

Uho – organ sluha i ravnoteže

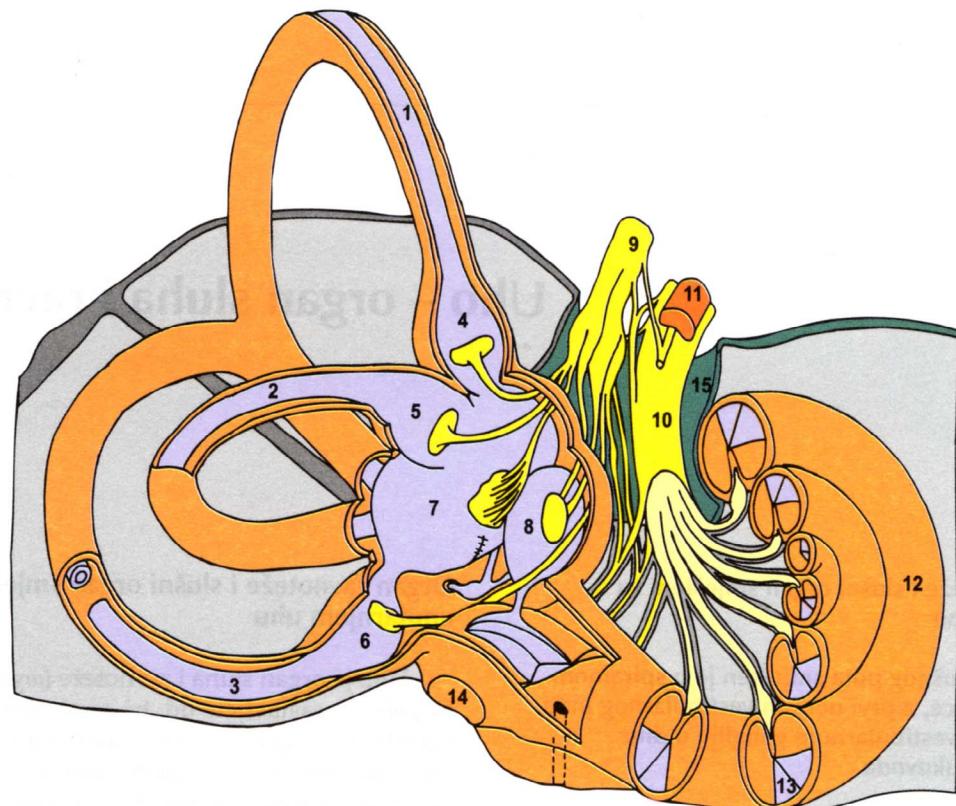
Organ ravnoteže i slušni organ smješteni su u unutarnjem uhu

Uho je organ sluha i ravnoteže (*organum vestibulocochleare*) sastavljen od tri anatomska odsječka: vanjskog uha (*auris externa*), srednjeg uha (*auris media*) i unutarnjeg uha (*auris interna*). Vanjsko uho sastoji se od uške i vanjskog zvukovoda (*meatus acusticus externus*), a srednje uho sastoji se od bubrežića (*carum tympani*), mastoidnih ćelija (*cellulae mastoideae*) i Eustahijeve slušne cijevi (*tuba auditiva*). U srednjem uhu smještene su i tri slušne koščice (*malleus*, *incus* i *stapes*) i uz njih vezana dva mala poprečnoprugasta mišića (*musculus stapedius* i *musculus tensor tympani*). Od vanjskog zvukovoda srednje uho odvojeno je bubrežićem (*membrana tympani*), a s unutarnjim uhom povezuju ga dva mala koštana prozoričića (*fenestra ovalis* = *fenestra vestibuli* i *fenestra rotunda* = *fenestra cochleae*) prekrivena tanašnim membranama. Baza stremena (*basis stapedii*) uložena je u ovalni prozoričić (*fenestra ovalis*) i titranje bubrežića prenosi na tekućinu unutarnjeg uha. Unutarnje uho je složen sustav koštanih šupljina u kojima su smještene dvije funkcionalne cjeline: organ ravnoteže (*organum vestibulare*) i slušni Cortijev organ (*organum spirale*). Uobičajeno je unutarnje uho podijeliti na dva temeljna anatomска dijela, koštani labirint (*labyrinthus osseus*) i membranski labirint (*labyrinthus membranaceus*) (sl. 25-1). Membranski labirint ispunjen je endolimfom, a oko njega je

perilimfa. Membranski dio organa ravnoteže sastoji se od 5 dijelova: tri polukružne cjevčice, tj. kanalića (*ductus semicirculares*), jedne membranske vrećice (*sacculus*) i jedne membranske mješinice (*utriculus*). Membranski dio slušnog organa je *ductus cochlearis*, smješten u pužnici.

Prvi neuron slušnog puta smješten je u spiralnom gangliju pužnice, a prvi neuron vestibularnog puta smješten je u vestibularnom gangliju u dnu unutarnjeg zvukovoda

Nervus vestibulocochlearis sastoji se od perifernih i centralnih nastavaka prvog neurona slušnog i vestibularnog puta, a to su bipolarne stanice spiralnog ganglia pužnice (*ganglion spirale*) i vestibularnog ganglia (*ganglion vestibulare Scarpa*) (sl. 25-1). Spiralni ganglij je smješten u spiralnom kanalu (dakle, u unutarnjem uhu), dok je vestibularni ganglij smješten izvan unutarnjeg uha, na dnu unutarnjeg zvukovoda (*fundus meatus acustici interni*). Unutarnji zvukovod je dug oko 1 cm, a sadrži sljedeće žilno-živčane elemente: *nervus vestibulocochlearis*, *nervus facialis*, *nervus intermedius* i *vasa labyrinthica*. Navedene moždane živce moždane ovojnica prate sve do dna zvukovoda, pa tako perilimfa unutarnjeg uha i cerebrospinalna tekućina međusobno komuniciraju. *Nervus vestibulocochlearis* je u unutarnjem zvukovodu jedinstven snop aksona, sastavljen od dva manja snopića:



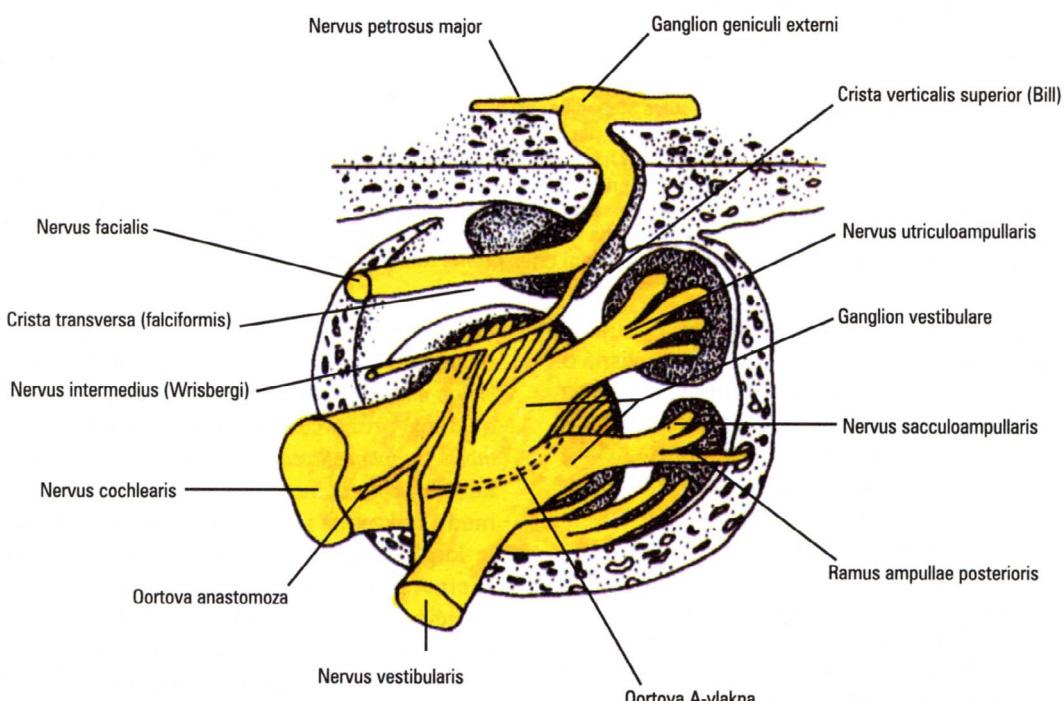
Slika 25-1. Crtež koštanoj i membranskoj labirintu, unutarnjem zvukovodu i u njemu smještenih moždanih živaca. 1. *ductus semicircularis anterior s. superior*; 2. *ductus semicircularis lateralis*; 3. *ductus semicircularis posterior*; 4. *ampulla superior*; 5. *ampulla lateralis*; 6. *ampulla posterior*; 7. *utricle*; 8. *sacculus*; 9. *nervus vestibularis*; 10. *nervus cochlearis*; 11. *nervus facialis*; 12. *cochlea*; 13. *ductus cochlearis*; 14. *fenestra vestibuli* (= *fenestra ovalis*); 15. *meatus acusticus internus*. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).

slušnog živca (*nervus cochlearis*) sastavljenog od 30.000 do 40.000 aksona te vestibularnog živca (*nervus vestibularis*) sastavljenog od 8.000 do 10.000 aksona. Periferni nastavci bipolarnih neurona vestibularnog ganglia oblikuju dva ogranka vestibularnog živca: *nervus utriculoampullaris* (= *nervus vestibularis superior*) i *nervus sacculoampullaris* (= *nervus vestibularis inferior*). Stoga je često i sam ganglij podijeljen na gornji i donji dio, a oba dijela spaja suženje, *isthmus ganglionaris*. Dno unutarnjeg zvukovoda tri grebena (jedan poprečni – *crista transversa*, te da okomita – *crista verticalis superior* i *crista verticalis inferior*) podijele u četiri kvadranta (sl. 25-2). U prednjem gornjem kvadrantu je rupičasto polje za prolaz aksona facijalnog živca (*area nerri facialis*), u prednjem donjem kvadrantu je spiralni skup rupica (*tractus spiralis foraminosus* = *area cochleae*) kroz koje prolaze aksoni slušnog živca. *Nervus utriculoampullaris* u unutarnje uho ulazi kroz dva rupičasta polja dna unutarnjeg zvukovoda: *area vestibularis superior* i *macula cribrosa superior*. Kad dospije u predvorje unutarnjeg uha, taj se živac podijeli u tri grane: *ramus utricularis* (za *macula utriculi*), *ramus ampullaris anterior* (za prednji ampularni greben) i *ramus ampullaris lateralis* (za lateralni ampularni greben). *Nervus sacculoampullaris* još u unutarnjem zvukovodu se podijeli na dvije grane: *ramus saccularis*, što kroz *area vestibularis inferior* i *macula cribrosa media* pristupa na *macula sacci*; *ramus ampullae posterioris*, što kroz *foramen singulare* i *macula cribrosa inferior* pristupa na greben donje ampule.

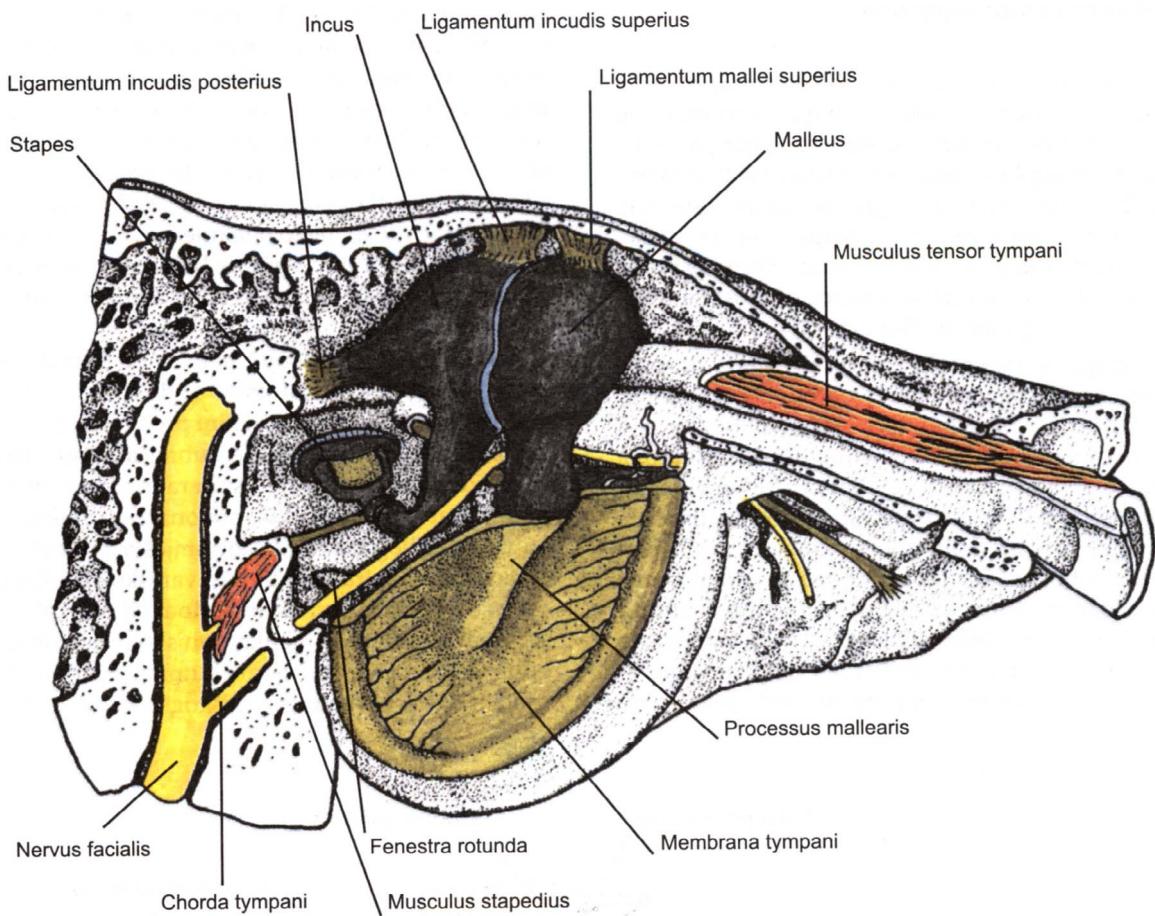
Bubnjić i slušne koščice prenose titranje zraka na tekućinu unutarnjeg uha

Bubnjiće (*carum tympani* = *tympanon*) je mala šupljina smještena između bubnjića i unutarnjeg uha, duboka oko 15 mm, visoka oko 15 mm, a široka 2-6 mm. Ta šupljina ima šest stijenki (Dodatni okvir 25-1), no ovdje nas poglavito zanima lateralna stijenka, tj. bubnjić (*membrana tympani*), koji bubnjiće odvaja od vanjskog zvukovoda, a titranje zraka preko bubnjišnog sustava slušnih koščica prenosi na tekućinu unutarnjeg uha (sl. 25-3 i 25-4).

Bubnjić je tanka (0,7 mm), ali čvrsta okrugla membrana, što vanjski zvukovod odvaja od bubnjića. Ukupna površina bubnjića je 85 mm² (vodoravni promjer 8-9 mm, okomiti promjer 8,5-10 mm), a fiziološki aktivna površina je 55 mm². Manji dio bubnjića je učvršćen uz rub bubnjišne usjekline (*incisura tympanica*); to je tzv. Schrapellova membrana ili mlohavi dio bubnjića (*pars flaccida*) što se zbog djelovanja tlaka može ispući prema van ili prema unutra (ovisno o smjeru djelovanja tlaka). Veći, napeti dio bubnjića (*pars tensa*) ima podebljan rub (*limbus membranae tympani*) uložen u bubnjišni žlijeb (*sulcus tympanicus*), uz koji je učvršćen prstenom vezivnog tkiva (*anulus fibrocartilagineus*). Granicu napetog i mlohavog dijela na vanjskoj površini bubnjića označuju *prominentia mallearis* (izbočina uzrokovanata bočnim nastavkom čekića, *processus lateralis mallei*) i dvije male prugice (*stria membranae tympani anterior*, *stria membranae tympani posterior*) što nastaju od dva nabora (*plica mallearis anterior* i *plica mallearis posterior*). Bubnjić nije ravan, nego nalikuje lijevku, a najdublja točka tog lijevka (tzv. "pupak



Slika 25-2. Tri koštana grebena dijele koštano dno unutarnjeg zvukovoda u četiri kvadranta. To su: poprečni greben (*crista transversa* s. *falciformis*), gornji okomiti greben (*crista verticalis superior* = Billov greben) i donji okomiti greben (*crista verticalis inferior*). To su važni topografski pokazatelji za kirurge koji operiraju u području unutarnjeg uha i zvukovoda. Za pojedinosti vidi tekst, a ovdje ističemo da postoji anastomiza vestibulokohlearnog živca i Wrisbergovog živca (*nervus intermedius Wrisbergii*). Nadalje, ima i aberantnih vlakana: a) *ramus cochleovestibularis* sastoji se od aberantnih vlakana sakularnog živca (*nervus saccularis*), što kroz Boettcherov ganglij (izdvjeni djelić vestibularnog ganglia) prelaze u slušni živac (*nervus cochlearis*); b) tzv. Oortova A-vlakna i B-vlakna, tj. aberantna vlakna slušnog živca. A-vlakna prolaze kroz vestibularni ganglij pa se vrati u slušni živac, a B-vlakna idu prvo usporedno s A-vlaknima, pa se uz vestibularni ganglij razdijele u dva snopića (nalik slovu »V«), od kojih se jedan vraća u slušni živac, dok se drugi nastavlja kroz vestibularni živac. Tako ta B-vlakna oblikuju Oortovu anastomozu; njihova je funkcija slabo poznata. Načrtno, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).



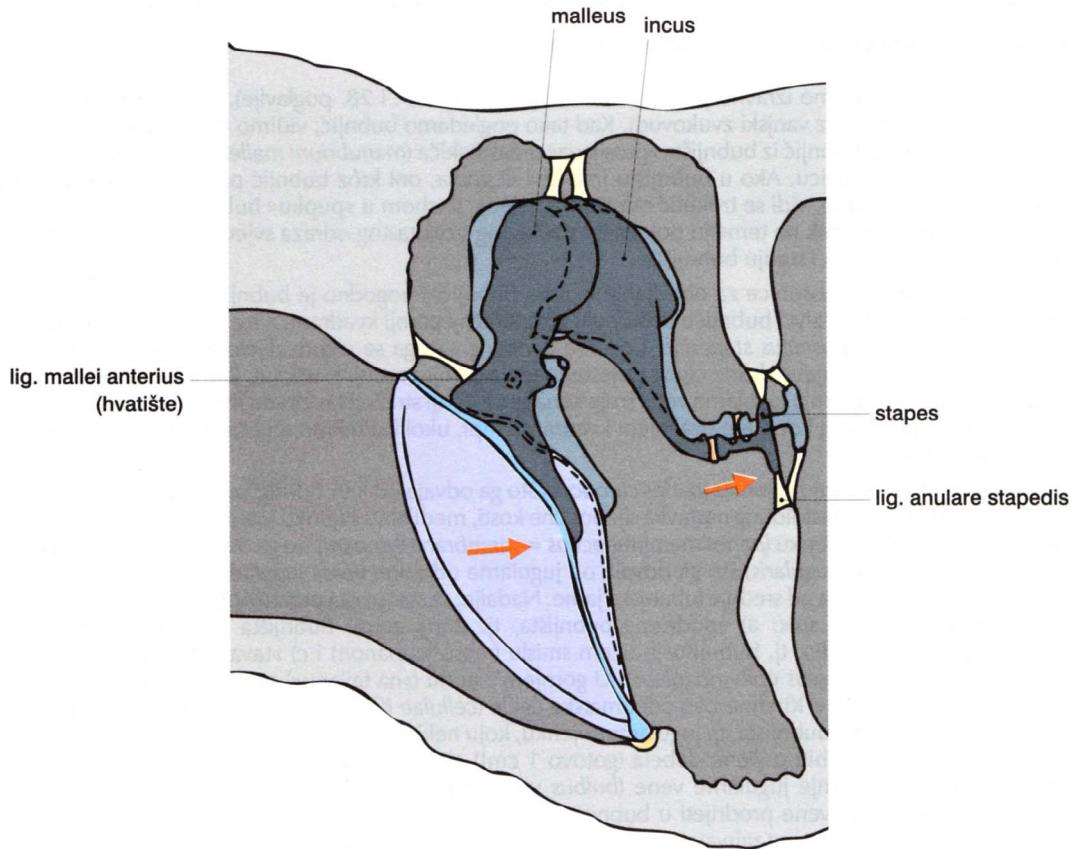
Slika 25-3. Prikaz položaja slušnih koščica i bubnjića. Držak čekića (*processus mallearis, manubrium mallei*) srastao je s bubnjićem (*membrana tympani*), a baza stremena uložena je u ovalni prozorčić. Koščice su međusobno povezane zglobovima, a uz stjenke bubnjišta učvršćene su ligamentima. Uočite da se tetiva *m. tensor tympani* hvata na držak čekića, dok se tetiva stremennog mišića hvata na stremen. Uočite također da je *chorda tympani* u posebnom odnosu s bubnjićem i slušnim koščicama. Crno polje je okrugli prozorčić (*fenestra rotunda*). Pojednostavljeni crtež prema Rauber-Kopsch (1987).

bubnjića”, *umbo membranae tympani*) smještena je bliže donjem prednjem rubu bubnjića. Nadalje, cijeli bubnjić je nagnut prema van i prema naprijed, pod kutom od 45-50° u odnosu na vodoravnu ravninu i otvorenim prema van (to je tzv. kut priklona, kut inklinacije bubnjića); podjednako velik kut u odnosu na središnju ravninu, ali otvoren prema natrag, je tzv. kut otklona (kut deklinacije) bubnjića. Zbog takvog kosog smještaja i ljevkastog oblika, gornja i stražnja stjenka vanjskog zvukovoda prelaze u bubnjić pod tupim kutom od oko 140°, dok se prednja i donja stjenka vanjskog zvukovoda s bubnjićem spajaju pod oštrim kutom od oko 30°. Tako nastaju dva mala zatona vanjskog zvukovoda (*recessus meatus acustici externi anterior et inferior*). Vjeruje se da je osjetljivost bubnjića na zvučne valove ovisna o kutu priklona (inklinacije), te da je bubnjić glazbeno nadarenih osoba “uspravniji” od bubnjića nemuzikalnih osoba. Inače, bubnjić novorođenčeta (zbog plitkoće zvukovoda) još je blizu površini i postavljen skoro vodoravno, a nakon drugog mjeseca života postupno tone u dubinu i poprima konačni kosi položaj usporedno s preoblikovanjem sljepoočne kosti. Eustahijeva slušna cijev (*tuba auditiva*) je koštano-hrskavični kanal što se jednim ušćem (*ostium tympanicum tubae auditivae*) otvara u bubnjište, a drugim ušćem (*ostium pharyngicum tubae auditivae*) u nosni dio ždrijelna (*nasopharynx*). Kad god gutamo, otvor se nakratko ždrijelno ušće slušne cijevi i malo zraka prodre u bubnjište. To je bitno stoga što se tako izjednačuje tlak zraka s obje strane bubnjića (u bubnjištu i u vanjskom

zvukovodu) i omogućuje slobodno titranje bubnjića. Pored toga, kroz slušnu cijev sekret što se trajno stvara u bubnjištu istječe u ždrijelo.

Slušne koščice (*ossicula auditus*) su čekić (*malleus*), nakovanj (*incus*) i stremen (*stapes*) (sl. 25-3). Međusobno su povezane zglobovima, a uz stjenke bubnjišta učvršćuju ih ligamenti. Nadalje, držak čekića (*manubrium mallei*) je srastao s bubnjićem, a spoj stremena i ovalnog prozorčića je zapravo sindezmota (*sindesmosis tympanostapedialis*). Zglob između nakovnja i čekića (*articulatio incudomallearis*) je sedlast, a zglob između nakovnja i stremena (*articulatio incudostapedialis*) je kuglast zglob. Te tri slušne koščice djeluju kao sustav poluga što titranje bubnjiće prenosi na tekućinu u unutarnjem uhu (sl. 25-4). Fiziološki aktivna površina bubnjića je 55 mm², a površina membrane ovalnog prozorčića je svega 3 mm². Stoga dolazi do znatnog pojačavanja signala (oko 18 puta) kroz provodni sustav slušnih koščica. To pojačavanje (amplifikacija) još se malo uveća (oko 1,3 puta) stoga što koščice djeluju kao poluga, pa je pri titranju zraka frekvencijom od 2.400 Hz signal na ovalnom prozorčiću ukupno pojačan oko 22 puta. Inače, pri toj frekvenciji bubnjić titra kao jedinstvena čvrsta ploča, dok pri višim frekvencijama različiti dijelovi bubnjića titraju neovisno jedni od drugih.

U bubnjištu su smještena i dva mala poprečnoprugasta mišića slušnih koščica (*musculi ossiculorum auditus*): zatezač bubnjića (*musculus tensor tympani*) i stremeni mišić (*musculus stapedius*) (sl. 25-3). Mišić zatezač bubnjića hvata se za držak



Slika 25-4. Slušne koščice djeluju kao sustav poluga što titranje bubnjića prenosi na tekućinu unutarnjeg uha. Strelice označavaju smjer prenošenja titraja bubnjića, a pune i crte označavaju dva različita položaja bubnjića i slušnih koščica. Pojednostavljeni crtež prema Rauber-Kopsch (1987).

čekića, pa svojom kontrakcijom zateže bubnjić i prigušuje njegovo titranje. Stremenih mišić hvata se na glavi i stražnji krak stremena i ima sličnu funkciju. To je ujedno najmanji poprečnoprugasti mišić ljudskog tijela. *Musculus tensor tympani* razvija se od prvog ždrijelnog luka, pa ga stoga inervira medijalni pterigoидni živac (*nervus pterygoideus medialis*), ogranač donjeg čeljusnog živca (*nervus mandibularis*).

Stremenih mišić razvija se iz drugog ždrijelnog luka, pa ga stoga inervira ogranač facijalnog živca (*ramus stapedius nervi facialis*). Ta dva mišića vjerojatno svojim tonusom održavaju sustav slušnih koščica u stanju optimalne utegnutosti (za najučinkovitiji prijenos titranja), ali i svojim prigušujućim učinkom zaštićuju osjetne organe unutarnjeg uha od presnažnog podraživanja, tj. prekomjerne buke. *Musculus tensor tympani* ima mišićna vretena (a *m. stapedius* ih nema), pa stoga ima ključnu ulogu u refleksnim kontrakcijama oba mišića. Taj se refleks u ljudi aktivira tek pri znatnoj buci (70-80 dB) i uz to je konsenzualan (to znači da se mišići kontrahiraju u oba uha nakon presnažnog podraživanja samo jednog uha). No, treba kazati da uloga tih mišića ipak nije posve razjašnjena. Primjerice, latencija opisanog refleksa je prilično duga (65-130 msec za potpunu kontrakciju!), što baš ne govori u prilog zaštitnoj ulozi tih mišića (refleks je prilično spor, a potpuna kontrakcija oba mišića smanji prenesenu jačinu zvuka za najviše 10 dB). Nadalje, kontrakcije tih mišića jače prigušuju duboke frekvencije, no značenje toga nije posve jasno.

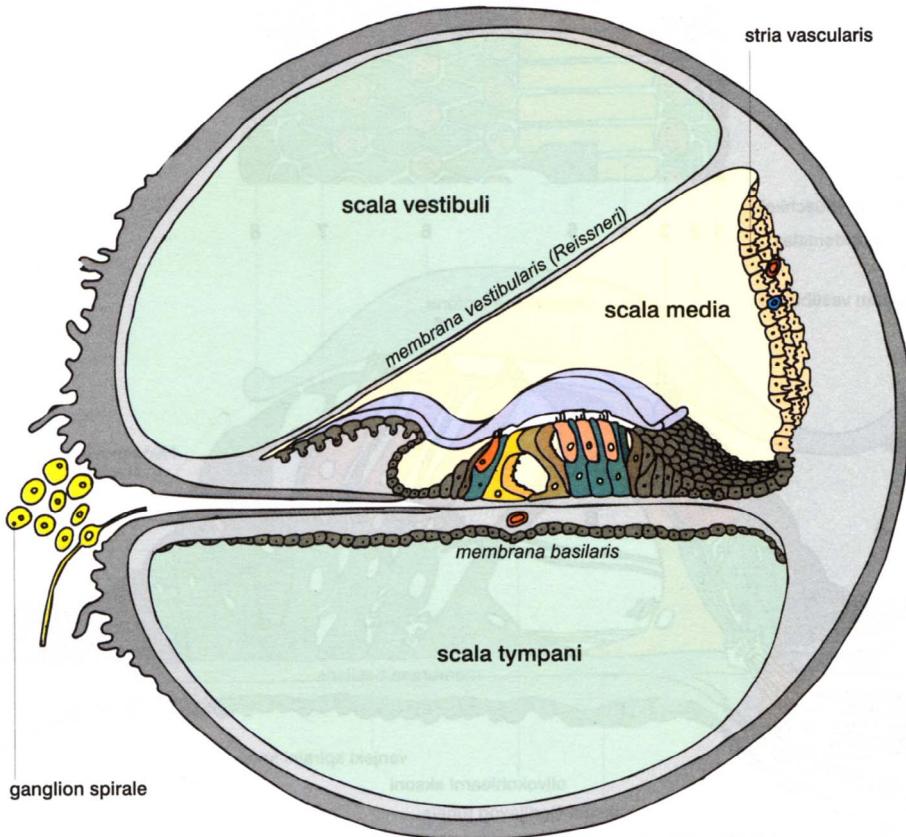
Cortijev slušni organ smješten je u pužnici

Pužnica ima tri zavojita "stubišta" (scalae) ispunjena tekućinom, a u srednjem stubištu smješten je dio membranskog labirinta (*ductus cochlearis*) s Cortijevim spiralnim organom

Pužnica (*cochlea*) je dio koštanog labirinta u kojem je smješten Cortijev slušni organ. Pužnica je zapravo dva i pol puta zavijena koštana cijev (*canalis spiralis cochleae*), duga 30-37,5 mm i nalik puževoj kući, a ta cijev ima tri odsječka, tj. tri zavojita "stubišta" (scalae) ispunjena tekućinom (sl. 25-5):

- a) *scala vestibuli*, ispunjena perilimfom,
- b) *scala media* (= *ductus cochlearis*, dio membranskog labirinta), što sadrži Cortijev osjetni organ i ispunjena je endolimfom,
- c) *scala tympani*, ispunjena perilimfom.

Pužnica ima bazu (*basis cochleae*) promjera 7-8 mm, uzdužnu os (*modiolus*) dugu 3 do 4,5 mm te vršak (*cupula cochleae*). *Pars vestibularis cochleae* je početni dio pužničnog kanala, spojen s predvorjem (*vestibulum*) koštanog labirinta. Odatle polazi uzlazno stubište, tj. stubište predvorja (*scala vestibuli*) kojim se val pokrenute perilimfe (nakon titranja bubnjića i stremena u ovalnom prozorčiću) uspinje prema vršku pužnice i tu kroz mali otvor (*helicotrema*) prelazi u silazno stubište, tj. stubište bubnjišta (*scala tympani*) kojim silazi prema okruglom prozorčiću prekrivenom sekundarnim bubnjićem (*membrana tympani secundaria*).



Slika 25-5. Pužnični kanal (*canalis spiralis cochleae*) sadrži tri stubišta: uzlazno (*scala vestibuli*), srednje (*scala media*) i silazno (*scala tympani*). Srednje stubište (= *ductus cochlearis*) od vestibularnog odvaja *membrana vestibularis*, a od bubenjišnog *membrana basilaris*, na kojoj počiva Cortijev organ. *Ganglion spirale* smješten je u spiralnom kanalu modiola. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).

Stubišta nastaju tako što se od spiralno zavijene koštane osi pužnice (*modiolus*) cijelom duljinom odvajaju dva koštana listića:

- Pregrada pužnice (*septum cochleae*), što se spaja sa zbijenom čahurom pužnice i razdvaja pojedine zavoje pužnice.
- Spiralna koštana pločica (*lamina spiralis ossea*), što se s dva sloja listića (*lamellae*) izboće u spiralni pužnični kanal i nepotpuno ga podijeli na uzlazno (*scala vestibuli*) i silazno (*scala tympani*) stubište. No, kad se na koštanicu pločicu nadoveže membranska (*lamina spiralis membranacea*), dva se stubišta posve razdvoje i nastaje srednje stubište (*scala media*), tj. membranski dio pužničnog labirinta (*ductus cochlearis*). Tako nastaju tri opisana stubišta (*scalae*).

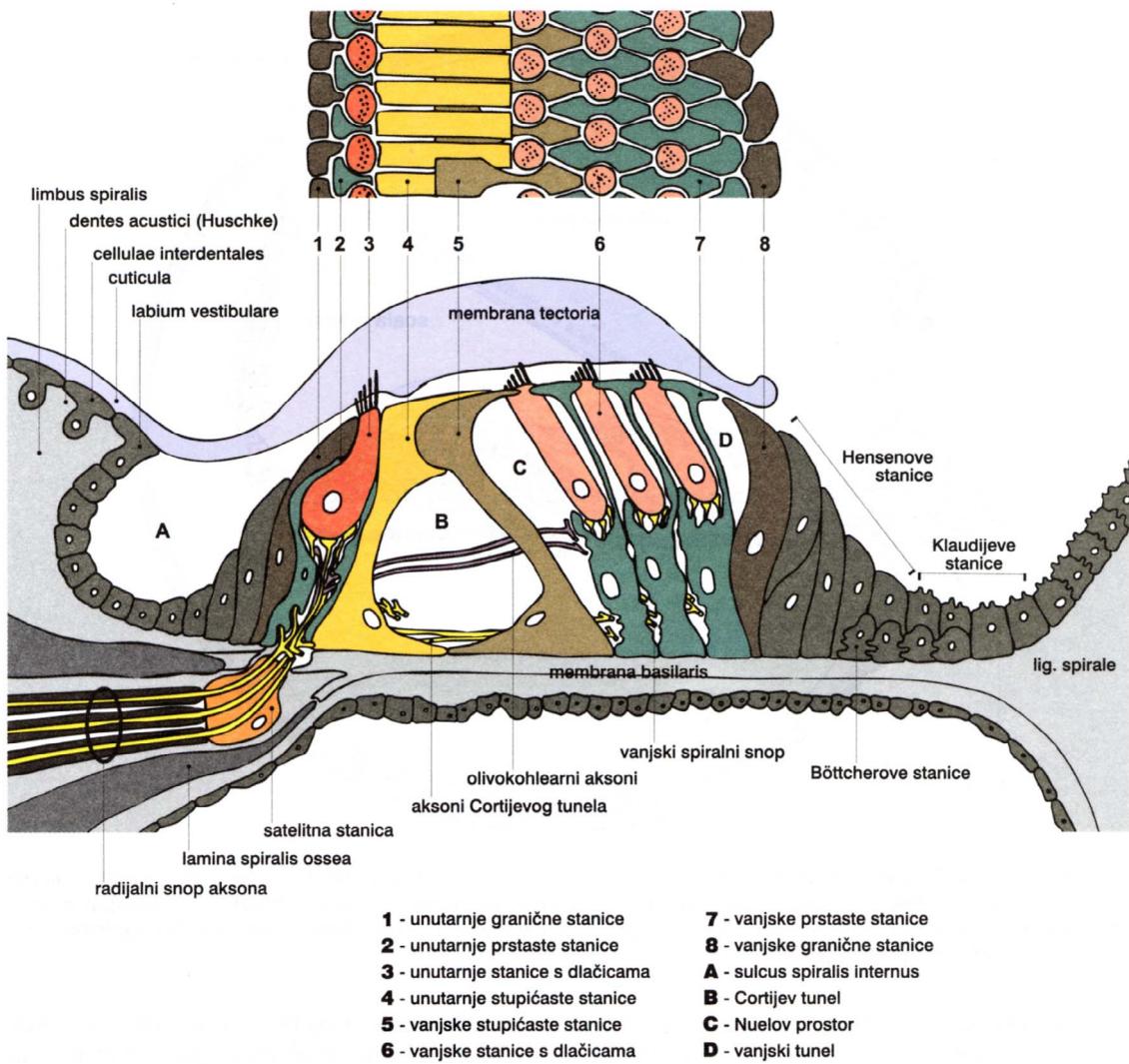
Dakle, četiri stijenke cijelog spiralnog pužničnog kanala (*canalis spiralis cochleae*) čine sljedeći elementi: *modiolus* (medijalna stijenka), *septum cochleae* (krov i dno) te koštana čahura pužnice (lateralna stijenka).

I *modiolus* i *lamina spiralis ossea* prepuni su šupljina. U tim se šupljinama nalaze spiralni ganglij (*ganglion spirale*), tj. tijela prvog neurona slušnog puta, kao i periferni i centralni nastavci bipolarnih neurona spiralnog ganglija (sl. 25-5). Baza modiola (*basis modiolii*) okrenuta je prema unutarnjem zvukovodu – točnije, čini upravo onaj dio dna unutarnjeg zvukovoda, na kojem je smješten *tractus spiralis foraminosus* (kroz čije rupice centralni nastavci bipolarnih neurona spiralnog ganglija izlaze u unutarnji zvukovod i oblikuju slušni živac, *nervus cochlearis*). Tijela bipolarnih neurona spiralnog ganglija smještena su na spoju modiola i spiralne

koštane pločice, tj. u *canalis spiralis modiolii*. Centralni nastavci silaze kroz uzdužne kanaliće modiola (*canales longitudinales modiolii*), a periferni nastavci bipolarnih neurona kroz radijalne kanaliće koštane pločice (*canales radiales laminae spiralis ossea*) pristupaju osjetnim stanicama Cortijevog organa (sl. 25-5 i 25-6).

Ductus cochlearis je membranski dio pužničnog labirinta. Ta cjevčica (duga oko 31 mm) ima trokutast presjek (sl. 25-5), a od njezine ukupne duljine 58% je smješteno u bazalnom zavodu pužnice, 29% u srednjem i 13% u vršnom (apikalnom) zavodu pužnice. Vrh trokuta počiva na rubu spiralne koštane pločice, a bazu trokuta čini lateralna stijenka pužničnog kanala. U uspravnoj glavi, dno, tj. donju stijenku (*paries tympanicus ductus cochlearis*) čini *lamina spiralis membranacea* (= *limbus laminae spiralis ossea + lamina s. membrana basilaris*), lateralnu stijenku oblikuje *ligamentum spirale cochleae* (kojeg prekriva *stria vascularis* – sl. 25-5), a krov, tj. nakošenu gornju stijenku oblikuje Reissnerova membrana (*membrana vestibularis Reissneri*). Dakle, Reissnerova membrana odvaja srednje stubište od uzlaznog (vestibularnog), a bazilarna membrana odvaja srednje stubište od silaznog (bubenjišnog) stubišta (sl. 25-5). Srednje stubište (= *ductus cochlearis*) ispunjeno je endolimfom, dok su uzlazno i silazno stubište ispunjeni perilimfom.

Membrana vestibularis medijalno je pričvršćena uz pokosnicu spiralne koštane pločice, a lateralno je pričvršćena uz gornji rub spiralnog ligamenta. U odnosu na bazilarnu membranu položena je pod kutom od 30-35°. *Ligamentum spirale* je (na presjeku) klinasto podebljanje specifičnog vezivnog tkiva vanjske (lateralne) stijenke pužnice; vrh tog kлина je tzv.



Slika 25-6. Crtež Cortijevog spiralnog organa i njegovih potpornih i osjetnih stanica. Gornji dio slike predstavlja pogled odozgor na Cortijev organ (nakon što je odmaknuta membrana tectoria). Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).

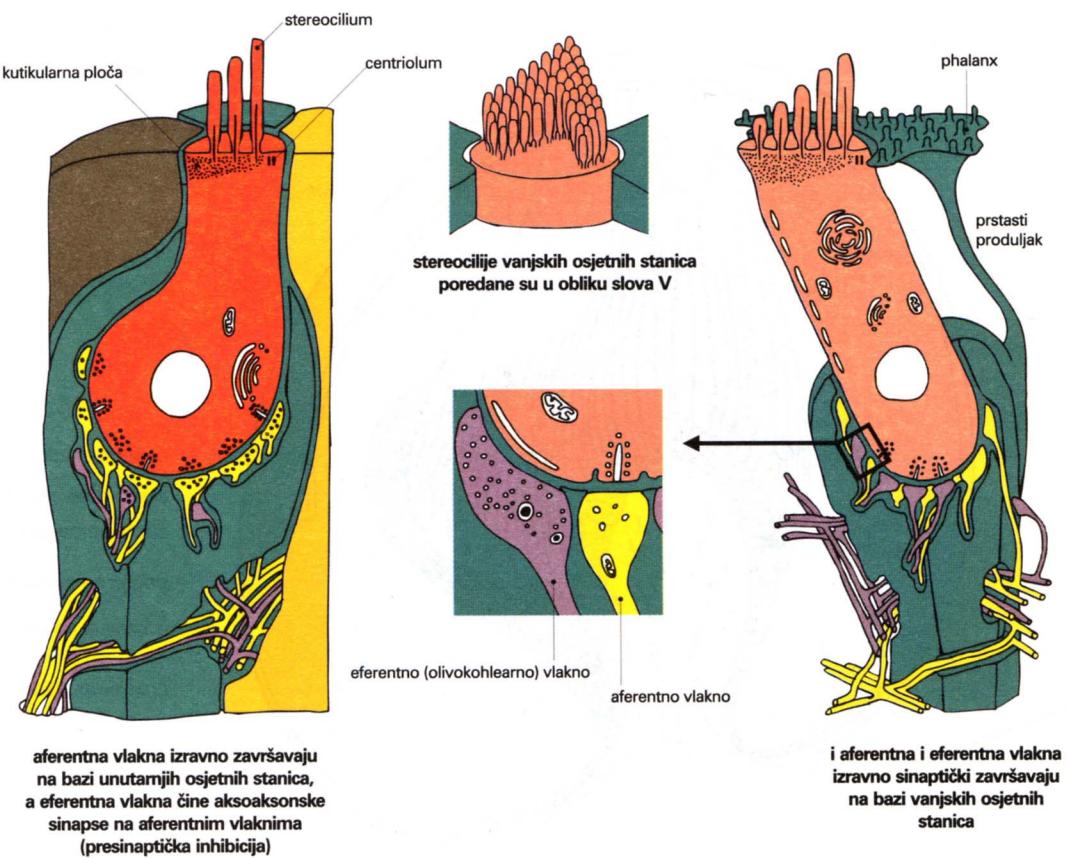
spiralni greben (*crista spiralis*) na koji se hvata *membrana basilaris*. Donji dio spiralnog ligamenta je blago udubljen (to je *sulcus spiralis externus*), a cijelu unutarnju površinu (okrenutu šupljini srednjeg stubišta) prekriva tračak posebnog višeslojnog epitelia bogatog kapilarama (*stria vascularis*). Donji rub tog tračka je blago izbočen nad vanjskim spiralnim žlijebom (*sulcus spiralis externus*), što tu izbočinu epitelnog tračka odvaja od Cortijevog organa. To izbočenje nazivamo *prominentia spiralis*, a vjeruje se da je to glavno mjesto stvaranja (i resorpcije) endolimfe.

Cortijev organ smješten je na bazilarnoj membrani srednjeg stubišta, ispunjenog endolimfom

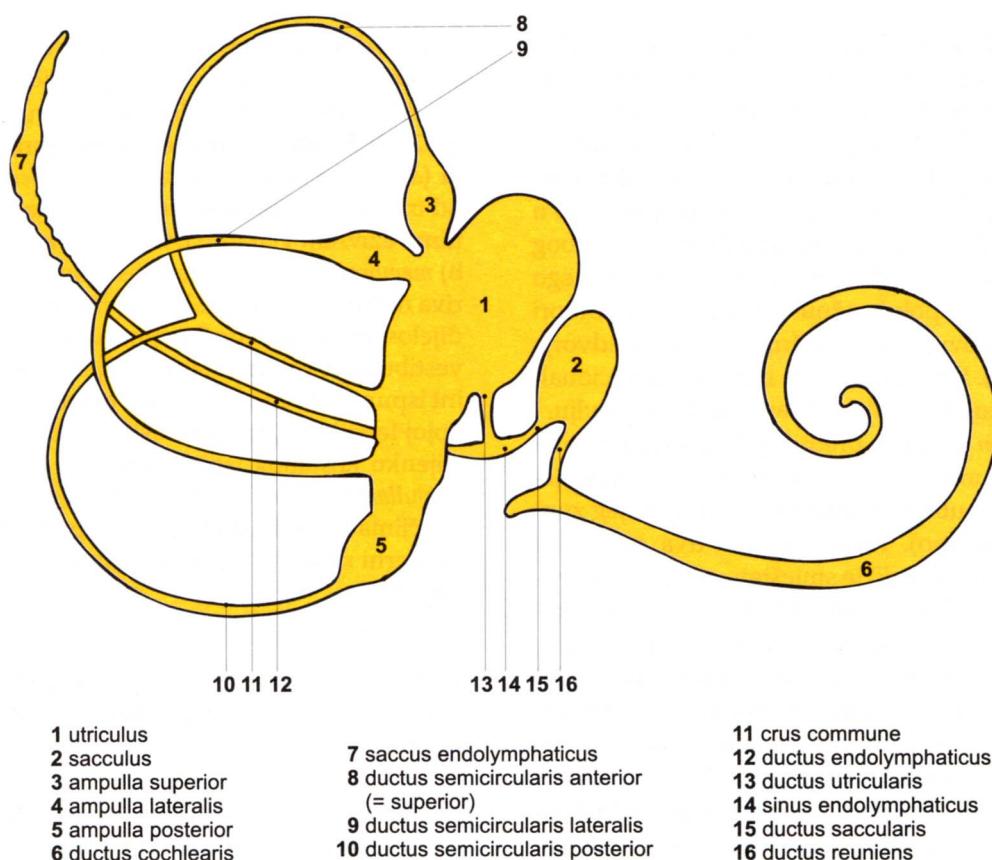
Dno srednjeg stubišta (*paries tympanicus ductus cochlearis*) sastoji se od dva dijela. Medijalni dio je podebljana pokosnica spiralne koštane ploćice (*limbus laminae spiralis osseae = limbus spiralis*) i za izbočeni (konveksni) dio tog podebljanja hvata se Reissnerova membrana, dok udubljeni (konkavni) dio tog podebljanja oblikuje medijalnu stijenkiju unutarnjeg spiralnog žlijeba (*sulcus spiralis internus*) (sl. 25-6). Usna vestibularnog ruba (*labium vestibulare*) taj žlijeb nadsvoduje, a usna bubrežnog ruba (*labium limbi tympanicum*) njegovo je dno. I spiralni rub i njegovu vestibularnu usnu

prekriva nekoliko zubičastih nizova stanica (*dentes acustici Huschke*), a žlebove između tih zubića ispunjavaju interdentalne stanice (*cellulae interdentales*) što imaju oblik slova "T" (sl. 25-6).

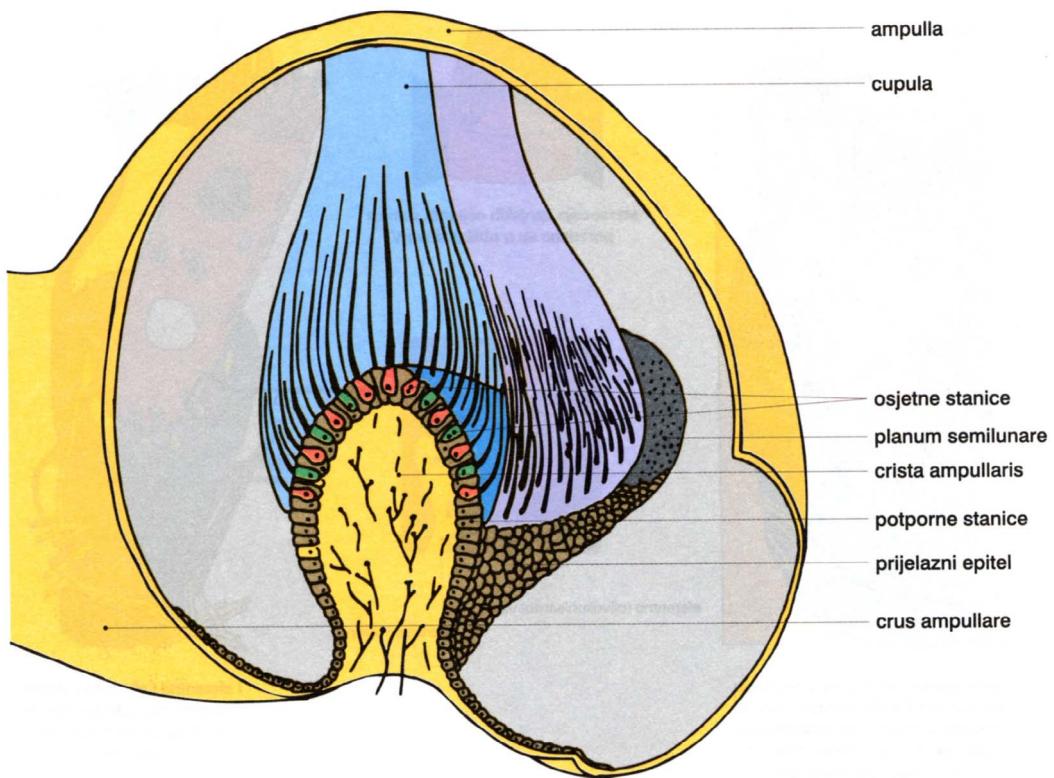
Veći, lateralni dio dna srednjeg stubišta čini *membrana basilaris*, razapeta od usne bubrežnog ruba do spiralnog grebena. Ta je bazilarna membrana duga 31-35 mm, a od bazalnog prema apikalnom zavodu pužničnog kanala postaje sve šira (širina bazilarne membrane u bazalnom zavodu iznosi 0,1 do 0,2 mm, u srednjem zavodu 0,3 mm, a pri vrhu pužnice 0,5 mm). Sam prijelaz usne bubrežnog ruba u bazilarnu membranu slikovito nazivamo izruičanom uzdicom (*habenula perforata*) jer sadrži niz otvora (*foramina nervosa*) kroz koje prolaze periferni nastavci prvog neurona slušnog puta, tj. bipolarnih neurona spiralnog ganglia, na svom putu prema osjetnim stanicama Cortijevog organa. Bazilarnu membranu dijelimo u dva pojasa: a) unutarnji lučni pojas (*zona arcuata*) i vanjski češljasti pojas (*zona pectinata*). Granicu ta dva pojasa označuje bazalni dio vanjskih stupićastih stanica. Lučni pojas je uži (zaузима 1/3 bazilarne membrane) i izgrađen od zrakasto (radijalno) usmjerenih pojedinačnih filamenata uklopljenih u malo izvanstaničnog matriksa. Nasuprot tome, filamenti češljastog pojasa okupljeni su u snopiće što oblikuju vlakna



Slika 25-7. Prikaz rasporeda stereocilija i sinaptičkih odnosa aferentnih i eferentnih aksona s unutarnjim i vanjskim osjetnim stanicama s dlačicama. Za pojedinosti proučite tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).



Slika 25-8. Shema membranskog labirinta. Nacrtano prema Rauber-Kopsch (1987).



Slika 25-9. Crtež grude polumjesečastog nabora, tj. ampularnog grebena (*crista ampullaris*) i osjetnih vestibularnih stanica s dlačicama. Uočite vrčaste stanice I. tipa (crveno) i stupićaste stanice II. tipa (zeleno), te visoku i zašljenu »kapu« (*cupula*) hladeti-naste tvari, što je pričvršćena uz krov ampule i ne sadrži statolitne kristaliće. Nacrtano, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).

različite debljine – tzv. slušne strune (njem. Hörsaiten), poredane u dva sloja razdvojena homogenim izvanstaničnim matriksom. Gornji sloj prileži uz Cortijev organ i sastavljen je od tankih snopića vlakana, a donji (timpanalni) sloj sastavljen je od debelih snopića vlakana – upravo zbog toga taj pojas bazilarne membrane i ima češljast izgled (pa se zove *zona pectinata*). Oba se sloja lateralno stapa i lepezano šire u spiralni ligament.

Cortijev organ sastoji se od potpornih i nekoliko nizova osjetnih stanica s dlačicama, a njih prekriva pokrovna membrana

Cortijev organ (*organum spirale Corti*) sastoji se od potpornih i osjetnih stanica što leže na bazilarnoj membrani i oblikuju epitelijski greben, ispušten u šupljinu srednjeg stubišta cijelom njegovom duljinom. U tom epitelnom grebenu je složeni sustav tunela i pukotina, a veći dio grebena prekriva pokrovna membrana (*membrana tectoria*) (sl. 25-6). Potporne i osjetne stanice su poredane u nizove, pa (idući od unutarnjeg spiralnog žlijeba) na poprečnom presjeku kroz Cortijev organ (sl. 25-6) vidimo sljedeće vrste stanica:

- Iza epitela unutarnjeg spiralnog žlijeba slijede unutarnje gradične stanice te unutarnje prstaste (falangealne) stanice.
- Potom slijedi jedan niz unutarnjih osjetnih stanica s dlačicama.
- Potom slijede dva niza stupićastih stanica (unutarnje i vanjske stupićaste stanice) što su jedne prema drugima nagnute poput rogova krovišta, a između njih je unutarnji, Cortijev tunel (*cuniculum internum*).
- Slijedi 3 do 5 nizova vanjskih falangealnih (Deitersovih) stanica, nalik stolicama u kojima sjede vanjske osjetne

stanice s dlačicama. Između vanjskih stupićastih stanica i Deitersovih stanica je srednji tunel, tj. Nuelov prostor (*cuniculum medium*).

- Potom slijede vanjske gradične stanice, a iza njih Hensenove i Klaudijeve potporne stanice (te posljedne već čine dno vanjskog spiralnog žlijeba), a između Deitersovih stanica i vanjskih gradičnih stanica je vanjski tunel (*cuniculum externum*).

Zonulae occludentes čvrsto spajaju vršne dijelove svih navedenih stanica (okrenute endolimfi) i tako nastaje *membrana reticularis*, a ispod nje je složeni sustav šupljina i pukotina sastavljen od tri tunela i njihovih komunikacija. Uske pukotine između tijela vanjskih stupićastih stanica spajaju unutarnji (Cortijev) tunel sa srednjim tunelom (Nuelovim prostorom). Pukotine između gornjih trećina tijela vanjskih stanica s dlačicama spajaju Nuelov prostor s vanjskim tunelom. U tom sustavu tunela (odvojenom i od endolimfe i od perilimfe) je posebna, Cortijeva limfa (sličnija perilimfi nego endolimfi). Jedino apikalni krajevi osjetnih stanica s dlačicama su u dodiru s endolimfom, dok njihova tijela oplahuju Cortijeva limfa.

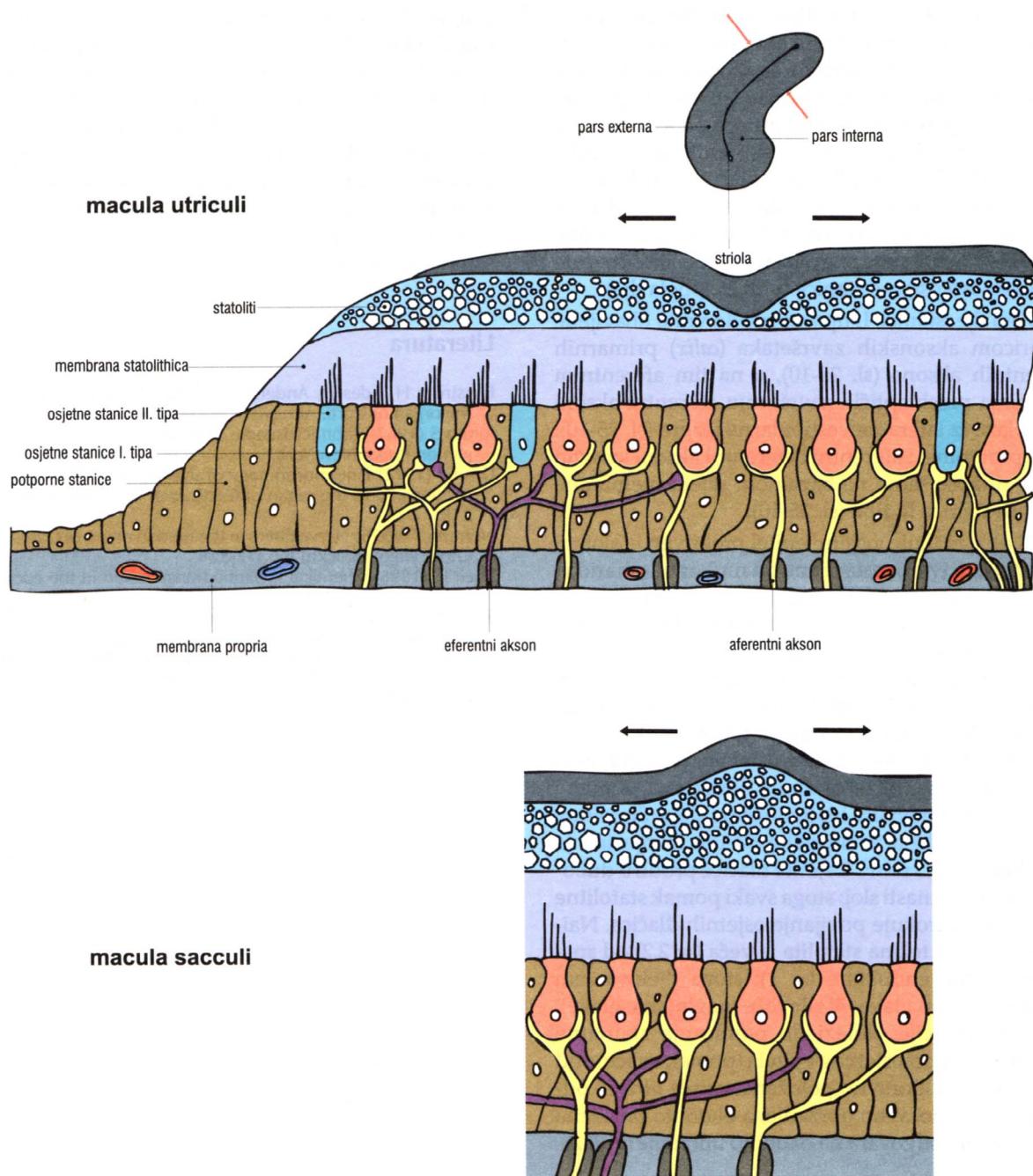
Sve potporne stanice dijelimo u dvije skupine: one što su pojačane filamentima (stupićaste i Deitersove stanice) i one što nemaju filamente (unutarnje falangealne stanice, Hensenove, Klaudijeve i Böttcherove stanice). Potporne stanice pojačane filamentima stabiliziraju Cortijev organ i oblikuju nosivu konstrukciju sastavljenu od dva potorna luka. Unutarnji potporni luk čine stupićaste, a vanjski potporni luk čine Deitersove stanice. Bazalni i apikalni dijelovi tih stanica tjesno su priljubljeni, a njihovi suženi, štapičasti središnji dijelovi su razmaknuti (međuprostor ispunja Cortijeva limfa).

Unutarnje i vanjske stupićaste stanice oblikuju dva spiralna niza nagnutih stanica između kojih ostaje trokutasti Cortijev tunel. Te stanice na bazilarnoj membrani počivaju svojim dugim stopalima, a imaju stupićasta tijela i povijene glave što su tako isprepletene da se izbočenja glava vanjskih stanica uglave u udubljenja glava unutarnjih stanica (poput sićušnih zglobovnih tijela).

Otpriklike 5.600 unutarnjih stupićastih stanica svojim stopalima počiva na lučnom pojusu (*zona arcuata*) bazilarne membrane. Vanjske stupićaste stanice su i dulje i šire od unutarnjih, a ima ih oko 3.800 i njihova stopala počivaju na granici lučnog i češljastog pojasa (*zona pectinata*) bazilarne

membrane. Po dvije susjedne pločaste glave vanjskih stupićastih stanica poput kliješta obuhvaćaju jednu vanjsku osjetnu stanicu s dlačicama (sl. 25-6, pogled odozgor). Vanjski potporni luk oblikuju Deitersove stanice. Svaka Deitersova stanica nalikuje stolici u kojoj sjedi vanjska osjetna stanica s dlačicama (sl. 25-6 i 25-7). I te stanice imaju tijelo, tanki držak, tj. prstasti produljak i plosnat proširenji prst (*phalanx*) (sl. 25-7).

Medijalnu padinu epitelnog brežuljka Cortijevog organa oblikuju unutarnje falangealne i unutarnje granične stanice (one ujedno oblikuju lateralnu stijenku i dno unutarnjeg spiralnog žlijeba – sl. 25-6). Lateralnu padinu epitelnog



Slika 25-10. Crtež »pločastih mrlja« osjetnog epitela (*macula sacculi* i *macula utriculi*). Uočite vrčaste osjetne stanice I. tipa (crveno) i stupićaste osjetne stanice II. tipa (zeleno), te aferentne akson (žuto) i eferentne akson (ljubičasto). Uočite također da su u području striole smještene jedino osjetne stanice I. tipa, dok su u ostalim dijelovima makule oba tipa osjetnih stanica podjednako zastupljena. Strelice označuju dva dijela makule (u odnosu na striolu). Uočite suprotnu polariziranost osjetnih stanica u dvije makule (polozaj stereocilije i smjer skraćivanja mikrovila). Nacrtano, uz izmjene, prema Rauber-Kopsch (1987).

brežuljka Cortijevog organa oblikuju Hensenove (vanjske granične), Klaudijeve i Böttcherove stanice (one ujedno oblikuju medijalnu stijenku i dno vanjskog spiralnog žlijeba – sl. 25-6). Böttcherove stanice nalazimo samo u bazalnom zavodu pužničnog kanala, kao male skupine smještene između Klaudijevih stanica i bazilarne membrane (dakle, Böttcherove stanice ne dosežu površinu epitela – sl. 25-6). Kako je već spomenuto, spojeni apikalni nastavci svih potpornih stanica oblikuju mrežastu membranu (*membrana reticularis*) kroz čije otvore u endolimfu strše dlačice osjetnih stanica. To je zapravo prilično kruta mreža što omogućuje da se tijekom pomicanja bazilarne membrane sve osjetne stanice s dlačicama pomiču zajedno i bez deformacija – djelovanje vanjske sile uzrokuje povijanje (deformacije) jedino osjetnih dlačica!

Hladetinasta pokrovna membrana (*membrana tectoria*) polazi s usne vestibularnog ruba (*labium limbi vestibulare*), premošćuje unutarnji spiralni žlijeb, poput jezika prekriva Cortijev organ i završava mrežasto razrahljenim vrškom u blizini Hensenovih stanica (sl. 25-6). Prema medijalno, njezino polazište poput tanke kožice (*cuticula*) prekriva i interdentalne stanice (sl. 25-6). Gornja površina pokrovne membrane je mrežasta, dok je njezina donja površina glatka i jedino ima udubljenja u koja su uronjene dlačice osjetnih stanica (a u sredini, otprilike nasuprot Cortijevog tunela, ima i tzv. Hensenovu prugu). Hladetinastu masu pokrovne membrane proizvode interdentalne stanice.

Osjetne stanice Cortijevog organa inerviraju i aferentni i eferentni aksoni

Osjetne stanice s dlačicama dijelimo u dvije skupine: unutarnje osjetne stanice s dlačicama (oko 3.500 poredanih u jednom nizu) i vanjske osjetne stanice s dlačicama (oko 12.000 do 19.000, poredanih u nekoliko nizova – 3 niza u bazalnom, a 4-5 nizova u apikalnom zavodu pužničnog kanala).

Za razliku od osjetnih stanica vestibularnog organa, osjetne stanice Cortijevog organa imaju jedino stereocilije, dok od početne fetalne kinocilije preostaje jedino centriol (sl. 25-7). Te stereocilije su posebno prilagođeni mikrovili, pojačani uzdužnim aktinskim filamentima. Ti se filamenti u donjem dijelu cilije zgusnu u “središnju jezgru” usidrenu u tzv. kutikularnu ploču (sl. 25-7). Na unutarnjim osjetnim stanicama ima 50 do 60 stereocilija, poredanih u 3 do 4 višemanje ravna reda. Na vanjskim osjetnim stanicama ima 60 do 120 stereocilija poredanih u 3 do 7 redova u obliku slova V ili W (sl. 25-7). Sve su stereocilije međusobno povezane debelim slojem mukopolisaharida, pa se stoga zajedno i povijaju tijekom titranja bazilarne membrane. Bitan je i raspored stereocilija: konkavitet slova V okrenut je prema modiolu, a od medijalno prema lateralno stereocilije također postaju sve dulje (sl. 25-7). To omogućuje morfološku polarizaciju osjetnih stanica. Poprečno usmjerene potezne sile, što stereocilije poviju prema lateralno, tj. prema vaskularnom epitelnom tračku, ekscitiraju osjetne stanice, dok povijanje stereocilija prema medijalno (prema modiolu) inhibira osjetne stanice Cortijevog organa. Do tog povijanja dolazi zbog pomicanja pokrovne membrane u odnosu na sam Cortijev organ. Pritom su jedino stereocilije vanjskih osjetnih stanica u izravnom i tjesnom dodiru s pokrovnom membranom (uronjene u nju), dok stereocilije unutarnjih osjetnih stanica pokrovnu membranu tek blago dodiruju (ili je uopće ne dodiruju). Vjeruje se da se stereocilije unutarnjih

osjetnih stanica povijaju ne zbog pomicanja pokrovne membrane, nego zbog radijalno usmjerena pomaka endolimfe.

Unutarnje osjetne stanice su vrčaste (kruškaste – nalik stanicama I. tipa u vestibularnom organu), dok su vanjske osjetne stanice vitke i stupićaste (nalik stanicama II. tipa u vestibularnom organu).

Primarna aferentna vlakna slušnog živca su periferni nastavci bipolarnih neurona spiralnog ganglija, smještenog u spiralnom kanalu modiola (= Rosenthalov kanal). Tih primarnih aferentnih aksona ima oko 31.500, a njihov se broj tijekom starenja neprekidno smanjuje. Periferni nastavci bipolarnih neurona spiralnog ganglija prolaze prvo kroz radijalni kanal spiralne koštane pločice i pritom gube mijelinsku ovojnicu, a potom u skupinama od po 10 do 20 aksona prolaze kroz *foramina nervosa* i dospijevaju pod unutarnje osjetne stanice Cortijevog organa (sl. 25-6). Oko 95% aferentnih aksona izravno i bez grananja (kao radijalna vlakna) dosežu unutarnje osjetne stanice (tu 1 akson pravi sinapse s oko 20 osjetnih stanica). No, s vanjskim osjetnim stanicama sinapse pravi svega 5% aferentnih aksona. Kako je broj tih aksona (2.500 do 3.000) bitno manji od broja osjetnih stanica (12.000 do 18.000), očigledno se ti aksoni obilno granaju i uz to putuju u radijalnom smjeru. Stoga, nakon što radijalni snopić napusti *foramina nervosa*, aksoni mimoilaze 5 do 6 stupićastih stanica kao unutarnja spiralna vlakna, a potom kao bazalna tunelna vlakna prolaze kroz Cortijev tunel i oblikuju tri vanjska spiralna snopića između Deitersovih stanica (sl. 25-6). Svaki akson se grana i inervira oko 10 vanjskih osjetnih stanica.

Primarna aferentna vlakna slušnog živca prave sinapse s bazalnim dijelovima osjetnih stanica. No, na tim stanicama sinapse prave i eferentni olivokohlearni aksoni (sl. 25-7). I aferentni i eferentni aksoni izravno završavaju na bazi vanjskih osjetnih stanica. Međutim, na tijelu unutarnjih osjetnih stanica izravno (poput košarice) završavaju jedino primarni aferentni aksoni, dok eferentni aksoni prave presinaptičke (akso-aksonske) sinapse na završecima aferentnih aksona. Uloga eferentnih aksona zapravo je slabo poznata. Ta eferentna olivokohlearna vlakna u unutarnjem zvukovodu Oortovom anastomozom (sl. 25-2) prelaze u slušni živac, a ima ih svega 500. Oko 50% tih aksona pristupa unutarnjim, a oko 42% vanjskim osjetnim stanicama. Nadalje, oko 85% tih aksona za unutarnje osjetne stanice su ipsilateralni (iz istostranog sklopa gornje olive), a 15% su kontralateralni (iz sklopa gornje olive suprotne strane). Ti aksoni oblikuju unutarnje spiralne snopove u Cortijevom organu (sl. 25-6). Gotovo je obrnut omjer ipsilateralnih (30%) i kontralateralnih (70%) eferentnih aksona što pristupaju vanjskim osjetnim stanicama. Ti aksoni oblikuju vanjske spiralne snopove (po jedan za svaki niz osjetnih stanica) u Cortijevom organu, a prije toga prolaze kroz Cortijev tunel kao gornja tunelna vlakna.

Organ ravnoteže sastoji se od tri polukružna kanalića, membranske vrećice (sacculus) i membranske mješinice (utricle)

Organ ravnoteže (*organum vestibulare = labyrinthus vestibularis*) ima koštani i membranski dio. Koštani dio čine tri koštana polukružna kanalića (*canales semicirculares ossis*) smještena u tri međusobno okomite ravnine, te predvorje (*vestibulum*) (sl. 25-1). Ti kanalići su različito dugi: stražnji je najdulji (22

mm) i oblikuje gotovo potpun krug, prednji je kraći (18-20 mm) i oblikuje 2/3 kruga, a lateralni je najkraći (14-15 mm) i oblikuje tek polovicu kruga. Kanali su i različite širine (od 0,8 do 1,5 mm), pri čemu je lateralni najširi, a prednji najuži. Kanaliči su lučno zavijeni, pa razlikujemo dva njihova kraka: početni odsječak je vrasto proširen, pa govorimo o koštanim ampulama (*ampullae osseae*), a preostali dio kanaliča je tzv. jednostavni krak (*crus simplex*). Stražnji odsječci prednjeg i stražnjeg kanala spojeni su u zajednički krak (*crus commune*, dug 3,7 mm), pa zbog toga u stijenci predvorja (*vestibulum*) nema šest nego samo pet otvora polukružnih kanaliča. Ti su otvori smješteni u krovu, dnu i stražnjoj stijenci predvorja.

Vestibulum je jajasto predvorje koštanog labirinta (visina 5-7 mm, širina 3 mm, dubina 6 mm) smješteno između bubnjišta (lateralno) i unutarnjeg zvukovoda (medijalno). Predvorje ima dva zatona: jednom (*recessus sacculi*) je smješten *sacculus*, a u drugom (*recessus utriculi*) je *utriculus*. Na medijalnoj stijenci predvorja nekoliko je rupičastih polja, kroz koja u unutarnje uho (iz unutarnjeg zvukovoda) ulaze periferni nastavci bipolarnih stanica vestibularnog ganglija. Na lateralnoj stijenci predvorja su dva otvora, tj. prozorčića (*fenestra ovalis* i *fenestra rotunda*) koji predvorje povezuju s bubnjištem. Zapravo, na samoj lateralnoj stijenci je ovalni prozorčić (*fenestra ovalis* = *fenestra vestibuli*), dok je okrugli prozorčić smješten na prijelazu lateralne stijenke u dno predvorja. Tu je i pužnični zaton (*recessus cochlearis*) od kojeg započinje pužnica.

U koštani labirint uložen je membranski labirint (sl. 25-8). Stijenka svih dijelova membranskog labirinta (*ductus semicirculares*, *sacculus*, *utriculus*) sastoji se od tri sloja: a) *membrana propria* (s kolagenim i elastičnim vezivnim vlaknima, fibroцитima i melanocitima), b) *membrana basalis* i c) jednoslojnog epitelja koji pokriva nutrinu membranskog labirinta u svim njegovim dijelovima, osim u područjima u kojima su smještene vestibularne osjetne stanice. Cijeli membranski labirint je ispunjen endolimfom, a okružen perilimfom (u kojoj lebdi). No, membranski je labirint prirastao uz stijenu koštanog labirinta na pet mesta (tri *cristae ampullares*, *macula sacculi* i *macula utriculi*), tj. u područjima osjetnih stanica. Na ta područja pristupaju periferni nastavci bipolarnih neurona vestibularnog ganglija.

Vestibularne osjetne stanice oblikuju tri polumjesečasta grebena i dve pločaste "mrlje" osjetnog epitelja

Jednoslojni, jednostavni epitel membranskog (vestibularnog) labirinta podebljan je i pretvoren u posebna polja osjetnog epitelja na pet mesta: u području tri polumjesečasta nabora, tj. tri ampularna grebena (*cristae ampullares*), te u području pločastih mrlja (*macula sacculi* i *macula utriculi*). U okolini tih polja osjetnog epitelja, postupno se pločasti epitel pretvara u stupičasti. Uz obje strane osjetnih ampularnih grebena leži po jedan pojas prijelaznog epitelja (*plana semilunaria* – polumjesečaste zaravni), a stanice tog epitelja sintetiziraju mukopolisaharidne sastojke hladetinaste kape (*cupula*) osjetnih grebena (sl. 25-9). Na boku grebena je uska zona prijelaznog epitelja iza koje slijedi široki pojas tamnih stanica (vjerojuće se da te tamne stanice održavaju visoku koncentraciju K⁺ u endolimfu; štoviše, mnogi vjeruju da upravo stanice prijelaznog epitelja i polumjesečastih zaravnih stvaraju endolimfu).

Macula utriculi prekriva dio dna i dio prednje stijenke membranske mješinice (*utriculus*) i njezina slobodna površina

gleda nagore. *Macula sacculi* leži na medijalnoj stijenci membranske vrećice (*sacculus*) i njezina slobodna površina gleda prema van.

Višeslojni osjetni epitel svih pet osjetnih polja izgrađen je od potpornih i od osjetnih stanica (sl. 25-9 i 25-10). Na vrhovima osjetnih stanica su čuperci trepetljika (cilija), pa stoga osjetne stanice nazivamo stanicama s dlačicama. Na temelju njihovih oblika, ultrastrukturne građe i sinaptičkih veza, osjetne stanice s dlačicama dijelimo u stanice I. tipa i stanice II. tipa. Stanice I. tipa su vrčaste (trbušastog tijela i vitkog vrata), dok su stanice II. tipa stupičaste i vitkije. U oba tipa stanica, čuperak dlačica sastoji se od jedne rubne trepetljike (cillum) i 40 do 100 promijenjenih mikrovila (*microvilli*). Rubna trepetljika je građena slično kinocilijama, ali se ne pokreće aktivno, nego samo pasivno (djelovanjem endolimfe). Stoga kažemo da je to kruta trepetljika, tj. dlačica (*stereocilium*). Mikrovili su raspoređeni šesterokutno, a od jednog ruba stanice prema drugom sve niži (poput cijevi orgulja – sl. 25-10). Najduži mikrovili (dlačice duljine 100 μm) smješteni su uz stereocijiju, a najkraće dlačice (duljine 1 μm) upravo na suprotnom kraju vršne površine osjetne stanice. Položaj stereocilije određuje os polarnosti osjetne stanice.

Nadalje, stanice I. tipa su sve do vrata obavijene košaricom aksonskih završetaka (*calix*) primarnih aferentnih aksona (sl. 25-10), a na tim aferentnim aksonima presinaptički završavaju eferentni aksoni koji polaze iz lateralne vestibularne jezgre (sl. 25-10). Nasuprot tome, i aferentni i eferentni aksoni izravno prave sinapse samo na bazalnom dijelu membrane osjetnih stanica II. tipa (sl. 25-10).

U obje makule, osjetni epitel je prekriven slojem hladetinaste tvari, sastavljene od mukopolisaharida i spleta filamenata. U tom sloju uklopljeni su mali kristalići (promjera 2 do 5 μm) raspoređeni u 3 do 6 slojeva. Ti kristalići u različitim udžbenicima i tekstovima imaju različite nazive (otoliti, *otoconia*, statoliti, *statokonia*). Ovdje rabimo nazive *statokonia* ili statoliti, a za cijeli hladetinasti sloj naziv statokonijska ili statolitna membrana (*membrana statolithica*). Veći kristalići smješteni su bliže osjetnim stanicama, a manji kristalići bliže površini hladetinastog sloja. Statolitna membrana je debela oko 60 μm, a njezina je površina oko 0,5 mm². Osjetne dlačice prodiru duboko u taj hladetinasti sloj. Stoga svaki pomak statolitne membrane uzrokuje povijanje osjetnih dlačica. Naime, specifična težina statolita je veća (= 2,2) od specifične težine endolimfe (= 1). Stoga djelovanjem ubrzanja (okreti glave) ili sile teže (naginjanje glave), a uslijed inercije, dolazi do pomicanja statolitne membrane iznad osjetnog epitelja (pomak veličine od oko 10 μm). Vodoravno položena *macula utriculi* odgovara na vodoravno ubrzanje, a okomito položena *macula sacculi* odgovara na okomito ubrzanje.

Macula utriculi (površina 4,2 mm²) sastoji se od otprilike 33.000 osjetnih stanica, dok se *macula sacculi* (površina 2,44 mm²) sastoji od otprilike 18.000 osjetnih stanica. Svaku makulu jedna blago zavijena prugica (*striola* – sl. 25-10) podjeli u vanjski, konveksni dio (*pars externa*) i unutarnji konkavni dio (*pars interna*). Pritom je *striola maculae utriculi* zapravo plitki žlijeb, dok je *striola maculae sacculi* zapravo malo izbočenje osjetnog epitelja (sl. 25-10). Osjetne stanice makule utrikula su polarizirane u smjeru striole, dok su osjetne stanice makule sakula polarizirane u smjeru suprotnom od striole (usmjelite pozornost na raspored osjetnih dlačica, tj. položaj stereocilija na sl. 25-10).

Hladetinasta tvar koja prekriva osjetne stanice polumjesečastih grebena (*cristae ampullares*), nema statolitnih kristalića, oblikuje visoku i šiljatu kapu (*cupula*) dugu 0,5 mm, široku 0,3 mm i učvršćenu uz svod ampule. Osjetne dlačice su uronjene duboko u kupulu, a kupula ima istu specifičnu težinu kao i endolimfa. Stoga kupula nije podložna djelovanju sile teže već jedino djelovanju pokreta endolimfe – za nju je primjereno podražaj kutno ubrzanje (okretanje glave). Svaki polumjesečasti greben sadrži oko 7.000 osjetnih stanica s dlačicama, a dlačice su mnogo dulje od samih osjetnih stanica.