.

4.2. Hidrodinamika. Vektor hitrosti \mathbf{v} ima v poljubni točki (x, y) komponenti v_x in v_y . Definirajmo hitrostni potencial ϕ tako, da

$$(1) \quad v_x = -\frac{\partial\phi}{\partial x} \quad \text{in} \quad v_y = -\frac{\partial\phi}{\partial y};$$

oziroma,

$$(2) \quad \mathbf{v} = -\nabla\phi.$$

V nestisljivi tekočini priteče v poljuben volumen ravno toliko tekočine kolikor je odteče,

$$(3) \quad \nabla \cdot \mathbf{v} = \frac{\partial v_x}{\partial x} + \frac{\partial v_y}{\partial y} = 0 \quad \text{ali} \quad \nabla^2\phi = \frac{\partial^2\phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2\phi}{\partial y^2} = 0.$$

Torej, hitrostni potencial zadošča Laplaceovi enačbi. Toge stene na koncu ali na desni strani posode in na dnu posode pomenita, da na robu ni toka tekočine v smeri normale na steno. Robna pogoja se glasita,

$$(4) \quad \frac{\partial\phi}{\partial x} = 0 \quad \text{pri} \quad x = L$$

in

$$(5) \quad \frac{\partial\phi}{\partial y} = 0 \quad \text{pri} \quad y = 0.$$

Pri $x = 0$ je gibanje tekočine določeno z gibanjem stremenca, $f(t)$, kar da robni pogoj,

$$(6) \quad \frac{\partial\phi}{\partial x} = f(t) \quad \text{pri} \quad x = 0.$$

Če pogledamo na majhen odsek tekočine in sile, ki delujejo na ta odsek, lahko za nestisljivo tekočino povežemo hitrost odseka z lokalnim tlakom,

$$(7) \quad -\frac{\partial p}{\partial x} = \rho \frac{\partial v_x}{\partial t} \quad \text{in} \quad -\frac{\partial p}{\partial y} = \rho \frac{\partial v_y}{\partial t},$$

kar nemudoma da,

$$(8) \quad p = \rho \frac{\partial\phi}{\partial t},$$

kjer je p odmik od ravnovesnega tlaka v poljubni točki tekočine.

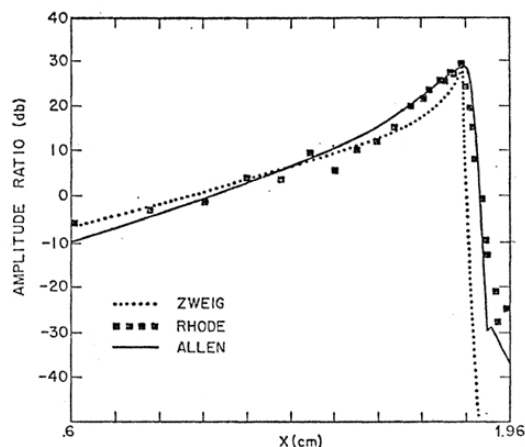
4.3. Robni pogoj na bazilarni membrani. Odmik membrane δ v pozitivni y smeri je odvisen od vertikalne hitrosti tekočine pri $y = h$,

$$(9) \quad \frac{\partial\delta}{\partial t} = v_y = -\frac{\partial\phi}{\partial y}.$$

Drugi Newtonov zakon za majhen odsek membrane, po drugi strani pove,

$$(10) \quad 2\rho \frac{\partial\phi}{\partial t} = S(x)\delta + \beta(x) \frac{\partial\delta}{\partial t} + M(x) \frac{\partial^2\delta}{\partial t^2}.$$

Tukaj so $S(x)$ -trdota, $\beta(x)$ -upor in $M(x)$ -masa membrane na enoto dolžine, ki se vzdolž membrane spreminjajo. Oblika prvega člena na desni strani enačbe modelira dejstvo, da je membrana sestavljena iz prečnih vlaken določene trdote, ki so med seboj zelo šibko mehanično sklopljene. Faktor 2 na levi strani enačbe pride zaradi gibanja tekočine na drugi strani membrane.



SLIKA 7. Relativna amplituda bazilarne membrane kot jo je poračunal Allen (1977) z naslednjo izbiro; $S(x) = 2 \times 10^9 e^{-3.4x}$, $\beta(x) = 600e^{-1.7x}$ in $M(x) = 0.1$ v enotah $\{F[\text{dyn}], l[\text{cm}], t[\text{s}]\}$, ki se dobro ujema z Rhodejevimi podatki. Črtkana črta je napoved nekaj manj uspešnega linearnega modela, ki ga je raziskoval Zweig. Ni podatka o frekvenci nihanja stremenca.

Z združitvijo obeh enačb, 9 in 10, dobimo robni pogoj na membrani,

$$(11) \quad -2\rho \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} = S(x) \frac{\partial \phi}{\partial y} + \beta(x) \frac{\partial^2 \phi}{\partial y \partial t} + M(x) \frac{\partial^3 \phi}{\partial y \partial t^2} \quad \text{pri } y = h.$$

S tem robnim pogojem smo definirali pasivni model polža. Ljudje so se in se še igrajo s parametri pasivnega modela, ki bi kar najboljše reproducirali eksperimentalne podatke, hkrati pa izumljali mnoge trike, kako tak sistem rešiti, tako numerično kot analitično. Enega takšnih uspešnih poskusov lahko vidimo na Sliki 7. Če želimo upoštevati še aktivno vlogo zunanjih celic dlačnic moramo v robnem pogoju upoštevati še dodatno silo,

$$(12) \quad 2\rho \frac{\partial \phi}{\partial t} + F_A(x) = S(x) \delta + \beta(x) \frac{\partial \delta}{\partial t} + M(x) \frac{\partial^2 \delta}{\partial t^2},$$

kjer je $F_A(x)$ pritisk celic dlačnic.

5. AKTIVNI POLŽ

Helmholtz je bil prvi, ki je opravil resne anatomske raziskave polža. Na osnovi svojih opažanj je podal prvo resno teorijo sluha, ki jo je predstavil leta 1863. V Helmholtzovi resonančni teoriji je polž sestavljen iz vrste resonatorjev, kjer so visoki toni zastopani v bazi in nizki v apeksu. V odziv na specifični ton, resonančno zaniha le tisti odsek v polžu, ki je uglašen na ustrezno frekvenco. Lahko si predstavljamo niz različno uglašanih strun.

Ta predstava je begala avstrijskega fizika Golda, ki je zgodaj razumel, da je zaznavno nihanje hipotetičnih resonančnih elementov v ušesu nemogoče zaradi hidrodinamskega upora. Predlagal je, da uho premore aktiven mehanizem, ki deluje kot pozitivna povratna zanka na resonančni odziv. Tako se signal aktivno ojača še

preden se pomeri (prevede v živčno kodo). Njegova drzna ideja je bila hitro zavrnjena z argumentom, da je pozitivna povratna zanka na ostro uglasenem resonatorju patološko nestabilen sistem, ki bi moral povzročat piskanje (kot če mikrofona približamo zvočniku... spomnimo se piskanja kitar v garažah ...). Na žalost Gold ni uspel objektivno pomeriti napovedanega piskanja. Ideja je bila pozabljena, vse dokler ni leta 1978 angleški fizik Kemp s sodobnimi občutljivimi mikrofoni dejansko zaznal zvoke, ki so prihajali iz ušesa. Ti zvoki, ki jim rečemo otoakustične emisije so lahko spontani ali izzvani. Zdravo človeško uho proizvaja spontane otoakustične emisije brez kakšnega neposrednega vzroka a tega navadno človek ne sliši in le v redkih primerih je bila zabeležena korelacija s tinitusom (piskanjem). Izzvane otoakustične emisije so odgovor na zvok iz okolice. Dejstvo otoakustičnih emisij se s pridom uporablja v sodobni diagnostiki okvar sluha, predvsem pri novorojencih.

Danes je aktiven model sluha splošno sprejet, ni pa še jasno kaj naj bi bila dejanska vloga tega aktivnega mehanizma. Goldova teorija je temeljila na predpostavki resonančnega modela kot si ga je zamislil Hemplholtz, a meritve bazilarne membrane kažejo, da je dinamika membrane in s tem strategija frekvenčne dekompozicije zvoka, povsem drugačna kot bi jo pričakovali v resonančnem modelu. Problem je, da v splošno sprejetem mehanskem modelu polža, Goldov argument, ki funkcijsko osmišlja aktivni koncept, ne najde ustreznega konteksta.

Danes velja splošno prepričanje, da so aktivni elementi prav zunanje celice dlačnice, ki naj bi diktirale dinamiko bazilarne membrane v odnosu do tektorialne membrane. Moderne raziskave so močno fokusirane v dinamske lastnosti tektorialne membrane, predvsem sposobnost transporta valov, ki bi omogočal transverzalno sklopitev zunanjih celic dlačnic preko v membrano zaraslih stereocilij. Nekateri celo v tektorialni membrani iščejo že dolgo pozabljene strune, ki bi obudile resonančno teorijo.

6. ZAKLJUČNA MISLEL

Ne malo misli me je prešinilo ob tej, meni do sedaj nepoznani problematiki sluha. Posebej vloga aktivnega procesa. Skrbelo me je predvsem vprašanje zakaj, ne pa kako. Smisel nekega procesa mora eksistirati izven njegove realizacije. Abstrakcija principov sluha je preprosta, kompleksni anatomiji in fiziologiji navkljub.

Uho deluje torej kot prevajalnik; prevede informacijo v formatu T (signal v časovni domeni) v format F (frekvenčna dekompozicija). V ta namen uporablja mehansko napravo, polža, ki slika T v X (nihanje bazilarne membrane) in nek detektor, ki prevede X v F. Če sta oba prevoda dobra, je vse dobro. Ampak kaj če je prevod v format X tako slab, da je možnosti za prevod v format F več? Vemo, da je prevod iz formata T v format F enoličen v naslednjem smislu; če prevedemo original v formatu T v format F in po tem iz formata F nazaj v format T, moramo dobiti začetno informacijo; le v tem primeru vemo, da je prevod veren. Ali aktiven proces prevaja iz formata F v format T in preverja istovetnost? Takšen proces bi bil smiseln pri dodatnem pogoju. Ni dovolj, da slika iz T v F ni enolična. Množica prevodov v F, ki ustreza konkretni informaciji v T ne sme biti v enolični zvezi s to konkretno informacijo v T; to pomeni, da mora obstajati vsaj še ena informacija v T, ki se preslika v isto množico prevodov v F. Kajti, če je množica prevodov enolična, se lahko sistem nauči povezati množico prevodov s pravim prevodom. Proces učenja bi terjal prevajalca iz F v T, kasneje bi pa lahko tega prevajalca odpustili, lahko bi celo zakrnel. Drugače je torej, če množice prevodov v F niso

enolične. Takrat prevajalca iz F v T potrebujemo. To bi lahko bila vloga aktivnega mehanizma v ušesu.

Če se za hip ozemljimo; zaradi delovanja nevrona, ki se sproži, če je presežen nek vzdražitveni prag in torej ne vsebuje definitivne informacije o velikosti dražljaja (princip vse ali nič), lahko pričakujemo, da množice prevodov v F (množica frekvenc ki ustreza signalu v časovni domeni) niso enolične, po tem bi lahko aktivni sistem opravil test v skladu s kandidati iz množice v F in izbral pravega. Takšen test si lahko zamislimo; na primer, da sistem nekako računa korelacijo dveh signalov. Dobili smo idejo in lahko se vprašamo; zakaj pa ne? Takšnih idej je lahko preveč! Lahko, da so nekatre v fundamentalnem smislu pomankljive in jih lahko takoj zavrzemo. Nič kasneje jih ne rabimo zavreči, če so prekomplicirane.

Porodila se mi je naslednja preprosta ideja. Polževa mehanika preslika nihanje stremenca v nihanje bazilarne membrane, ki naj bi bilo lokalizirano v ozki okolici najboljše točke za dano frekvenco. Oblika tega odziva je enolična glede na frekvenco, se pravi, prevod iz T v X je veren. Problem je prevod iz X v F , ki kompresira obliko odziva v binarno matrico živčnih signalov, ki ni več enolična glede na slike v X (zaradi principa delovanja nevronov). Predpostavimo, da je točka maksimalne amplitude odziva bazilarne membrane enolični reprezent celotnega odziva; torej lahko vsako sliko v X enolično označimo z ustrezaajočo ekstremno vrednostjo. Naloga aktivnega sistema bi bila določitev lege tega maksimuma. Delovanje ustreznega mehanizma si lahko zlahka zamislimo. Če imajo nevroni nek vzbuditveni prag A_0 , potem je naloga aktivnega mehanizma ta, da utiša ali ojača odziv tako, da bo ekstremna vrednost amplitude nihanja membrane ravno A_0 (tako bi ostal (ali postal) aktiven le en nevron v ekstremni točki). To pomeni; če v neki neodvisni ozki aktivni okolici najboljše točke za dano frekvenco ni aktiviran noben nevron, deluje aktivni sistem kot pozitivna povratna zanka, sicer pa kot negativna povratna zanka. Hitro se prepričamo, da je takšen sistem stabilen in konsistenten z eksperimentalnimi opažanji. Realizacij tega principa je več; ena ideja bi bila, da zunanje celice dlačnice skrbijo za ustrezen pretok tekočine v medprostoru med retikularno lamino in tektorialno membrano, ki je lokalno odvisen od relativnega gibanja bazilarne membrane glede na tektorialno membrano. Lokalni tok tekočine se namreč preko stereocilij na notranjih celicah dlačnicah prevaja v živčno kodo.

LITERATURA

1. Lloyd Watts, *PhD Thesis: Cochlear Mechanics: Analysis and Analog VLSI*, California Institute of Technology (1993)
2. Stephen Taylor Neely, *PhD Thesis: Mathematical Models Of The Mechanics Of The Cochlea*, California Institute of Technology (1977)
3. N P Cooper, D T Kemp, *Proceedings of the 10th International Workshop on the Mechanics of Hearing 2008: Concepts and Challenges in The Biophysics of Hearing*, World Scientific (2008)