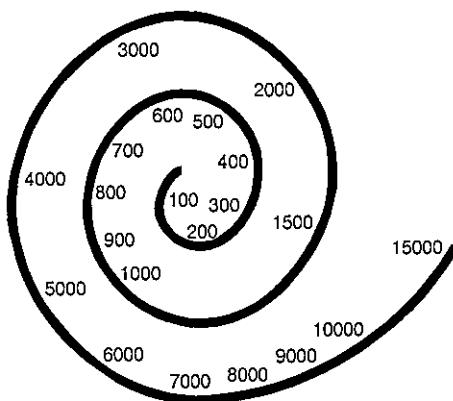




ΕΙΣΑΓΩΓΗ

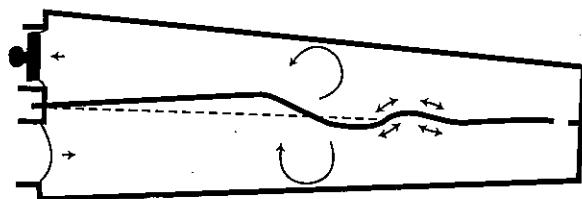
Στις αρχές του 20ου αιώνα, ο von Bekesy (Bekesy 1928, Bekesy 1949) ανακάλυψε ότι κάτω από την επίδραση ήχου η βασική μεμβράνη του κοχλιακού πόρου δημιουργεί ένα σχετικά αργό (1ms^{-1}) "κινούμενο κύμα" από τη βάση προς την κορυφή του κοχλία (εικ. 1.2, 1.3, 1.4). Αυτό το κινούμενο κύμα επιθετικά, κατά τον Bekesy (1960), μεταβίβαζε τις διάφορες συχνότητες της ιχνητικής ενέργειας σε διαφορετικά σημεία του οργάνου του Corti (εικ 1.1). Το πλάτος του κινουμένου κύματος αυξάνει μέχρι μια μέγιστη τιμή και μετά αποσβέννυται ταχέως. Όσο υψηλότερη είναι η συχνότητα του τόνου που προκαλεί το κύμα, τόσο πιο κοντά στην ωοειδή θυρίδα είναι η θέση όπου μεγιστοποιείται το πλάτος του κινουμένου κύματος (εικ. 1.5, 1.6, 1.7). Η θεωρία του Bekesy επειδή προέρχονταν από πειράματα σε πτωματικούς κοχλίες, δεν έπλαβε υπ' όψιν την καταστατική δράση που έχει η πυκνότητα των υγρών του κοχλιακού πόρου στο κινούμενο κύμα. Αυτή η καταστατική δράση, η οποία στην ουσία σημαίνει απώλεια ενέργειας, δεν συμβαδίζει με ορισμένα εξαιρετικά εκλεπτυσμένα φαινόμενα της ακοής που είχαν πιστοποιηθεί από τον Helmholtz, ήδη από τα μέσα του 19ου αιώνα. Επομένως, θα έπρεπε να υπάρχει κάποιος μυχανισμός που αντιρροπεί αυτή την απώλεια της ενέργειας.



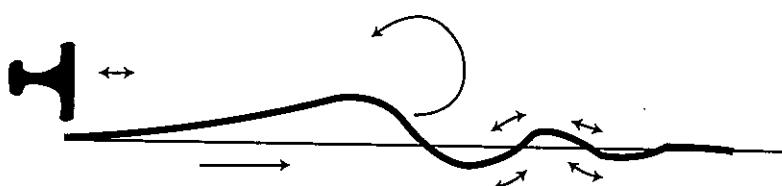
Εικόνα 1.1. Χάρτης του κοχλία όπου αποτυπώνονται τα σημεία της μέγιστης αντίδρασής του σε απλούς τόνους (από Fletcher 1940). Οι αριθμοί αντιπροσωπεύουν τη συχνότητα των τόνων σε Hz.

Ο τρόπος με τον οποίο αντιρροπείται αυτή η απώλεια της ενέργειας εξηγήθηκε από τον αστρονόμο Thomas Gold (1948, 1989). “Δεν θα επέτρεπε η φύση”, τόνισε ο Gold, “σε έναν τόσο ευαίσθητο και επιλεκτικό ανιχνευτή, όπως το αυτί, την απώλεια ενέργειας την οποία συλλέγει”. Και αυτό γιατί αυτή η απώλεια ενέργειας θα απλοίωνε λειτουργίες, όπως η δυνατότητα ανάλυσης των συχνοτήτων και άλλες, που είναι φαινόμενα ουσιαστικής σημασίας για την ακοή. Εάν, ποιοπόν, το αυτί θα μπορούσε να λαμβάνει ηλεκτροχημική ενέργεια από το ενδοκοχλιακό δυναμικό και να τη μετατρέπει σε μηχανικές δονήσεις, την ίδια ακριβώς στιγμή κατά την οποία οι ηχητικές δονήσεις από το περιβάλλον εισέρχονται στο αυτί, θα αναπτυσσόταν μια νέα ενέργεια που στην ουσία θα αναπλήρωνε την αποθεσθείσα. Οι ερευνητές και οι ακαδημαϊκοί τότε δεν αποδέχθηκαν αυτήν τη θεωρία και ως το 1980 περίπου επικράτησε η θεωρία του von Bekey, η οποία στην ουσία θεώρησε το αυτί ως έναν απλό, παθητικό μετασχηματιστή ενέργειας. Ο Gold, στην πραγματικότητα, είχε προβλέψει την κινητικότητα, η οποία παρατηρείται στο όργανο του Corti, τέσσερις περίπου δεκαετίες πριν την πιστοποίησή της από μελέτες της λειτουργικότητας των τριχωτών κυττάρων.

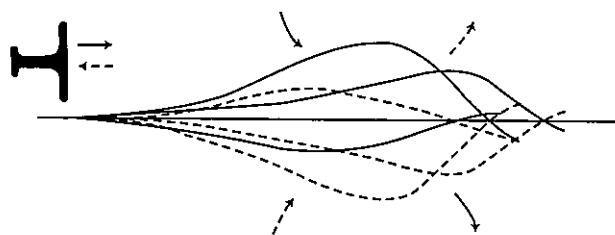
Οι πρώτες ισχυρές ενδείξεις ότι τα έξω τριχωτά κύτταρα συσπώνται ανακοινώθηκαν μόλις το 1980 (Flock 1980). Συγχρόνως, αναφέρθηκε ότι υπήρχαν εξίσου ισχυρές ενδείξεις για τη μηχανική μη-γραμμικότητα και αμφίδρομη επίδραση μεταξύ των τριχωτών κυττάρων και της μηχανικής του κοχλία (Kim 1980). Αυτές οι ενδείξεις, οι οποίες αρχικά δεν έγιναν αποδεκτές, επιβεβαιώθηκαν πειραματικά σε Ινδικά χοιρίδια (Le Page & Johnstone 1980).



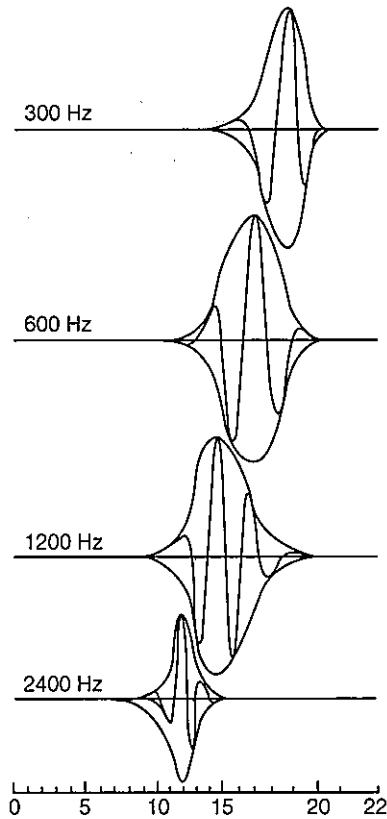
Εικόνα 1.2. Το πειραματικό πρότυπο του von Bekesy για το εξωτερικό αυτί (από Kosteljik 1950). Το πραγματικό πρότυπο αποτελείτο από ένα επίμηκες χάλκινο κουτί, το οποίο ήταν σφραγισμένο στις δύο άκρες του με γυάλινες πλάκες. Ένα πεπτό μηχανικό διάφραγμα χώριζε την κοιλότητα σε δύο ίσα διαμερίσματα (κλίμακες του κοχλία). Κατά μήκος του διαφράγματος υπήρχε μια σχισμή, η οποία καλύπτονταν από ελαστική μεμβράνη (βασική μεμβράνη). Οι δύο χώροι επικοινωνούσαν μεταξύ τους μέσω ενός ανοίγματος στο τέλος της ελαστικής μεμβράνης (επικότροπμα). Στην εξωτερική πλευρά οι κλίμακες ήταν αποφραγμένες από ελαστικές μεμβράνες (θυρίδες) και από ένα μεταλλικό έμβολο (αναβολέα), στερεωμένο πάνω σε μία από της θυρίδες. Όποιη κοιλότητα ήταν γεμάτη από υγρό, η πυκνότητα του οποίου ρυθμίζόταν με προσθήκη γλυκερίνης. Μέσα σ' αυτό το υγρό αιωρείτο πολύ πεπτή καρβουνόσκοντ και σωματίδια χρυσού, έτσι ώστε να καθίστανται ορατές οι κινήσεις. Μ' αυτή τη διάταξη φαινόταν ότι, όταν ο αναβολέας κινούνταν, η σκόνη που αιωρείτο μέσα στο υγρό, ετίθετο σε βίαιη κίνηση. Με την ανάπτυση αυτής της κίνησης ο von Bekesy αντιλήφθηκε ότι μία απληπλούχια κυμάτων διέτρεχε προσδευτικά όποιο το μήκος της βασικής μεμβράνης προς τη διεύθυνση του επικότροπματος. Η κίνηση της μεμβράνης δημιουργούσε μικρές δίνες σε συγκεκριμένα σημεία και από τις δύο πλευρές της μεμβράνης. Η διάμετρος αυτών των δινών ήταν πάντα η ίδια με το ύψος της στήλης του υγρού πάνω από τη μεμβράνη, ενώ η γωνιακή τους ταχύτητα ήταν ανάλογη με το εύρος της κίνησης του αναβολέα. Η απλαγή της συχνότητας του ερεθίσματος είχε ως αποτέλεσμα τη μετατόπιση αυτών των δινών, έτσι ώστε, όταν οι συχνότητες ήταν χαμηλές, οι δίνες μετατοπίζονταν προς το επικότροπμα, ενώ όταν αυτές ήταν υψηλές, οι δίνες μετατοπίζονταν προς την περιοχή του αναβολέα."/>



Εικόνα 1.3. Από τα πειράματα του von Bekesy φέντε ότι όταν πάλπηται η βασική μεμβράνη, αναπτύσσονται κινούμενα κύματα τα οποία διευθύνονται προς το επικότροπμα.



Εικόνα 1.4. Διάγραμμα του τρόπου δύνησης της βασικής μεμβράνης κατά τη διάρκεια ενός πλήρους κύκλου κάποιου σταθερού τονικού ερεθίσματος (από Kosteljik 1950).

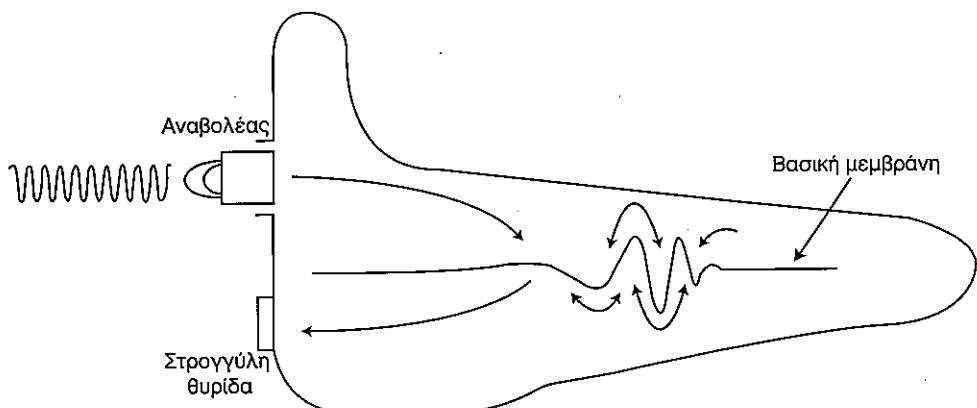


Εικόνα 1.5. Ο θύπακος του κινουμένου κύματος και η απόσταση από τη βάση του αναβολέα (σε mm), όπου αυτό αποκτά το μέγιστο πλάτος του, σε σχέση με τη συχνότητα του ερεθίσματος (από Schubert 1980).

Ωτοακουστικές εκπομπές

Ένα άλλο εκπληκτικό συμπέρασμα του Gold ήταν ότι τα "κακορυθμισμένα αυτιά" θα πρέπει να αναμένεται να εκπέμπουν συνεχείς τόνους. Η θετική ανάδραση ή η "αυτο-ενίσχυση της ενέργειας", όπως τη χαρακτήρισε ο Gold, είναι μια μορφή ενίσχυσης η οποία έξω από ορισμένα δρια, οδηγεί στη δημιουργία αυτορρυθμιζόμενων ταλαντώσεων της βασικής μεμβράνης. Σήμερα, η γένεση τέτοιων τονικών ήχων από το αυτί ονομάζεται αυτόματες ωτοακουστικές εκπομπές. Ο Gold δεν μπόρεσε τότε να τις καταγράψει γιατί είχε προσπαθήσει να τις εντοπίσει σε άτομα που έπασχαν από ισχυρές τονικές εμβοές, ένα σύμπτωμα με το οποίο πολύ σπάνια συνυπάρχουν οι αυτόματες εκπομπές.

Οι ωτοακουστικές εκπομπές είναι, ποιούν, ήχοι χαμηλής έντασης οι οποίοι παράγονται στον κοχλία. Η ύπαρξη και οι ιδιότητές τους περιγράφηκαν για πρώτη φορά από τον David Kemp (Kemp 1978). Ο όρος "ωτοακουστική εκπομπή" προέρχεται από την επιστήμη των υπηκών, όπου είναι γνωστό ότι η ενέργεια η οποία εγκλωβίζεται στις εσωτερικές γραμμές αντοχής ενός μετάλλου (για παράδειγμα στην περίπτωση της οξυγονοκόρδηνσης), θα μπορούσε να απεκτενθερώθει είτε αυτόματα είτε μετά από την άσκηση κάποιας φυσικής διέγερσης (Kemp 1997).



Εικόνα 1.6. Αναπαράσταση αναπεπταμένου κοχλία σε επιμήκη τομή με την κάθετη διάμετρο μεγεθυμένη τέσσερις περίπου φορές. Στη βασική μεμβράνη φαίνεται ένα κινούμενο κύμα που δημιουργείται από τόνο 250 Hz. Το εύρος του κύματος έχει μεγεθυνθεί κατά 10^6 φορές περίπου για να φαίνεται καλύτερα. Τα βέλη γύρω από τις κορυφές του κύματος δείχνουν τη διεύθυνση της τοπικής ροής του υγρού στον κοχλιακό πόρο. Η μάζα του υγρού επηρεάζει τη δυναμική της βασικής μεμβράνης επιβαρύνοντας τα διάφορα τμήματά της με ποσά τα οποία εξαρτώνται από το μήκος του κύματος σ' εκείνο το σημείο. Φαίνεται η προοδευτική επίττωση του μήκους κύματος που συμβαίνει μέχρις ενός σημείου, μετά το οποίο τόσο η βασική μεμβράνη όσο και το υγρό παραμένουν σε πρεμία.