

听觉灵敏度的生物力学*

James Lighthill
英国伦敦大学学院

提要 这篇关于听觉灵敏度生物力学的综述报告，不是讨论人及其他哺乳动物的大脑怎样分析沿听神经纤维传入大脑的信息，而是讨论耳蜗如何开始收集那些信息。不用说，大脑只有在初始信息良好的情况下工作时，才能产生它的种种译释的奇迹。对于频率选择性来说，这些译释奇迹取决于作为被动宏观力学系统的耳蜗的某些卓越特性，其中包括在耳蜗流体内振动的具有陡坡度刚度分布的基底膜。但是，在低声级（在任何特殊频率下）时，听觉灵敏度的生物力学也会使主动微观力学系统发挥作用，这在过去几年里由于对外毛细胞的探测，已经逐渐予以搞清，并且通过正反馈的过程，这个系统将基底膜的振动予以放大（在健康的耳朵里）。这种放大又给内毛细胞提供一个增强了的低声级信号，从而使得内毛细胞能够产生听神经纤维活动的那一阈值事实上非常低。

1 简要介绍

1.1 本文范围 今天我很高兴，作为世界上活跃的组织国际理论与应用力学联合会（IUTAM）的前任主席，向整个美国工程界表示敬意。美国工程界最近在旧金山这个城市通过高超的工程设计几乎完全防止了一次可能的巨大灾害，从而得到全世界的赞扬；此外，我还特别要向美国机械工程师协会（ASME）致敬，因为它代表了许许多多方面美国工程的辉煌成就。作为ASME的荣誉会员，我很自豪地接受纪念伟大的 Timoshenko 在理论和应用力学方面所作的开创性工作的奖章。现在，我对 ASME 邀请我就 1989 年 Rayleigh 讲座而适当选择声学题目来作报告，使我获得第三次荣誉表示最诚挚的感谢。

在认真考虑这个题目应该是什么内容时，我记起在某些其他大型概述性讲座中，我曾经怎样综述过声学与流体动力学之间相互作用的各不同领域。流体流动怎样产生声的问题在我的如下一些讲座中作了论述：关于“空气动力学方面产生声”的皇家学会 Baker 讲座（Lighthill, 1962）；关于“喷气噪声”的美国航空航天学会（AIAA）Wright 兄弟讲座（Lighthill, 1963）。以后，我作了声学概述性讲座的学术报告，可以说，这个讲座的内容是与声怎样产生流体流动“相反”的题目：那些流动我们称之为声流动（Acoustic Streaming）（Lighthill, 1978 a）。在这期间，我在 Southampton 作了一个小型讲座报告

* 本文是英国 James Lighthill 爵士以其在美国芝加哥举行的美国机械工程师协会（ASME）1989 年冬季年会上所作 Rayleigh 讲座报告为基础写成。——译者

(Lighthill, 1972), 话题是流体流动和声是以平等地位相互作用的 (而不是一个生成另一个), 即“声通过运动着的流体而传播”。

但是今天的讲座, 是纪念 Rayleigh 勋爵这样一位学识渊博的科学家的, 他曾在他无与伦比的著作《声的理论》(Rayleigh, 1896) 一书中, 生动地描绘了所有当时已知的声学领域 (包括听觉的科学)。在这样的讲座中, 我是非常审慎地来拓宽所要描述的相互作用范围的, 以便不仅包括流体流动的力学和声的力学, 而且也包括我们内耳中高度专门化组织的生物力学。这些组织, 正像我们将要看到的, 以其最出色的 (包括被动的和主动的) 方式对声刺激发生反应。在这种情况下, 我很想赞颂不久前卓越的实验和理论工作已经怎样导致取得如下一些认识方面的巨大进展: 不仅了解声的产生和传播的物理问题, 而且也了解人耳和许多其他哺乳动物的耳朵接收声音时怎样会有那么惊人灵敏度的生物问题。这种惊人的灵敏度不仅包括耳朵作为频率分析器官对频率的高灵敏鉴别力, 而且还包括对振幅鉴别力的非凡灵敏度。后者表明, 在听觉健康的人中, 其宽阔范围的频率是声级底部的“听阈”与声级顶部的“痛觉阈”(在痛觉阈处强烈的声音会产生创伤效应) 之间的 120dB 范围。这是 100 万比 1 的振幅比!

但是, 假如我能够就在一次讲座报告里, 既叙述了这个激动人心的故事——听觉灵敏度生物力学的科学知识在过去的 20 年里已经如何变得不能辨认, 又 (在叙述这个故事的同时) 解释了过去 3 年中的某些特别重要的新见解, 那么我就必须精心浓缩我的故事。首先, 我必须将这个故事的范围限制在人、猫、豚鼠 (guinea pig) 及少量其他灵长目动物、食肉类动物和啮齿类动物等的听觉灵敏度的生物力学上, 对这些动物已经进行了对这个课题的进展最关键性的一些实验; 因而, 许多极有趣的问题 (例如, 有关蝙蝠或海豚的听觉) 就要完全略去。然后, 我将把我的注意力限制于内耳 (图 1) 中声信号的接收与处理以及它的有关的神经系统。这样, 中耳的传送机构, 即靠它将声能量通过外耳内的空气导入并撞击耳鼓的一个精巧的力学装置, 将声音经内耳卵圆窗 (图 1) 以很小的损失 (仍然是在听觉健康的生物体内) 传入内耳的液状

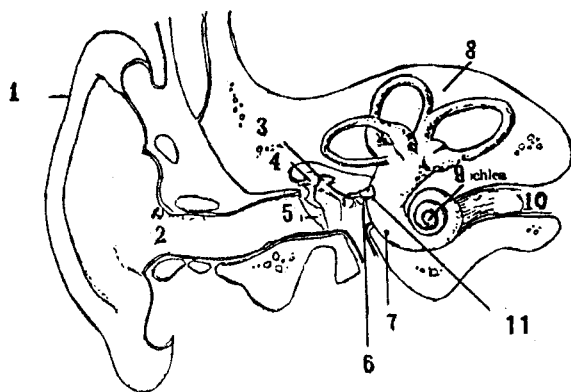


图 1 人耳的示意图 [Lindsay & Norman (1977, p.126) 惠允复制]。

注意中耳的连接机构, 它把声能量从鼓膜的振动转变为卵圆窗的振动

- 1 耳廓 2 耳道 3 砧骨 4 锤骨 5 鼓膜 6 镫骨
7 圆窗 8 半规管 9 耳蜗 10 听神经 11 卵圆窗

介质中。正是由于时间的短促, 这个传送机构必须安放在身体一侧。更一般地说, 我将不得不以极大的程度精简所有的解释; 然而, 在我的正文中对于已经相当充分研讨过的每一特殊课题都提供了一些详细的参考文献。

1.2 耳蜗解剖: 初步说明 哺乳动物内耳对声信号产生感应 (而不是象半规管那样使头部加速或旋转) 的那部分, 是称作耳蜗的螺旋盘绕器官 (图 1)。它嵌在颞骨鼓部 (对耳蜗起到极好的保护作用而免受机械损伤) 内, 对于人耳, 其螺旋通道的内径约为 1.5mm, 而

沿其螺旋曲线中心线测得的总长度约为 35mm。从完全宏观的观点来看（图 2），沿耳蜗总长度延伸的隔膜将耳蜗分成两个管腔：前庭阶和鼓阶。这两个管腔的横截面均约为 1mm^2 ，其中充满了称作外淋巴的水样介质。分开这两个管腔的隔膜有一个像我们将要看到的极复杂并且极重要的微观结构；然而，从宏观的观点看，它的主要力学性质是刚度沿其长度的连续变化（差不多是 4 个数量级）。

我们将发现，对于活的动物，其耳蜗隔膜的其他一些重要的力学性质仅仅在最近 10 年中才成为众所周知的。但是，它的刚度在蜗底附近（即，在声信号的输入端）比在蜗顶的大得多，这件事实早已被认为在耳蜗横截面上含有振动的特征频率，对于人类，这些特征频率是从蜗底附近的高值（也许为 20kHz ）变到蜗顶附近的低值（也许为 200Hz ）。这使我们对耳朵的频率分析能力有一个初步的了解：在这整个宽阔的频率范围中，每一不同频率的声成分都将设法到达沿耳蜗上各自不同的特征位置（我们将讨论通过什么方式），即较高的频率到达蜗底附近的特征位置，较低的频率到达比较靠近蜗顶的特征位置，形成连续缓变的序列。

图 2 从完全宏观的观点，以耳蜗的螺旋曲线中心线（长度约为 35mm）来表示的耳蜗图。为方便起见，已将该螺旋曲线中心线拉直成直线。隔膜将耳蜗分成两个管腔（前庭阶和鼓阶），每个管腔的横截面均约为 1mm^2 ，其中充满了水样介质：外淋巴。中耳的连接机构对卵圆窗（前庭阶内）施加力，而圆窗（鼓阶内）则处于自由状态。注意：下面第 2 节的宏观力学分析是精确地采取与此图相同的形式，而不管是否考虑到耳蜗中心线的螺旋形状或者将其忽略。实际上，螺旋形状的功能看来是让较长的耳蜗能够纳入紧凑的颞骨鼓部内

1 卵圆窗 2 圆窗 3 蜗底 4 隔膜 5 前庭 6 前庭阶 7 鼓阶 8 蜗孔（小孔） 9 蜗顶

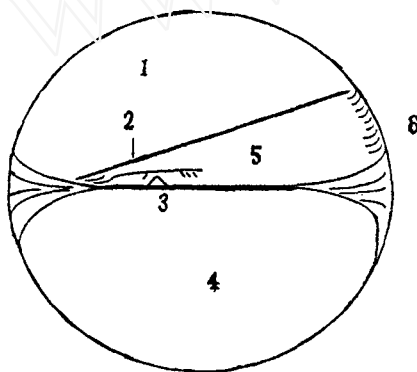
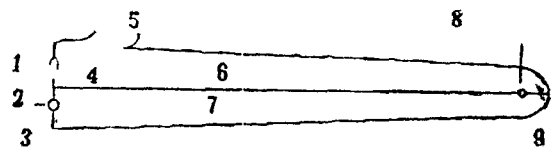


图 3 中等程度分辨率情况下的耳蜗横截面图。显示出耳蜗隔膜是一个内部管腔，即中阶，其横截面约为 0.2mm^2 ，其中充满着一种不同的水样介质（内淋巴）。由极薄的 Reissner 膜把中阶与前庭阶分隔开，并由基底膜把中阶与鼓阶分隔开。实际上，耳蜗隔膜的全部刚度都在基底膜中。基底膜紧缚在骨架（左端）与螺旋韧带（右端）之间。从蜗底到蜗顶时基底膜柔度的大大增大（刚度的减小），主要是由于其宽度的逐渐增大（从 0.1mm 到 0.5mm ）和其厚度的相应减小

1 前庭阶 2 Reissner 膜 3 基底膜 4 鼓阶 5 中阶
6 血管纹

Reissner 膜把它与前庭阶分隔开，并由基底膜把它与鼓阶分隔开。Reissner 膜极其柔顺，只有 3 个细胞厚，可以看成仅仅随着周围的流体而运动。

于是，实际上，耳蜗隔膜的刚度是在基底膜中。基底膜横跨耳蜗直径的那部分紧缚在图 3 左端的骨架与右端的螺旋韧带（实际上也是刚性的）之间。在鼓阶中压力的增大要求通过

现在我要超出宏观尺度的范围，首先对耳蜗隔膜在中等分辨率的情况下进行描述。在这个尺度上，实际上是内管腔即中阶（图 3）充满着称为内淋巴的另一种水样介质。从纯力学的观点来看，外淋巴和内淋巴实际上具有同样的性质（即水的那些性质）；不过，在中阶内由血管纹连续分泌的内淋巴具有很不相同的化学成分，这是维持灵敏的毛细胞所必需的。毛细胞对声信号的反应在听觉中起着关键的作用。

中阶的横截面面积约为 0.2mm^2 。由

使基底膜弯曲来使基底膜面积增大的意义上，隔膜的刚度从蜗底到蜗顶按很大的下降比例变得越来越小（如已经叙述过的那样）。这主要是由于基底膜的宽度逐渐增大（从0.1mm左右到0.5mm左右）和厚度的相应减小所致，二者都有使刚度减小的作用。

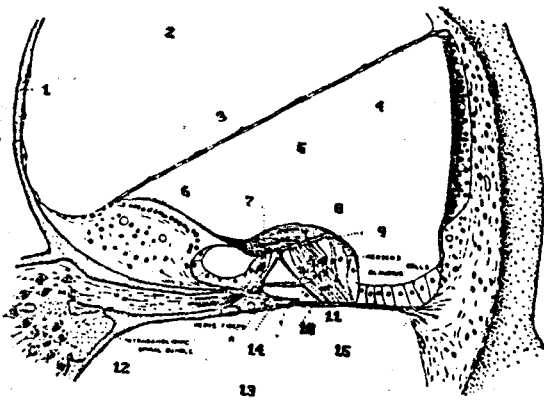


图4 豚鼠耳蜗横截面的（高分辨率）微观尺度图像，Corti器内单细胞层次 (Davis et al, 1953)。要特别注意1个内毛细胞和3个外毛细胞

1骨 2前庭阶 3Reissner膜 4血管纹 5中阶 6膜缘 7内毛细胞及外毛细胞 8盖膜 9网状板 10 Deiters细胞 11 基底膜 12 螺旋神经节 13 鼓阶 14 Corti隧道 15 螺旋韧带

现在继续介绍所谓的 Corti 器 (图4) 内单细胞层次的微观尺度问题。我想应特别注意在耳蜗的每个横截面上存在着4个所谓的毛细胞：1个内毛细胞 (internal or inner hair cell) 和3个外毛细胞 (external or outer hair cells)。

“毛细胞”这个名称是指如下的事实：每个细胞尖端都具有“多毛状”外貌，这是由于存在着高度专

门化的静纤毛 (stereocilia) 形成的，这些静纤毛排列成有特色的图型。这些静纤毛甚至对一个弱声信号也有灵敏度非常高的响应。通常，这个信号具有到达沿耳蜗长度中特征位置处所要求的频率。

所有的毛细胞都具有固定于其上的神经纤维。对于内毛细胞，它们是传入神经纤维 (afferent nerve fibers)；换句话说，是把信号从细胞传向大脑的神经纤维。因此，长期认为 (Békésy, 1960) 内毛细胞是将一个声信号转换成一个神经信号的传感器 (沿一条神经纤维传播)，而所有的最新资料都完全证实了这种看法。哺乳动物耳蜗中传导过程 (transduction process) 的准确机理¹⁾ 仍然是不确定的。然而，它一定受内毛细胞在基底膜与极薄的盖膜 (tectorial membrane) 之间悬置方式 (图4) 的影响。

在人的一个耳蜗中，沿其长度约有4000个内毛细胞展布着，并且每个内毛细胞都沿着一群神经纤维传送一个信号给大脑，这一群神经纤维共同形成整个听神经的一部分。这些神经纤维的每一条都来自沿耳蜗上的一个特定的位置，并且特别重要的是都携带着该特征位置处的频率的声信号信息。实际上，对一条这种纤维中神经活动的电生理学测量表明，在该特定频率下对声信号的一个响应级具有一个很尖锐的极大值 (Kiang, Watanabe, Thomas & Clark, 1965; Evans & Wilson, 1973; Kiang & Moxon, 1974)。

此外，外毛细胞为内毛细胞的3倍之多，总共12000个。这些外毛细胞具有传出神经纤维 (efferent nerve fibers)，这些传出神经纤维把来自神经系统较中心部分的神经信号送给外毛细胞，可以认为这些神经信号控制着这些外毛细胞的功能。外毛细胞的功能是什么，这个长期争论的问题看来已经在最近3年中最后得到了答案；然而，在对耳蜗解剖的这

1) 这里，Crawford & Fettiplace (1980) 在甲鱼 (turtle) 毛细胞中发现的令人感兴趣的传导机理，也许介绍得是靠不住的 (Hudspeth, 1985)。

个首先很初步的说明中，我将不预先讨论导致得到这个答案的发现或卓越的研究工作〔包括毛细细胞的细观解剖 (submicroscopic anatomy) 方面的工作〕。

1.3 耳蜗灵敏度：初步梗概 这个生物力学讲座报告的其余部分，实际上分为两大节。其中的头一大节（本文的第2节）我称之为宏观力学。这一大节根据完全宏观的观点（图2），结合中等分辨率程度（图3），描述我们对基底膜振动运动的实验知识和理论知识。这些基底膜振动运动本身具有前面讲过的那种非凡性质，即一个声信号的不同频率成分“各行其道”，就好像我将该声信号放置于沿着耳蜗的不同的特征位置。至于另一大节（本文的第3节），则是微观力学。这一大节是在微观的尺度上（图4），讨论上述每一特征位置处，Corti器作为一个整体，如何对周围流体介质内的基底膜各局部振动运动发生反应的所有方面。

不过，在我着手详细讨论耳蜗的宏观力学或微观力学之前，我想向诸位杰出的但各不相同的听众介绍各种各样不同的背景知识，以便对你们大多数人了解可能不太熟悉的以下内容时有所帮助。因此，在这方面，我将简要介绍宏观力学材料和微观力学材料二者的初步梗概，这些将在本讲座报告后面那些部分更充分地加以讨论。

现在我相信，你们当中许多人可能已经熟悉膨胀管内流动的生物力学，例如，动脉中血流的生物力学。管子的膨胀系数 D （其定义为，内压上升 i 单位所引起的横截面积的按比例增大）越大，则沿管子产生的流体运动的传播速度将越慢，实际上，若取脉冲速度的形式为¹⁾

$$(\rho D)^{-1/2} \quad (1)$$

式中 ρ 为流体的密度，则它将按膨胀系数 D 的平方根的倒数而变化。

可是，耳蜗并非单独一根膨胀管，而是包含一对毗连的管腔（图2）。它嵌埋在实际上是刚性的颞骨鼓部之中，并且被一个柔顺的隔膜分隔开，而且，它的柔度是从蜗底向蜗顶递增的。搞清楚这样一对毗连管腔内可能有的波运动类型是很有意义的，为此考虑作用在两根管腔之一在蜗底处受力而运动的影响（前庭阶，在卵圆窗处受力），而在另一根管腔的蜗底处的运动则保持完全自由（鼓阶，在圆窗处无约束）。

实际上，两根管腔中的任何波运动都可以认为是（Peterson & Bogert, 1950；又见 Lighthill, 1981）由下列两种波合成的：

(a) 两根管腔中具有等压变化的波，因而在隔膜上没有运动——这是一种快速运动的波，因为它的速度（1）依赖于周围骨组织的极低的膨胀系数；

(b) 两根管腔中具有大小相等方向相反压力变化的波，因而它们的压力差产生隔膜的运动——这是一种相对地慢速运动的波，（而且）其速度也颇像（1）中那样由隔膜的柔度确定²⁾，当柔度增大时，它随着离蜗底的距离的增大而急剧减小。

1) 波速的更精确的形式（Lighthill, 1978b, p. 93）可通过流体的压缩系数 K 与管子的膨胀系数 D 之和写为 $[\rho(K+D)]^{-1/2}$ ；然而，在生物力学的应用中， K 与 D 相比是小量。

2) 实际上，如果把“等价膨胀系数” D 定义为一根管腔中压力上升 1 单位所引起该管腔的横截面积按比例增大（在另一根管腔中伴随着相等的压力降），那就满足与单独一根膨胀管的方程同样的方程（至少对于“长波”是如此）。特别地，这个定义由于连续性相等而给出 $D \partial p / \partial t = A^{-1} \partial A / \partial t = -A^{-1} \partial J / \partial x$ （式中 J 为管腔内的体积流量），但是，每单位长度的动量变化率 $\rho \partial J / \partial t$ 等于压力 $A \partial p / \partial x$ ，它使 J 可以从上面的方程中消去而给出表示速度为 $(\rho D)^{-1/2}$ 的那些波的 $\rho D \partial^2 p / \partial t^2 = \partial^2 p / \partial x^2$ 。

如果受力的运动只是在蜗底处加在一根管腔上，而另一根管腔是自由的，则由于在蜗底处的等压力变化幅度而一定产生快波和慢波；于是，虽然它们在前庭阶中彼此互相加强，但是在鼓阶中却相互抵消（仍是在蜗底处）。可是，随着离蜗底距离的增大，慢波逐渐传播得越来越慢，这时它的振幅增大从而变成主要的成分；相反，快波却取简单的驻波图型，在声学中我们称之为风琴管振型（organ-pipe mode），并且表现为振幅没有增大，作为耳蜗隔膜不产生运动的另一种方式，这也是没有意义的。

于是，快波变得非常不重要，我将略去而不进一步谈论它¹⁾。下面将谈到的波只是慢波，它在隔膜的两侧具有大小相等而方向相反的压力变化。

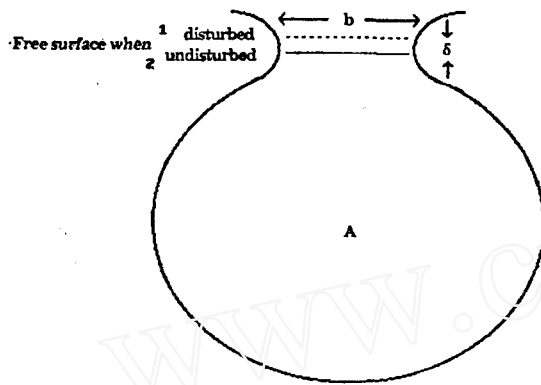


图5 明渠中的波（图中示出渠道横截面沿渠道长度为均匀的）。情况（i）：长波的传播，流体运动充满渠道。当自由面上升一个距离 δ 时，压力增大 $\rho g \delta$ （ ρ 为流体密度），而横截面积 A 则增大 $b \delta$ （ b 为自由面宽度）；因此，可以说渠道具有膨胀系数 $b/A\rho g$

1 自由面受扰动时 2 自由面未受扰动时

这种慢波也具有经典流体力学中另一种著名的波运动类型的传播，即水波沿明渠中的传播的一些重要性质。这些性质之一我们称之为弥散，它在这两种情形中由于差不多相同的理由都是存在的。因此我将简要向你讲一下明渠中这类波的一些情况。

明渠实际上很像一根膨胀管（图5），至少对于长波的传播是如此，其中压力变化是在同样的整个横截面上发生的。于是，当自由面上升一个距离 δ 时，压力将增大 $\rho g \delta$ ，而明渠的横截面积 A 将增大 $b \delta$ ，这里 b 为自由面的宽度。因此，实际上，联系压力增大 $\rho g \delta$ 与横截面积按比例增大 $b \delta/A$ 的膨胀系数为

$$D = b/A\rho g \quad (2)$$

而明渠中长波的速度（1）则借助于“水力

平均深度” A/b 而取如下的经典形式：

$$(gA/b)^{1/2} \quad (3)$$

可是，我们知道，当波长变短时，整个横截面上压力变化的分布从而流体运动的分布不再是均匀的。相反，它们变得越来越集中到自由面附近，也就是集中到离自由面约1个波长除以 2π 的距离以内，如图6（a）所示。这使得波速降低到长波的波速形式（3）以下；而实际上，以波峰传播的所谓相速度则变得小于在一定程度上依赖于波长的长波速度（这就是弥散性质）。也很重要，确定波群中能量传递得多快（假如你乐意，也可说成是信号传递得多快）的群速，下降得比这些弥散波的相速度本身还大。

产生弥散的一个类似的根源在于耳蜗的两根毗连的管腔，它们的每一根在其正好为公共边界的那一部分（即类似于明渠中起着自由面作用的基底膜）是可膨胀的。当波长变得越来越小时，两根管腔中流体的运动将越来越集中到基底膜附近，如图6（b）所示。这使波的相速度减小，减小的程度视波长而定；并从而使群速度减小得更多，沿基底膜传递的信号速

1) 第3.2节中第117页的脚注1)的情形除外，

度也因此而变慢。

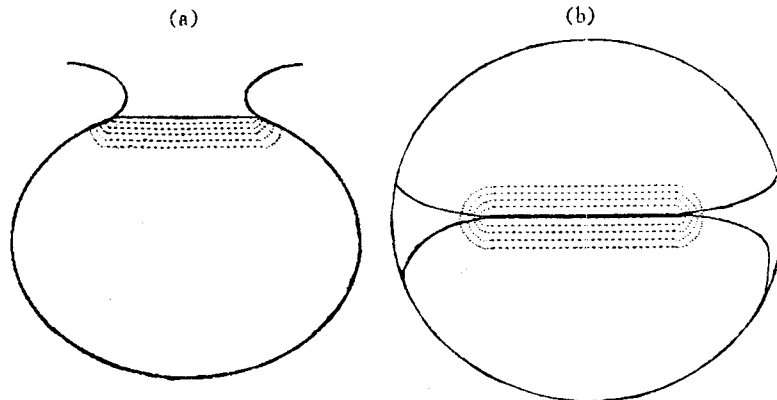


图6 (a) 明渠中的波. 情况 (ii): (波长为 λ 的) 短波的传播, 流体运动深入到明渠中的平均距离为 $\lambda/2\pi$. 在与纸面垂直的平面上, 流体质点的迹线略呈圆形, 最大半径在自由面附近. 虚线示意地表示等动能线 (等动能线为动能的对数, 相邻两条等动能线之间将改变一个相等的动能值). (b) 耳蜗中短波的对图. 耳蜗的两根充满流体的管腔, 在其公共边界的那一部分 (基底膜, 它类似于明渠的自由面) 是可膨胀的, 于是, 在两根管腔中, 与短波有关的运动越来越集中到基底膜附近. 虚线仍表示等动能线

于是, 在以上这些说明中, 我已经使你们对耳蜗中弥散波所起的重要作用有了思想准备. 实际上, 正如我们将看到的, 弥散的另一个根源在于耳蜗隔膜的惯量的形式. 两个根源的联合作用产生了非常显著的弥散, 使得群速度急剧下降, 一直减小到零——不论我们是在固定位置处作为波长的减小或是在固定频率处作为该频率的波沿耳蜗的传播来考虑. 这就是说, 给定频率的能量逐渐减小, 直至在该频率的特征位置处停止运动. 在这里, 它以局部振荡的形式“聚集起来”, 这种振荡只是由于薄 Stokes 边界层内作用的流体粘性的效应才被

阻尼掉.

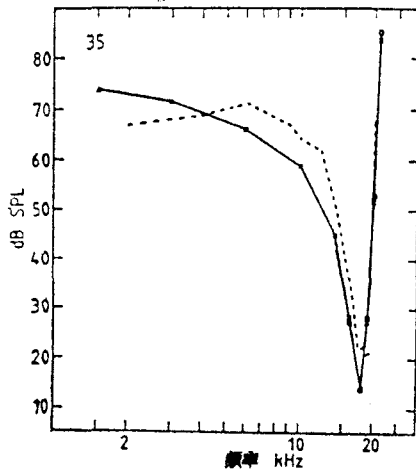


图7 豚鼠耳蜗的两条作为频率的函数的可比较阈值曲线 (Sellick, Patuzzi & Johnstone, 1982). 实线: 要求产生 (在 Mossbauer 源植入的特殊位置处) 速度为 0.04mm/s 的基底膜振动的声压级 (单位为 dB). 虚线: 要求产生特殊听神经纤维中 (从基本上相同位置处发出的) 神经活动的声压级 (单位为 dB). 在两条曲线中, 阈值为极低的频率是特征位置在 Mossbauer 源植入处的频率

随着对活的动物采用在体观测的新技术来进行基底膜振动的精确测量, 最近20年来已经越来越清楚了上述力学作用对耳蜗灵敏度的重要性. 通常所说的 Mössbauer 源可发射出一个精确确定频率的 γ 射线, 使得对于这样的一个源, 可以根据传给 γ 射线发射频率的 Doppler 频移来确定这些振动速度低至几 $\mu\text{m/s}$. 巧妙的实验可以将一个 Mössbauer 源植入基底膜上, 这很容易从鼓阶去接近它 (Johnstone, Taylor & Boyle, 1970; Rhode, 1971). 从一开始, 他们的结果便证实了在植入 Mössbauer 源的那点上, 有一个相当大的锐调谐 (sharp tuning) 跟变化中频率的声信号发生反应.

于是, 随着在创伤最小条件下进行测量的技术日益得到改进 (Sellick, Patuzzi &

Johnstone, 1982; Robles, Ruggiero & Rich, 1986), 现在已经很清楚, 基底膜响应有一个很尖锐的极大值, 此极大值实际上位于特征位置所在那点的频率处。这些最新的测量发现, 我前面讲过的听神经纤维也有很大的锐调谐 (即这些听神经纤维对每根纤维特征频率处声信号的响应有尖锐的极大值), 基底膜响应的锐调谐与之完全匹配 (图 7)。当内毛细胞中的传导机构 (transduction mechanism) 仅仅是把基底膜的振动转换为神经活动时, 这正是所预期的情况。

与此同时, 经过把活动物基底膜力学性能的测量改进后 (Voldrich, 1978), 已经证实, 基底膜的相邻二短截面是怎样几乎彼此无关地振动的。活动物基底膜的这种高度各向异性的性质在以前未认识到 (因为尸体中的膜变质而成类似各向同性弹性板的東西), 这种性质助长了我前面提到过的弥散行为。实际上, 它使得在给定频率下的行波趋于特征位置时波长逐渐减小 (从而群速度也逐渐减小) 到零。于是, 它的振幅一定只以某种方式受粘性耗散的限制, 这使基底膜振动有很大的锐调谐。

然而, 甚至粘性作用的中等程度的能量耗散, 目前都认为不能使这种基于基底膜被动力学性能的频率选择性的良好机理可以完全解释最近一些测量中观测到的极值调谐锐度 (extreme sharpness of tuning)。下面, 我将概述有关如下效应的有力的证据: 存在于外毛细胞中的主动反馈机理将产生小振幅下基底膜响应的进一步锐化, 从而对听觉灵敏度起着重大的作用。

2 耳蜗的宏观力学

2.1 弥散的实验证据 不过, 我将首先更系统地说明耳蜗的宏观力学, 尽可能不仅从完全宏观的观点 (图 2), 而且也从中等程度的分辨率 (图 3) 来关联我们关于基底膜振动的实验和理论知识。在中等程度分辨率这种情况下, 我们必须把基底膜的振动看成是两根毗连管腔中产生的流体运动 (像前面所述那样); 然而, 由此可见, 当一根管腔是鼓阶时, 另一根管腔就必须看成是前庭阶与中阶的组合体, 它们被非常薄的 Reissner 膜 (只有 3 个细胞厚) 分隔开。外淋巴和内淋巴虽然是化学成分不同的流体, 但是它们都具有同水一样的那些 **力学性质** (即密度和粘度), 可是 Reissner 膜 (也具有同样的密度) 则必须适应于与周围流体大致相同的压力分布。因此, 被基底膜分隔开的两根管腔的每一根中的流体力学性质实际上应当是相同的。

而在一切中最重要的是我向你们介绍过的弥散波的情况。对于给定的频率, 其中之一是当趋于特征位置时波长越来越小。于是, 如同我在让你们回忆明渠中短波的性质 (图 6) 时所预示的, 流体将集中到非常靠近膜的地方, 其距离约为波长除以 2π 。这就是说, 在相当靠近特征位置的地方, 这些流体运动很可能是在前庭阶中的能量要比在中阶中的能量小得多; 当然, 这恰好是这些流体运动可以最大地影响 Corti 器的地方 (参见第 3 节)。

但是, 在我往下讲之前, 我想向你们介绍一个清晰的实验证明, 即沿基底膜传播的波实际上是弥散波。为此目的, 我将利用一些极好的数据, 它们是 Wisconsin 大学的 William Rhode 通过 Mössbauer 源技术在活的鼠猴 (squirrel monkey) 身上得到的 (Rhode, 1971)。他用外科手术将直径为 0.06mm 的一个小 Mössbauer 源植入基底膜上, 然后, 让鼠猴, 特别是它的耳蜗, 恢复到正常条件 (例如, 补充鼓阶中的任何流体损失, 用骨头安全地堵住通入其中的小孔)。Rhode 也将另一个 Mössbauer 源植入鼓膜上与中耳内的锤骨柄直接接触那

一点处，正是这根锤骨的运动，通过中耳内的连接机构（图1），驱动卵圆窗发生运动。

因此，当耳朵受到一个纯音（pure tone）的声刺激时，基底膜与锤骨二者的正弦振动就可以由振幅和相位二者（你们可以回忆一下，二者的值都是根据 Mössbauer 源发出的那些 γ 射线的 Doppler 频移的时间变化得出的）来确定。振幅比及相位差都是重要的。于是，如果对于锤骨（用下标 M 表示）和基底膜（用下标 B 表示），两个源的位移分别为

$$a_M \cos(\omega t + \theta_M) \text{ 和 } a_B \cos(\omega t + \theta_B) \quad (4)$$

则 Rhode 就画出了振幅比 $a_r = a_B/a_M$ 和相位差 $\theta_d = \theta_B - \theta_M$ 作为频率 $\omega/2\pi$ （单位为 Hz）的函数的曲线。振幅比的曲线示于图 8，纵坐标 a_r 的尺度为 dB [因此，画出的量就是 $20\log_{10}(a_B/a_M)$]，横坐标为对数尺度的频率。相位差曲线示于图 9，纵坐标 θ_d 的尺度为 rad，横坐标频率为线性尺度。

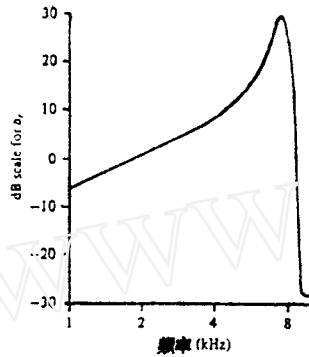


图 8 以 dB 尺度表示的振幅比 $a_B/a_M = a_r$ （因此，所画出的量为 $20\log_{10} a_r$ ）是频率 $\omega/2\pi$ （单位为 kHz，也以对数尺度表示）的函数。Rhode (1971) 对动物 69.473 得到的数据，使用接近共振频率的声强 70dB，频率约低于 5kHz 时，曲线的斜率为 6dB/octave，而在更高的频率时则有很大差别

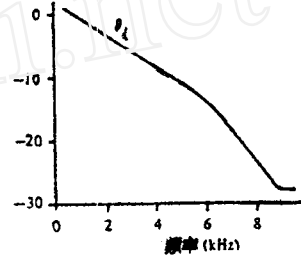


图 9 以 rad 表示的相位差 $\theta_B - \theta_M = \theta_d$ 作为频率（以 kHz 表示）的函数，Rhode (1971) 对动物 69.662 得到的，使用接近共振频率的声强 85dB，频率约低于 5kHz 时曲线满足方程（5），而在较高的频率时显著偏离此方程

图 8 中不对称的峰值当然反映了基底膜上行波系的基本性质。实际上，这种情况中的 Mössbauer 源的位置很接近蜗底，以致它是相当高频率 7kHz 的声信号，它激发出最大的响应；简单地说，这个位置是特征位置，趋于这个位置，频率为 7kHz 的那些信号传播，并在该处“聚集”成一个局部的振荡（限于粘性耗散的幅度内）。然而，在比上述频率更高的频率下，任何信号将在更靠近蜗底的一点处“聚集起来”（并且最终成为耗散的），结果根本不能到达这个 Mössbauer 源。相反，在较低的频率下，当这些信号通过源时，它们的振幅实际上已经在它们越来越靠近蜗顶的特征位置的过程中增大了。于是，在高频率一侧，峰值非常之陡，而在低频率一侧，峰值却相当平缓。

现在我来讲一讲弥散的证据。如果行波是非弥散的，换句话说，如果在基底膜上的每一点处，波具有大于蜗底附近而小于蜗顶附近的某一确定的速度，但是，当然与频率没有任何依赖关系，则在蜗底与 Mössbauer 源的位置之间每一频率的波将有确定的传播时间 τ 。这时基底膜振动的相位将通过弧度频率 ω 和此固定的传播时间 τ 而取如下的形式： $\theta_B = \text{const} - \omega\tau$ ，再通过考虑此方程的低频极限，我们就可以确定出其中的常数，于是得到

$$\theta_B = \theta_M + (1/2)\pi - \omega\tau \quad (5)$$

这种确定法利用了如下的事实：低频极限是一种刚性占优的状态，其中基底膜的位移是与基底膜两侧的压力（大小相等方向相反）同相的；而这些压力，正如在一根膨胀管中（或者进一步说，在声波中）的波中的压力那样，是与流体的纵向速度同相的。因此，在低频极限下 θ_B 实际上变成蜗底处压力脉动的相位，它一定是卵圆窗的速度的相位，从而也是锤骨速度的相位，于是它比锤骨位移的相位提前 $(1/2)\pi$ 。非弥散情形中基底膜位置与锤骨速度的相同依赖关系，将使我们预期，振幅比与频率的双对数曲线（图8）有常值斜率（其值为6dB/octave）。

于是，Rhode的数据证实了非弥散波的这两个预期即相位的方程（5）和振幅的斜率6dB/octave对于约低于5kHz频率的那些信号都是满足的，但是在它们到达它们的特征位置之前仍有很远的路。另一方面，在更高的频率下将有很大的偏离，这必须归因于弥散。

常常，我们试图使用弧度频率 ω 与我们称为波数的量 k 之间的关系曲线来图解地分析弥散的性质。对于任何行波，波数定义为相位随传播距离而减小的速率。当然，对于正弦波，波数 k 恰好为 2π 除以波长；但是很显然，在具有像基底膜的陡波速梯度的系统中我们将不讨论正弦波。不过，Rhode的另一个实验使我们可以直接地把波数 k 估计为相位沿基底膜（向下）的梯度。

这个实验（参见图10）是对相位差 $\theta_d = \theta_B - \theta_M$ 在两个Mössbauer源1和2处同时进行测量，两个源的大小均为0.06mm，它们被植入基底膜上相距1.5mm的不同位置处。波数 k 的定义暗含着它在两个源之间区域中的平均值 k_{av} 由下式给出：

$$k_{av} = (\theta_{B1} - \theta_{B2}) / 1.5\text{mm} \quad (6)$$

图11画出 k_{av} 的值作为横坐标而频率 ω 作为纵坐标的关系曲线。

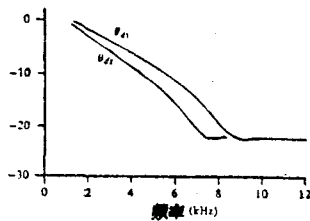


图10 Rhode (1971) 对动物 69.435 得到的如图9中在基底膜上两个不同点1和2处的相位差 θ_{d1} 和 θ_{d2} 的曲线，两点间相距1.5mm。Rhode已证实，Mössbauer源的尺寸(0.06mm)是小的不致影响数据的正确性的

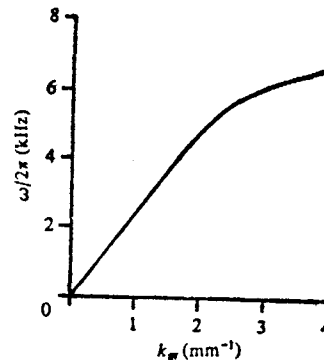


图11 用方程(1)从图10的结果推导出的点1和2之间的平均波数 k_{av} 作为横坐标，频率 $\omega/2\pi$ (单位为kHz)作为纵坐标而画出的曲线。注意，对于频率 ω 与波数 k 的关系曲线，其斜率(7)为群速 U ，亦即波能量的传播速度

在频率 ω 与波数 k 之间的这样一条关系曲线中，对于非弥散波我们预期有一条直线通过原点，此直线的斜率等于波速。这种非弥散行为已经发现像以前约低于5kHz的那些频率下的情形一样，而且所有这些频率的有关波速为15m/s。然而，在较高的频率下，波的高度弥散特性已由如下事实证明：就目前的情况而论（也就是说，受相距1.5mm测量可达到的分辨

率的限制)，这条曲线要倒转过来，使其斜率

$$\partial\omega/\partial k = U \quad (7)$$

逐渐减小到零。

当然，你们都会记得这条频率与波数之间的关系曲线的这个斜率 U 的重要性。它是一个速度，通常称为群速，也称为波包速度（换句话说，一个有限的波群是在上述的频率下以此速度向前传播）；而从最根本的观点来看，它是波能量的传播速度。于是，我们可能对如下的可能性非常感兴趣：这个传播速度 U 将趋于零，因为发生这种情形时，可以允许波能量“聚集起来”。

图 12 示出根据 Rhode (1971) 的数据估算能量传播速度 U 的另一种方法。在卵圆窗处波能量的输入率为压力乘以体积流量，而这个体积流量，正像压力一样是与锤骨速度成正比的（见上）。于是，功率输入 P 一定是与 $(\omega a_M)^2$ 成正比的，即与锤骨的速度幅度的平方成正比。另一方面，耳蜗每单位长度的波能量，一定像任何振动系统一样，一半为动能而另一半为势能；于是，每单位长度的这个能量 E ，就像代表它的一半的势能那样，一定是与基底膜位移的平方 a_b^2 成正比的。

现在，如果 U 是波能量的传播速度，则能流率（即波传输的功率）有 $U \cdot E$ 的形式。这必须等于无耗散发生时的输入功率 P ，但是当发生某些耗散时则小于 P 。于是，总起来说，有

$$U \cong P/E, \quad \text{当} \begin{cases} \text{无耗散发生时} \\ \text{发生某些耗散时} \end{cases} \quad (8)$$

根据 Rhode 的数据，我们可以画出 P/E 的曲线，已知在低频时它是 15m/s，并且是与 $(\omega a_M)^2/a_b^2$ 成正比地变化的（见上）。图 12 给出了所得 P/E 的曲线（实线），它与如下的思想相一致：能量传播速度 U 沿着一条曲线（虚线）在某一确定的共振频率 $\omega_r(x)$ 处（视 Mössbauer 源的位置 x 而定）相切地成为零。然后 U 将只在能量传播得非常缓慢的区域中下降到 P/E 以下，从而有时间遭受显著的耗散。

U 与 ω 的关系曲线在 $\omega = \omega_r(x)$ 处相切地成为零的这种思想（正如我们将看到的，它与理论的研究是一致的），意味着 U 与 $[\omega_r(x) - \omega]^2$ 成正比。如果我们考虑对于每个频率 ω ，确定该频率为共振频率的位置 x 的反函数 $x = x_r(\omega)$ ，则这又意味着

$$U \text{ 与 } [x_r(\omega) - x]^2 \text{ 成正比} \quad (9)$$

根据 (9) 可得，频率 ω 的波的“波群延迟”，也就是波能量从蜗底传播到达点 x 的传播时间 τ 取如下的形式：

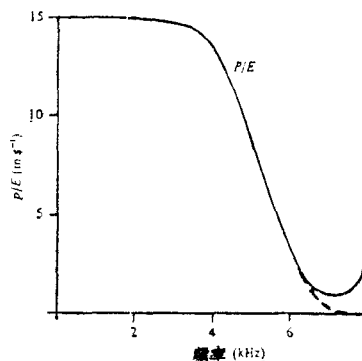


图 12 实线：根据图 8 中 a_b/a_M 的值推导出的功率输入 P 与能流 E 的比值 P/E ，说明见正文。虚线： U 的可能行为与 P/E 的这条曲线相一致，也与方程 (8) 相一致，因为预期耗散将主要在共振频率 $\omega_r(x)$ 附近发生。注意， U 的曲线在 $\omega = \omega_r(x)$ 处相切地成为零，有关推论见正文中说明；特别地参见，推论 (9) 依赖于 $[\omega_r(x) - \omega]^2$ 与 $[x_r(\omega) - x]^2$ 之比具有非零极限值 $(d\omega_r/dx)^2$ 的事实

$$\tau = \int_0^x U^{-1} dx, \text{ 当 } x \rightarrow x_r(\omega) \text{ 时 } \tau \text{ 变成无界} \quad (10)$$

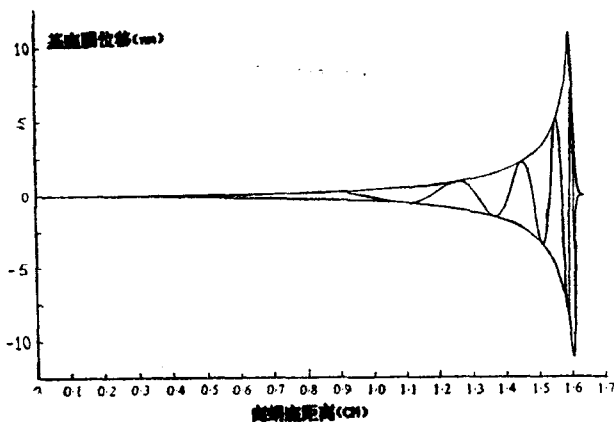


图 13 Zweig(1976) 重新构成的鼠猴基底膜上的行波, 这些行波是在 2kHz 频率下由 70dB 振幅的纯音所激起的. 示出了某一时刻行波的位移曲线 (注意从非常长的波向非常短的波的变化); 也给出了行波的包络. 这种重构是根据 Rhode(1971) 的振幅和相位测量结果计算出的; 在基底膜上不同点处 Rhode 的测量结果之间进行内插所用的假定是相位为 ω/ω_r 的函数. 注意, 铅直尺度非常大, 其单位为 nm, 而水平尺度的单位为 cm

分布和行波的包络. 它示出了所预期的在蜗底附近非常高的波速值和波长值, 以及当趋于特征位置时波能量逐渐减慢下来和波数的极大增大. 当能量传播速度趋于零时, 在很长的有效时间中被耗散之前, 能量“聚集”成 2kHz 频率下的局部振荡.

2.2 宏观力学理论 直到现在为止, 我都是完全依靠良好的实验数据来证实 (第 2.1 节) 波弥散的存在以及在宏观力学系统中波传播的这种弥散的特性的, 这个宏观力学系统包括基底膜和由基底膜分隔开的两根毗连管腔中的流体. 任何可接受的宏观力学理论都应当计及这种弥散行为.

尤其是它应当与下述看法一致: 在基底膜上由离蜗底不同距离 x 所代表的不同位置处, 频率对波数的弥散曲线预期取图 14 所示的形式 (Lighthill, 1983); 此曲线在小波数时的直线部分 (代表非弥散行为), 随着波数的增大, 其斜率将减小, 直至最后此斜率在对应于所讨论位置的渐近线处趋于零. 在每个位置 x 处, 这条曲线

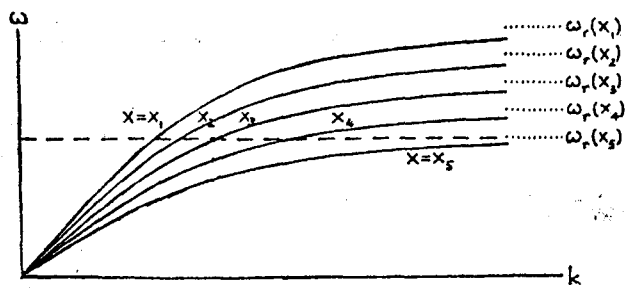


图 14 Rhode (1971) 的数据提示, 在基底膜上不同位置 x_1, x_2, x_3, x_4, x_5 处, 弥散曲线应取像这里图上的那些形式, 它们渐近于频率 $\omega_r(x_1), \omega_r(x_2), \omega_r(x_3), \omega_r(x_4), \omega_r(x_5)$, 对于这些频率, 它们是特征位置. (在这里, 每条曲线都是图 11 的曲线的自然延伸到共振频率.) 虚线: 对于给定频率 ω 的一个信号, 它描绘出在该频率下在特征位置处 k 如何增大到非常大的值 (可是斜率 $\partial\omega/\partial k = U$ 趋于零)

1) 这里有一个非常类似于地球物理流体动力学中遇到的“临界层吸收”的现象 (Bocker & Bretherton, 1967; Lighthill, 1978b, 1981)

的形状代表图11中的实验曲线延伸到包括大波数的极限情况，即能量传播速度（即群速，由曲线的斜率给出）趋于零。相反，虚线表明，对于沿耳蜗传播的固定频率 ω 的振动，当 x 增大到对应于 $\omega_r(x) = \omega$ 的值 $x_r(\omega)$ 时，换句话说，当声信号沿耳蜗传播到特征位置时，能量传播速度同样地减小到零是怎样发生的。

特别地，图14中的渐近行为必须取形式

$$\omega_r(x) - \omega \text{ 与 } k^{-1} \text{ 成正比} \quad (11)$$

以便如图12所提示的，

$$U = \partial\omega/\partial k \text{ 与 } k^{-2} \text{ 成正比，从而与 } [\omega_r(x) - \omega]^2 \text{ 成正比} \quad (12)$$

而这又将导致得到使频率 ω 下的能量得以在特征位置 $x_r(\omega)$ 处“聚集起来”的结论（9）和（10）。

这些根据宏观力学理论来看至关重要的要求 [参见图14和方程（11）]，强调了基底膜及其相伴流体介质的两种性质的重要性，这些我已经在前面最初的概述（第1.3节）中着重谈了。首先，Voldrich（1978）有一个重大的实验发现，在体的基底膜的力学行为是高度各向异性的 [又见 Voldrich（1983）]，从而基底膜的相邻二短截面的振动几乎是彼此无关的。这意味着，在基底膜上每个位置 x 处，我们可以通过鼓阶中的总压力增量除以它的横截面积所产生的增量来各自独立地确定刚度

$$s(x) \quad (13)$$

这里，用一般振动理论的语言来说，我们是按如下的方式确定有关的位移量：借助于定义为横截面积所产生增量的“广义坐标” h ，在压力的作用下基底膜会弯曲。于是，所要求的压力差为

$$s(x)h \quad (14)$$

从而基底膜每单位长度有关的势能，通过适当的广义刚度¹⁾取预期的如下形式：

$$(1/2)s(x)h^2 \quad (15)$$

我们也可以预期，通过广义速度 \dot{h} （广义坐标对时间的导数），相应的每单位长度的动能取如下的类似的形式：

$$(1/2)(m_b + m_f)\dot{h}^2 \quad (16)$$

方程（16）中，

$$(1/2)m_b(x)\dot{h}^2 \quad (17)$$

代表基底膜本身连同与它同时振动的 Corti 器的那些固体分量一起的动能，而 m_f 是流体中引起的相应运动的附加惯量。

于是这给我带来我已在前面最初的概述（第1.3节）中着重谈过的第2点：当基底膜中的波变得越来越短时，流体的运动将越来越集中到膜的附近，我在该节中已指出离膜的距离为一个波长除以 2π ，但是，更正确些是通过波数 k 把它写成

$$k^{-1} \quad (18)$$

自然，这种集中有一个根本的原因如下：在非常之薄的 Stokes 边界层（在这些频率下其厚

1) 严格地讲，方程（15）是刚度的真正定义，它与非正式的定义（13）是一致的，只要把“总”压力增量解释为与基底膜运动有关的压力增量分布的加权平均（加权因子为膜的位移）。

度只有几个 μm) 的外部, 在任何横截面中的流体运动满足 Laplace 方程。对于波数为 k 的在 x 方向传播的波, Laplace 方程取如下的形式:

$$\frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} + \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} - k^2 \phi = 0 \quad (19)$$

满足方程 (19) 的扰动将像 e^{-kr} 那样随距离 r 的增大而指数式地减小, r 为离任何源 (例如膜的运动之类) 的距离。于是这些扰动的动能将像方程 (18) 那样穿入流体中一个距离 k^{-1} 。由此可得, 方程 (16) 中的附加的流体惯量取如下的形式:

$$m_f(x, k) \quad (20)$$

它不仅依赖于位置 x , 而且也依赖于波数 k ; 此外, 对于大波数 k , 可得

$$m_f \text{ 与 } k^{-1} \text{ 成正比} \quad (21)$$

现在, 一般振动理论使我们可以对于由方程 (15) 和 (16) 确定势能及动能的振动, 写出弧度频率 ω 的平方为刚度与惯量之比, 得到

$$\omega^2 = \frac{s(x)}{m_b(x) + m_f(x, k)} \quad (22)$$

[实际上, 这个条件保证了 (15) 和 (16) 的平均值是相等的。] 对于非常大的 k , 我们已经看到 m_f 趋于零, 于是

$$\omega \text{ 渐近于 } \omega_r = [s(x)/m_b(x)]^{1/2} \quad (23)$$

这是单独依赖于膜的局部性质的共振频率¹⁾。另一方面, 对于中等大的 k , (22) 中修正的 $m_f(x, k)$ 与 k^{-1} 成正比 [参见 (21)], 它给出所希望的计算式 (11), 即 $\omega_r(x) - \omega$ 也与 k^{-1} 成正比。

重要的是, 这个满意的结论, 在不需要知道基底膜的精确弯曲方式 (横跨基底膜宽度的位移分布的形式) 情况下就已经得到。不管这种弯曲方式可能是怎样的, 流体的惯量都取 (21) 的渐近形式, 于是弥散曲线有渐近的性质 (11), 它将它的频率选择性赋予耳蜗, 而每个频率的能量“聚集”在该频率的特征位置处。

为了完备起见, 我再指出, 方程 (22) 是与下述要求相一致的: 当波充满每根管腔并且也近似地变成一个纵波时, 波变成非弥散的。如果一根管腔 (比方说, 鼓阶) 中的纵向体积流动具有振幅 J , 则连续性方程告诉我们, 对于波数 k , 面积变化率的振幅 h 一定为 kJ 。因此, 每单位长度的总能量 [鼓阶中面积 A 的 $(1/2)\rho A^{-1}J^2$, 加上另一根管腔中相等的量] 为

$$2 \left[\frac{1}{2} \rho A^{-1} J^2 \right] = \frac{1}{2} (2\rho A^{-1} k^{-2}) h^2 \quad (24)$$

由此给出, 对于小的 k ,

$$m_f \sim 2\rho A^{-1} k^{-2} \quad (25)$$

它使方程 (22) 的相应的渐近形式为

$$\omega \sim [As(x)/2\rho]^{1/2} k \quad (26)$$

这正像非弥散理论中一样²⁾。

- 1) 这里, $\omega_r(x)$ 沿耳蜗变化 2 个数量级 (第 1.2 节), 当然主要与刚度 $s(x)$ 变化接近 4 个数量级有关。
- 2) 实际上, 像第 1.3 节中第 103 页的脚注 2 那样定义的“等价膨胀度”很容易看出具有 $(1/2)As(x)$ 作为它的逆。

这样,我已经非常简要地证实,根据振动和波的一般理论,当应用于耳蜗的宏观力学时,某些简单的原理如何得出一些理论的结论,不仅与我们关于耳蜗中频率选择性的全部知识完全一致,而且也与 Rhode (1971) 在 70dB 下观测的中等声级基底膜响应的良好实验数据完全一致。而且我们已经看到,定性上,得到这些理论结论可以无需具备关于不同耳蜗横截面处模态形状的精确的知识。现在,我不打算哪怕稍微深入研究必须依赖于作出关于那些模态形状的假定的更多细节,而去解释本节的内容如何与在引入这些假定的各种研究中所采取的细致的方法相关[这些研究是在旧金山地区 Charles Steele (1974) 杰出地开创的],我将把所有有关内容放在本文的一个较长的脚注中¹⁾,以便能够立即向下讲述最新的一些实验数据所提出的挑战。

3 耳蜗的微观力学

3.1 小振幅下的非线性响应 我这个讲座报告的最后部分将讨论耳蜗的微观力学。这一部分从介绍关于整个耳蜗中响应的很不相同的两组相当新的实验开始,其中每一组实验在分析上都有助于提高对耳蜗的微观力学所必须起的作用的认识。在这之后,我将简要指出,最近一些高超的细观研究(submicroscopic studies)怎样对揭示看来是传递该响应的细胞层次的详细机理很有帮助。

第一组实验所研究的是耳蜗对各种不同振幅声信号的非线性响应的一些最引人入胜的方面。也许,我应当马上说明一下。在使用“一些最引人入胜的方面”这样的说法时,我是完全排除了大振幅下耳蜗的非线性响应的所有情况的。毕竟,力学教导我们,实际上每一个振动系统都显示出了在大振幅下对强迫振动的非线性响应。耳蜗也毫不例外,但是在耳蜗中这种响应的细节一点也不是反常的,它们可以适当地归入“不太引人入胜”的一类——包括在听觉灵敏度的叙述中不适当的情形除外。

相反,我们都必须特别注意,在什么时候良好的实验数据才表明,当振幅越来越小时任何系统的响应的某种特点变得越来越非线性!当然,造成这种未必会发生的提示的早期数

- 1) 认真地努力模拟扰动在耳蜗横截面的宽度和深度上的分布,这方面所有的理论研究都完全利用了这同一的近似。由于完全合理的历史原因,有些人称它为 Liouville-Green 近似 (Viergever and Diependaal, 1983), 而为了简洁起见,有些人称它为 WKB 近似 (Steele, 1974, 1976; Steele & Taber, 1979)。有些人称它为高频渐近 (Holmes, 1982), 有些人称它为能流理论 (Lighthill, 1981, 1983, 他对第 2.2 节概述的方法给出了详细的说明)。但是所有这些高频极限下的渐近理论在数学上都是等价的,如我的书 (Lighthill, 1978b) 中的例子所示出的那样。在早先的一些论文中把基底膜模拟成各向弹性板,这些论文中的某些复杂内容在 Voldrich (1978) 的工作之后成为不必要的, Voldrich 的工作指出基底膜的相邻截面怎样几乎无关地运动,并且与这种发现相结合的模型显示出更尖锐的调谐。Steele & Taber (1979) 对高频近似的正确性提供了极好的研究,他们把 Allen (1977) 对包含纯 2 维运动(横跨耳蜗的宽度为均匀的)的模型所作的精确计算跟他们自己对同一模型的 WKB 分析进行了比较,发现结果实际上是完全相同的。

当趋于特征位置时,波长越来越短,不过也许一个吹毛求疵的人会问,这一近似是否仍然更坏,因为波数的梯度是非常之陡的。实际上,在估算这一近似时,足够精确的判断在逆波数 (18) 给出的距离中是波数 k 相对变化的;而且正如 Lighthill (1981) 所指出的,当趋于特征位置时这个量 $k^{-1}dk/dx$ 并不增大(它渐近地是常值)。

严格地讲,频率 ω 的特征位置如果定义为振幅达到其最大值时的位置,则它就正好在共振频率等于 ω 的位置 $x_r(\omega)$ 的前面。事实上,理论表明,阻尼已经耗散了波到达位置 $x_r(\omega)$ 之前的全部能量,尽管(如图 13 所提示的)“恰好”在该位置之前。

在相当低的频率(低于 1 kHz)下,高频近似并非一直到蜗底处都是保持其正确性的;Lighthill (1981) 指出,当 $k < 0.2 \text{ mm}^{-1}$ 时它不再是正确的。然而,在这个区域中,波是严格地非弥散和纵向的,结果,近似解与 Zwislocki (1948) 的精确 1 维刚度占优解的一个简单的匹配,将产生在整个耳蜗中始终有效的结果。

据, 在难于确定正确性时可能很有理由是成问题的¹⁾, 但是, 当确实不断增加精确度的一整系列的数据已经迫使我们如此不寻常的一个结论时, 我们就必须实际上非常认真地接受它。

在耳蜗中, 在小振幅下(换句话说, 在低声级下)变得越来越非线性的基底膜响应的特点, 是响应曲线的峰值很高。这条响应曲线就是如图 8 中画出的, Rhode (1971) 对 70dB 声级下的纯音所作的实验提供的对一特定鼠猴的振幅比曲线。并非曲线的任何其他特点都是非线性地响应的, 只有当声级减小而高度越来越增大的才这样。而且再一次有, 任何熟悉极不相同各种系统在哺乳动物 200 万年自然选择进化过程中如何得到改进的人, 都得实际上在很好证明对动物的生存如此之有潜在价值的任何事物(如听觉响应曲线在其峰值周围随声级越来越低而变得越来越灵敏)的证据面前非常尊重地表示惊讶。人们立即努力苦苦思索, 哪一种特殊的机构可能进化到可以提供在低刺激水平下这样一种有利的灵敏度增大。

这就是 1982 年听觉生物物理学家专家们通过两篇论文所达到的论点。我将介绍其中的一篇文章 (Sellick, Patuzzi & Johnstone, 1982), 该文使用了我已经向你们介绍过的 Mössbauer 源技术, 不过这次是使用在豚鼠身上并且作了若干重要的改进。Khanna & Leonard (1982) 使用了大不相同的实验方法(基于激光干涉测量法)在猫身上独立地得到了实质上相同的结论, 这篇文章我没有时间在这里予以概述。

Sellick, Patuzzi & Johnstone (1982) 特别在西澳大利亚大学 (University of Western Australia) 完成了在他们豚鼠的基底膜上植入 Mössbauer 源的外科手术, 使得以各种方法估计时耳蜗的损伤最小。然后, 他们在非常广泛的一系列实验中, 发现当满足

(a) 耳蜗损伤最小,

(b) 在外科手术完成时立即进行实验

这两个条件时, 峰值灵敏度大大提高(以非线性方式提高, 这点我已经介绍过)。像其他许多作者一样, 他们以像图 8 那样的形式表示出他们的响应曲线, 不过他们的曲线是颠倒了。他们画出的曲线是要求产生基底膜给定振动的声压级(而不是与此相反; 但是用的是对数尺度, 这只需简单将曲线反转过来就行)。

在条件 (a) 和 (b) 下这样得到的曲线已经示于图 7。颠倒了峰值的锐度在这里是极其引人注目的, 这既是由于其本身的情况, 也是由于它正好像其他实验中得到的豚鼠各条听神经纤维的典型调谐曲线一样尖锐。后一曲线作为频率的函数画出了神经纤维的听阈, 换句话说, 最小声级必须产生神经纤维中的一个信号。图 7 中两条曲线之间的类似性非常明显, 并且与基底膜的运动直接引起刺激神经活动这一思想是一致的(当然, 要通过内毛细胞中的传导机构)。

人们也许试图从这些数据推断出, 耳蜗的宏观力学过程(如我早先指出的, 它使基底膜振动有高超的频率选择性)也导致健康的耳朵有很低的听阈。可是, 这个看法不堪一驳, 因为这样一个被动力学过程在小振幅时是纯线性的, 是公认产生尖锐的共振峰值的, 但是此峰

1) 例如, 这发生在沿着得自鼠猴 (squirrel monkeys) 上的这些线上的某些数据 (Rhode & Robles, 1974), 不过, 声级并未降低到低于 70dB。另一方面, 后来, Robles, Ruggero & Rich (1986) 对灰鼠 (chinchilla) 所作非常精密而全面的测量产生了完全令人信服的计算, 沿着紧靠近 Sellick, Patuzzi & Johnstone (1982) 对豚鼠 (guinea pigs) 得到的那些线(下面将介绍)相同的线。

值的高度受能量耗散的水平所限制，它不能下降到与流体的粘度有关的水平之下。

此外，Sellick, Patuzzi & Johnstone (1982) 还提出了存在多于一个被动力学响应的某物的确切的证据。实际上，他们证实了他们称为像图 7 中那样的任何锐调谐曲线的“生理易损性 (physiological vulnerability)”。当条件 (a) 不满足或者条件 (b) 不满足时，将有共达 20, 40, 甚至 60dB 的锐度损失。他们也发现神经阈中的同样的锐度损失，正如耳蜗内观察到产生可测作用势的临阈声级 (threshold sound level) 所近似的。这与基底膜运动刺激由内毛细胞产生神经活动的思想是一致的。

可是，他们强调，借助于被动力学性质的任何变化来计及所观察到的生理易损性 (特别是，在完成外科手术后很短的时间就丧失灵敏度) 是多么的困难。他们感到有必要提出我们将看到是极重要的意见，即一个主动过程将要求代谢能量 (metabolic energy) 在共振频率下“以某种未知的方式”将信号放大。

最后，在我继续概述针对同一结论的很不相同的证据之前，我还要指出 Sellick, Patuzzi & Johnstone (1982) 的另一个很有趣的发现。在他们的所有实验中，包括有些相当严格地满足条件 (a) 和 (b) 的以及另一些不同程度地偏离一个条件或两个条件的，他们用表格列出了观察耳蜗作用势时的临阈声级，他们发现，在每一情形下该作用势都与产生 0.04mm/s 基底膜速度的声级非常一致 (参见图 15)。这与内毛细胞的静纤毛 (stereocilia) 对流体中和 Corti 器的有关组元中一定大小的速度分布进行反应时内毛细胞被刺激的思想是一致的。

然而，我要再一次强调这些实验的另一个引人注目的特点：图 15 中相互对照着画出的两个阈值 (产生耳蜗作用势的阈值和基底膜速度 0.04mm/s 的阈值) 都是在高达 60dB 的数值下变化，得到这些数据或者是当条件 (a) 和 (b) 都满足时，或者是在不同程度下偏离一个条件时或两个条件都偏离时。这个特点表明，耳蜗的非线性性质 (这些性质使低声级时耳蜗的响应曲线逐渐尖锐) 由生理上的主动过程来调整，而这种主动过程是易受外科手术损伤和伤害的。

3.2 诱发耳声发射 (evoked otoacoustic emission) 与此同时，伦敦的 David Kemp 对人和实验动物所进行的非侵入式实验的出色研究证实 (Kemp, 1978, 1980)，纯音信号 (pure-tone signals) 能够从耳中诱发声响应，这种声响应采取的是以相同的频率从耳中发射声音的形式，并且是非线性的和生理上易受损的。这种响应称为耳声发射 (otoacoustic emission)，它提供了如下的独立的证据：一个声信号在耳蜗中刺激起一个主动过程，它利

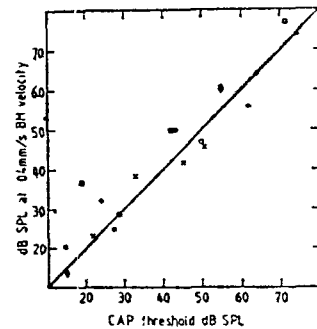


图 15 对于 Sellick, Patuzzi & Johnstone (1982) 的一系列不同的实验 [它们或者都同时满足条件 (a) 和 (b)，或者在不同程度上不满足其中一个条件或两个条件]，在这里彼此对照着画出共振频率下的两个不同的临阈声压级 [threshold sound pressure levels (SPL)]: (i) 产生基底膜速度 (BM velocity) 0.04mm/s 的阈值; (ii) 刺激神经活动的阈值，如产生在可测作用势耳蜗 [cochlea of a measurable action potential (CAP)] 中所指出的。实际上，两个阈值是同时在耳蜗功能减退时发生的。

图 7 和图 15 都与内毛细胞中传导机构相当直接地把基底膜振动速度转换为神经活动的看法相一致

用了代谢能量并包含了刺激频率下的力学振动。

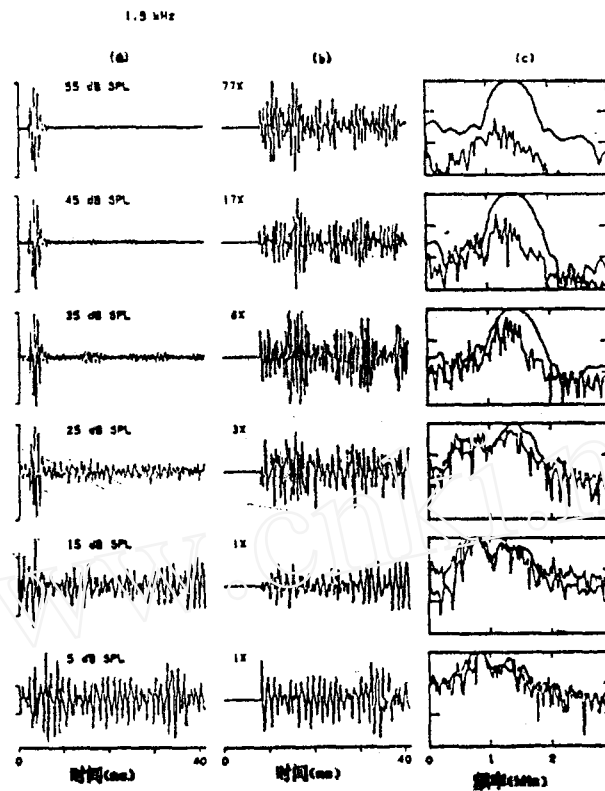


图 16 Norton & Neely (1987) 用猝发纯音 (pure-tone burst) 在 6 个不同声压级 (从 55dB 到 5dB) 下诱发耳声发射的数据。竖列 (a)：在外耳道中用传声器记录下的未经处理的波形 (兼有猝发纯音及发射)。此竖列示出了现象的极端非线性性质。注意，只有在 55dB 时可以在记录曲线上看到刺激的猝发纯音 [可参见竖列 (b) 的放大图形]。当声级减小时，所有 6 条记录曲线都示出相同尺度的刺激的猝发纯音，不过所诱发的耳声发射变得越来越明显，并且在 5dB 时有与刺激一样大的振幅 (实际上，有较大的能量，因为发射的持续时间延长了)。竖列 (b)：刺激后相同的波形已经被减去，代表耳声发射的剩余波形已经用图中所示的因数相乘而予以放大 (77× 表示用因数 77 相乘而放大为 77 倍)。竖列 (c)：刺激的猝发纯音 (光滑曲线) 和诱发的耳声发射二者的谱线。在低声级时，它们实际上是重合在一起的。注意，信号高频分量的发射时间延迟小于信号低频分量的发射时间延迟。正是时间延迟的这种变异性，使发射信号的持续时间加长了

在 Kemp 的实验中，以及其他一些科学工作者对同一现象的最新的观察中，用一个放置在外耳道中的传声器来测量来自耳朵中的发射 (图 17)，此发射是在耳朵受一单频声脉冲 (pulse of pure-tone sound) [精心使其形成旁带频率 (sideband frequencies) 最小能量] 的刺激之后有一很短的时间滞后 (time lag)。最明显的证据为，来自耳蜗中生理上主动过程的发射是如下的事实提供的：发射完全受已知为抑制耳蜗活动度的阻力的作用所抑制。

此外，Kemp (1980) 还指出，所观察到的发射与行波的如下解释一致。对鼓膜的刺激通过中耳的连接机构 (图 1) 在耳蜗中激发出通常的行波 (图 13)，当此行波到达特征位置时，它又激起发射一个反向行波 (backward travelling wave)。(不用说，第 2.2 节中介

绍的动态行波的宏观力学系统将使这些动态行波从蜗底向蜗顶传播或反之¹⁾。此反向行波施加一压力在卵圆窗上，此压力通过相反作用的同样的连接机构使鼓膜产生在外耳道中观察到的信号。

当然，任何工程师都可以试图将这样一个响应诊断成一个简单的反射，就像可能在一个管道系统中容易推测的那样。不过这是一个站不住脚的解：不仅任何被动反射过程在我提到过的阻力作用之后会持续存在，而且它（在小振幅下）也是一个线性过程，其反射系数与振幅无关。Kemp (1980) 还估计了有效反射系数在低声级（例如，在听阈附近约为 1）下要比在高声级下大得多。

其他研究人员 (Wilson, 1980; Wit & Ritsma, 1980, 1983) 已经证实这种现象的明显非线性性质及其与生理上耳蜗主动过程的依赖性。此外，Norton & Neely (1987) 以及 Neely, Norton, Gorga &

Jestendt (1988) 最近对人体的一些研究已经能够相当精确地将如下的两个时间加以比较：单频脉冲 (pure-tone pulse) 所产生的耳声发射中测得的时间滞后 (time lag)；他们用这样一个单频脉冲到达其特征位置时所产生的行波来确定出的“等待时间 (latency)”即时间延迟 (time delay) (更严格些说是波群延迟)。他们的结果与如下的看法一致：当这个波到达其特征位置时耳声发射受到刺激，然后反向行波以同样的时间到达蜗底并激动鼓膜，结果发射时间滞后为等待时间的 2 倍。

我应当强调一下，由于许多原因，包括 (对病人的) 各种诊断的目的，耳声发射是很重要的。不过，在现在这个讲座报告中，我将着重讲一讲它们与解释低声级下耳蜗的非线性响应相关的情况，这种非线性响应我们已经看到 (第 3.1 节) 对于听觉灵敏度来说是非常重要的²⁾。这种相关情况依赖于实际上不可避免的推论：作为在刺激频率下的耳声发射源而作用的过程必须取在该频率下振动的形式。显然，一个低声级声信号将刺激起包含这样一种振动

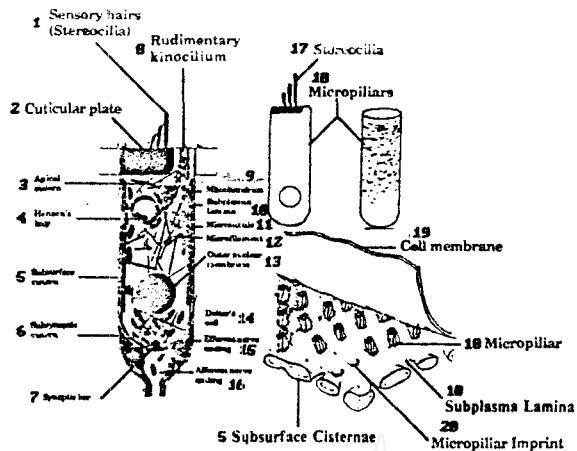


图 17 外毛细胞的细观结构 (submicroscopic structure) 示意图 (Lim, Hanamura & Ohashi, 1989; Plenum 出版社惠允复制)。左图：外毛细胞的子结构概况。右上图：平行阵列“横-横”组中“微柱 (micropillars)”的排列。右下图：与微柱相连接的 subplasma lamina 的艺术性构想，这些 subplasma lamina 是连接外毛细胞质膜 (outer-hair-cell plasmalemmas) 与表面下池 (subsurface cisternae) 之间的桥梁

1 感觉毛 (静纤毛) 2 膜状板 3 顶池 4 Hensen 体 5 表面下池
6 突触下池 7 突触杆 8 退化动纤毛 9 线粒体 10 Subplasma lamina
11 微小管 12 微丝 13 外核膜 14 Deiter 细胞 15 传出神经末梢
16 传入神经末梢 17 静纤毛 18 微柱 19 细胞膜 20 微柱印痕

- 1) 偶尔有些意见认为这种效应只对单向传播 (one-way transmission) 的波有利，这些意见当然是毫无根据的。例如，Wever & Lawrence (1954) 所报道的对猫的耳蜗在蜗顶处施加声刺激的实验，所得结果与如下的看法 (Lighthill, 1981) 一致：这个刺激产生从蜗顶向蜗底传播的一个“快波” (参见第 1.3 节开头)，这里，由于圆窗和卵圆窗的阻抗不同，所以产生如他们观察到的蜗顶上传播的一个“慢波”。
- 2) 这就是为什么只谈到诱发发射 (evoked emissions)，而把 (很少观察到的) 虽然在其他情况中是重要的自发发射 (spontaneous emissions) 排除在我们现在的讨论之外的原因。

的一个生理上的主动过程，这一事实可能在低声级下增大基底膜振动的峰值振幅是极其重要的。在本讲座报告的最后一节中，我将概述支持如下思想的证据：包含外毛细胞振动的一个特殊的主动机构，其作用是在低刺激水平下放大基底膜的那些振动，而被放大的基底膜的振动，又通过内毛细胞的传导能力产生听神经纤维中的信号。

去年，全世界耳蜗机理方面的许多专家聚集到英国的 Keele 大学，对这种思想进行了长期的评述和促进[后来在 Wilson & Kemp (1989) 的出色的编辑工作下出版了]。这次会议上的一位特别的主宾 (guest of honor) Thomas Gold 是非常渊博的科学家，他于 1948 年以一篇讨论耳蜗必须包括这样一个力学反馈系统的学术论文 (又见 Gold & Pumphrey, 1948; Gold, 1948) 而荣获 Trinity College Cambridge 的研究员称号。遗憾得很，在 40 年代末，听觉方面的专家们曾经表示不准备认真考虑 Gold 的革命性的观点，这样的挫折导致他的研究工作转入其他一些领域如天体物理学，在那些领域他的创造性影响当然是很深的。我们很高兴曾在 Keele 通过展示一批令人印象深刻的资料，大意是 Thomas Gold 始终是正确的，来向他表示反思式的道歉。

3.3 听觉灵敏度的微观力学解释 现在，我将实际上非常简略地讲一讲在微观层次和细观层次 (microscopic and submicroscopic levels) 情况下哺乳动物的耳蜗。如同多次提到的，它的毛细胞已经高度分化了 (Lim, Hanamura & Ohashi, 1989)，内毛细胞专司传导功能，由此，一个力学振动将产生传入神经纤维中的神经活动。在离开它们之前我将说明，它们位于基底膜与拱形盖膜 (overarching tectorial membrane) (图 4) 之间，这使它们的静纤毛既对流体运动敏感[这些运动有集中于 (第 2.2 节) 中阶这个区域的趋势]，又对盖膜与基底膜之间的**相对运动**敏感。关于在体的盖膜弹性性质的最新资料 (Zwislocki, 1988) 支持了早先 Zwislocki (1986) 对于如下效应的意见：基底膜的振动可能通过引起盖膜中有关的运动而放大对内毛细胞的静纤毛所产生的影响，从而放大对随之而发生的神经活动的影响。另一方面，我要强调一下，在内毛细胞中绝对没有发现任何主动能动性的迹象 (Forge, 1989)。

相反，Bristol 的 Ashmore (1987, 1989) 对豚鼠耳蜗中分离出来的外毛细胞作了一些精心的实验，证实在声频下具有明显的高频能动性。Ashmore 测量了在响应横跨膜势 (transmembrane potential) 的特定脉动时，细胞的脉动伸长和缩短的精确振幅，以及它们所施加的合力。Zenner, Reuter, Plinkert, Zimmerman & Gitter (1989) 在分离出的一些细胞中得到了类似的结果，他们也能够在允许内毛细胞和外毛细胞都产生生理上正常电势条件下培养出的完好无损 Corti 器上进行实验。他们在这种制品中发现 3 列外毛细胞在频率达 15kHz 下的能动的响应。

在这样一种高频率下维持能动性，看来是外毛细胞的一种相当独特的性质。这种性质在哺乳动物的其他类型细胞中尚未观察到，因此，它具有某些对细胞生物学家来说难以解释的问题。我必须强调，像在我们的肌肉中发现的那些正常的能动性机理，都是基于其动力是三磷酸腺苷的脱磷酸作用 (dephosphorylation of adenosine triphosphate) 的肌动蛋白纤维和肌浆球蛋白纤维 (actin and myosin fibers) 之间的相对运动，这些机理都可以看作在听阈频率 (audiofrequencies) 下不能有效而完全予以排除。

在这种背景下，各种精妙的理论已经进一步考虑到在外毛细胞中发现的非常专门的高频

能动性。尽管我是远远不能胜任描述任何这些理论的工作的，但我仍将说明一下，所有这些理论都是以如下一些事实为基础：细观结构层次（ultrastructural level）上外毛细胞解剖的一些异常特点（Lim, Hanamura & Ohashi, 1989），包括质膜（plasma membrane）和存在于其下由“微柱（micropillars）”¹⁾固定在膜上的几层表面下池（subsurface cisternae）（图17）的一些特殊特性。

此外，大多数听觉生理学家现在认为，在耳蜗中振动从而产生耳声发射的那些主动单元是外毛细胞。他们还认为，在健康的耳中，这些外毛细胞振动是一个正力学反馈源，有助于放大低声级下基底膜的振动。在这种情况下，携带信号到外毛细胞的传出神经纤维的功能，被解释为“调整（setting）”反馈控制系统的机理。

所有这些看法都与如下的观察一致：已知使听敏度（hearing acuity）产生显著损失的各种阻力，也都已知是直接作用在外毛细胞上的。也许，在这里我还可以在许多关心极高的噪声级对听敏度的有害影响的工程师和声学工作者面前，加上如下一个说明：由于这种极高噪声级的作用，外毛细胞的功能被认为是有不利影响的。

最后，我要着重说明，对听觉灵敏度生物力学的本讲座报告，不是讨论人及其他哺乳动物的大脑怎样分析沿听神经纤维传入大脑的信息，而是讨论耳蜗如何开始收集那些信息。不用说，大脑只有在初始信息良好的情况下工作时，才能产生它的种种译释（interpretation）的奇迹。对于频率选择性来说，这些译释奇迹取决于作为被动宏观力学系统的耳蜗流体内振动的具有陡坡度刚度分布的基底膜。但是，在低声级（在任何特殊频率下）时，听觉灵敏度的生物力学也会使主动微观力学系统发挥作用，这在过去几年里由于对外毛细胞的探测，已经逐渐予以搞清，并且通过正反馈的过程，这个系统将基底膜的振动予以放大（在健康的耳朵里）。这种放大又给内毛细胞提供一个增强的低声级信号，从而使得内毛细胞能够产生听神经活动的那一阈值事实上非常低。我相信，Rayleigh勋爵会由于我们提高了对听觉生物力学的两个方面的了解而受到鼓舞和感到振奋。

参考文献（52篇，略）

董苏华译自：*Trans. ASME, J. Vibration and Acoustics*, 113, 1 (1991) : 1—13.

1) 图17中为 micropiliars, ——译者