

# VÄLIKORVAN JA SISÄKORVAN VAIKUTUKSET NISÄKKÄIDEN KUULON YLÄRAJATAAJUUTEEN

**Simo Hemilä, Tom Reuter, Sirpa Nummela**

Helsingin Yliopisto, Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
PL 65, 00014 HELSINKI  
simo.hemila@welho.com

## 1 JOHDANTO

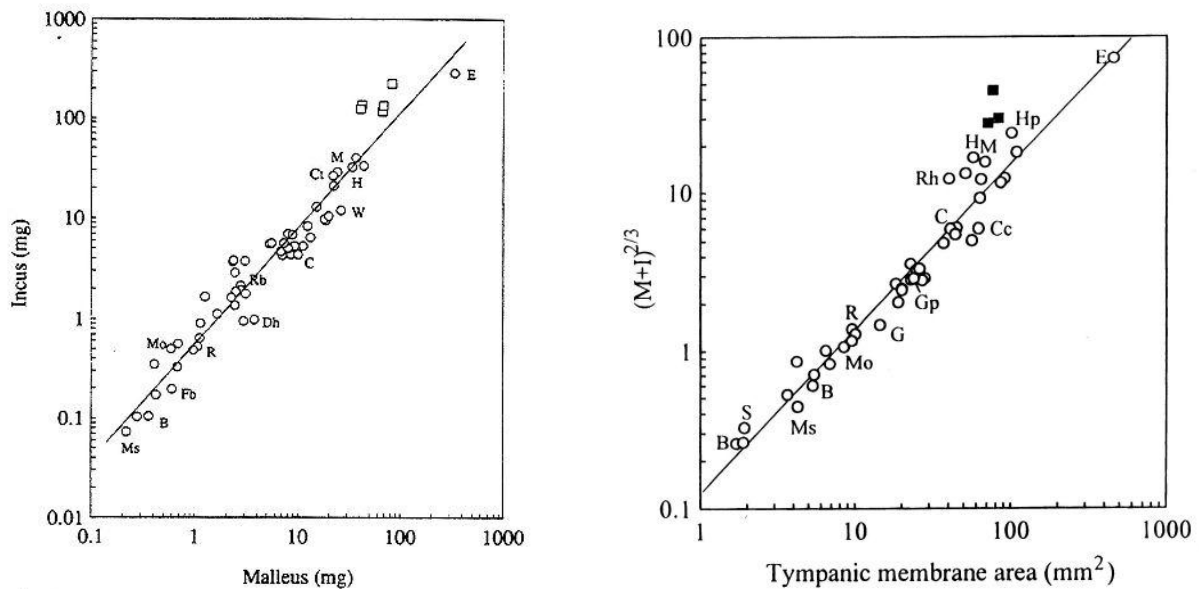
Maanisäkkäillä äänienergia siirtyy tärykalvolta sisäkorvaan välikorvan kuuloluiden välityksellä. Tällöin kuuloluiden inertia rajoittaa kuulon ylärajataajuutta  $f_Y$  [1,2]. Toisaalta eräissä artikkeleissa on väitetty, että sisäkorvan simpukan transduktiomekanismi määrää kuulon ylärajan [3]. On siis perusteltua analysoida välikorvan ja sisäkorvan rooleja nisäkkäiden kuulon ylärajataajuuden määräytymisessä.

Evoluution vaikutuksesta eläinlajin kuuloalue kehittyy siten, että se vastaa mahdollisimman hyvin lajin kommunikaatiotarpeita ja muuta tarpeellisen ääni-informaation keruuta. Pienten nisäkkäiden äänielimet ja muukin toiminta tuottavat yleensä korkeita ääniä, joten kuuloalueenkin pitäisi olla korkeilla taajuuksilla. Suurien nisäkkäiden kuuloalue on matalissa taajuuksissa. Tärkeä poikkeus on hammasvalaat, joiden kaikuluotaussignaalien on oltava suuritaajuisia. Jotta eläin kuulisi sille edullisella taajuusalueella, välikorvan on välitettävä tällä taajuudella äänienergiaa sisäkorvaan hyvällä hyötysuhteella, ja sisäkorvan on oltava herkkä tällä taajuusalueella. Kyseessä on välikorvan ja sisäkorvan *koevoluutio*. Olisi tuhlauksa kasvattaa sisäkorvan simpukkaan karvasoluja, jotka olisivat herkkiä taajuuksille, joita ei sisäkorvaan saavu, ja välikorvan sisäkorvaan viemä energia on turhaa, jos sisäkorva ei reagoi kyseisellä taajuudella. Voidaan siis odottaa, että välikorvan ja sisäkorvan ylärajataajuudet vastaavat yleensä toisiaan. Seuraavassa testataan tätä ajatusta. Todetaan myös, että erikoistapauksissa nämä ylärajataajuudet eroavat merkittävästi.

## 2 MAANISÄKKÄIDEN VÄLIKORVAN KUULOLUIDEN INERTIA

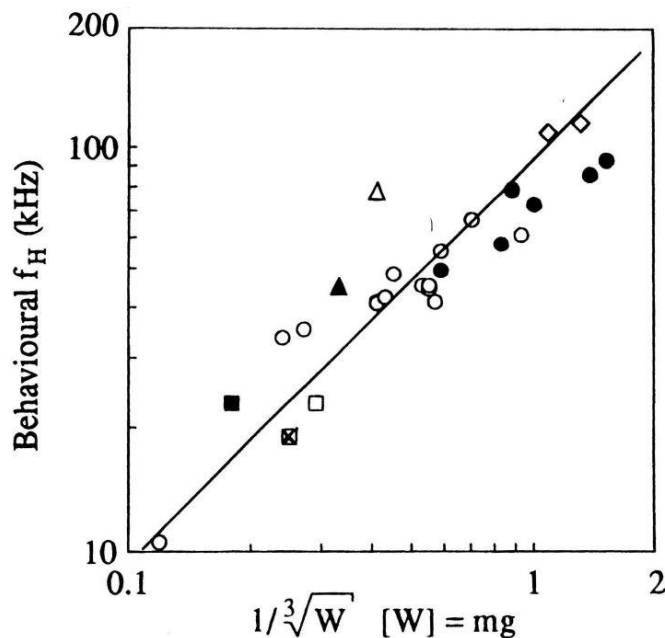
Ideaalisen välikorvamallin mukaan korvakäytävää pitkin saapuva ääniaalto värisyttää tärykalvoa (efektiivinen ala  $A_{1e}$ ), joka vasaran ja alasimen välityksellä värisyttää jalustinta soikeassa ikkunassa (ala  $A_2$ ). Sisäkorvan herkkyys määräytyy pääasiassa sisäkorvaan tulevan aallon intensiteetistä, ja mallin mukaan intensiteetti suurenee alasuhteessa  $A_{1e}/A_2$ . Malli toteuttaa myös alasuhteen ja vipusuhteen avulla karkeasti akustisen sovituksen. Tällainen ideaali-välikorva välittäisi kaikki taajuudet. Kuuloluiden inertia aikaansaa kuitenkin sen, että tietystä taajuudesta alkaen äänienergian välitys sisäkorvaan alkaa pienentyä.

Maanisäkkäiden välikorvat ovat likipitään *isometriset* [4]. Kun kustakin eläimestä mitataan tietty samaa laatua oleva suhde, isometrisissä rakenteissa tämä suhde on vakio. Kuvassa 1 on esitetty kaksi tällaista suhdetta [4]. Pisteet asettuvat likipitään suoralle, jonka kulmakerroin on varsin tarkasti yksi.



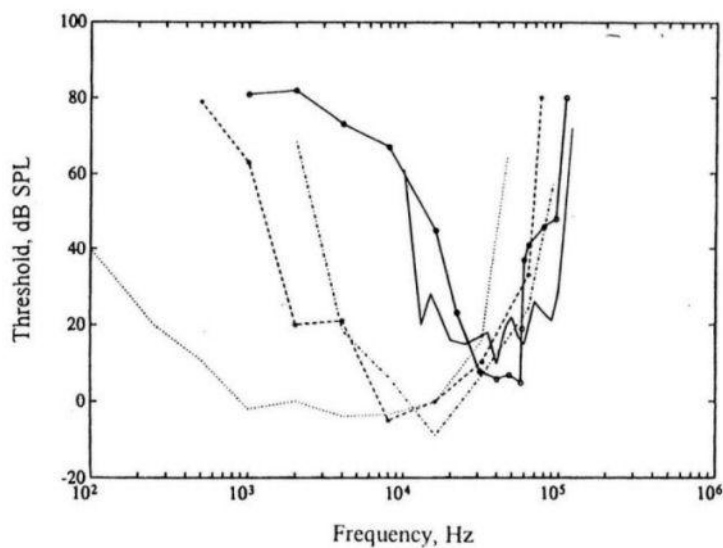
Kuva 1 Esimerkkejä maanisäkkäiden välikorvan isometriasta [4]. Vasemmalla vasaran ja alasimen massojen suhteet, oikealla tärykalvon alan ja kuuloluomassojen  $2/3$ -potenssien suhteet. Lajimerkinnät viitteestä [4].

Voidaan osoittaa, että isometrisissä välikorvissa inertian aikaansaama ylärajataajuus on kääntäen verrannollinen välikorvan lineaariseen kokoon. Kun kyseessä on nimenomaan kuuloluiden inertia, ja kuuloluiden tiheyttä voidaan pitää vakiona, sopivin lineaarinen mitta välikorvan koolle on tällöin kuuloluiden massan  $M$  kuutiojuuri. Kuvasta 2 ilmenee, että maanisäkkäiden ja hylkeiden kuulon ylärajataajuus  $f_H$  on todella yleensä likipitään verrannollinen suureeseen  $1/\sqrt[3]{M}$  [2]. Tämä tukee oletusta, että välikorvan kuuloluiden inertia määrää ylärajataajuutta.



Kuva 2. Kokeellisesti audiogrammeista määritetyt maanisäkkäiden ylärajataajuudet kuuloluomassojen (vasara plus alasin) kuutiojuuren känteisluvun funktiona. Lajien symbolit viitteestä [2].

Isometrian perusteella saadaan jopa hyödyllinen eläinlajien audiogrammivertailu. Välikorvalle on laadittu monimutkaisia sijaiskytkentöjä. Kun tällaisessa mallissa komplianssit ja massat skaalataan korvan lineaarisen mitan mukaan ja oletetaan, että sisäkorvan impedanssi on reaalinen ja skaalattu saadaan tulokseksi, että isometristen välikorvien audiogrammit ovat log-log-esityksessä samanmuotoiset, ja maksimiherkkyys on sama, mutta korvan pienentyessä audiogrammi siirtyy odotetusti muotonsa säilyttäen korkeampiin taajuuksiin [5]. Pienimpiä maanisäkkäitä lukuunottamatta tämä pitääkin karkeasti paikkansa [5]. Yleensä kuitenkin audiogrammien korkeiden taajuuksien päässä kuulokynnys nousee hyvin jyrkästi. Kuuloluiden inertia ei voi selittää näin jyrkkää nousua. Olemmekin esittäneet, että kynnyksen jyrkkä nousu kuulon ylärajataajuuksilla johtuisi sisäkorvan herkkyyssrajoituksesta. Tämähän oli odotettavissa koevoluutioajatuksen perusteella.



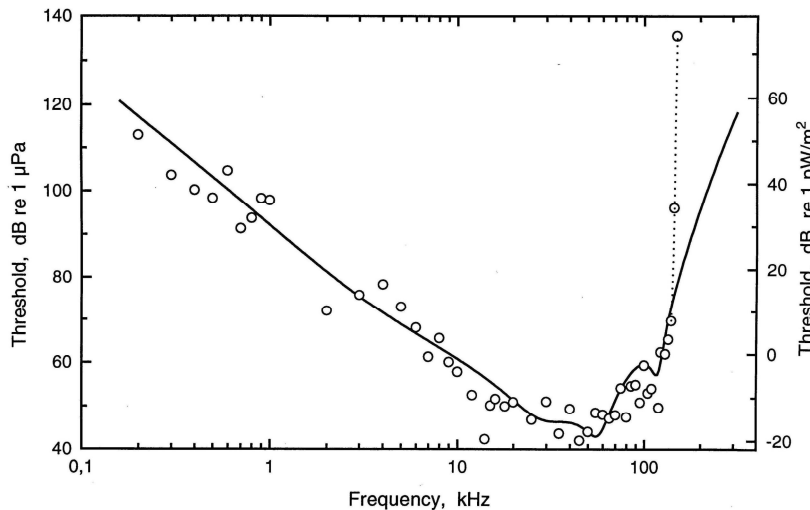
Kuva 3. Pienien nisäkkäiden audiogrammit leikkautuvat. Leveä audiogrammi: koira (*Canis familiaris*), ----- cotton rat (*Sigmodon hispidus*), - • -• -• hiiri (*Mus musculus*), —•— kalastajalepakko (*Noctilio leporinus*), ——— pikkulepakko (*little brown bat, Myotis lucifugus*).

Pienien nisäkkäiden audiogrammit eivät ole isometrian edellyttämää vakiomuotoa. Kuvan 3 mukaan näyttää siltä, että näiden eläinten audiogrammeista leikkautuu yläpäästä osa pois [5]. Sisäkorvan simpukan karvasolujen toimintamekanismilla on ilmeisesti absoluuttinen ylärajataajuus vähän 100 kHz:n yläpuolella.

### 3 HAMMASVALAIDEN KUULOMEKANISMI

Veden alla maanisäkkäiden kuulomekanismi toimii huonosti. Veden karakteristinen impedanssi on suunnilleen sama kuin pehmeiden kudosten, joten veden alla ulkokorvista ei ole hyötyä. Kuulotorvi ei ohjaa ääntä, ja akustinen sovitin on vieläpä väärin päin, onhan sisäkorvan spesifinen akustinen impedanssi pienempi kuin veden karakteristinen akustinen impedanssi [6]. Hammasvalaiden kuulomekanismista on esitetty erilaisia spekulatioita. Mekanismin on toteutettava hammasvalaiden kuulon herkkyyden, joka on jopa parempi kuin ihmisen, kun verrataan tulevan tasoallan intensiteettiä optimitaajuuksilla. Laatumme malli

kykenee selittämään suuren herkkyuden ja kuulon korkeilla taajuuksilla. Mallissa ”tympaaniluun” hyvin ohut ulkoseinä toimii tärykalvon tapaan ääniaaltojen vastaanottajana, ja sen värähtely välittyy kuuloluiden välityksellä soikeaan ikkunaan [7]. Mallin mukaiset vipumekanismit ja värähtelypiirien värähtelyjen vaimennetut resonanssit toteuttavat akustista sovitusta, **suurentaen** hiukkasnopeutta (maanisäkkäillä kuuloluiden vipumekanismit lisäävät painetta ja **pienentävät** hiukkasnopeutta). Kuvassa 4 on eräs esimerkki mallinnuksesta.



Kuva 4. Pullokuonodelfiinin (*Tursiops truncatus*) kokeellisesti mitattu audiogrammi [8] (ympyrät, jyrkkä nousu katkoviivalla) ja mallin ennustama audiogrammi (viiva).

Kuvassa 4 kuuloalueen ylärajalla herkkyys pienenee paljon jyrkemmin kuin mekaaninen malli ennustaa. Kuten maanisäkkäillä, oletamme nytkin, että lopullinen jyrkkä nousu johtuu sisäkorvan rajoituksesta.

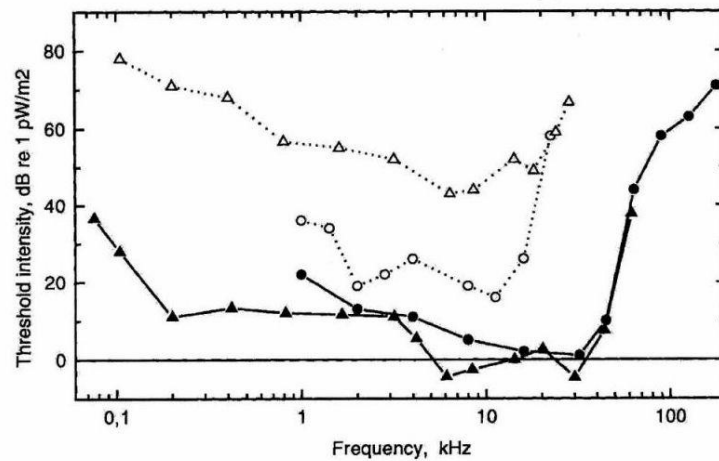
Ensi silmäyksellä on perin yllättävää, että esimerkiksi miekkavalaan optimiherkkyyttä vastaava taajuus on jopa hiukan **korkeampi** kuin hiiren, vaikka kuuloluut ovat useita kertalukuja painavimmat. Tämä on kuitenkin odotettavissa, kun otetaan huomioon, että veden karakteristinen impedanssi on ilmaan verrattuna noin 3700-kertainen. Vedessä hiukkasnopeudet, kiihtyvyydet ja inertiaivoimat ovat ilmaan verrattuna pieniä, ja toisaalta ääniaallon suuri paine kohdistaa suuren voiman tympanic plate-levyyn. Impedanssiero selittää täysin miekkavalaan ja hiiren samanlaiset optimitaajuudet.

Olettaen isometriset valaankorvat voidaan taas testata inertian vaikutusta. Maanisäkkäisiin verrattuna hammasvalaiden kokoalue on suppea, mutta näissäkin rajoissa todetaan, että kuuloluiden massan kasvaessa audiogrammi siirtyy vasemmalle suunnilleen verrannollisen massan kuutiojuuren käänteislukuun [9]. Tämähän vastaa oletusta inertian merkityksestä ylärajataajuuteen. Pienillä hammasvalailla ylärajataajuus on lähes 150 kHz, samaa luokkaa kuin lepakoilla. Tämä 150 kHz-raja määräytyy sisäkorvan toimintamekanismin absoluuttisesta ylärajasta.

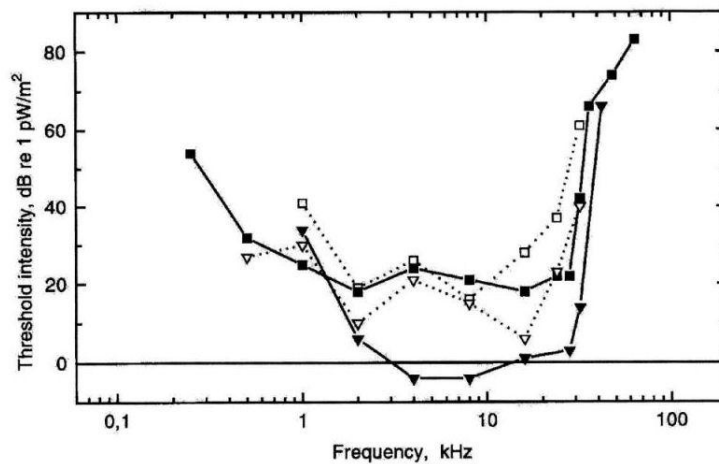
#### 4 HYLKEIDEN KUULO ILMASSA JA VEDESSÄ

Hylkeiden audiogrammeja on mitattu sekä ilmassa että matalassa vedessä. Koska sisäkorvan toiminta tuskin muuttuu hylkeen pään painuessa veden alle, havaitut audiogrammieroit johtu-

vat mekanismeista ennen sisäkorvaa, jolloin inertiaalla on tärkeä osuus. Hylkeet kuulevat ilmassa samoin kuin maanisäkkäät, jolloin kuuloluiden inertia voi rajoittaa ylärajataajuutta. Vedessä hylkeiden oletetaan kuulevan ”luukuulon” avulla (bone conduction hearing). Ääniaalto värähtyy kalloa ja sen mukana sisäkorvaa, mutta joustavasti kiinnitetyt kuuloluut värähtelevät vähemmän ja eri vaiheessa, joten taas jalustin liikkuu suhteessa soikeaan ikkunaan. Luukuulossa **kallon** inertia voi rajoittaa ylärajataajuutta. Vedessä inertian vaikutus on paljon vähäisempi (vertaa miekkavalas ja hiiri), joten on odotettavissa kuuloalueen siirtymän korkeampiin taajuuksiin.



(A)



(B)

Kuva 5. Hyljeaudiogrammeja ilmassa (avokuvio) ja veden alla (umpikuvio) viitteestä [10]. A, Varsinaiset hylkeet: ○● Kirjohylje (*Phoca vitulina*), △▲ Pohjanmerinorsu (*Mirounga angustirostris*). B, Koryahylkeet: □■ Kalifornian merileijona (*Zalophus californianus*), ▽▼ Pohjanmerikarhu (*Callorhinus ursinus*).

Kuvassa 5 on kahden varsinaisen hylkeen ja kahden korvahylkeen audiogrammit ilmassa ja vedessä. Varsinaisten hylkeiden kuuloalue on vedessä korkeammilla taajuuksilla kuin ilmassa. Inertia yksin rajoittaa varsinaisten hylkeiden kuulon ilmassa, sisäkorva toimii korkeammillakin taajuuksilla. Korvahylkeiden audiogrammien yläraja on suunnilleen sama ilmassa ja vedessä. Nyt ilmeisesti sisäkorvaa stimuloidaan vedessä korkeammillakin taajuuksilla, mutta sisäkorva ei ole kehittynyt evoluutiossa vastaanottamaan näitä signaaleja. Siis sisäkorva yksin rajoittaa korvahylkeiden kuulon vedessä.

## LÄHTEET

1. HENSON O W Jr, *Comparative anatomy of the middle ear*. In Handbook of Sensory Physiology Vol. V/1 Auditory System (eds. W. D. Keidel, W. D. Neff), pp. 39-110. Springer-Verlag, Berlin (1974).
2. HEMILÄ S, NUMMELA S & REUTER T, What middle ear parameters tell about impedance matching and high frequency hearing. *Hearing Research* **85** (1995), 31-44.
3. RUGGERO M A & TEMCHIN A N, The roles of external, middle, and inner ears in determining the bandwidth of hearing. *PNAS* **99** (2002), 13206-13210.
4. NUMMELA S, Scaling of the mammalian middle ear. *Hearing Research* (1995) **85**, 18-30.
5. NUMMELA S, Scaling and modeling the mammalian middle ear. *Comments on Theoretical Biology* **4** (1997), 387-412.
6. ROSOWSKI J J, *Outer and middle ears*. In Comparative Hearing: Mammals (eds. R R Fay & A N Popper). Springer-Verlag, New York (1994).
7. HEMILÄ S, NUMMELA S & REUTER T, A model of the odontocete middle ear. *Hearing Research* **133** (1999), 82-97.
8. JOHNSON C S, *Sound detection thresholds in marine mammals*. In Marine Bio-Acoustics II (ed. W. N. Tavolga), pp. 247-260. Oxford: Pergamon Press 1967
9. HEMILÄ S, NUMMELA S & REUTER T, Modelling whale audiograms: effects of bone mass on high-frequency hearing. *Hearing Research* **151** (2001), 221-226.
10. HEMILÄ S, NUMMELA S, BERTA A & REUTER T, High-frequency hearing in phocid and otariid pinnipeds: An interpretation based on inertial and cochlear constraints. *The Journal of the Acoustical Society of America* **120** (2006), 3463-3466.