

MONIKA MALINOWSKA

*Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego,
Zakład Neurofizjologii, Pracownia Neuroanatomii
Pasteura 3, 02-093 Warszawa,
e-mail: mon@nencki.gov.pl*

DROGA SŁUCHOWA SSAKÓW I JEJ PODKOROWE SYSTEMY FUNKCJONALNE

Analiza informacji słuchowej zachodzi na kilku kolejnych poziomach systemu nerwowego, poczynając od receptorów w uchu wewnętrznym, które przez włókna nerwu słuchowego przekazują sygnały do jąder rdzenia przedłużonego i dalej poprzez jądra mostu, śródmózgowia i międzymózgowia do kory mózgowej, która stanowi ostatni poziom analizy informacji. Kora słuchowa stanowi obszar kory nowej (neocortex), odpowiadający przede wszystkim na bodźce słuchowe. Jej zasięg i zróżnicowanie na

poszczególne pola korowe określony jest zasadniczo przez wzorec połączeń dochodzących z kilkunastu jąder wzgórza i charakterystykę odpowiedzi neuronów korowych. Na podstawie skorelowanych danych anatomicznych i fizjologicznych próbuje się ocenić udział i wpływ poszczególnych połączeń wzgórzowo-korowych na generację określonych wzorców aktywności neuronalnej w polach słuchowych, niosących biologicznie ważną informację o bodźcu słuchowym.

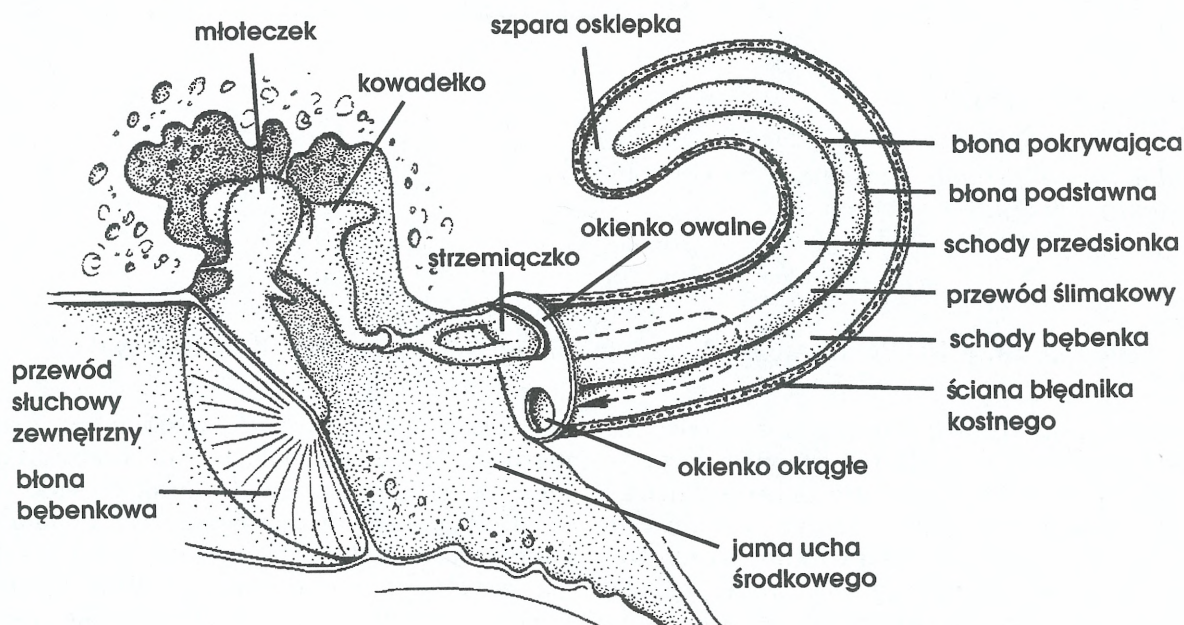
DROGA SŁUCHOWA — OD RECEPTORA DO KORY SŁUCHOWEJ

Narządem zmysłu słuchu jest ucho, składające się z trzech głównych części: ucha zewnętrznego, środkowego i wewnętrznego. Ucho zewnętrzne obejmuje małżowinę i kanał słuchowy zewnętrzny, zakończony błoną bębenkową (Ryc. 1). Ucho środkowe zawiera błonę bębenkową i trzy kosteczki słuchowe, znajdujące się w jamie bębenkowej: młoteczek stykający się z błoną bębenkową, kowadełko i strzemiączko. Strzemiączko kontaktuje się z okienkiem owalnym ucha wewnętrznego, które zawiera trzy przylegające do siebie i skręcone w kształcie ślimaka przestrzenie wypełnione płynem: schody przedsionka, schody bębenka i przewód ślimakowy. Schody przedsionka rozpoczynają się w okienku owalnym, następnie poprzez szparę osklepka łączą się ze schodami bębenka, kończącymi się w okienku okrągłym jamy bębenkowej. Obie przestrzenie wypełnione są przychłonką. Pomiędzy nimi znajduje się przewód ślimakowy wypełniony śródchłonką. Przewód ślima-

kowy zawiera narząd Cortiego, który zbudowany jest z komórek rzęsatek, będących receptorami słuchu i z towarzyszących im komórek podtrzymujących, umieszczonych w błonie podstawnej (KELLY 1991, GELFAND 1981).

PRZEWODZENIE BODŹCA AKUSTYCZNEGO W UCHU ZEWNĘTRZNYM I ŚRODKOWYM

W uchu bodziec akustyczny przekazywany jest kolejno drogą przewodnictwa powietrznego (ucho zewnętrzne), a następnie kostnego (ucho środkowe). Odpowiednie mechanizmy pozwalają na przenoszenie energii fal dźwiękowych nie tylko bez strat, ale ma miejsce również proces wzmacniania bodźca. Najpierw w uchu zewnętrznym, dzięki zjawisku rezonansu, ulega on wzmocnieniu na błonie bębenkowej, która następnie przekazuje drgania na system kosteczek ucha środkowego. Ich zadaniem jest zminimalizowanie strat energii przy przenosze-



Ryc. 1. Schemat narządu słuchu u człowieka (rysunek zmodyfikowany według KELLY'EGO 1991).

niu dźwięku ze środowiska o niskim (powietrze) do środowiska o wysokim oporze (ciecz w uchu wewnętrznym). Jest to możliwe dzięki temu, że dźwięk przenoszony jest z dużej powierzchni (błona bębenkowa, u człowieka 50 mm^2) na małą powierzchnię (okienko owalne, 3 mm^2), oraz dzięki temu, że konstrukcja dźwigni kosteczek słuchowych zwiększa siłę bodźca ok. 1,3 razy (SILBERNAGL i DESPOPOULOS 1994).

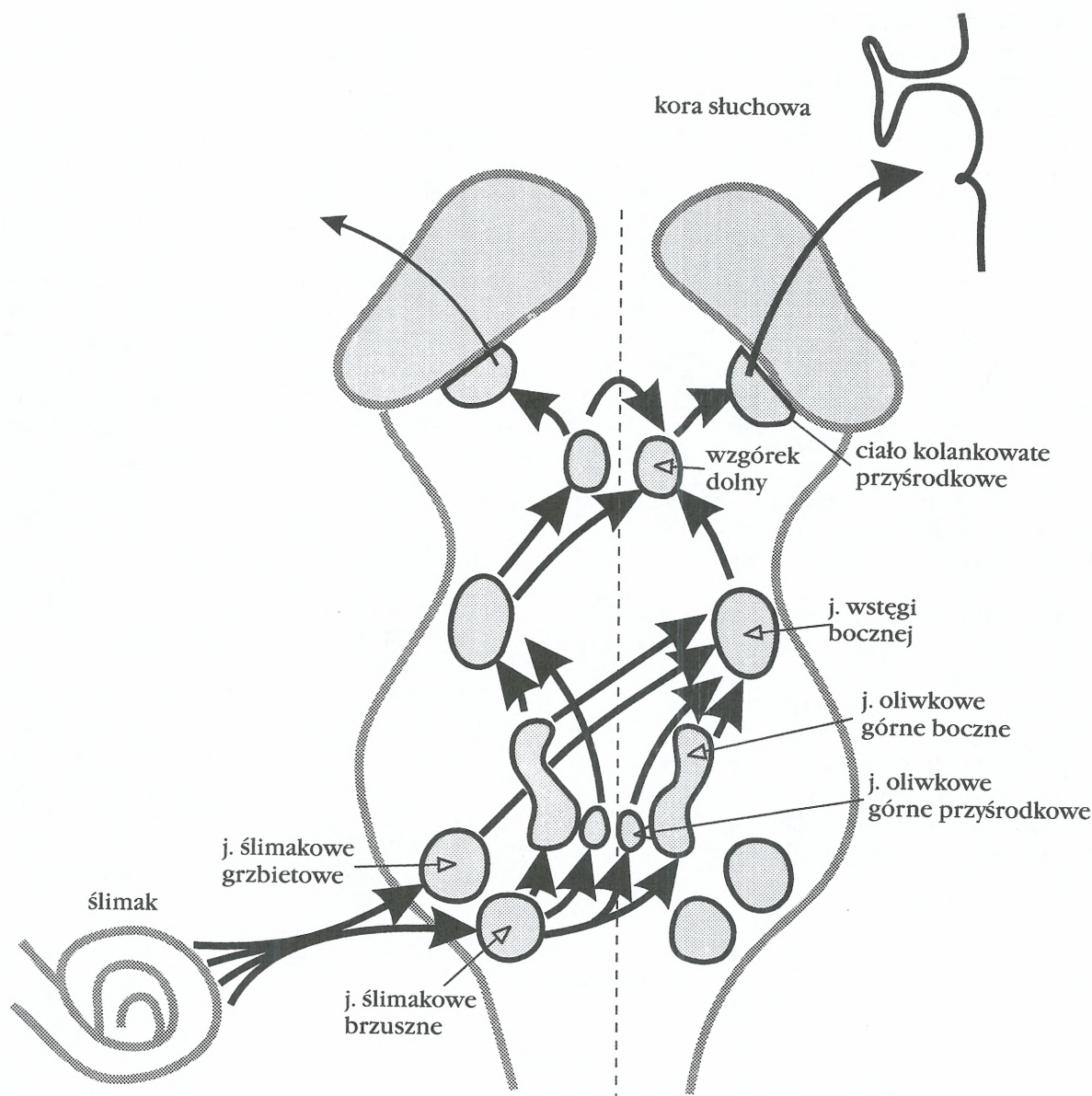
Aby ochronić narząd słuchu przed uszkodzeniem przez dźwięki o zbyt wysokim natężeniu, wykształcił się odruch słuchowy (ang. acoustic reflex) i odruch wzdrygnięcia (ang. startle response). W odruchu słuchowym skurcze mięśni ucha środkowego, strzemiączkowego, unerwionego przez nerw trójdzielny i napinacza błony bębenkowej, unerwionego przez nerw twarzowy, zwiększają sztywność łańcucha kosteczek i błony bębenkowej, co redukuje ilość przenoszonej energii. Ramię dośrodkowe odruchu słuchowego stanowią kolejno nerw słuchowy, jądro ślimakowe brzuszne (Ryc. 2), skąd informacja przekazywana jest do jąder oliwkowych górnych, położonych po obu stronach mostu. To obustronne połączenie umożliwia skurcz mięśni obu uszu, mimo, że stymulacja dotyczyła tylko jednego ucha. Ramię odśrodkowe odruchu słuchowego zaczyna się w jądrze oliwkowym górnym przyśrodkowym, skąd pobudzenie przekazywane jest odpowiednio do

jądra nerwu trójdzielnego lub twarzowego, a następnie włóknami ruchowymi przekazywane jest do odpowiednich mięśni wewnątrzbębenkowych. U człowieka, w odpowiedzi na głośny dźwięk, efektem odruchu słuchowego jest jedynie skurcz mięśnia strzemiączkowego, natomiast mięsień napinacz błony bębenkowej odpowiada na ekstremalnie głośne dźwięki i jego skurcz jest częścią odruchu wzdrygnięcia (GELFAND 1981).

Funkcją mięśni wewnątrzbębenkowych jest ponadto osłabienie przenoszenia dźwięków o niskich częstotliwościach, osłabienie drgań rezonansowych w uchu wewnętrznym oraz redukcja maskowania częstotliwości wyższych przez niższe (BRODAL 1992, KELLY 1991, GELFAND 1981).

PRZEWODZENIE BODŹCA AKUSTYCZNEGO W UCHU WĘWNETRZNYM

Drgania kosteczek ucha środkowego przenoszone są na błonę okienka owalnego (Ryc. 1), którego vibracje powodują przesunięcia przychłonki w schodach przedsionka i schodach bębenka, co z kolei prowadzi do wychylenia błony okienka okrągłego. Efektem tego jest pobudzenie receptorów słuchu znajdujących się w błonie podstawnej przewodu ślimakowego. Próby wyjaśnienia, jak różne częstotliwości odbie-

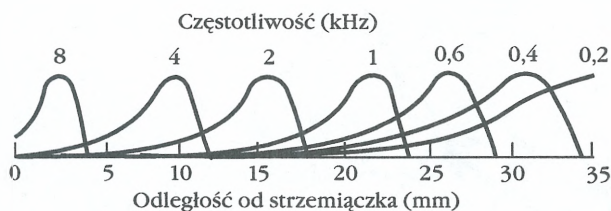


Ryc. 2. Główne połączenia drogi słuchowej (zmodyfikowany rysunek, według SIBERNAGLA i DESPOPOULOSA 1994).

ranego dźwięku są kodowane w selektywny sposób w postaci sygnałów nerwowych w narządzie Cortiego zostały podjęte w teorii rezonansu Helmholtza i teorii fali wędrującej von Bekesygo (KELLY 1991, GELFAND 1981). Helmholtz uważał, że błona podstawna (Ryc. 1) funkcjonuje na zasadzie instrumentu muzycznego (np. harfy). Dźwięk o danej częstotliwości powoduje drgania tylko wąskiego odcinka błony podstawnej przypisanego tej częstotliwości (działającego jak wibrująca struna), pobudzając znajdującą się na tym odcinku grupę receptorów słuchu, czyli komórek rzęsatych. Natomiast Georg von Bekesy, obserwując mechaniczne drgania błony podstawnej w wypreparowanym ludzkim ślimaku stwierdził, że stymulacja dźwiękiem o określonej częstotliwości powoduje drgania ca-

łej błony podstawnej. Drgania te przyjmują postać fali wędrującej, która przemieszcza się od błony okienka owalnego do osklepka. Falę wędrującą można przyrównać do ruchu luźnej liny, której jeden koniec jest umocowany, a drugim ktoś porusza w górę i w dół. Podobnie jest w uchu wewnętrznym. Jako, że ściany przewodu ślimakowego są elastyczne, falowe przemieszczenie płynu powoduje, że błona podstawna i błona pokrywająca wywijają się raz w kierunku schodów przedsionka, a raz w kierunku schodów bębenka. Szybkość i długość fali wędrującej, rozpoczynającej się w okienku owalnym stopniowo ulegają zmniejszeniu w kierunku szczytu ślimaka, natomiast jej amplituda rośnie do pewnego maksimum, aby następnie szybko wygasnąć. Widać więc, że teoria rezo-

nansu Helmholtza i teoria fali wędrującej von Bekesyego uzupełniają się, ponieważ największa amplituda fali wędrującej pojawia się w miejscu przewidzianym w teorii rezonansu. Różne częstotliwości dźwięków powodują powstawanie fal wędrujących ze szczytem amplitudy w różnych, ściśle określonych fragmentach błony podstawnej (Ryc. 3), co związane jest



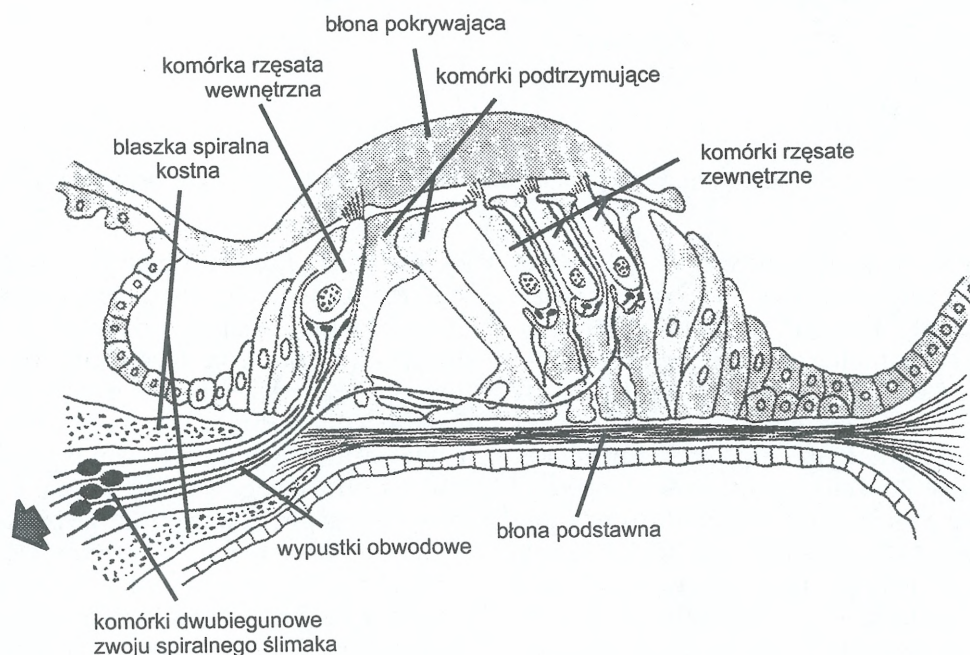
Ryc. 3. Maksymalna amplituda drgań błony podstawnej w zakresie częstotliwości 8-0,2 kHz. (rysunek zmodyfikowany według GUYTONA 1991).

prawdopodobnie ze zmianą własności mechanicznych błony podstawnej wzdłuż ślimaka. Miejsce największego wychylenia błony podstawnej jest więc charakterystyczne dla długości fali odbieranego dźwięku. Dźwięki o wyższych częstotliwościach powodują największe wychylenie błony podstawnej przy podstawie ślimaka, natomiast dźwięki o niższych częstotliwościach bliżej szczytu ślimaka (GELFAND 1981, GUYTON 1991).

UCHO WEWNĘTRZNE JAKO WYSOCE SELEKTYWNY ANALIZATOR CZĘSTOTLIWOŚCI DŹWIĘKU

Słuch charakteryzuje się niezwykle selektywnością w stosunku do częstotliwości bodźca akustycznego. Na przykład u człowieka, u którego zakres słuchu zawiera się między 20 Hz a 20 kHz, względny próg rozróżniania częstotliwości wynosi 0,003, co znaczy, że człowiek jest w stanie rozróżnić dźwięk o częstotliwości 1000 Hz od 1003 Hz (SILBERNAGL i DESPOPOULOS 1994). Teorie rezonansu i fali wędrującej tłumaczą podstawowy mechanizm kodowania częstotliwości dźwięku w narządzie Cortiego, gdzie błona podstawna ma określoną lokalizację częstotliwości na swojej długości, natomiast nie wyjaśniają mechanizmu selektywności narządu słuchu w stosunku do częstotliwości dźwięków. Okazało się, że wyjaśnienie tego zjawiska tkwi w elektromechanicznych właściwościach komórek rzęsatych, tworzących narząd Cortiego.

Komórki rzęstate, czyli właściwe receptory słuchu są mechanoreceptorami, przetwarzającymi energię mechaniczną (dźwięk) w potencjał elektryczny. Nazwa ich związana jest z obecnością pęczka rzęsek, znajdujących się w szczytowej części komórki (Ryc. 4). Komórki rzęstate ułożone są wzdłuż przewodu ślimakowego. Ich



Ryc. 4. Narząd Cortiego w uchu wewnętrznym. Strzałka pokazuje kierunek przekazywania informacji słuchowej (rysunek zmodyfikowany według BRODAŁA 1992).

ciała komórkowe spoczywają na błonie podstawnej, natomiast rzęski łączą się z błoną pokrywającą. Drgania przewodu ślimakowego powodują przesunięcie błony pokrywającej w stosunku do podstawnej. Względny ruch obu błon powoduje wygięcie i podrażnienie rzęsek, co prowadzi do generowania potencjału receptorowego. Ruch rzęsek w jednym kierunku powoduje depolaryzację komórki, w drugim— hiperpolaryzację. Oscylacyjny charakter przemieszczania się fali wędrującej wzdłuż błony podstawnej powoduje więc oscylacyjne zmiany potencjału receptorowego komórek rzęsatych, co określamy mianem rezonansu mechanicznego. W zjawisku transdukcji mechanoelektrycznej biorą udział prądy jonowe Ca^{2+} i K^+ (KELLY 1991).

Wyróżniamy dwa rodzaje komórek rzęsatych: wewnętrzne i zewnętrzne (Ryc. 4). Komórki rzęsate wewnętrzne tworzą jeden rząd w części przyśrodkowej przewodu ślimakowego (jest ich ok. 3,5 tys.), natomiast na zewnątrz od niego ciągną się trzy równoległe rzędy komórek zewnętrznych (jest ich ok. 12.000).

Prócz różnicy w liczbie i usytuowaniu na błonie podstawnej, komórki rzęsate wewnętrzne i zewnętrzne różnią się własnościami elektromechanicznymi, oraz systemem włókien odchodzących i dochodzących. Jest to podstawą ich funkcjonalnego zróżnicowania.

MECHANIZMY ZWIĘKSZAJĄCE SELEKTYWNOŚĆ NARZĄDU SŁUCHU W STOSUNKU DO CZĘSTOTLIWOŚCI DŹWIĘKU

Istnieją dwa główne, działające synergistycznie mechanizmy zapewniające wysoką selektywność narządu słuchu w stosunku do częstotliwości dźwięku, które można krótko określić jako wzmacnianie elektryczne i wzmacnianie mechaniczne.

Wzmacnianie elektryczne

Oparte jest na selektywnym wzmacnianiu potencjału receptorowego wywołanego rezonansem mechanicznym, przez rezonans elektryczny.

Rezonans elektryczny to spontaniczne oscylacje potencjału błonowego w komórkach rzęsatych (KELLY 1991). Częstotliwość tych oscylacji jest różna dla różnych komórek rzęsatych, zależnie od ich położenia wzdłuż błony podstawnej i odpowiada częstotliwości dźwięku na który najsilniej odpowiada dana komórka. Przy mechanicznym pobudzaniu rzęsek, związanym z oscylacyjnym otwieraniem i zamykaniem kanałów jonowych (rezonans mechaniczny), zachodzi zjawisko wzajemnego wzmacniania rezo-

nansu elektrycznego i mechanicznego. W efekcie dochodzi do zwiększenia potencjału receptorowego i do bardziej precyzyjnego dostrojenia komórki do danej częstotliwości dźwięku.

Wzmacnianie mechaniczne

Wzmacnianie mechaniczne związane jest z niezwykle właściwością komórek rzęsatych zewnętrznych, polegającą na tym, że oscylacyjny potencjał receptorowy komórki zewnętrznej aktywuje jej reakcję motoryczną, to znaczy jej wydłużanie lub skracanie (nawet o kilkadziesiąt mikronów!). Zmiany długości komórki zwiększają lub zmniejszają wychylenie błony podstawnej zależnie od częstotliwości dźwięku. W efekcie powoduje to albo silniejsze pobudzenie sąsiednich komórek rzęsatych wewnętrznych (przy skurczu komórki zewnętrznej) albo ich zahamowanie (w wyniku wydłużenia się komórki zewnętrznej). Tak więc, zwiększanie selektywności komórek rzęsatych wewnętrznych na częstotliwość bodźca przez komórki rzęsate zewnętrzne następuje poprzez obniżenie progu w zakresie charakterystycznych dla danego miejsca, wąskich zakresów częstotliwości.

Dalszemu zwiększaniu selektywności układu w stosunku do częstotliwości dźwięku służą mechanizmy hamowania obocznego, opartego na przekaznictwie GABA-ergicznym i odśrodkowego hamowania poprzez włókna cholinergiczne drogi oliwkowo-ślimakowej. Włókna te tworzą albo bezpośrednie kontakty synaptyczne na komórkach rzęsatych zewnętrznych, albo na włóknach obwodowych neuronów dwubiegunowych, które kontaktują się z komórkami rzęsatymi wewnętrznymi (GELFAND 1981).

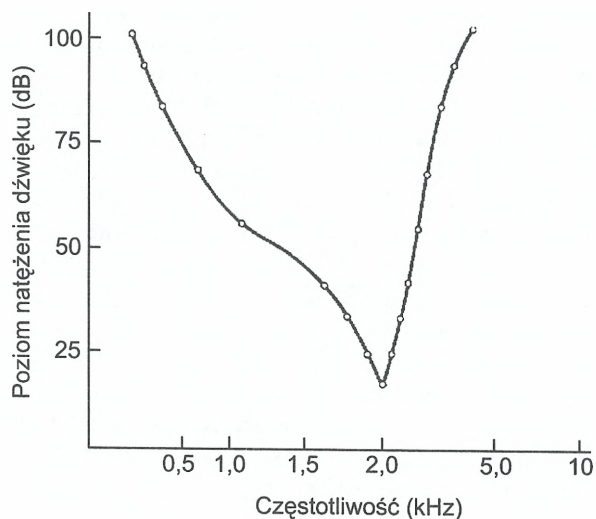
Komórki rzęsate wewnętrzne i zewnętrzne unerwione są w różny sposób przez włókna dośrodkowe, co determinuje ich funkcjonalną odrębność. Z każdą komórką wewnętrzną kontaktuje się, poprzez jedno nierozgałęzione włókno obwodowe, około dziesięciu komórek dwubiegunowych, czyli ma tutaj miejsce dywergencja informacji słuchowej. Natomiast wiele (do dwudziestu) komórek rzęsatych zewnętrznych łączy się synaptycznie z odgałęzieniami włókna obwodowego tylko jednej komórki zwojowej, zachodzi więc tu konwergencja, czyli sumowanie przestrzenne informacji słuchowej (GELFAND 1981). Z komórkami rzęsatymi wewnętrznymi kontaktuje się ponad 90% włókien obwodowych nerwu słuchowego, stanowią one zatem główne źródło informacji o bodźcu słuchowym, przekazywanej i przetwarzanej na dalszych etapach centralnej drogi słuchowej. Natomiast komórki rzęsate zewnętrzne są głównym miejscem zakończeń włókien odśrodkowych, służących od-

środkowej modulacji sygnałów wychodzących z narządu Cortiego (FIX 1997, BRODAL 1992, GELFAND 1981).

GLÓWNE POŁĄCZENIA W OBRĘBIE CENTRALNEJ DROGI SŁUCHOWEJ

Droga słuchowa utworzona jest system połączeń biegnących poprzez stacje przekaźnikowe leżące kolejno w rdzeniu przedłużonym, moście, śródmózgowiu, wzgórzu i korze mózgowej.

Dwubiegunowe komórki, które stanowią I-rzędowe neurony drogi słuchowej tworzą połączenia synaptyczne z komórkami rzęsatymi poprzez włókna obwodowe (Ryc. 4). Ich ciała komórkowe tworzą zwój spiralny ślimaka. Wypustki dośrodkowe komórek dwubiegunowych, których jest około 30 tysięcy, tworzą nerw ślimakowy, stanowiący gałązkę VIII nerwu czaszkowego, przedsionkowo-ślimakowego. Zakończenia aksonalne włókien nerwu ślimakowego znajdują się na neuronach jąder ślimakowych (Ryc. 2). Wyróżniamy jądro ślimakowe grzbietowe i jądra ślimakowe brzuszne przednie, oraz brzuszne tylne. Każde włókno nerwu ślimakowego rozgałęzia się w obrębie jąder ślimakowych na gałąź wstępującą i zstępującą. Gałąź wstępująca tworzy synapsy z jądrem brzuszynym przednim, natomiast gałąź zstępująca kontaktuje się z jądrem brzuszynym tylnym i grzbietowym. Neurony jąder ślimakowych, położone w rdzeniu przedłużonym, stanowią II-rzędowe neurony drogi słuchowej. Ich aksony tworzą trzy odrębne drogi, tak zwane prążki: grzbietowy, pośredni i brzuszny. Grzbietowy prążek słuchowy utworzony jest przez aksony neuronów grzbietowego jądra ślimakowego. Pośredni prążek słuchowy zawiera aksony neuronów grzbietowej części jąder brzusznych, natomiast prążek brzuszny zawiera aksony z brzusznej części jąder brzusznych, które wnikają do wiązki włókien spoidłowych, zwanych ciałem czworobocznym. Prążki grzbietowy i pośredni wnikają do wstęgi bocznej po stronie kontralateralnej i ich włókna kończą się na neuronach jąder wstęgi bocznej. Odmiennie biegną włókna prążka brzuszego, gdyż tworzą synapsy na jądrach oliwkowych górnych po stronie kontralateralnej. Prążek brzuszny stanowi drogę dla sygnałów związanych z analizą obuuszną. Neurony jąder oliwkowych górnych, położone w moście, stanowią III-rzędowy neuron drogi słu-



Ryc. 5. Krzywa strojenia włókna nerwu słuchowego człowieka o częstotliwości charakterystycznej 2 kHz (zmodyfikowany rysunek według KELLY'EGO 1991).

chowej. Ich włókna tworzą połączenia z kolejną stacją przekaźnikową drogi słuchowej, jaką stanowią jądra wstęgi bocznej. Neurony jąder wstęgi bocznej, usytuowane w moście, (IV-rzędowy neuron drogi słuchowej) wysyłają aksony do leżących ipsilateralnie jąder wzgórka dolnego, leżącego w śródmózgowiu (V-rzędowy neuron drogi słuchowej), które dalej tworzą połączenia z neuronami jąder ciała kolankowatego przyśrodkowego wzgórza (VI-rzędowy neuron), jak również z jądrami asocjacyjnych zespołów jąder tylnego wzgórza. Ich aksony tworzą promienistość słuchową, poprzez którą informacja o bodźcu akustycznym dociera do I-rzędowej kory słuchowej (VII-rzędowy neuron drogi słuchowej) (BRODAL 1991, KELLY 1991, GELFAND 1981). Kora słuchowa położona jest w płacie skroniowym kory mózgowej. W jej obszarze wydzielono pola słuchowe, różniące się cyto-, mieło- i chemo-architektoniką, jak i organizacją połączeń podkorowych i korowych (BRUGGE i REALE 1985, IMIG i MOREL 1983). Z punktu widzenia specyficzności połączeń ze strukturami podkorowymi (przede wszystkim połączeń wzgórzowo-korowych) wyróżniamy w niej pole I-rzędowe (A-I), pola asocjacyjne słuchowe i pola asocjacyjne wyższego rzędu, gdzie dochodzi do integracji informacji słuchowej z informacją innych modalności (pola polimodalne).

SYSTEMY FUNKCJONALNE PRZETWARZANIA INFORMACJI SŁUCHOWEJ

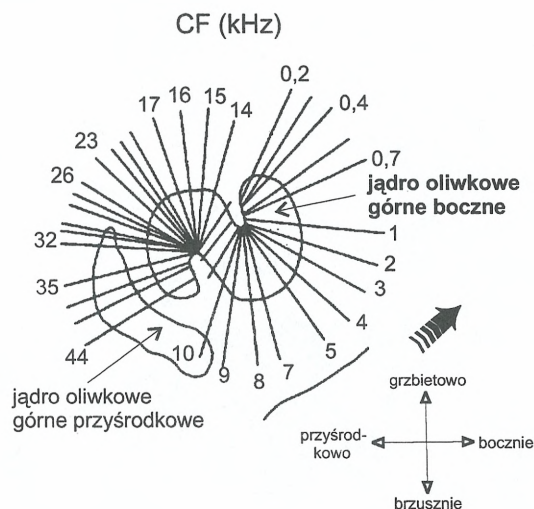
Aby poznać organizację połączeń, stanowiących neuronalne podłoże opracowywania infor-

macji słuchowej stosuje się strategie badawcze, polegające na elektrofizjologicznym mapowaniu

struktur słuchowych, które następnie koreluje się z połączeniami dochodzącymi i odchodzącymi z tychże struktur. Badania takie przeprowadza się na zwierzętach, należących do różnych rzędów ssaków (gryzonie, mięsożerne, czy naczelne), charakteryzujących się różnym stopniem rozwoju układu słuchowego. Mapowanie elektrofizjologiczne służy do opisu charakterystyki odpowiedzi neuronów na stymulację zróżnicowanymi bodźcami akustycznymi. Stosując tony o różnych częstotliwościach i natężeniach wyznacza się tak zwaną krzywą odpowiedzi neuronu lub krzywą strojenia (ang. tuning curve) (Ryc. 5), opisującą zmiany zakresu częstotliwości dźwięku, na jakie odpowiada neuron, zależnie od natężenia dźwięku. Częstotliwość tonu, na którą neurony reagują przy jego najmniejszym natężeniu nazywana jest częstotliwością charakterystyczną (ang. characteristic frequency, best frequency) danego neuronu (Ryc. 5). Przy zwiększaniu natężenia dźwięku zwiększa się zakres częstotliwości, na które neuron odpowiada. Zależnie od kształtu krzywej odpowiedzi wyróżniamy neurony wąsko strojone (ang. narrow tuned), które odpowiadają na wąski zakres częstotliwości dźwięku lub szeroko strojone (ang. broad tuned), wrażliwe na szeroki zakres częstotliwości dźwięku, w pełnym zakresie jego natężenia. Mapowanie elektrofizjologiczne jąder i pól korowych, opisujące lokalizację neuronów o określonym zakresie strojenia (szeroko czy wąsko strojone) i jego częstotliwość charakterystyczną, umożliwiło wyznaczenie na ich obszarze grup neuronów, stanowiących reprezentacje dźwięków o różnych częstotliwościach. Reprezentacje częstotliwości dźwięków, o ściśle uporządkowanym charakterze określane są mianem tonotopowych i odwzorowują one ułożenie reprezentacji częstotliwości w ślimaku (MERZENICH 1981). Są one obecne na każdym poziomie drogi słuchowej, gdzie występują również jądra i pola nie-tonotopowe, zawierające szeroko strojone neurony i nie posiadające uporządkowanej reprezentacji dźwięków określonej częstotliwości (IMIG i MOREL 1983, GELFAND 1981).

TONOTOPOWA ORGANIZACJA DROGI SŁUCHOWEJ

Badając organizację tonotopową drogi słuchowej kota, stwierdzono, że we wszystkich jej głównych jądrach i w przynajmniej czterech polach korowych istnieją tonotopowe reprezentacje częstotliwości dźwięku (IMIG i MOREL 1983, BRUGGE i REALE 1985). Tworzące je neurony, podobnie, jak komórki rzęsaty na błonie podstawnej narządu Cortiego, uszeregowane są w ten sposób, że na jednym krańcu reprezentacji



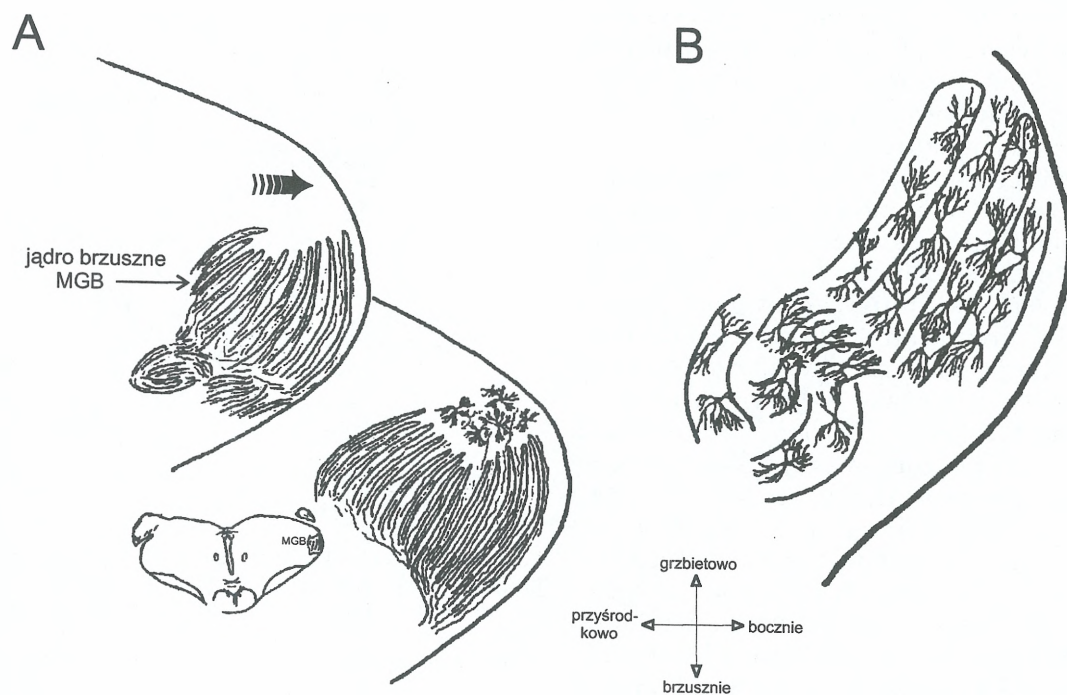
Ryc. 6. Tonotopowa organizacja jądra oliwkowego górnego bocznego u kota.

Częstotliwości charakterystyczne CF (kHz), są najwyższe w brzuszno-przysrodkowej części jądra i zmniejszają się w kierunku grzbietowo-bocznym. Strzałką zaznaczono gradient częstotliwości dźwięku, od najwyższej do najniższej (rysunek zmodyfikowany, według GELFANDA 1981).

znajdują się neurony odpowiadające najsilniejszemu pobudzeniu na dźwięki o najwyższych częstotliwościach, na drugim krańcu neurony odpowiadające na dźwięki o częstotliwościach najniższych (w obrębie spektrum właściwym dla danego gatunku), natomiast pomiędzy nimi znajdują się odpowiednio uszeregowane neurony reagujące najsilniej na dźwięki o częstotliwościach pośrednich (Ryc. 6, 7). W jądrach słuchowych reprezentacja każdej częstotliwości dźwięku tworzona jest przez warstwę komórek (czyli pełna reprezentacja wszystkich częstotliwości z to szereg przylegających do siebie warstw, jak łuski cebuli) (Ryc. 7A). Natomiast w korze słuchowej neurony stanowiące reprezentację częstotliwości dźwięków tworzą równoległe pasy, które obejmują całą grubość kory, a każdy pas zawiera wąsko strojone neurony o tej samej charakterystycznej częstotliwości (Ryc. 9A, również ryciny w art. A. KOSMAŁ w tym numerze KOSMOSU).

SYSTEMY PROJEKCJI DROGI SŁUCHOWEJ

Podanie substancji znakujących, transportowanych wzdłuż aksonu w miejsca scharakteryzowane uprzednio elektrofizjologicznie, umożliwiło skorelowanie funkcjonalnych własności neuronu z systemem jego połączeń dochodzących (gdy zastosowano substancje znakujące transportowane dkomórkowo, np. fluorochromy typu Fast Blue, czy Diamidyno Yellow) i odchodzących (gdy podano znacznik transportowany odkomórkowo, kumulujący się w za-



Ryc. 7. Warstwowa struktura jądra brzuszego MGB u kota.

A. Organizacja przestrzenna warstw wyznaczona na podstawie przebiegu włókien dośrodkowych ze wzgórka dolnego i na podstawie dominującej orientacji dendrytów neuronów jądra brzuszego. Warstwy położone przyśrodkowo stanowią reprezentację dźwięków o wysokich częstotliwościach, im położone są bardziej bocznie, tym niższą częstotliwość reprezentują. Strzałką zaznaczono gradient częstotliwości dźwięku, od najwyższej do najniższej. B. Orientacja dendrytów w warstwach jądra brzuszego MGB. Grube linie narysowane są równoległe do dominującej orientacji dendrytów. Przekroje czołowe, barwienia skrawków metodą Golgiego, 15-dniowy kot (rysunki zmodyfik. według MORESTA 1965).

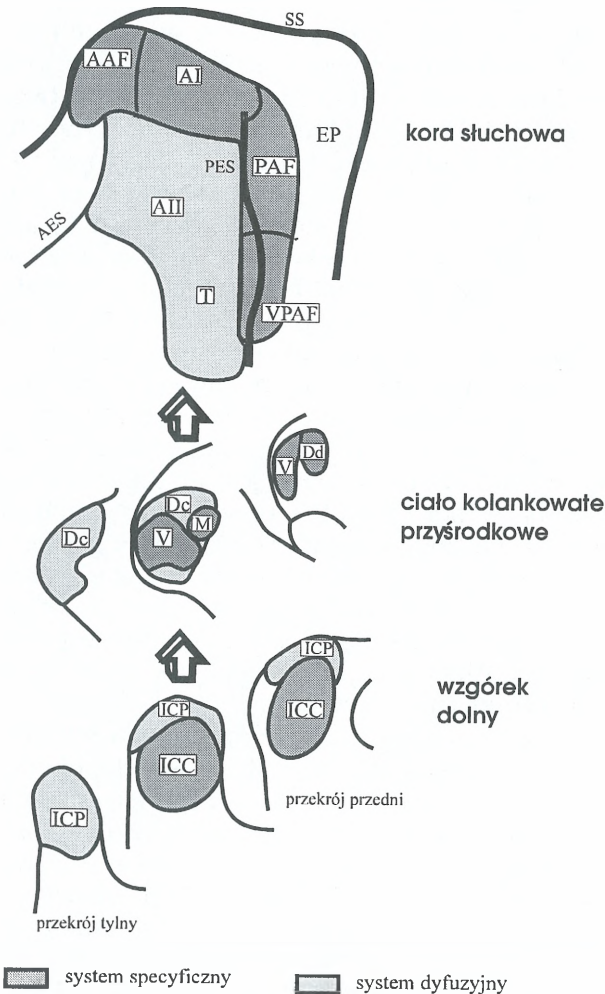
kończeniach aksonalnych, np. biocytyna, czy fluorochrom Fluoro Ruby).

Na podstawie połączonych badań elektrofizjologicznych i neuroanatomicznych wyodrębniono u mięsożernych i gryzoni dwa duże systemy połączeń neuronalnych (ANDERSEN i współaut. 1980, MERZENICH 1981). System projekcji specyficznej zorganizowany ściśle topograficznie (określany mianem core, strefa centralna) obejmuje jądra i pola korowe zorganizowane tonotopowo. Drugi komplementarny system projekcji dyfuzyjnej tworzy projekcję topograficznie rozlaną (określany jest mianem belt, strefa opasująca) i związany jest z jądrami i polami o nie-tonotopowej organizacji. Oba systemy są przestrzennie rozdzielone i równoległe przetwarzają informację o bodźcu słuchowym.

System projekcji specyficznej

Ścisła topografia połączeń w systemie projekcji specyficznej polega na tym, że neurony reprezentujące daną częstotliwość na niższym piętrze drogi słuchowej wysyłają aksony na wyższe piętro głównie do neuronów dostrojonych do tej samej częstotliwości, a więc projekcje ta

mają charakter przestrzennie ograniczony. System projekcji specyficznej obejmuje włókna nerwu słuchowego, tworzące kontakty synaptyczne na neuronach jądra ślimakowego grzbietowego i brzuszego. Następnie aksony wychodzące z jąder ślimakowych tworzą zakończenia w tonotopowym jądrze środkowym wzgórka dolnego (Ryc. 8), które mają połączenia z jądrem brzuszным i jądrem grzbietowym ciała kolankowatego przyśrodkowego (MGB), oraz boczną częścią zespołu jąder tylnych wzgórza (IMIG i MOREL 1983, ANDERSEN i współaut. 1980). Ciało kolankowate przyśrodkowe jest główną strukturą słuchową wzgórza i składa się z trzech zespołów jąder: brzuszego, grzbietowego i przyśrodkowego, zróżnicowanych morfologicznie i funkcjonalnie (CALFORD 1983, JONES 1985, MOREST 1964, 1965). Zorganizowane tonotopowo jądro brzuszne posiada strukturę warstwową (Ryc. 7). Neurony stanowiące reprezentację dźwięków o wysokich częstotliwościach skupione są w warstwach przyśrodkowych, natomiast neurony tworzące reprezentację dźwięków o niskich częstotliwościach — w warstwach bocznych. (Ryc. 7). Większość neuronów w jądrze



Ryc. 8. Przestrzenna organizacja systemu specyficznego i dyfuzyjnego u kota, opracowana przez ANDERSENA i współaut. (1980).

Rysunek zmodyfikowany. Jądra wzgórka dolnego: ICC-j. środkowe, ICP-j. okołosrodkowe; jądra ciała kolankowatego przyśrodkowego: V-j. brzuszne, Dd-j. grzbietowe głębokie, Dc-j. grzbietowe tylne, M-j. przyśrodkowe; pola słuchowe: AI-I-rzędowe, AAF-przednie, PAF-tylne, VPAF-brzuszo-tylne, AII-II-rzędowe, T-skroniowe, EP-tylnego zakrętu ektosylwiusza.

brzusznym (vMGB) charakteryzuje się wąskimi krzywymi strojenia i odpowiadają one na stymulację dźwiękiem z krótką latencją ok. 30 msek. Okazuje się, że w vMGB istnieje przestrzenne zróżnicowanie neuronów o różnych charakterystykach odpowiedzi. Neurony położone w tylnej części jądra odpowiadają z dłuższą latencją i są szerzej strojone niż te położone bardziej ku przodowi (IMIG i MOREL 1983). Jądra grzbietowe głębokie, powierzchniowe i tylne, jak i jądro przyśrodkowe nie mają budowy blaszkowej i nie są zorganizowane tonotopowo, choć wydaje się, że istnieje w nich pewne uporządkowanie neuronów o podobnych częstotliwościach charakterystycznych. Neurony tych jąder są szeroko strojone i odpowiadają z dłuższymi latencjami, niż neurony jądra brzusznego

(CALFORD 1983). O ile jądro brzuszne MGB otrzymuje projekcję wyłącznie z jądra środkowego wzgórka dolnego, to jądra grzbietowe otrzymują również dodatkową projekcję z jąder okołosrodkowych i zewnętrznego wzgórka (IMIG i MOREL 1983).

Drugą strukturą o tonotopowej organizacji jest boczna część zespołu jąder tylnych wzgórza (Pol), położona ku przodowi i bocznie w stosunku do ciała kolankowatego przyśrodkowego. Większa część neuronów Pol jest wąsko strojona i odpowiada z krótkimi latencjami na stymulację akustyczną (IMIG i MOREL 1983). Gradient reprezentacji od niskiej do wysokiej częstotliwości dźwięku przebiega od części dziobowo-przyśrodkowej do ogonowo-bocznej.

Aksony projekcji wzgórkowo-wzgórzowej tworzą gęste zakończenia w formie kolumn, rozłożonych wzdłuż blaszek o odpowiedniej reprezentacji częstotliwości dźwięku w jądrze brzuszonym MGB, w jądrze grzbietowym MGB i dalej w Pol i co charakterystyczne, kolumny zakończeń ciągną się od jednego jądra do sąsiedniego, przekraczając granice cytoarchitektoniczne poszczególnych jąder.

Wymienione jądra wzgórza projekcji specyficznej wysyłają uporządkowane przestrzennie połączenia do czterech tonotopowo zorganizowanych pól kory słuchowej płata skroniowego (patrz też art. A. KOSMAL w tym numerze KOSMOSU). W korze słuchowej kota są to: I-rzędowe pole słuchowe (A-I), przednie pole słuchowe (AAF), tylne pole słuchowe (PAF) i brzusznotylne pole słuchowe (VPAF) (Ryc. 8). Każde z tych pól posiada kompletną i ściśle tonotopowo uporządkowaną reprezentację częstotliwości. Topograficzne projekcje do pól A-I i AAF pochodzą z sąsiadujących obszarów jądra brzusznego w obszarze danej reprezentacji częstotliwości dźwięku, choć stwierdzono również istnienie kolaterali do obu pól korowych (IMIG i MOREL 1983). Różnią się one źródłem najsilniejszej projekcji, która w przypadku pola AI bierze początek w jądrze brzuszonym MGB, natomiast w przypadku pola AAF — w części bocznej zespołu jąder tylnych.

Projekcje do tonotopowych pól PAF i VPAF pochodzą z jądra vMGB i jądra grzbietowego, podobnie jak w przypadku pól A-I i A, oraz dodatkowo z grupy jąder, zlokalizowanych grzbietowo, ogonowo i brzusznie w stosunku do jądra brzusznego (do grupy tej należy jądro brzuszno-boczne, część jądra grzbietowego głębokiego i górna część jądra brzusznego), o niejasno zdefiniowanych granicach i nie posiadających ściśle uporządkowanej reprezentacji częstotliwości. Projekcja do tych dwóch pól z jądra brzusznego jest słabsza niż ta do pola AI,

a ciała komórkowe neuronów wysyłających projekcje z danej warstwy tworzą odrębne populacje nie sąsiadujące ze sobą.

Podsumowując, projekcja z tonotopowego jądra brzuszego MGB obejmuje wszystkie cztery tonotopowe pola: AI, AAF, PAF i VPAF. Populacja neuronów danej warstwy, wysyłających aksony do tego samego, ograniczonego przestrzennie obszaru leżącego w reprezentacji odpowiedniej częstotliwości każdego z pól, zajmuje inną część tej warstwy jądra — centralną dla projekcji do pól AI i AAF i obwodową w przypadku projekcji do PAF i VPAF (choć również populacja rozsianych w części centralnej neuronów wysyła aksony do tych pól (BRUGGE i REALE 1985, IMIG i MOREL 1983, ANDERSEN i współaut. 1980).

Analiza obuuszna w ramach systemu projekcji specyficznej

W systemie projekcji specyficznej opisano wydzielony układ połączeń, w którym zachodzi analiza przestrzenna bodźca dźwiękowego. Obejmuje ona lokalizację źródła bodźca, czyli określenie kierunku i odległości, w jakiej się ono znajduje. Jednowymiarowy charakter powierzchni receptorowej ślimaka powoduje, że nie koduje ona przestrzeni akustycznej, a jedynie spektrum częstotliwości dźwięków (inaczej niż w przypadku dwuwymiarowej powierzchni receptorowej siatkówki w układzie wzrokowym, na której zostaje zmapowana przestrzeń wizualna). Układ słuchowy dokonuje porównania dźwięków dochodzących do obu uszu i na tej podstawie tworzy przestrzenną mapę akustyczną. Analiza obuuszna obejmuje dwa wskaźniki: 1) różnicę w czasie dotarcia fali akustycznej do lewego i prawego ucha (międzyuszna różnica czasu, ITD-interaural time difference), 2) różnicę w natężeniu dźwięku, docierającego do lewego i prawego ucha (międzyuszna różnica natężenia, IID-interaural intensity difference) (szczegóły tego zagadnienia opisane są w art. P. KUŚMIERKA w tym numerze KOSMOSU). U ssaków, międzyuszna różnica natężenia służy do analizy dźwięków o wysokich częstotliwościach, natomiast międzyuszna różnica czasu — o niskich. Granica między wysokimi a niskimi częstotliwościami jest specyficzna gatunkowo i wyznacza ją odległość między uszami osobnika, co w konsekwencji określa długości fali dźwiękowej. Gdy odległość międzyuszna zwiększa się, pojawia się tak zwana niejednoznaczność fazy i tym samym międzyuszna różnica czasu przestaje być miarodajnym wskaźnikiem (KONISHI 1993). Informacja o międzyusznej różnicy czasu i natężenia przetwarzana jest równoległe przez dwa odrębne systemy połączeń neu-

ronalnych, które biorą początek w jądrach ślimakowych brzusznych (Ryc. 2). W jądrach tych włókna nerwu słuchowego rozgałęziają się, tworząc kontakty synaptyczne z dwoma grupami komórek, tymi, które rozpoznają fazę sygnału pobudzającego, lecz są niewrażliwe na zmiany natężenia i z grupą, których neurony reagują na zmianę natężenia dźwięku, lecz są niewrażliwe na fazę impulsu. Jądra ślimakowe pełnią więc rolę filtra, który przepuszcza informację albo o różnicy czasu, albo o różnicy natężenia. Konwergencja impulsów z lewego i prawego ucha, przekazywanych prążkiem brzuszным, następuje w jądrach oliwkowych górnych. Droga, na której dokonywana jest analiza międzyusznej różnicy czasu biegnie od jąder ślimakowych brzusznych do jądra oliwkowego górnego przyśrodkowego, natomiast informacja o międzyusznej różnicy natężeń przetwarzana jest na drodze prowadzącej przez jądro oliwkowe górne boczne. Aksony neuronów jądra oliwkowego górnego bocznego i przyśrodkowego biegną we wstędzie bocznej, tworząc kontakty synaptyczne w jądrach wstęgi bocznej, które wysyłają połączenia do jądra środkowego wzgórka dolnego (Ryc. 2). We wzgórku dolnym stwierdzono obecność neuronów reagujących specyficznie na kierunek, z jakiego dochodzi dźwięk, niezależnie od jego częstotliwości, gdyż następuje tam połączenie danych z kanałów dostrojonych do różnych częstotliwości. Elektryczna stymulacja neuronów we wzgórku dolnym powoduje reakcję orientacyjną zwierzęcia w kierunku źródła dźwięku. Wydaje się więc, że musi w nim istnieć mapa przestrzeni akustycznej. Neurony reagujące na kierunek, z którego dochodzi dźwięk, obecne są też na dalszych etapach drogi analizy obuusznej: w ciele kolankowatym przyśrodkowym (głównie w tonotopowym jądrze brzuszным) i polach korowych A-I i AAF (KONISHI 1993, KELLY 1985, GELFAND 1981).

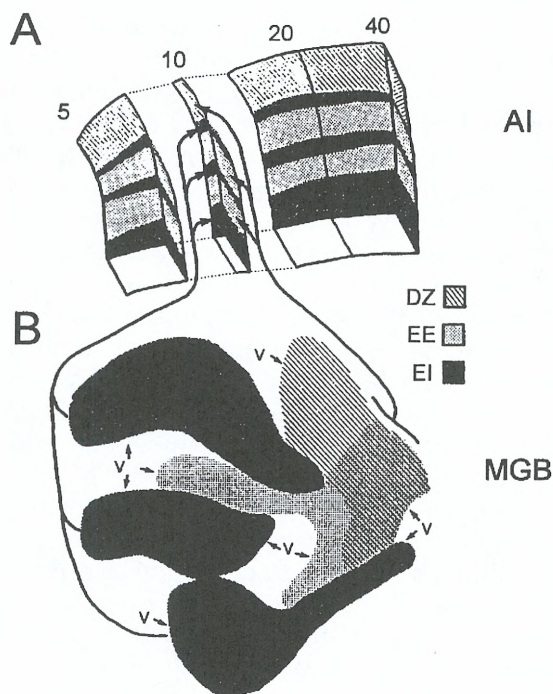
W systemie połączeń stanowiących podłoże analizy międzyusznej różnicy natężeń wykryto dwa typy odpowiedzi neuronu na pobudzenie lewego i prawego ucha (BRUGGE i REALE 1985). Neuron określany mianem E-I (ang. excitatory-inhibitory) reaguje pobudzeniem na dźwięk dobiegający ze strony kontralateralnej, natomiast zahamowaniem pobudzenia na dźwięk dochodzący ze strony ipsilateralnej. Drugi typ interakcji określany jako E-E (ang. excitatory-excitatory), polega na sumowaniu wejść pobudzających z ucha kontralateralnego i ipsilateralnego. Neurony typu E-I i E-E obecne są na wszystkich poziomach drogi słuchowej począwszy od jąder oliwkowych górnych, poprzez wzgórki dolne, jądro brzuszne ciała kolankowatego przyśrodkowego i pola korowe, w obrębie reprezen-

tacji wysokich częstotliwości (MIDDLEBROOKS i ZOOK 1983). Są one odsegregowane przestrzenie, gdyż należą do odrębnych dróg projekcyjnych z zachowaniem ścisłej topografii połączeń pomiędzy reprezentacjami poszczególnych częstotliwości, co wskazywałoby na odrębność funkcjonalną komórek typu E-I i E-E. W każdej ze struktur neurony obu typów tworzą sąsiadujące za sobą kolumny (Ryc. 9B). Szczególne uporządkowanie kolumn interakcji obuusznnych pojawia się w I-rzędowej korze słuchowej, gdzie kolumny E-E i kolumny E-I tworzą naprzemianległe, horyzontalne pasy, ułożone w poprzek pasów reprezentacji częstotliwości (Ryc. 9A). Połączenia pomiędzy jądrem brzuszным i korą AI biegną tylko od neuronów, tworzących kolumnę jednego typu interakcji obuusznnych, do kolumny korowej tego samego typu, położonej w reprezentacji odpowiedniej częstotliwości dźwięku (MIDDLEBROOKS i ZOOK 1983) (Ryc. 9).

Wykazano, że neurony typu E-E są wrażliwe na średnie natężenie dźwięku dochodzącego do obu uszu, natomiast nie reagują na różnice natężenia dźwięku (GELFAND 1981). Natomiast neurony typu E-I są wrażliwe na różnicę natężenia dźwięku dochodzącego do obu uszu, ale nie są czułe na jego średnie natężenia. Sugeruje to, że neurony typu E-E mogą służyć do analizy odległości, w jakiej znajduje się źródło dźwięku, natomiast neurony typu E-I służą do określenia kierunku, z jakiego dochodzi dźwięk. Konwergencja tych dwóch dopełniających się danych, zachodząca prawdopodobnie w korze słuchowej, może dostarczać precyzyjnej informacji o położeniu źródła dźwięku.

System projekcji dyfuzyjnej

Cechą charakterystyczną tego systemu jest konwergencja informacji słuchowej z informacją innych modalności, wzrokową czy czuciową, na każdym poziomie centralnej drogi nerwowej. U mięsożernych i gryzoni system ten zaczyna się od komórek ziarnistych jądra grzbietowego ślimakowego, które wysyła aksony do nietonotopowych jąder okołosrodkowych i zewnętrznego wzgórka dolnego. Wykazano, że komórki ziarniste jądra grzbietowego ślimakowego otrzymują projekcje z jąder czuciowych (trójdzielných, smukłego), jak i projekcje niespecyficzne: serotonergiczną i noradrenergiczną (WEEDMAN i RYUGO 1996). Jednocześnie, analiza połączeń dochodzących do jąder wzgórka dolnego u szczura (COLEMAN i CLERICI 1987) wykazała, że jądra okołosrodkowe, prócz połączeń ze słuchowymi jądrami śródmózgowia, otrzymują również znaczącą projekcję z jąder drogi czuciowej, jak i innych jąder, nie związanych ze słuchem. Zachodzi więc w nich opracowywanie



Ryc. 9. Topografia połączeń między jądrem brzuszным MGB i I-rzędową korą słuchową (AI) u kota.

A. Pole słuchowe AI, na powierzchni którego zaznaczono mapę tonotopową (reprezentacje częstotliwości dźwięków w formie równoległych pasów o grzbietowo-brzusznym przebiegu) i mapę interakcji obuusznnych (naprzemianległe kolumny EE i EI, biegnące prostopadle do pasów częstotliwości). Wyodrębniono pas częstotliwości 10 kHz. B. Kolumny EE i EI w obrębie warstwy jądra brzuszного MGB, która stanowi reprezentację częstotliwości 10 kHz. DZ oznacza grzbietowo położoną strefę AI, gdzie nie rejestrowano żadnego typu odpowiedzi neuronów, EE lub EI, na stymulację obuuszną. Połączenia te mają charakter ściśle topograficzny, tzn. dotyczą neuronów leżących w tej samej reprezentacji częstotliwości i w tym samym typie kolumny interakcji obuusznnych (EE albo EI) w jądrze brzuszным i AI (rysunek zmodyfikowany według MIDDLEBROOKSA i ZOOKA 1983).

informacji polisensorycznej. Ze wzgórka dolnego biegną włókna do kilkunastu jąder tylnego wzgórza, skupionych w trzech zespołach: MGB, zespole jąder tylnych (Po) i zespole jądra bocznoprzyśrodkowego i nadkolankowego (Lm-Sg) (BOWMAN i OLSON 1988, IMIG i MOREL 1983).

MGB jest główną stacją przekaźnikową specyficznej informacji słuchowej, i z jego jąder, okołobrzuszných i grzbietowego tylnego (neurony tych jąder MGB są szeroko strojone) biegną przestrzennie rozlane projekcje do nietonotopowych pól kory słuchowej: pola II-rzędowego (A-II), pola skroniowego (T), leżącego w tylnej części zakrętu Sylwiusza (ANDERSEN i współaut. 1980) (Ryc. 8), jak i pola EP, leżącego w tylnej części zakrętu ektosylwiusza (BOWMAN i OLSON 1988). Zespoły Po i Lm-Sg składają się z jąder asocjacyjnych, w których opracowywana jest informa-

cja polimodalna-słuchowa, czuciowa i wzrokowa. Badania ilościowe przeprowadzone na skrawkach mózgu psa, gdzie w MGB, Po i Lm-Sg liczono neurony, które zostały wyznakowane w wyniku iniekcji do pól kory słuchowej, substancji fluorescencyjnych transportowanych dokomórkowo, wykazały, że zmienia się udział projekcji dokorowych pochodzących z tych trzech zespołów jąder (MALINOWSKA i KOSMAL 1998). Pole AI ma najsilniejsze połączenia z jądrami MGB, opracowującymi specyficzną informację słuchową, natomiast kolejne, coraz bardziej oddalone od AI pola asocjacyjne mają coraz silniejsze połączenia z Po i Lm-Sg, opracowującymi informację polimodalną, natomiast coraz słabsze z MGB.

Nie jest jednoznacznie stwierdzone, czym funkcjonalnie różnią się dwa opisane systemy projekcji o odmiennej organizacji połączeń: specyficznej i dyfuzyjnej. Działają jak dwa równoległe kanały przetwarzania informacji słuchowej, lecz nie wiadomo, jakim aspektem analizy informacji słuchowej służą i na jakim poziomie następuje konwergencja informacji z tych kanałów.

Na podstawie dotychczas uzyskanych danych neuroanatomicznych, dostarczających coraz pełniejszej informacji o połączeniach dochodzących i wychodzących każdego z systemów projekcji, można przypuszczać, że system projekcji specyficznej służy analizie jakościowej i przestrzennej (lokalizacja źródła dźwięku) bodźca akustycznego, natomiast system dyfuzyjny ma za zadanie integrację informacji słuchowej z informacją innych modalności (wzrokowej, czuciowej) w celu pełniejszej analizy bodźców otoczenia i wywiera wpływ modulujący na system specyficzny (WEEDMAN i RYUGO 1996).

Przedstawione powyżej koncepcje funkcjonalnego i neuroanatomicznego zróżnicowania dróg projekcji oparte zostały na rezultatach badań przeprowadzonych na mięsożernych (kot, pies) i gryzoniach (szczur).

Systemy projekcji i ich funkcjonalne znaczenie u naczelnych

U naczelnych, w porównaniu z mięsożernymi, obserwujemy znacznie silniejszy rozwój kory słuchowej, co wiąże się z większym zróżnicowaniem pól słuchowych pod względem architektonicznym, jak i organizacji połączeń podkorowych i korowych. Podstawowy wzorzec połączeń wzgórzowo-korowych, różnicujący połączenia na system projekcji specyficznej i dyfuzyjnej jest jednak podobny u obu tych rzędów ssaków.

System projekcji specyficznej obejmuje dwa pola korowe, usytuowane w głębi bruzdy bocznej, w zakrętach skroniowych poprzecznych Heschla. Są one zorganizowane ściśle tonotopowo i otrzymują dominujące projekcje z jądra brzuszno MGB, a słabsze projekcje z jąder grzbietowych i przyśrodkowego i z zespołu jąder asocjacyjnych nadkolankowego i granicznego (Sg/Lim) i tylnego (Po) (KAAS i HACKETT 1998, Rauschecker 1997).

System projekcji dyfuzyjnej obejmuje pola słuchowe wyraźnie zróżnicowane na dwie strefy. Pierwsza strefa utworzona jest przez pola, które otaczają wąskim pasem pola I-rzędowe. Charakteryzują się one słabiej zaznaczoną tonotopią i otrzymują słabą projekcję z tonotopowego jądra brzuszno, a silniejszą z pozostałych jąder MGB, jak i z Sg/Lim i Po (KAAS i HACKETT 1998, RAUSCHER 1998). Drugą strefę stanowią pola nie-tonotopowe, leżące poniżej bruzdy bocznej, na powierzchni zakrętu skroniowego górnego. Badania na organizację ich połączeń wzgórzowo-korowych (KOSMAL i współaut. 1997) wykazały, że pola te są w zróżnicowany sposób połączone z jądrami grzbietowymi MGB i z polimodalnymi jądrami Sg/Lim i jądrem przyśrodkowym poduszki (Plm). Pola położone w tylnej części zakrętu otrzymują silniejsze połączenia z jądrami MGB, a słabsze z Sg/Lim i Plm, natomiast im bardziej ku przodowi, tym słabsze stają się połączenia z MGB, a silniejsze z Sg/Lim i Plm. Widać więc, że istotną cechą organizacji połączeń asocjacyjnych pól słuchowych zakrętu skroniowego, należących do systemu dyfuzyjnego jest wzrastający udział projekcji pochodzących z jąder polimodalnych tylnego wzgórza i malejący udział projekcji z jąder słuchowych MGB (KOSMAL i współaut. 1997, PANDYE i współaut. 1994).

Na podstawie analizy połączeń wzgórzowo-korowych i charakterystyki odpowiedzi neuronów kory na dźwięki proste i złożone, w tym dźwięki specyficzne dla gatunku, RAUSCHER wyodrębnił w korze słuchowej małpy dwie funkcjonalne drogi: grzbietową i brzuszno, biegnące przez odmienne pola korowe zakrętu skroniowego górnego (RAUSCHER 1998, RAUSCHER i współaut. 1995, 1997). Obie drogi zaczynają się w sąsiadujących ze sobą, tonotopowych polach I-rzędowych, które otrzymują dominującą projekcję z jądra brzuszno (z dwóch populacji przemieszanych komórek) i słabsze projekcje z pozostałych jąder MGB, oraz z zespołu jąder Po i Sg/Lim.

Drogę grzbietową tworzy system połączeń biegnących w kierunku grzbietowo-tylnym pla-

ta skroniowego, od pola AI do pola ciemieniowego dolnego. Droga ta związana jest z analizą przestrzenną bodźca słuchowego, czyli lokalizacją w przestrzeni i ruchem źródła dźwięku. System połączeń drogi brzusznej biegnie poprzez kolejne pola asocjacyjne zakrętu skroniowego górnego w kierunku brzuszno-przednim. Zajmuje się ona opracowywaniem wzorca bodźca słuchowego, czyli jego charakterystyka jakościowa i przebiegiem czasowym. Badania elektrofizjologiczne wykazały, że neurony tych pól reagują silniejszym pobudzeniem na dźwięki złożone, w tym dźwięki komunikacyjne, niż na czyste tony.

Zastosowanie technik immunocytochemicznych umożliwiających lokalizację białek wiążących wapń: parwalbuminy i kalbindyny, wykazało różnicowanie ich ekspresji w jądrach i polach drogi słuchowej (MOLINARI i współaut. 1995, HASHIKAWA i współaut. 1991, 1995). Neurony i ich wypustki aksonalne, charakteryzujące się silną ekspresją parwalbuminy, skupione były w strukturach tonotopowego systemu projekcji, a więc w jądrze środkowym wzgórka dolnego, jądrze brzuszonym i przedniogrzbietowym MGB. Natomiast neurony charakteryzujące się silną ekspresją kalbindyny, zlokalizowane były przede wszystkim w strukturach nie-tonotopowego systemu projekcji, a więc w jądrach okołosrodkowych i grzbietowym wzgórka dolnego, i jądrze tylnym grzbietowym MGB.

Projekcje wzgórzowo-korowe komórek parwalbuminowych tworzyły zróżnicowane pod względem gęstości zakończenia w warstwach korowych IV i IIIb pól słuchowych. Gęste zakończenia stwierdzono w polach ściśle tonotopowych, nieco słabsze w polach je otaczających i

najśłabsze w polach asocjacyjnych zakrętu skroniowego górnego (JONES i współaut. 1995). Widać więc, że odmienna ekspresja białek wiążących wapń, parwalbuminy i kalbindyny, w strukturach drogi słuchowej stanowi potwierdzenie jej zróżnicowania na dwa zadaniowe systemy projekcji: specyficzny i dyfuzyjny, jak również może stanowić wskazówkę dalszego różnicowania obu systemów.

Analiza dźwięków złożonych, do których należą dźwięki służące komunikacji wewnątrzgatunkowej, w tym mowa ludzka, wymagają analizy wielu parametrów, między innymi takich, jak częstotliwość i natężenie dźwięku, modulacje tych dwóch parametrów, czas trwania dźwięku i jego periodyczność, czy lokalizacja źródła dźwięku w przestrzeni. Wydaje się, że informacja o każdym parametrze bodźca akustycznego opracowywana jest równolegle przez odrębne podkorowe systemy połączeń neuronalnych drogi słuchowej. W korze słuchowej dochodzi do syntezy różnych parametrów dźwięku, a kombinacje tych parametrów (EHRET 1997), niosące ważną biologicznie informację o różnych aspektach bodźca słuchowego, analizowane są przez równolegle działające drogi korowe (RAUSCHECKER 1998). Dzięki zintegrowanym badaniom elektrofizjologicznym, anatomicznym i neurochemicznym udało się opisać niektóre z takich systemów, choć do pełnego poznania i zrozumienia procesu analizy informacji słuchowej jeszcze daleko.

(W artykule stosowano terminologię anatomiczną według Aleksandrowicz R., Gielecki J., Gacek W. Słownik mian anatomicznych łacińsko-polsko-angielski 1997, Wydawnictwo Lekarskie PZWL, Warszawa, wyd. I, str. 446.)

AUDITORY PATHWAY IN MAMMALS AND ITS SUBCORTICAL FUNCTIONAL SYSTEMS

Summary

The first part of the article concerns the functional anatomy of the ear. It describes transmission of the pressure wave in the outer and middle ear, the role of ossicular system and intratympanic muscles in attenuation of loud sounds. Special attention is paid to the mechanism of coding frequencies of sounds along the basilar membrane of inner ear; two theories concerning this mechanism: of resonance by Helmholtz and of travelling wave by von Békésy are overviewed. The mechanism of electrical and mechanical resonance, increasing the selectivity of hair cells to the frequency of sounds is explained. This part

overviews also the central auditory pathway: main subcortical and cortical stages and their connections in mammals. The second part of the article discusses the connectivity patterns and functional significance of the main projection systems, specific and diffuse, of the auditory pathway in carnivora and rodents. Tonotopic organization and binaural synthesis inside a specific projection system are described. The organization of the auditory pathways in primates into parallel streams, one for processing of spatial information (dorsal stream), and the other for processing of auditory patterns (ventral stream) is overviewed.

LITERATURA

ANDERSEN R. A., KNIGHT P. L., MERZENICH M. M., 1980. *The thalamocortical and corticothalamic connections of AI, AII and anterior auditory field (AAF) in the cat: evidence for two largely segregated systems of connections*. J. Comp. Neurol. 194, 663-701.

BOWMAN E. M., OLSON C. R., 1988. *Visual and auditory association areas of cats posterior ectosylvian gyrus: cortical afferents*. J. Comp. Neurol. 272, 30-42.

BRODAL P., 1992. *The Auditory System*. [W:] *The central nervous system. Structure and function*. BRODAL P. (red.),

- Oxford University Press, New York, Oxford, str. 179–190.
- BRUGGE J. F., REALE R. A., 1985. *Auditory cortex*. [W:] *Cerebral cortex*, Peters A., Jones E. G. (red.), Plenum Press, New York and London, str. 229–271.
- CALFORD M. B., 1983. *The parcellation of the MGB of the cat defined by the auditory response properties of single units*. J. Neurosci. 3, 2350–2364.
- COLEMAN J. R., CLERICI W. J., 1987. *Sources of projections to subdivisions of the inferior colliculus in the rat*. J. Comp. Neurol. 262, 215–226.
- EHRET G., 1997. *The auditory cortex*. J. Comp. Physiol. 181, 547–557.
- FIX J. D., 1997. *Układ słuchowy*. [W:] *Neuroanatomia*. MORYS J. (red.), wyd. I, Urban & Partner Wydawnictwo Medyczne, Wrocław, str. 187–193.
- GELFAND S. A., 1981. *Hearing. An introduction to psychological and physiological acoustics*. Marcel Dekker, Inc., New York and Basel.
- GUYTON A. C., 1991. *The sense of hearing*, [W:] *Basic neuroscience. Anatomy and physiology*. Philadelphia, W. B. Saunders Co, Ed. 2, 177–187.
- HASHIKAWA T., RAUSELL E., MOLINARI M., JONES E. G., 1991. *Parvalbumin- and calbindin-containing neurons in the monkey medial geniculate complex: differential distribution and cortical layer specific projections*. Brain Res. 544, 335–341.
- HASHIKAWA T., MOLINARI M., RAUSELL E., JONES E. G., 1995. *Patchy and laminar terminations of medial geniculate axons in monkey auditory cortex*. J. Comp. Neurol. 362, 195–208.
- IMIG T. J., MOREL A., 1983. *Organization of the thalamocortical auditory system in the cat*. Ann. Rev. Neurosci. 6, 95–120.
- JONES E. G., 1985. *The Medial Geniculate Complex* [W:] *The Thalamus*, JONES E. (red.), Plenum Press, New York, str. 427–452.
- JONES E. G., DELLANNA M. E., MOLINARI M., RAUSELL E., HASHIKAWA T., 1995. *Subdivisions of macaque monkey auditory cortex revealed by calcium-binding protein immunoreactivity*. J. Comp. Neurol. 362, 153–170.
- KAAS J. H., HACKETT, 1998. *Subdivisions of auditory cortex and levels of processing in primates*. Audiol. Neurotol. 3, 73–85.
- KELLY J. P. 1991. *Hearing*. [W:] *Principles of neural science*. KANDELL E., SCHWARTZ J. H., JESSEL T. M. (red.), Prentice-Hall International Inc. str. 481–499.
- KONISHI M., 1993. *Styszenie obuuszne*. Świat Nauki, 34–42.
- KOSMAL A., MALINOWSKA M., KOWALSKA D. M., 1997. *Thalamic and amygdaloid connections of the auditory association cortex of the superior temporal gyrus in rhesus monkey (Macaca mulatta)*. Acta Neurobiol. Exp. 57, 165–188.
- MALINOWSKA M., KOSMAL A., 1998. *Quantitative study of connections of the thalamo-recipient zones in the canine ectosylvian cortex*. Eur. J. Neurosci. 10, suppl.10, komunikat nr 179.07.
- MERZENICH M. M., 1981. *Some recent observations on the functional organization of the central nervous auditory system*. [W:] *A Wiley Medical Publication*, KATSUKI Y., NORGREN R., SATO M. (red.), John Wiley&Sons, New York, str. 3–21.
- MIDDLEBROOKS J. C. ZOOK J. M., 1983. *Intrinsic organization of the cats medial geniculate body identified by projections to binaural response-specific bands in the primary auditory cortex*. J. Neurosci. 3, 203–224.
- MOLINARI M., DELLANNA M. E., RAUSELL E., LEGGIO M. G., HASHIKAWA T., JONES E. G., 1995. *Auditory thalamocortical pathways defined in monkeys by calcium-binding protein immunoreactivity*. J. Comp. Neurol. 362, 171–194.
- MOREST D. K., 1964. *The neuronal architecture of the medial geniculate body of the cat*. J. Anat. Lond. 98, 611–630.
- MOREST D. K., 1965. *The laminar struture of the medial geniculate body of the cat*. J. Anat. Lond. 99, 143–160.
- PANDYA D. N., ROSENE D. L., DOOLITTLE A. M. 1994. *Cortico-thalamic connections of auditory-related areas of the temporal lobe in the rhesus monkey*. J. Comp. Neurol. 345, 447–471.
- RAUSCHECKER J. P., TIAN B., HAUSER M., 1995. *Processing of complex sounds in the macaque nonprimary auditory cortex*. Science, 268, 111–114.
- RAUSCHECKER J. P., TIAN B., PONS T., MISHKIN M., 1997. *Serail and parallel processing in rhesus monkey auditory cortex*. J. Comp. Neurol. 382, 89–103.
- RAUSCHECKER J. P., 1998. *Parallel processing in auditory cortex of primates*. Audiol. Neurotol. 3, 86–103.
- SILBERNAGL S., DESPOPOULOS A., 1994. *Kieszonkowy Atlas Fizjologii*, Wydawnictwo Lekarskie PZWL, Warszawa.
- WEEDMAN D. I., RYUGO D. K., 1996. *Projections from auditory cortex to the cochlear nucleus in rats: synapses on granule cell dendrites*. J. Comp. Neurol. 371, 311–324.