

Slušni i vestibularni sustav

Zvuk je tlačni val što se širi zrakom

Zvuk je tlačni val što nastaje uslijed titranja nekog tijela, npr. žice glasovira, glasnica govornika, a širi se zrakom ili nekim drugim medijem. Taj se lokalni poremećaj zrakasto širi na sve strane od izvora kao izmjenično zgušnjavanje i razrjeđivanje zraka, tj. kao tlačni val s izmjeničnim vršcima i udolinama tlaka (sl. 26-1). Frekvencija tlačnog vala je broj vršaka što u jedinici vremena mimoilaze danu točku, a mjeri se hercima (Hz, 1 Hz = 1 titraj u sekundi). *Frekvencija vala određuje visinu (ili dubinu) zvuka.* Zvuk što nastaje titranjem glasnica govornika je glas (a niz takvih glasova je govor). Zvuk što nastaje titranjem u nekom glazbalu je ton (a niz takvih tonova je melodija). Temeljni ton C (tipka C1 na glasoviru) ima frekvenciju od 261 Hz. I govor ima melodijsku liniju (npr. uzlazna intonacija na kraju upitne rečenice), a tu pojavu nazivamo **prozodija** ili melodičnost govora.

Amplituda vala je najveći raspon promjene tlaka zraka u oba smjera: *amplituda određuje glasnoću (jačinu, intenzitet) zvuka*, a mjerimo je decibelnom ljestvicom. Decibel (dB) je logaritamski omjer definiran ovako:

$$\text{razina tlaka zvuka (dB)} = 20 \log_{10} P_t/P_r \text{ (N/m}^2\text{)}$$

P_t = tlak provjere (tlak utvrđen testiranjem, tj. mjerenjem u danom slučaju)

P_r = referentni tlak (tlak s kojim uspoređujemo izmjereni tlak, a vrijednost mu je 20 mN/m²).

Tu logaritamsku ljestvicu je smislio Alexander Graham Bell (utemeljitelj telefonije), kad je shvatio da se Weber-Fechnerov psihofizički zakon može primijeniti i na osjet sluha. Naime, stupnjevana povećanja subjektivno opažene glasnoće zvuka razmjerna su stupnjevanim povećanjima intenziteta zvučnog tlaka (neovisno o apsolutnoj vrijednosti zvučnog tlaka). U navedenoj jednadžbi, P_r je tlak zvuka potreban da izazove zvuk frekvencije između 1000 i 3000 Hz, kojeg prosječni slušatelj upravo čuje, tj. intenzitet zvuka je takav da upravo prelazi prag čujnosti. Zvuk kojem je P_t 10x veći od P_r ima glasnoću od 20 dB ($P_t/P_r = 10$, stoga $20 \log_{10} 10 = 20$). Slično tome, zvuk kojem je P_t 100x veći od P_r ima glasnoću od 40 dB. Za usporedbu, glasnoća razgovornog govora je oko 65 dB.

Raspon intenziteta zvuka što ga ljudsko uho zamjećuje toliko je velik (oko 120 dB), da je tlak zvuka što ga čujemo kao najglasniji ton (što još uvijek ne uzrokuje nelagodu) milijun puta veći od tlaka zvuka najtišeg, jedva čujnog tona. Upravo stoga i rabimo logaritamsku ljestvicu i decibel kao mjernu jedinicu. Tonovi glasniji od 100 dB mogu oštetiti osjetne slušne stanice Cortijevog organa, a opseg oštećenja ovisi o intenzitetu zvuka, njegovoj frekvenciji i trajanju izloženosti.

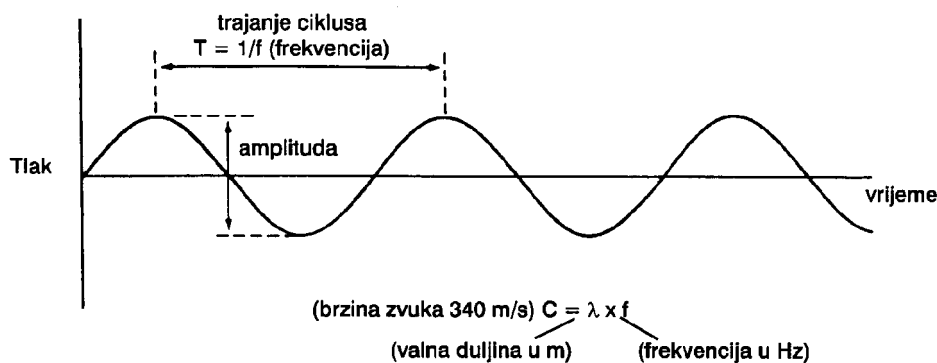
Nadalje, ljudsko uho je osjetljivo na frekvencije zvuka u rasponu od 20 do 20.000 Hz (ako ti zvuci imaju intenzitet dovoljan da prijeđe prag čujnosti!). No, slušni sustav je najosjetljiviji na frekvencije u rasponu od 1000 do 4000 Hz. Prag čujnosti je promjenljiv, jer ovisi o frekvenciji zvuka: u rasponu frekvencija od 1000 do 4000 čujemo mnogo tiše zvukove nego pri frekvenciji od 20 ili 20.000 Hz (takvi zvuci moraju biti mnogo decibela glasniji da bismo ih čuli!). Ta se pojava može izmjeriti, a vrijednosti dobivene mjerenjem prikazujemo krivuljom čujnosti (sl. 26-2).

No, slušni sustav nije osjetljiv samo na intenzitet (glasnoću) i frekvenciju (visinu) zvuka. Možemo raspoznati i tzv. boju zvuka, tj. smjesu zvukova, timbar, kao u suzvućima u kojima se pored temeljnog čuju i alikvotni tonovi, a također raspoznajemo i vremenske obrasce mijenjanja navedenih parametara, tj. prepoznajemo melodije, intonaciju govora itd.

Ukratko, uho kao osjetni organ razlaže složene zvukove (npr. govor) na jednostavne i diskretne vibracije i takve jednostavne podatke slušnim putovima dostavlja mozgu na daljnju analizu. Dakle, uho izvodi svojevrstu spektralnu analizu (nalik onoj kakvu je opisao francuski matematičar Joseph Fourier), pri čemu se složeni valni oblici pojednostavljuju u zbroj mnogo pojedinačnih sinusnih i kosinusnih valova odgovarajućih frekvencija, faza i amplituda.

Zvuk uzrokuje titranje bubnjića i slušnih košćica

Zvuk (kao tlačni val) ulazi u vanjski zvukovod, dopre do bubnjića i uzrokuje njegovo titranje. To titranje tri slušne košćice prenose na otvor u pužnici (*fenestra ovalis*) (sl. 26-3).



Slika 26-1. Sinusoidni putujući zvučni val sastoji se od izmjeničnih povećanja i smanjenja (vršaka i udolina) tlaka okolnog zraka. Tlak tog uzdužnog vala mjerimo mikrofonom postavljenim u određenoj točki duž putanje vala. Brzina zvuka je u zraku konstantna (pri standardnoj temperaturi i tlaku) i iznosi oko 340 m/s, a ovisi i o valnoj duljini (λ) i o frekvenciji (f) vala (vidi jednadžbu na slici).

Bubnjić i slušne koščiće omogućuju učinkovito prenošenje titranja zraka na tekućinu (endolimfu) pužnice. Da nema bubnjišta, zvuk bi izravno dosegnuo ovalni prozorčić. No, tad bi se veliki dio energije zvuka reflektirao, jer je akustička impendanca tekućine mnogo veća nego akustička impendanca zraka. Tad bismo čuli tek vrlo intenzivne zvuke.

Površina bubnjića je veća od površine membrane ovalnog prozorčića, pa je ukupni tlak (sila po jedinici površine) što djeluje na membranu ovalnog prozorčića povećan (dolazi do pojačavanja, amplifikacije signala). Slušne koščiće su tako raspoređene da daju malo pojačanje signala (1 do 1,3 puta), dok do mnogo većeg pojačanja dolazi zbog toga što je aktivna površina bubnjića oko 18 puta veća od površine membrane ovalnog prozorčića. Stoga je ukupno pojačanje signala u srednjem uhu oko 22 puta, a učinkovitost prenošenja energije od bubnjića na endolimfu je oko 60%. Slušne koščiće djeluju kao sustav poluge za pojačavanje signala pri frekvencijama od oko 1 kHz. No, i pri nižim i pri višim frekvencijama, taj je učinak smanjen, jer tad bubnjić ne titra kao jedinstvena ploča, pa ni koščiće ne djeluju kao jednostavni sustav poluge. Raspored slušnih koščića vjerojatno također smanjuje inercijske pokrete provodnog aparata tijekom pokretanja glave.

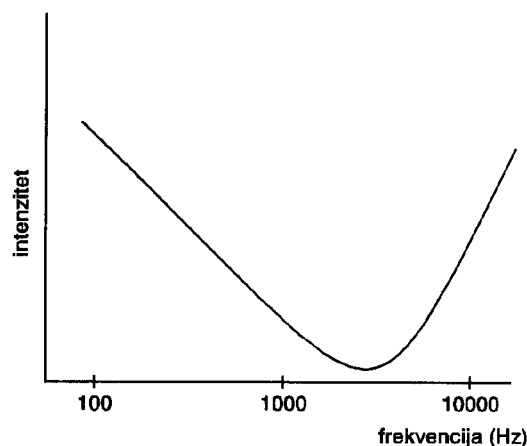
Titraji provodnog aparata uzrokuju pojavu valova u tekućini pužnice

Pužnica ima tri stubišta (*scalae*) ispunjena tekućinom (*scala tympani*, *scala vestibuli* i *scala media = ductus cochlearis*), a titraji stremena (*stapes*) u ovalnom prozorčiću energiju zvuka prenose na tekućinu sve tri odjeljka (sl. 26-3). Tlak se prenosi ovako: tijekom titranja, stremen se utiskuje u pužnicu i potom vraća natrag, pa se tlak na tekućinu (*scala vestibuli*) mijenja. Tekućina nije stišljiva, pa nastali tlačni val uzrokuje izmjenično kretanje (van-unutra) membrane okruglog prozorčića (*fenestra rotunda*), ali i titranje bazilarne membrane na kojoj počiva Cortijev organ. To podražuje osjetne stanice s dlačicama u Cortijevom organu. Ukratko, tri odjeljka pužnice su tako raspoređeni da razliku tlaka između vestibularnog i bubnjišnog stubišta pretvaraju u oscilacije bazilarne membrane. Te oscilacije ekscitiraju ili inhibiraju osjetne stanice Cortijevog organa. Zvuk može zaobići bubnjište i dosegnuti pužnicu izravnim vođenjem kroz kost, tj. vibracijama cijele sljepoočne kosti. No, to je vrlo neučinkovit način prenošenja energije, važan jedino u audiološkoj dijagnostici i nekim oblicima naglušnosti (Dodatni okvir 26-1).

Pojava valova tekućine u pužnici uzrokuje titranje osjetnih stanica s dlačicama, a različiti dijelovi bazilarne membrane odabirno odgovaraju na različite frekvencije zvuka

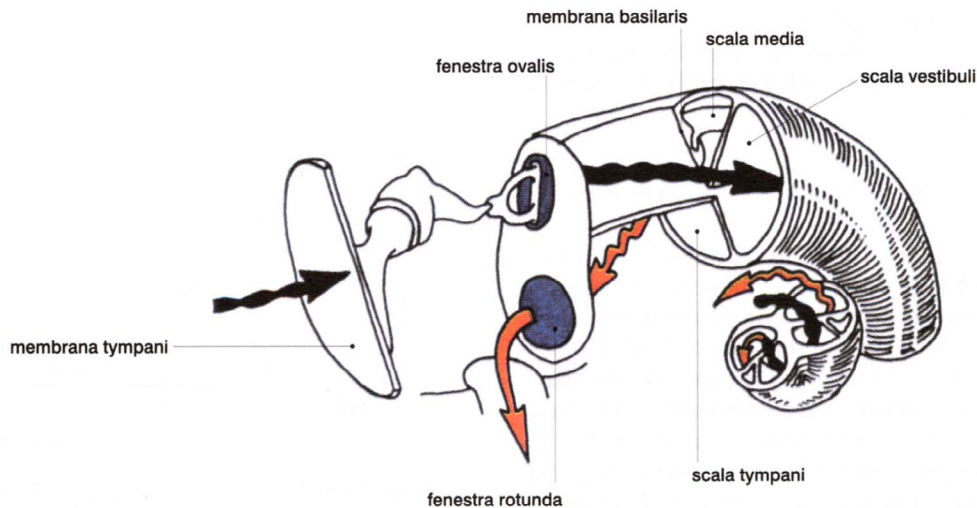
Slušne osjetne stanice s dlačicama smještene su u Cortijevom organu. Različiti dijelovi bazilarne membrane (a time i različite skupine osjetnih stanica) različito su osjetljivi na titranje različitih frekvencija. Tijela osjetnih stanica učvršćena su uz bazilarnu membranu, a vršci njihovih stereocilija uronjeni su u pokrovnu membranu (*membrana tectoria*). Stoga tijekom pomicanja bazilarne membrane dolazi do povijanja stereocilija u odnosu na tijelo osjetne stanice. Povijanje stereocilija u jednom smjeru uzrokuje otvaranje kationskih kanala i depolarizaciju tijela osjetne stanice. Povijanje stereocilija u suprotnom smjeru uzrokuje hiperpolarizaciju. Dakle, tijekom titranja bazilarne

membrane, stereocilije se miču amo-tamo i time izazivaju sinusoidne (depolarizirajuće – hiperpolarizirajuće) promjene membranskog potencijala osjetne stanice. Tijekom depolarizacije, osjetna stanica na svom bazalnom kraju otpušta ekscitacijski neurotransmiter u sinapsu s primarnim aferentnim vlaknom, u kojem se javi akcijski potencijal. Bazilarna membrana ima poprečne prugice, slične žicama glasovira, a uz to je uz ovalni prozorčić uska i kruta (promjera 100 μm) dok je uz vrh pužnice široka i gipkija (promjera 500 μm) (sl. 26-4). To je znao još Herman Helmholtz, pa je pomislio da prugice različite duljine i krutosti titraju rezonantno s različitim frekvencijama zvučnog vala (baš kao što žice glasovira različite duljine i krutosti titraju različitim frekvencijama). Helmholtz je smatrao da prugice uz ovalni prozorčić rezonantno titraju uz visoke frekvencije (oko 15.000 Hz), a one uz vrh pužnice uz niske frekvencije (oko 100 Hz), dok se između te dvije krajnosti smješta neprekinuti spektar rezonancija duž bazilarne membrane. To je **teorija rezonancije**. Ključna zamisao te teorije jest da zvuci različitih frekvencija djeluju na različite dijelove bazilarne membrane, a time i na različite skupine osjetnih stanica i pridruženih primarnih aferentnih vlakana slušnog živca.

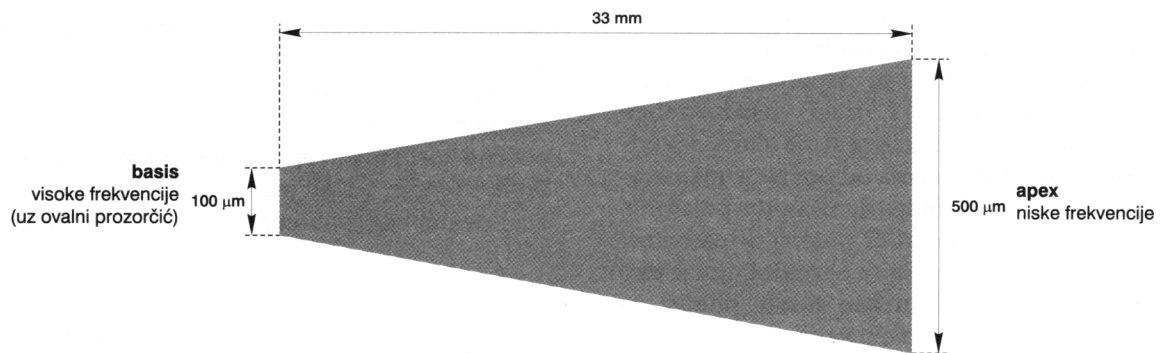


Slika 26-2. Krivulja čujnosti prikazuje osjetljivost ljudskog uha na zvuke različitih frekvencija. Prag varira s frekvencijom zvuka - najveća je osjetljivost u rasponu frekvencija od 1.000 do 4.000 Hz. Intenzitet mjerimo decibelima (dB). Za pojedinosti vidi tekst.

Georg von Békésy je nizom pokusa provjeravao Helmholtzovu teoriju rezonancije. On je otvorio pužnicu pokusnih životinja, po donjoj površini bazilarne membrane je posuo svjetlucave kristaliće, potom je objektiv mikroskopa usadio u koštanu stijenkpu pužnice i sve to zapečatio. Tako je tek beznačajno poremetio kretanje endolimfe, a mogao je izravno pormatrati kretanje bazilarne membrane u odgovoru na zvučni podražaj. Dobiveni nalazi nisu bili u skladu s izravnim predviđenjima Helmholtzove teorije. Naime, von Békésy je jasno pokazao da zvuk određene frekvencije ne uzrokuje titranje tek jednog ograničenog djelića bazilarne membrane, nego već u početnom dijelu membrane (uz ovalni prozorčić) **nastaje putujući val** što se širi cijelom duljinom membrane (od ovalnog prozorčića do helikotrema). Podraživanje uha zvukom jedne ("čiste") frekvencije dovodi do titranja vrlo širokog područja bazilarne membrane, a podraživanje uha skupom različitih frekvencija, npr. izgovorenom riječju, dovodi do nastanka različitih putujućih valova. No, svaki od



Slika 26-3. Slušne koščice djeluju kao sustav poluga što titranje bubnjića prenosi na membranu ovalnog prozorčića (*fenestra ovalis*) i time izazove kretanje endolimfe. Zbog toga zatitra bazilarna membrana. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Tuchman-Duplessis i sur. (1975).



Slika 26-4. Bazilarna membrana »odmotana« od baze do vrha duga je 33 mm, a na vršku pet puta šira nego na bazi.

tih putujućih valova najveću amplitudu postigne u točno određenom dijelu bazilarne membrane. Za niske frekvencije, najveća amplituda je pri vrhu pužnice (uz helikotremu), a za sukcesivno više frekvencije mjesto najveće amplitude se sve više pomiče prema bazi pužnice (ovalnom prozorčiću). Dakle, Helmholtzova teorija pretpostavlja pogrešni mehanizam zbivanja, ali ipak dovodi do ispravnog zaključka: najveće amplitude određenih frekvencija bazilarnu membranu najviše pomiču baš tamo gdje to prema Helmholtzovim predviđanjima i očekujemo. Različite frekvencije zvuka ekscitiraju različite osjetne stanice, smještene u različitim dijelovima bazilarne membrane. Pritom su najsnažnije ekscitirane osjetne stanice smještene u području maksimalnih oscilacija.

I pojedinačne osjetne stanice odabirno odgovaraju na različite frekvencije zvuka

Osjetna stanica optimalno odgovara na zvuk određene frekvencije i zbog toga što je smještena u specifičnom dijelu bazilarne membrane, ali i zbog svojih specifičnih fizioloških svojstava. Naime, osjetne stanice Cortijevog organa međusobno se razlikuju po svojim elektromehaničkim svojstvima, pa se čini da baš te razlike ključno određuju selektivnost za određene frekvencije zvuka. U bazalnom dijelu pužnice štapići bazilarne membrane su kruti, a

membrana je uska. Tu su i stereocilije osjetnih stanica kratke i krute. U vršku pužnice štapići membrane su gipkiji, a membrana je široka. Tu su i stereocilije osjetnih stanica dvaput dulje i gipkije od onih u bazi pužnice. To znači da su različite osjetne stanice i mehanički različito podešene na zvuke određene frekvencije.

Osjetne stanice su i električki različito podešene na zvuke određene frekvencije. Naime, bitno svojstvo njihove stanične membrane su spontane oscilacije membranskog potencijala, a frekvencije tih oscilacija su različite u stanicama smještenim na različitim dijelovima bazilarne membrane. Pritom je karakteristična frekvencija spontanih električnih oscilacija svake stanice dobro usklađena s frekvencijom mehaničkih oscilacija na koje je dotična stanica najosjetljivija – svaka osjetna stanica ima usklađenu električnu i mehaničku rezonanciju.

Mehanički podražaj naizmjenice depolarizira i hiperpolarizira osjetnu stanicu, odnosno naizmjenice povećava i smanjuje amplitudu spontanih oscilacija kalcijevih i kalijevih struja. U stvaranju električne rezonancije značajne su tri ionske struje:

- 1) Ca^{2+} -struja,
- 2) Kalcijevim ionima aktivirana K^+ struja te
- 3) K^+ struja naponskih K^+ -kanala što djeluju kao odgođeni ispravljači.

Utjecanje Ca^{2+} u području vrška osjetne stanice uzrokuje depolarizaciju. Utjecanje Ca^{2+} aktivira K^+ -kanale osjetljive

na promjenu unutarstanične koncentracije kalcijevih iona. Ti se kanali otvore i K^+ istječu iz stanice (javi se hiperpolarizirajuća K^+ -struja prema van). Hiperpolarizirajući učinak te K^+ -struje pojačava naknadna pojava odgođene K^+ -struje prema van, tj. aktivacija naponskih K^+ -kanala koji su odgođeni ispravljači (engl. delayed rectifiers). No, Ca^{2+} se brzo odstranjuje iz citosola, a membranski potencijal se postupno vraća na mirujuću vrijednost. Stoga obje K^+ struje sve više slabe, a stanica postaje spremna za novi ciklus ekscitacije. Ukratko, uzajamno djelovanje depolarizirajuće i dvaju hiperpolarizirajućih struja uzrokuje spontane oscilacije membranskog potencijala oko vrijednosti potencijala mirujuće membrane. Te struje imaju različitu kinetiku u različitim osjetnim stanicama, pa stoga i osciliraju različitim frekvencijama.

U sažetku: mehanička rezonancija osjetnih stanica određena je fizičkim svojstvima tih stanica i njihovih stereocilija, a združena je s električnom rezonancijom (nju određuju električna svojstva stanične membrane). Zvuk dovodi do pojave putujućeg vala duž bazilarne membrane, pa time potakne mehaničku rezonanciju osjetnih stanica. Mehanička ekscitacija pojačava električnu rezonanciju, jer su u svakoj osjetnoj stanici i mehanička i električna rezonancija združene i podešene na uski raspon optimalnih frekvencija (samo te frekvencije uzrokuju velike oscilirajuće promjene membranskog potencijala).

Dakle, osjetne stanice djeluju kao elektroničko podešeno pojačalo (engl. tuned amplifier): združivanje mehaničke i električne rezonancije bitno poboljša sposobnost stanice da mehanički podražaj određene frekvencije prevede u neuralni električni signal.

Osetne stanice s dlačicama djeluju kao pretvarači mehaničkog titranja u električne akcijske potencijale slušnog živca

Prvi neuron slušnog puta su bipolarni neuroni spiralnog ganglija, kojih ima oko 33.000, a njihovi periferni nastavci su primarna aferentna vlakna slušnog živca što sinaptički završavaju na osjetnim stanicama Cortijevog organa. Pritom oko 90% aksona inervira unutarnje osjetne stanice (u svakoj pužnici ima oko 3.000 tih stanica). Svaka unutarnja stanica je sinaptički povezana s oko 10 aksona, no pritom jedan akson pravi sinapse samo na jednoj osjetnoj stanici. Stoga ne čudi da pojedinačno primarno aferentno vlakno najbolje reagira na točno određenu frekvenciju zvuka. Krivulju čujnosti moguće je dobiti ne samo za cijelo uho, nego i za pojedinačni primarni aferentni akson. Mikroelektrodom bilježimo akcijske potencijale pojedinačnog aksona dok uho podražujemo kratkim tonovima različitih frekvencija i amplituda. Tako se dobije krivulja koja jasno pokazuje da je akson najosjetljiviji na onu frekvenciju koja ga podražuje najmanjom amplitudom (najmanjim intenzitetom). To je **karakteristična frekvencija**. No, akson može reagirati i na zvuke drugih frekvencija, ako su dovoljno glasni/intenzivni. Unutarnje stanice s dlačicama ekscitiraju oko 90% aksona slušnog živca, pa imaju ključnu ulogu u slušnoj percepciji. Preostalih 10% aksona slušnog živca se u Cortijevom organu jako razgranaju, pa svaki inervira brojne vanjske osjetne stanice s dlačicama. Malobrojni **eferentni olivokohlearni aksoni** slušnog živca također sinaptički završavaju na vanjskim stanicama s dlačicama, ali i presinaptički na aferentnim aksonima što su povezani s unutarnjim osjetnim stanicama. Valja naglasiti da vanjske stanice s dlačicama mogu (kontrakcijom some) mijenjati

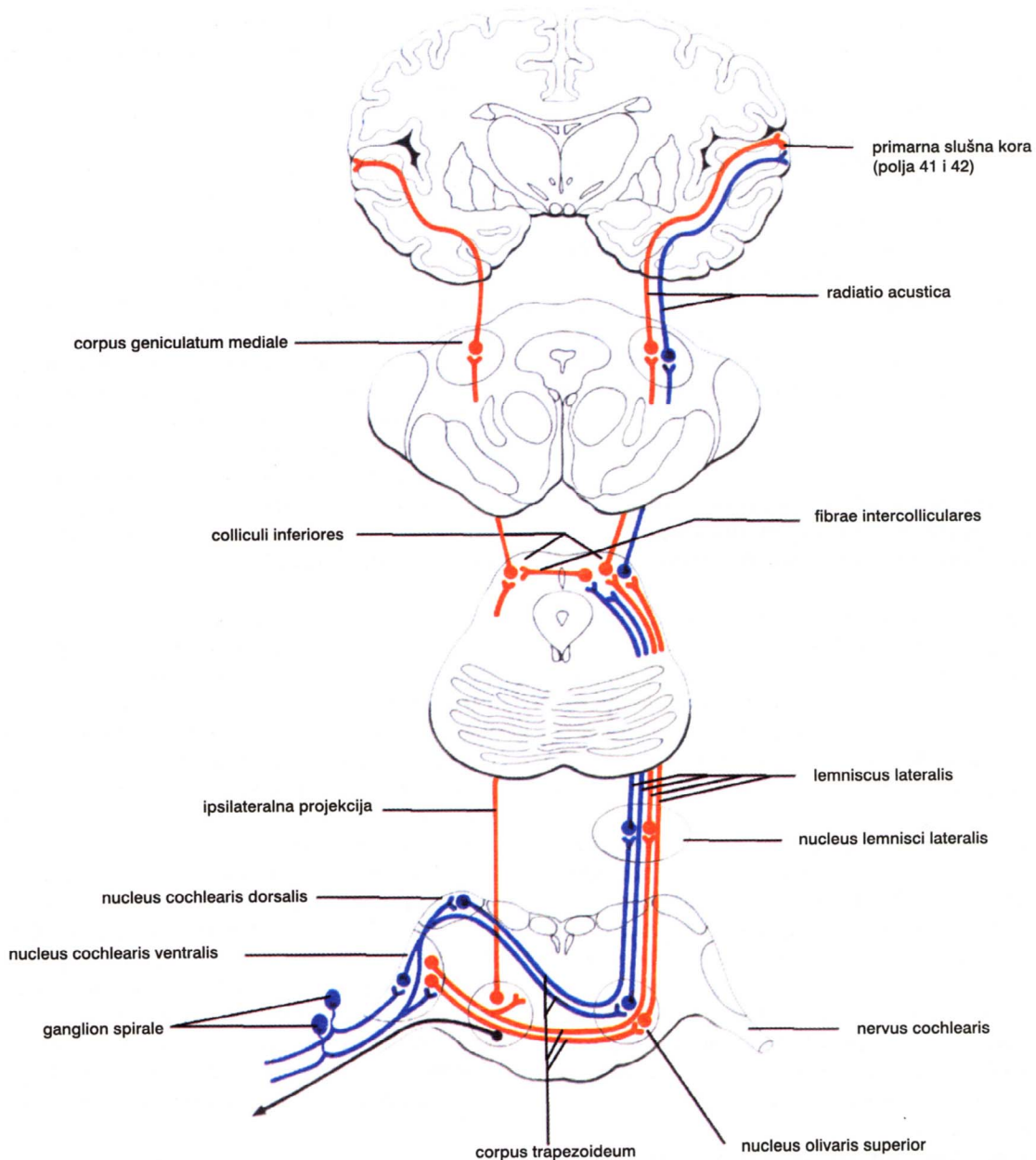
svoju duljinu, a vjerojatno i druga mehanička svojstva, pa time mogu promijeniti frekvencijsku podešenost i osjetljivost na zvuk tog dijela Cortijevog organa. Vjeruje se da te procese nadziru i potiču upravo eferentni aksoni, koji tako mozgu omogućuju da nadzire i mijenja dinamičku funkciju pužnice, a možda i omogućuje podešavanje osjetljivosti slušnog organa na zvuke od posebnog značenja. Drugim riječima, vjeruje se da eferentni olivokohlearni aksoni djeluju slično g-eferentnim aksonima koji inerviraju intrafuzalna vlakna mišićnih vretena.

Frekvencija akcijskih potencijala ni približno ne može pratiti frekvenciju visokih tonova: duž jednog aksona slušnog živca tijekom jedne sekunde ne može proći 10.000 akcijskih potencijala da bi kodirali zvuk frekvencije 10.000 Hz! Naime, zbog postojanja razdoblja refrakternosti (0.5 do 1 ms, ovisno o vrsti aksona), frekvencija okidanja akcijskih potencijala ne može biti veća od 500 Hz. Gornji prag ljudskog sluha je blizu 20 kHz, pa je očigledno da u slušnom neuralnom kodiranju djeluju neki drugi mehanizmi. Čak i pri frekvencijama manjim od 500 Hz, vremenski obrazac odgovora na kratki ton nema oblik trenutnog odgovora na ulaznu frekvenciju. Učestalost akcijskih potencijala se postupno povećava nakon podraživanja, a vremenski obrazac te pojave je različit za različite podražaje. Većina značajnih nam zvukova (npr. govor) je sastavljena od komponenti što su (kazano rječnikom inženjera) modulirane i amplitudom i frekvencijom. Stoga slušni sustav nekako mora te komponente "demodulirati" da bi uopće mogao primiti ulazni signal. Zbog toga u analizi odgovora slušnih aksona na zvučne podražaje moramo poznavati i pojedinačna svojstva tih odgovora i njihovu vremensku strukturu. Takva se istraživanja danas provode složenim računalnim metodama i podrazumijevaju temeljito poznavanje matematike i teorije vjerojatnosti. Pa ipak, moždane mehanizme slušne percepcije još uvijek nedovoljno poznajemo i tumačimo s nekoliko suprotstavljenih teorija —stoga se ovdje nećemo upuštati u takve pojedinosti.

Specifične neuronske veze povezuju neka područja moždanog debla, međumozga i moždane kore u središnji slušni sustav

Središnji slušni sustav sastoji se od sljedećih međusobno povezanih struktura (sl. 26-5):

- Strukture moždanog debla: *nuclei cochleares*, sklop gornje olive (*nucleus olivaris superior lateralis et medialis*, *nucleus corporis trapezoides*), *nucleus lemnisci lateralis* te donji kolikuli (*colliculi inferiores*).
- Strukture diencefalona: *corpus geniculatum mediale* (CGM).
- Polja moždane kore: primarno slušno polje (Brodmannova polja 41 i 42) i sekundarno Wernickeovo slušno polje (Brodmannovo polje 22).
- Uzlazni snopovi aksona: *corpus trapezoidum* i *striae acusticae dorsales*, *lemniscus lateralis*, *radiatio acustica*.
- Silazni snopovi aksona: *tractus olivocochlearis* (Rasmussenov snop), projekcija iz moždane kore u donje kolikule, projekcija iz donjih kolikula u kohlearne jezgre te projekcija iz sklopa gornje olive u kohlearne jezgre.
- Komisurni snopovi: *commissura nuclei lemnisci lateralis* (Probstova komisura) i komisura donjih kolikula (i naravno, *corpus callosum* na razini moždane kore).



Slika 26-5. Slušni sustav. Prvi neuron slušnog puta su bipolarni neuroni spiralnog ganglija (*ganglion spirale*). Centralni nastavci tih neurona kroz slušni živac ulaze u pontocerebelarnom uglu u moždano deblo i završavaju u dorzalnoj i ventralnoj kohlearnoj jezgri (*nucleus cochlearis dorsalis et ventralis*) gdje je smješteno tijelo drugog neurona slušnog puta. Akson drugog neurona može završiti u nekoliko struktura moždanog debla i na istoj i na suprotnoj strani (za pojediniosti vidi tekst), no najznačajnije su sljedeće projekcije. Aksoni drugog neurona mogu završiti u istostranim donjim kolikulima (ipsilateralna projekcija); aksoni dorzalne kohlearne jezgre križaju stranu kao *striae acusticae dorsales*, a aksoni ventralne kohlearne jezgre križaju stranu kao *corpus trapezoideum*. Dio tih aksona sinaptički završi već u sklopu gornje olive (*nucleus olivaris cranialis s. superior*), no glavnina uzlazi prema kontralateralnim gornjim kolikulima kao *lemniscus lateralis*. Unutar tog snopa smještena je mala skupina neurona što oblikuju *nucleus lemnisci lateralis*. Prema tome, treći neuron slušnog puta može biti u sklopu gornje olive, u *nucleus lemnisci lateralis* i u donjim kolikulima. Od donjih kolikula (što su komisurno povezani - *fibrae intercolliculares*) slušni put preko medijalnog koljenastog tijela (*corpus geniculatum mediale*) kao *radiatio acustica* odlazi u primarnu slušnu moždanu koru (Brodmannova polja 41 i 42).

Drugi neuron slušnog puta je smješten u dorzalnoj i ventralnoj kohlearnoj jezgri

Kohlearne jezgre (*nuclei cochleares*) smještene su u pontocerebelarnom uglu uz površinu moždanog debla, izduljene su i zavijene od dorzomedijalno prema ventralno, a sastavljene od otprilike 100.000 neurona. Stoga se cijeli sklop proteže otprilike 8 mm u dorzoventralnom smjeru, a 10 mm u mediolateralnom smjeru, ali svega 3 mm u

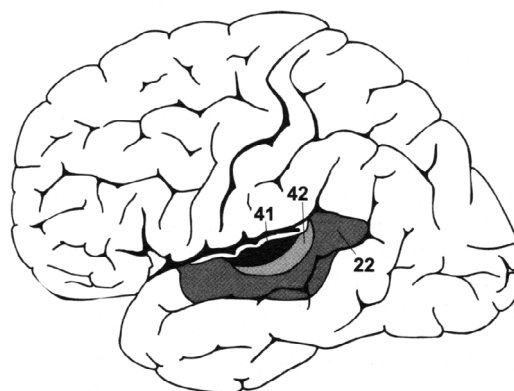
rostrokaudalnom smjeru. Pored toga, kohlearne jezgre su rotirane prema van, pa je njihova uzdužna os pod kutem od oko 75% u odnosu na uzdužnu os moždanog debla. Na vodoravnim presjecima moždanog debla vidimo da se prednji dio kohlearnih jezgara pruža prema lateralno duž stražnjeg ruba srednjih krakova malog mozga. Dorzalna kohlearna jezgra (*nucleus cochlearis dorsalis*) zavija oko dorzolateralne površine donjih krakova malog mozga. Kod životinja (npr. mačke) ta jezgra ima jasnu slojevitost

građu, no u ljudskom mozgu je homogena i prožeta homogenim spletom fino mijeliniziranih aksona, a od ependima IV. komore je odvojena tankim tračkom nastavaka astrocita (tzv. glijalna granična zona). Kroz tu glijalnu graničnu zonu prolaze tračci mijeliniziranih aksona koji oblikuju *striae medullares* na dnu IV. komore. Stražnji vrh ventralne kohlearne jezgre (*nucleus cochlearis ventralis*) odvojen je od dorzalne jezgre čahuricom mijeliniziranih aksona što se, idući prema središnjoj crti, spoje u tračke i oblikuju *striae acusticae*. Nešto rostralnije, velik dio ventralne kohlearne jezgre prekrivaju aksoni donjih krakova malog mozga (ili aksoni što oblikuju *pedunculus flocculi*). Ventralna jezgra ima i posebni donji, magnocelularni dio, kroz koji se probijaju aksoni slušnog živca. Centralni nastavci prvog neurona slušnog puta sinaptički završavaju na neuronima kohlearnih jezgara (drugi neuron slušnog puta). Aksoni kohlearnih jezgara oblikuju dva poprečno usmjerena snopa: *corpus trapezoidum* i *striae acusticae dorsales*. *Corpus trapezoidum* oblikuju aksoni neurona ventralne kohlearne jezgre, dok aksoni neurona dorzalne kohlearne jezgre oblikuju *striae acusticae dorsales*. *Corpus trapezoidum* križa stranu u ventralnom tegmentumu ponsa i potom naglo zavije rostralno i tako nastane *lemniscus lateralis* (sklop gornje olive uklopljen je u *corpus trapezoidum*, a *nuclei lemnisci lateralis* su uklopljene u *lemniscus lateralis*). *Striae acusticae dorsales* prelaze preko donjih krakova malog mozga, u luku zaviju ventralno i kroz retikularnu formaciju pristupaju sklopu gornje olive na suprotnoj strani moždanog debla, pa potom postaju dio lateralnog lemniskusa.

Treći neuron slušnog puta smješten je u nekoliko jezgara moždanog debla

Sklop gornje olive uklopljen je u *corpus trapezoidum* (točnije: udubljuje njegov dorzalni rub), pa se stoga nalazi u ventrolateralnom tegmentumu ponsa i uvijek dorzolateralno od medijalnog lemniskusa. Glavni dio sklopa je kružno polje neuropila u kojem su smještene olivarne jezgre. U većine sisavaca, sklop gornje olive sastoji se od tri jezgre: *nucleus olivaris superior medialis*, *nucleus olivaris superior lateralis* i *nucleus corporis trapezoidi*. No, u ljudskom mozgu vrlo dobro je razvijena medijalna olivarna jezgra (oko 11.000 neurona), slabo je razvijena lateralna olivarna jezgra, a jezgre trapezoidnog tijela zapravo nema (mogu se opaziti tek malobrojni raštrkani neuroni unutar *corpus trapezoidum*). Te tri jezgre ovijene su čahuricom uzlaznih aksona slušnog puta, a uokolo su razmještene i skupine tzv. periolivarnih neurona (*nuclei periolivares*). U majmuna i čovjeka, periolivarni neuroni oblikuju gotovo neprekinuti prsten stanica oko sklopa gornje olive. Aksoni tih neurona oblikuju tri glavna snopića: uzlaznu projekciju za donji kolikul, silaznu projekciju za kohlearne jezgre te eferentni olivokohlearni put što kroz slušni živac odlazi periferno do Cortijevog organa. *Nuclei lemnisci lateralis* su dvije jezgre (dorzalna i ventralna) uklopljene u *lemniscus lateralis*. No, u čovjeka je dobro razvijena samo dorzalna jezgra (*nucleus lemnisci lateralis dorsalis*), duga oko 1 mm i smještena lateralno od gornjih krakova malog mozga (i od njih odvojena parabrahijalnom zonom). Probstova komisura je snop aksona što povezuje lijevu i desnu dorzalnu jezgru lateralnog lemniskusa. Taj snop zapravo sadrži i prava komisurna vlakna (što povezuju navedene jezgre) i ukrižena projekcijska vlakna što od jezgara lateralnog lemniskusa odlaze u donji kolikul suprotne strane.

Neobično je da je u ljudskom mozgu ventralna jezgra lateralnog lemniskusa tako slabo razvijena, jer je ona inače vrlo dobro razvijena u svih sisavaca, a još uvijek dobro uočljiva i u mozgu majmuna. Inače, te je jezgre posebno dobro razvijena u šišmiša i delfina i uključena u procese ehologacije (delfini i šišmiši ultrazvučnim valovima lokaliziraju predmete u svojoj okolini, npr. mušice i ribice, a ventralna jezgra lateralnog lemniskusa sadrži potpunu tonotopsku mapu frekvencija u rasponu od 9 do 90 kHz). S obzirom na činjenicu da je ta jezgra u većine sisavaca onaj dio uzlaznog slušnog puta za donje kolikule što prenosi informacije o zvucima visokih frekvencija, vjeruje se da je kod čovjeka tako slabo razvijena upravo stoga što je ljudski sluh u tom smislu "sužen", tj. "odsječen" za visoke frekvencije već pri vrijednosti od 18-20 kHz. Donji kolikul (*colliculus inferior*) je najveća slušna jezgra moždanog debla i ujedno glavna postaja i uzlaznih i silaznih slušnih projekcija. Sastoji se od četiri dijela:



Slika 26-6. Slušna polja moždane kore. Primarna slušna moždana kora (Brodmannova polja 41 i 42) smještena su u dubini lateralne moždane pukotine (*fissura lateralis cerebri Sylvii*) na dorzalnoj površini gornje sljepoočne vijuge (*gyrus temporalis superior*) i to na malim poprečnim sljepoočnim vijugicama (*gyri temporales transversi Heschl*). Oko primarne slušne moždane kore je široki pojas sekundarne slušne moždane kore (Brodmannovo polje 22, Wernickeovo polje), a to je ujedno i tzv. slušni centar za govor.

- ovalne središnje jezgre (*nucleus centralis colliculi inferioris*),
- četveroslojne kore (*cortex colliculi inferioris*) što oblaže dorzalnu i kaudalnu površinu središnje jezgre,
- graničnog tegmentalnog polja, što odvaja donji od gornjeg kolikula te seže unazad oblikujući dvije male zasebne jezgre (*nucleus dorsomedialis* i *nucleus lateralis superficialis*),
- komisurne jezgre (*nucleus commissuralis colliculi inferioris*) smještene unutar komisure donjih kolikula.

Svako od tih područja donjeg kolikula ima zasebne neuronske veze: u središnjoj jezgri završava glavna uzlazna aksona slušnog puta, tj. *lemniscus lateralis*; mali dio aksona lateralnog lemniskusa završava u dorzalnoj i kaudalnoj kori donjeg kolikula, no ta je kora glavni cilj silaznih kortikotektalnih te komisurnih projekcija što dolaze iz suprotnog donjeg kolikula. Napokon, granično tegmentalno polje je zona preklapanja u kojoj završavaju aksoni i slušnog i somatosenzibilnog puta te aksoni iz supstance nigre. Stoga se vjeruje da je taj dio donjih kolikula uključen u akustičko-motoričke refleksne funkcije (kad se trgnemo na iznenađni ili prijeteći zvuk). Komisura donjih kolikula poglavito povezuje središnje jezgre desnog i lijevog donjeg kolikula, no sadrži i druge aksone što od

središnje jezgre i lateralne kore kolikula odlaze u medijalno koljenasto tijelo.

Aksoni drugog neurona slušnog puta (aksoni kohlearnih jezgara) sinaptički završavaju u svim navedenim strukturama i na istoj i na suprotnoj strani moždanog debla. Stoga je treći neuron slušnog puta smješten i u gornjoj olivi i u donjim kolikulima, a uzlazne slušne projekcije su bilateralne. Pritom su glavne tri projekcije iz ventralne kohlearne jezgre ove: projekcija za gornju olivu iste strane, projekcija za gornju olivu suprotne strane te projekcija za donje kolikule obje strane. Stoga je u donjim kolikulima smješteno tijelo i trećeg i četvrtog neurona slušnog puta.

Od donjih kolikula, slušni put se do moždane kore nastavlja preko medijalnog koljenastog tijela

Aksoni trećeg (ili četvrtog) neurona slušnog puta od donjih kolikula odlaze u medijalno koljenasto tijelo (*corpus geniculatum mediale*, CGM) smješteno u metatalamusu. U CGM je tijelo četvrtog (ili petog) neurona slušnog puta, a aksoni tih neurona oblikuju talamokortikalnu slušnu radijaciju (*radiatio acustica*), što prolazi kroz stražnji krak kapsule interne i završava u primarnoj slušnoj moždanoj kori. Taj dio moždane kore smješten je na malim poprečnim sljepoočnim vijugicama (*gyri temporales transversi Heschl*) na dorzalnoj površini gornje sljepoočne vijuge (*gyrus temporalis superior*) i u dubini lateralne moždane pukotine (*fissura lateralis cerebri Sylvi*). Primarno slušno područje moždane kore čine Brodmannova polja 41 i 42 (sl. 26-6), a njih opasuje mnogo veće polje sekundarne slušne moždane kore (Brodmannovo polje 22).

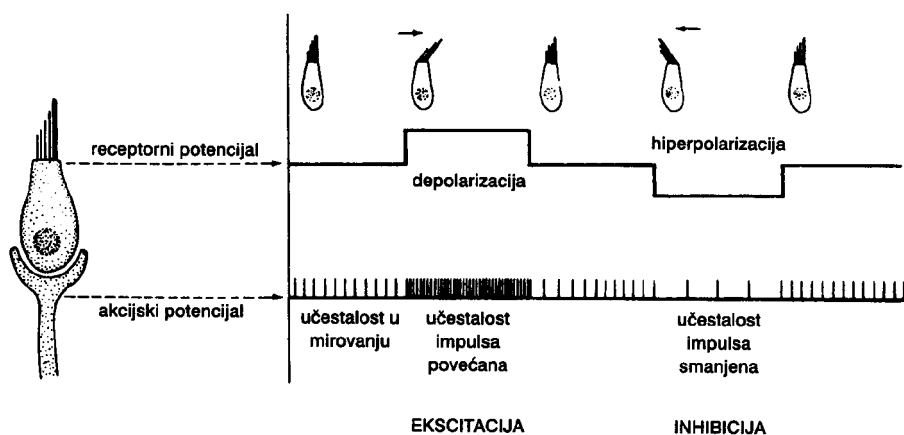
Bilateralni slušni putovi omogućuju lokalizaciju izvora zvuka

Mozak određuje lokalizaciju izvora zvuka u okolnom prostoru uspoređujući razlike (kodirane akcijskim potencijalima) intenziteta i vremena pristizanja zvukova što podražuju desno i lijevo uho. Ta dva pokazatelja lokalizacije (vrijeme i intenzitet) povezani su s frekvencijom zvuka. Kratkotrajni zvučni podražaj, npr. škljocaj, što dolazi s jedne strane, prvo pristiže u uho okrenuto toj strani, a tek potom (nakon male odgode) i u suprotno uho. Duljina te odgode određena je udaljenošću dva uha, tj. promjerom glave, brzinom zvuka i točnim položajem mjesta na kojem je zvuk

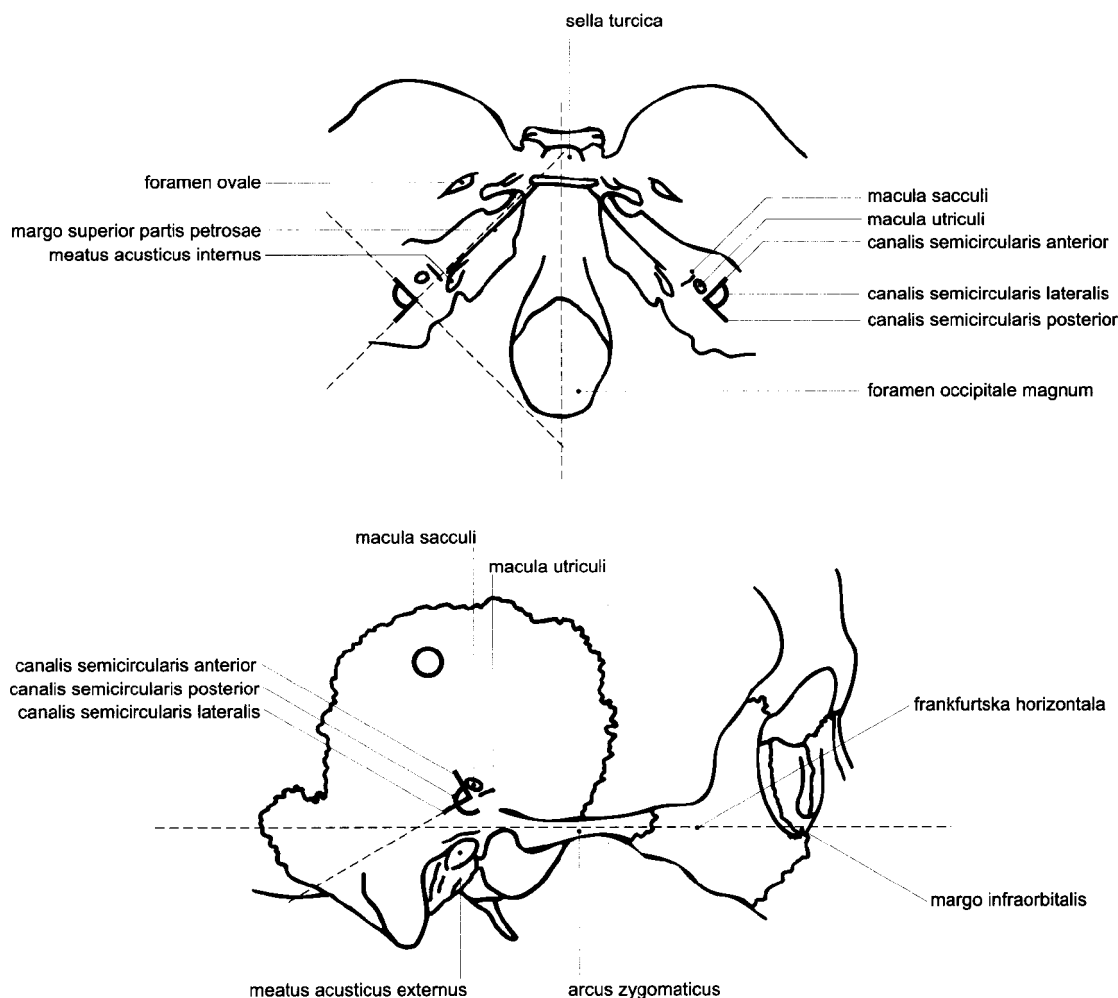
nastao. Kad je izvor zvuka smješten u središnjoj crti (točno ispred ili iza nas), zvuk istodobno prispijeva u oba uha, pa ne dolazi do spomenute odgode. Duljina odgode je najveća kad je izvor zvuka smješten pod pravim kutom u odnosu na središnju crtu (dakle, točno nasuprot jednom uhu). Tada zvuk u suprotno uho pristiže 50 μ sec kasnije. Između te dvije krajnosti, cijeli je spektar **interauralnih vremenskih razlika**. Na temelju razlika u fazi vala (uzrokovanih opisanom odgodom pristizanja zvuka u dva uha), možemo lokalizirati izvor kontinuiranog tona frekvencije manje od 1400 Hz. Pri višim frekvencijama, valna duljina zvučnog vala postaje manja od promjera glave, pa i razlike u fazi postaju nepouzdanе – mozak sad ne može odrediti je li riječ o razlici faza unutar jednog ili nekoliko ciklusa zvučnog vala. No, pri takvim višim frekvencijama glava djeluje kao zvučni štit, reflektirajući i apsorbirajući kraće valne duljine zvuka, pa time stvara interauralnu razliku intenziteta.

Čini se da glavnu ulogu u lokaliziranju izvora zvuka na temelju interauralne vremenske razlike (poglavito kad je riječ o zvucima niskih frekvencija, do 8 kHz) ima medijalna gornja olivarna jezgra. Ta jezgra sastoji se od vretenastih (bipolarnih) neurona što su vodoravno usmjereni (od medijalno prema lateralno). Sa svake strane tijela neurona polazi jedan čuperak dendrita; pritom na lateralnom čuperku završavaju aksoni iz ipsilateralne ventralne kohlearne jezgre, dok na medijalnom čuperku završavaju aksoni iz kontralateralne ventralne kohlearne jezgre. U fiziološkom pogledu, ti su olivarni neuroni binauralni (odgovaraju na podražaje iz oba uha) i posebno osjetljivi na razlike u fazi između kontinuiranih tonova što podražuju oba uha. Ta jezgra je u čovjeka posebno dobro razvijena i čak ima najveći apsolutni broj neurona (oko 11.000 u čovjeka, oko 7.000 u čimpanze, oko 6000 u mačke, između 1000 i 4000 u većine glodavaca i kukcoždera, a gotovo da je nema u ježeve, šišmiša, delfina i kitova). Čini se da je medijalna olivarna jezgra najbolje razvijena upravo u sisavaca s velikom glavom, koji izvor zvuka lokaliziraju upravo na temelju binauralnih razlika (iznimka su delfini i kitovi, čije su glave goleme, ali im je i slušni sustav posve posebno ustrojen!).

Napokon, zbog postojanja opsežnih bilateralnih projekcija, jednostrane ozljede slušne moždane kore ne dovode do dramatičnih poremećaja percepcije visine zvuka, ali ometaju sposobnost lokaliziranja izvora zvuka. Svaka se moždana



Slika 26-7. Primarna aferentna vlakna vestibularnog živca odašilju akcijske potencijale frekvencijom što ovisi o smjeru povijanja dlačica osjetnih vestibularnih stanica s kojima su ta vlakna u sinaptičkom dodiru. Povijanje u smjeru kinocilije uzrokuje depolarizaciju i povećanje frekvencije akcijskih potencijala, dok povijanje u suprotnom smjeru uzrokuje hiperpolarizaciju i smanjenje frekvencije akcijskih potencijala. Prema Kandel i sur. (1991), uz dopuštenje.



Slika 26-8. Položaj polukružnih kanalića i makula u glavi. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno prema Rauber-Kopsch (1987).

polutka poglavito bavi lokaliziranjem kontralateralnih izvora zvuka. No, tu sposobnost lokaliziranja izvora zvuka narušavaju tek opsežne ozljede slušne moždane kore. To je ujedno bitna razlika u usporedbi s primarnom vidnom moždanom korom, gdje već male ozljede uzrokuju bitne poremećaje vida.

Silazne slušne projekcije omogućuju mozgu da nadzire dinamičke funkcije pužnice

U slušnom sustavu postoje i opsežne silazne projekcije, preko kojih viša moždana središta nadziru ne samo aktivnost nižih postaja slušnog puta nego i aktivnost samog perifernog Cortijevog organa. Primjerice, iz moždane kore polaze kortikotektalna vlakna što završavaju u kori donjih kolikula. Iz donjih kolikula polazi bilateralna silazna projekcija što završava u dorzalnoj kohlearnoj jezgri, a u obje kohlearne jezgre završavaju i bilateralni silazni aksoni periolivarnih neurona. No, najzanimljiviji je **eferentni olivokohlearni put**, sastavljen od dva zasebna snopa:

- Jedan snop aksona polazi od krupnih periolivarnih neurona smještenih u ventromedijalnom dijelu sklopa gornje olive, križa stranu u tegmentumu i prolazeći kroz kontralateralni slušni živac sinaptički završava na bazi vanjskih stanica s dlačicama u Cortijevom organu.
- Drugi snop polazi od manjih i lateralnije smještenih periolivarnih neurona i prolazeći kroz ipsilateralni

slušni živac sinaptički završava na primarnim aferentnim aksonima (presinaptička inhibicija!) tik ispod unutarnjih stanica s dlačicama u Cortijevom organu.

Eferentni olivokohlearni putovi prigušuju prijenos osjetnih informacija iz uha u mozak. Prema nekim shvaćanjima, upravo eferentni olivokohlearni putovi omogućuju nam da (kad na to usmjerimo pozornost) jasno čujemo jedan glas u bučnom žamoru ili jedan instrument u orkestru. Napokon, značajnu ulogu u slušnim refleksnim putovima imaju i eferentni aksoni što iz moždanog debla odlaze za dva mala mišića smještena u bubnjiću: *musculus stapedius* i *musculus tensor tympani*. Ta se dva mišića refleksno kontrahiraju u odgovoru na odveć snažni zvučni podražaj, pa time prigušuju titranje slušnih košćica i vjeruje se da tako zaštićuju Cortijev organ od presnažnog podraživanja. U svakom slučaju, dokazane su anatomske veze što mogu služiti kao aferentni i eferentni krak takvog refleksa. Aferentni krak refleksa čini prvi neuron slušnog puta (*ganglion spirale*) što sinaptički završava u ventralnoj kohlearnoj jezgri, kao i obostrana projekcija aksona te jezgre u sklop gornje olive. Potom olivarni neuroni šalju aksonu u motoričke jezgre trigeminusa (za *m. tensor tympani*) i facijalisa (za *m. stapedius*), a aksoni motoneurona tih jezgara čine eferentni krak refleksnog luka.

Vrste i stupnjevi oštećenja sluha

U procesu slušanja odvijaju se sljedeći događaji: titraji zvuka zatitraju timpano-osikularni lanac i tekućinu pužnice u kojoj se stvara putujući val koji se širi duž bazilarne membrane uzrokujući povijanje wstereocilija i depolarizaciju/hiperpolarizaciju osjetnih stanica, otpuštanje neurotransmitera i pojavu akcijskih potencijala u pripadajućim živčanim završecima. Električni impuls putuje slušnim putem do slušne kore. vanjsko, srednje, unutarnje uho i prvi neuron slušnog puta (do kohlearnih jezgara) su periferni slušni sustav, a sve strukture centralno od kohlearnih jezgara su središnji slušni sustav. Dakle, oštećenje sluha može biti **periferno** ili **centralno**. Periferni slušni sustav dijelimo na **provodni mehanički dio** (vanjsko i srednje uho) i **perceptivni dio** (unutarnje uho i kohlearni dio VIII. živca). U perceptivnom dijelu imamo receptor (Cortijev organ) i neuralni dio (aksoni kohlearnog živca). Striktno gledano, u mehanički provodni dio spada i tekućina u pužnici. No, u praktičnoj dijagnostici nju ne možemo ispitivati, pa su fenestre dijagnostička granica provodnog i perceptivnog aparata.

Prema tome, ovisno o mjestu promjene ili lezije, razlikujemo:

- Provodno (konduktivno) oštećenje sluha** – oštećenje je u vanjskom i/ili srednjem uhu.
- Zamjedbeno (perceptivno, senzoneuralno) oštećenje sluha** – oštećenje je u unutarnjem uhu i/ili kohlearnom živcu.
- Mješovito oštećenje sluha** – oštećenje je i u provodnom i u perceptivnom dijelu.

Kod perceptivnog oštećenja sluha razlikujemo:

- Receptorno (senzoričko) oštećenje** – stradao je Cortijev organ,
- Neuralno oštećenje** – stradao je kohlearni živac. Provodna oštećenja najčešće su uzrokovana upalama i ozljedama vanjskog i srednjeg uha, otosklerozom, prirođenim malformacijama (atrezija zvukovoda, malformacije bubnjišta i koščica), ali i prolaznim začepljenjem zvukovoda cerumenom (slušnim voskom). Perceptivna oštećenja mogu biti posljedica nasljedne bolesti pužnice, infekcije i upale, otrovanja što uzrokuju degeneraciju osjetnih stanica s dlačicama – npr. streptomycinom) te tumori VIII. moždanog živca (*neurinoma acusticum* – *Schwannoma*).

Gubitak sluha u senzoneuralnom oštećenju tipično je, ali ne uvijek, teži za više nego za niže frekvencije, a često je praćen i osjetom zvonjave ili zujanja u uhu (*tinnitus*). Kod receptorskog oštećenja javlja se slušna preosjetljivost (franc. *recruitment*). Bit je te pojave da je subjektivni porast osjećaja glasnoće znatno veći nego porast intenziteta tona (intenzitetski raspon slušanja je smanjen – prag čujnosti je podignut, a prag neugode spušten). Osoba s takvim oštećenjem prvo ne čuje dobro što joj kazujemo, sve dok ne pojačamo glas, a potom nam razdraženo kaže: “Ne morate vikati!”.

Različitim dijagnostičkim testovima možemo odrediti o kojoj vrsti oštećenja sluha je riječ. Ovisno o jačini oštećenja sluha, razlikujemo naglušost i gluhoću. Urednim sluhom smatramo sluh s pragom čujnosti (izraženim kao aritmetička sredina praga čujnosti na 500, 1000 i 2000 Hz) jednak ili manji od 26 dB. Ako je prag čujnosti viši od 26 dB, govorimo o naglušosti, a ako je viši od 93 dB čovjek je gluhi.

Ozljede centralnih struktura slušnog puta (ako nisu vrlo opsežne) često ne dovode do gluhoće jednog ili oba uha, pa čak niti do opažljivih promjena audiograma. To je stoga što su neuronske veze slušnog sustava složene, bilateralne i vjerojatno zalihosne (redundantne). Naravno, ozljede centralnih struktura ipak dovode do određenih poremećaja, koje uglavnom otkrivamo tek primjenom specijalnih pretraga.

Vestibularni sustav ima tri glavne funkcionalne zadaće

Osjetni organ ravnoteže (*organum vestibulare*) smješten je u predvorju (*vestibulum*) unutarnjeg uha i sastavljen od dvije temeljne funkcionalne cjeline:

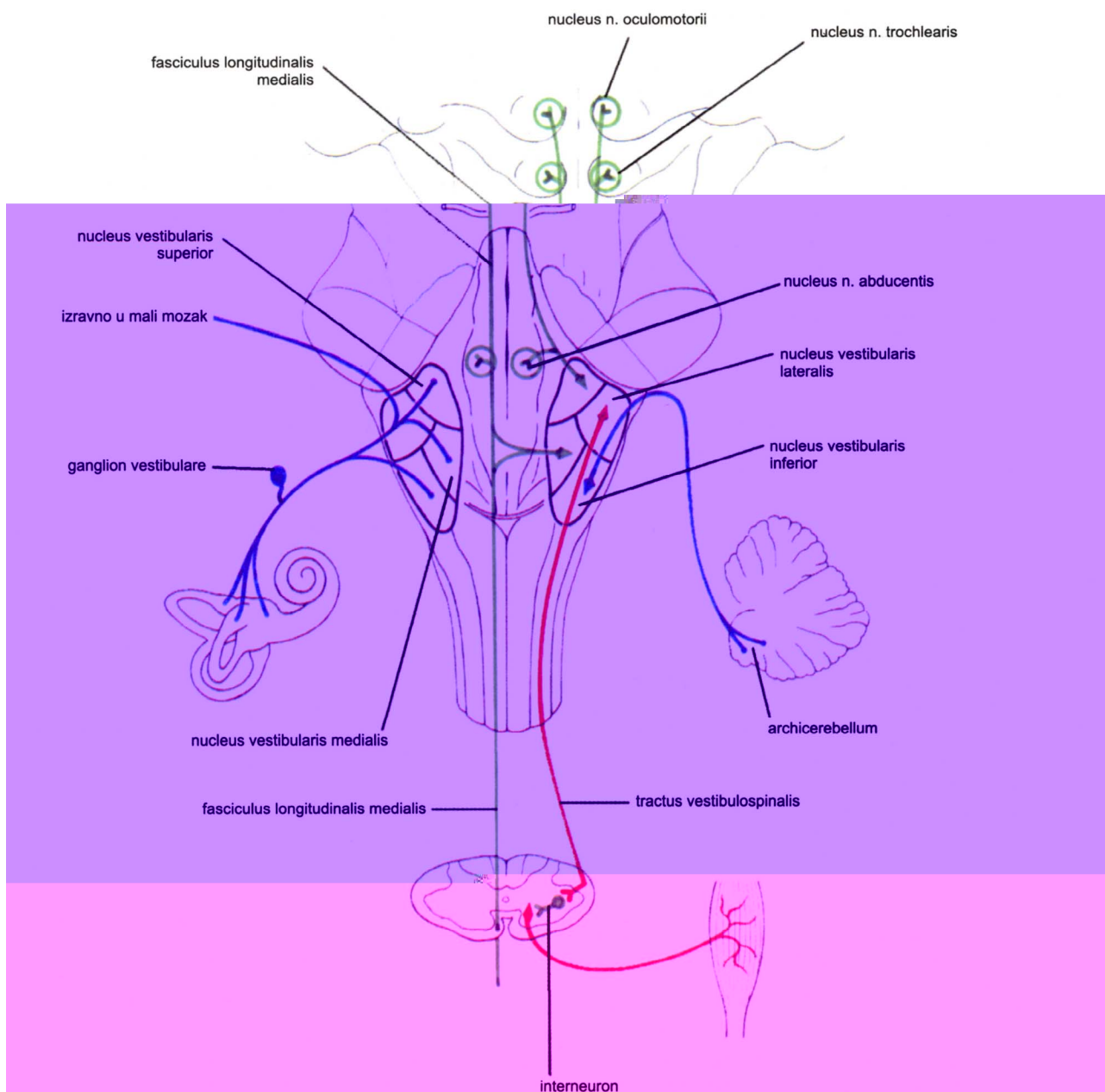
- tri para polukružnih kanalića (*ductus semicirculares*) i
- parnih otolitnih organa (*sacculus* i *utrículus*).

Sukladno tome, vestibularni organ ima i dvije temeljne funkcije:

- Dinamičku**, što je poglavito zadaća polukružnih kanalića koji bilježe kutno ubrzanje glave u bilo kojoj od tri međusobno okomite ravnine u kojima su smješteni.
- Statičku**, što je poglavito zadaća otolitnih organa koji bilježe apsolutni položaj glave u prostoru u odnosu na silu težu. No, otolitni organi bilježe i linearna ubrzanja tijekom pokreta glave, pa zapravo imaju i statičku i dinamičku funkciju.

Osjetne stanice polukružnih kanalića i otolitnih organa su mehanoreceptori koji mehaničke podražaje pretvaraju u akcijske potencijale primarnih aferentnih vlakana vestibularnog živca. Ta su **vlakna aksoni prvog neurona vestibularnog puta**, tj. oko 20.000 bipolarnih neurona vestibularnog ganglija (*ganglion vestibulare Scarpa*), smještenog u dnu unutarnjeg zvukovoda. Dok se većina perifernih receptora depolarizira u odgovoru na prikladni podražaj, vestibularne osjetne stanice se i depolariziraju i hiperpolariziraju, ovisno o usmjerenosti pokrete ili nagiba glave. Nadalje, bilo koji pokret glave djeluje na obje strane, pa stoga postoje opsežne interakcije ulaznih informacija iz lijevog i desnog vestibularnog labirinta u mozak. Stoga mozak raspolaže višestrukim pokazateljima pokreta i položaja glave.

Osjetne vestibularne stanice polukružnih kanala smještene su u ampularnim kristama (*cristae ampullares*), a osjetne stanice otolitnih organa smještene su u dvije makule (*macula utriculi* i *macula saculi*). U oba slučaja su osjetne stanice prekrivene hladetinastom masom, no ta masa u makulama dodatno sadrži i kristaliće kalcijevog karbonata (otolite). *Macula utriculi* leži skoro vodoravno kad je glava uspravna, pa otoliti počivaju izravno na njoj; kad se glava nagne ili se njezino pravocrtno kretanje ubrza, otoliti deformiraju haldetinastu masu što povija dlačice osjetnih stanica. *Macula saculi* postavljena je okomito kad je glava uspravna, pa stoga odabirno odgovara samo na okomito usmjerene pravocrtnne sile. Podražaj za stanice ampularnih krista je okretanje glave, tj. kutno ubrzanje. Inercija endolimfe potiskuje kupulu i time povija dlačice osjetnih stanica. Vestibularne osjetne stanice toliko su osjetljive da mogu zabilježiti kutna ubrzanja ili usporenja od svega $0,1^\circ/s^2$. Međutim, te osjetne stanice ne zamjećuju konstantnu brzinu (kad jednom prestanu javljati pojavu takvog kretanja) – stoga nemamo osjećaj kretanja u avionu što ravnomjerno leti, niti smo svjesni okretanja zemaljske kugle.



26-12. Vestibularni sustav. Prvi neuron vestibularnog puta su bipolarni neuroni vestibularnog ganglija (*ganglion vestibulare*), a njihovi centralni nastavci završavaju u četiri vestibularne jezgre u moždanom deblu. No, dio primarnih aksona odlazi o u mali mozak. Od lateralne vestibularne jezgre polazi silazni *tractus vestibulospinalis lateralis*, što preko interneurona o facilitira motoneurone prednjeg roga za inervaciju »antigravitacijskih« mišića (fleksora ruku i ekstenzora nogu). Ostale tri ularne jezgre su dvosmjerno povezane s malim mozgom i sustavom okulomotoričkih jezgara (*nucleus n. oculomotorii*, *nucleus n. trochlearis*, *nucleus n. abducentis*) a snop što povezuje vestibularne s okulomotoričkim jezgrama je *fasciculus longitudinalis medialis* (FLM).

Slika
lare),
izravr
snažn
vestib
cleus
nalis i

Vestibularni živac u području pontocerebelarnog ugla ulazi u moždano deblo i potom završava u vestibularnim jezgrama (*nuclei vestibulares*), gdje je **tijelo drugog neurona vestibularnog puta**. No, dio primarnih aferentnih aksona vestibularnog živca mimoilazi vestibularne jezgre i izravno završava u flokulonodularnom režnju malog mozga (ulazeći kroz donje krakove malog mozga), u gigantocelularnoj jezgri RF produljene moždine kao i na retikularnim neuronima smještenim uz jezgru VI. moždanog živca.

Štoviše, vestibularne jezgre su dvosmjerno povezane s malim mozgom, s jezgrama okulomotoričkog sustava te s kralježničnom moždinom. Stoga cijeli vestibularni sustav ima tri glavne funkcionalne zadaće:

- 1) Održavanje ravnoteže i stava tijela.
- 2) Usklađivanje pokreta glave s pokretima trupa.
- 3) Usklađivanje pokreta glave s pokretima očiju i time održavanje trajno oštre slike gledanog predmeta na obje mrežnice, dok se glava pomiče, a oči miruju i obrnuto.

Bolesti i ozljede vestibularnog sustava uzrokuju vrtoglavicu (*vertigo*), mučninu (*nausea*) i povraćanje (*vomitus*), ali i poremećaje pokreta očiju (*nistagmus*) i poremećaje stava tijela i načina hodanja.

Osjetne stanice vestibularnih organa su strukturno i funkcionalno polarizirane

Na površini svake vestibularne osjetne stanice smještena je jedna pokretna kinocilija i uz nju 40-70 stereocilija, što su različito duge, a poredane su tako da su najdulje stereocilije i najbliže kinociliji, a postaju sve kraće udaljujući se od kinocilije. Kinocilija je uvijek na jednoj strani snopa dlačica, pa to osjetnoj stanici daje morfološku os polarnosti (od najmanje stereocilije prema kinociliji). Zbog toga stanica može različito odgovoriti na povijanje dlačica u različitim smjerovima. Osjetne stanice svoj ekscitacijski neurotransmiter izlučuju tonički, čak i kad se snopić dlaka ne povija. Povijanje snopića u smjeru kinocilije uzrokuje depolarizaciju i time povećava frekvenciju odašiljanja akcijskih potencijala u primarnim aferentnim aksonima. Obrnuto, povijanje u smjeru suprotnom od kinocilije uzrokuje hiperpolarizaciju osjetne stanice, pa se smanji lučenje neurotransmitera i frekvencija odašiljanja akcijskih potencijala u primarnim aferentnim aksonima (sl. 26-7). Takav dvostruki odgovor omogućen je posebnim načinom spajanja vrhova stereocilija: nizovi stereocilija, usporedni s osi polarnosti stanice, povezani su majušnim vršnim spojevima, ali na taj način nisu povezane stereocilije u smjeru okomitom na os polarnosti. Ti spojevi djeluju kao slične opruge otvaranja (engl. gating springs) što mogu mehanički otvoriti ionske kanale. Naime, dok osjetna stanica miruje, otvoreno je oko 10% ionskih kanala njezine membrane. Kad se snopić dlačica povije u smjeru polarizacije, napetost opisanih oprugica se povećava (jer se istegnu u smjeru usporednom s morfološkom osi). To otvori dodatne kanale i nastaje receptorni potencijal osjetne stanice. No, pomak snopića u suprotnom smjeru olabavi oprugice, pa se stoga neki ionski kanali zatvore (i otvorenih bude još manje od 10%) i dolazi do hiperpolarizacije osjetne stanice. Pomaci snopića stereocilija u smjeru okomitom na os polarnosti nemaju nikakvog učinka, jer oprugice zadržavaju duljinu i elastičnost kakvu imaju u mirovanju. U vodoravnim polukružnim kanalima os polarnosti usmjerena je prema utrikulu, pa povijanje dlačica u smjeru utrikula dovodi do ekscitacije. U gornjem i stražnjem polukružnom kanalu os polarnosti usmjerena je u smjeru suprotnom od utrikula, pa povijanje dlačica u smjeru suprotnom od utrikula dovodi do ekscitacije. Primarni aferentni aksoni što inerviraju stanice s dlačicama su spontano aktivni i u mirovanju odašilju oko 100 akcijskih potencijala svake sekunde. Kad se dlačice poviju u jednom smjeru, frekvencija akcijskih potencijala se povećava, a kad se poviju u drugom smjeru, frekvencija akcijskih potencijala se smanji. Ukratko, u svakom polukružnom kanaliću, primarni aferentni aksoni ekscitirani su okretanjem glave u jednom smjeru, a inhibirani okretanjem glave u suprotnom smjeru.

Polukružni kanali bilježe kutna ubrzanja određenog smjera

Tri polukružna kanalića postavljena su u tri međusobno okomite ravnine. Vodoravni kanalići su nagnuti 30° nagore (stoga nisu stvarno vodoravni – no, načelo funkcioniranja ostaje isto). Kanalići zapravo djeluju kao tri usklađena para: dva vodoravna, lijevi prednji i desni stražnji te lijevi stražnji i desni prednji. Svaki par bilježi kutno ubrzanje u jednoj ravnini (sl. 26-8). Glava se tijekom većine pokreta pomiče u sve tri ravnine, pa svih 6 kanalića mijenja obrazac okidanja impulsa dok se krećemo. Nadalje, tri para kanalića

raspoređeni su tako da, kad se okidanje impulsa iz jednog kanala pojača, iz drugog parnog kanala se smanji. Drugim riječima, ako zbog bilo kojeg razloga jedan kanal izgubi funkciju, njegov par još uvijek može mozak snabdijeti nužnom informacijom o kretanju u dotičnoj ravnini – no, gubi se fina kontrola.

Usklađeni rad para kanalića razmotrimo na jednom primjeru. U obje vodoravne ampule, morfološka os polarnosti svake osjetne stanice usmjerena je prema utrikulu s kojim su kanalići spojeni. Kad se glava okrene ulijevo, endolimfa za tim kretanjem zaostaje zbog svoje inercije. Zbog toga u lijevom kanaliću endolimfa povije snopiće stereocilija u smjeru njihove osi polarnosti, dok u desnom kanaliću endolimfa povije stereocilije u smjeru suprotnom od njihove osi polarnosti. Stoga se osjetne stanice lijeve ampule depolariziraju i ekscitiraju primarne aferentne aksone, a osjetne stanice desne ampule se hiperpolariziraju i inhibiraju primarne aferentne aksone. Tako mozak primi dva “izvješća” o okretanju glave: pojačanu frekvenciju akcijskih potencijala iz jednog, a smanjenu iz drugog vestibularnog živca.

Vodoravni kanalići rade usklađeno jer su smješteni otprilike u istoj ravnini. No, kod ostala dva para kanalića, stvar je složenija zbog usmjerenosti glave (pa su par primjerice prednji kanal lijeve i stražnji kanal desne strane). No, načelo funkcioniranja ostaje isto.

Utriculus bilježi pravocrtna ubrzanja svih usmjerenja

Osjetne stanice u makuli utrikula pravilno su raspoređene, ali njihove kinocilije nisu sve usmjerene u istom smjeru. Zbog toga utrikul odgovara na naginjanje glave ili pravocrtno ubrzanje u više različitih usmjerenja. Dlačice osjetnih stanica uronjene su u otolitnu membranu, a pojedinačne osjetne stanice odgovaraju na pritisak otolita. Nadalje, sve su stanice usmjerene prema strioli. Zbog toga naginjanje glave u bilo kojem smjeru depolarizira neke osjetne stanice, a hiperpolarizira neke druge. Taj složeni signal mozgu omogućuje točno spoznavanje položaja glave u prostoru i u odnosu na silu teže.

Na primjer, mačku koji se sklizne s krova okretanje u zraku i doskok na noge omogućuju osjetne informacije iz polukružnih kanalića i makula, što se u mozgu integriraju s osjetnim informacijama iz proprioceptora vratnih zglobova. To uzrokuje refleksno okretanje glave, a potom i tijela, tako da se cijeli mačak odgovarajuće usmjeri s obzirom na silu teže (noge prema dolje). To je refleks ispravljanja (položaja tijela), jer padajući mačak ispravlja prvo položaj glave, a potom i cijelog tijela. Drugim riječima, osjetne informacije iz vestibularnog aparata mozgu kazuju u kojem smjeru je “dolje”.

Vestibularne jezgre imaju vrlo složene neuronske veze

Vestibularne jezgre smještene su u dnu četvrte moždane komore, dijelom u produljenoj moždini a dijelom u ponsu, i ima ih četiri: *nucleus vestibularis medialis*, *nucleus vestibularis lateralis*, *nucleus vestibularis superior* i *nucleus vestibularis inferior*. Svaka jezgra ima specifične neuronske veze s drugim moždanim strukturama (a poglavito s kralježničnom moždinom, malim mozgom i jezgrama okulomotoričkog sustava) (sl. 26-12). Te su neuronske veze brojne i složene, imaju različite funkcije, pa su prikazane u odgovarajućim poglavljima.

Lateralna vestibularna jezgra sudjeluje u održavanju stava tijela

Lateralna vestibularna jezgra (*nucleus vestibularis lateralis*, Deitersova jezgra), gledana s lateralne strane, ima oblik izduljenog romba. U njezin ventralni dio ulaze primarni aferentni aksoni vestibularnog živca povezani s makulom utrikula i ampularnim kristama polukružnih kanala. Neuroni kaudalnog dijela lateralne vestibularne jezgre uključeni su u sustav dvosmjernih veza vestibularnog i okulomotoričkog sustava. Međutim, u dorzalnog dijelu ove jezgre završavaju aferentni aksoni iz malog mozga i kralježnične moždine, a većina neurona tog dorzalnog dijela lateralne vestibularne jezgre aksone šalje u prednji rog kralježnične moždine na istoj strani. Ti aksoni oblikuju ipsilateralni *tractus vestibulospinalis lateralis*. Taj silazni sustav aksona moćno facilitira i α -motoneurone i γ -motoneurone što inerviraju mišiće udova. Takva tonička ekscitacija mišića ekstenzora nogu i mišića fleksora ruku omogućuje održavanje uspravnog stava tijela.

Nadalje, u dorzokaudalnom dijelu jezgre izravno završavaju inhibicijski aksoni Purkinjeovih stanica vermisa malog mozga (neurotransmiter tih aksona je GABA).

Poznato je da presijecanje moždanog debla iznad razine vestibularnih jezgara (u rostralnom ponsu ili u mezencefalonu) uzrokuje **decerebracijsku rigidnost**. To je stanje pojačanog refleksnog tonusa mišića ekstenzora nogu i fleksora ruku. No, ako moždano deblo presijječemo ispod razine vestibularnih jezgara (npr. u kaudalnom dijelu produljene moždine), neće se pojaviti decerebracijska rigidnost. Stoga je očigledno da do te pojave dolazi zbog toga što nakon ozljeda viših moždanih područja lateralni vestibulospinalni put ima najmoćniji učinak na odgovarajuće motoneurone kralježnične moždine (motoneurone “antigravitacijskih” mišića). Štoviše, poznato je i da električna stimulacija prednjeg dijela vermisa malog mozga ublažava decerebracijsku rigidnost, dok ju razaranje tog dijela malog mozga bitno pogorša. To je stoga što upravo iz vermisa polaze inhibicijski aksoni Purkinjeovih stanica što završavaju u dorzokaudalnom dijelu lateralne vestibularne jezgre, pa time priguše njezin facilitacijski učinak na motoneurone “antigravitacijskih” mišića.