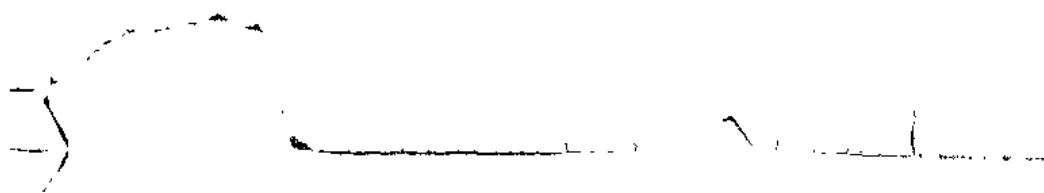


应用听觉生理学

目 录

第一节 外耳生理	1
一、人类外耳对声波的收集与增益	1
二、声波到达双耳的时间差与相位差	2
三、耳被封闭所出现的生理噪声	3
四、声场测听阈值的修正	3
第二节 中耳生理	4
一、鼓膜为生理	4
二、听骨链的生理	5
三、中耳肌肉的声反射	6
四、咽鼓管的主要功能	7
五、中耳的声阻抗	7
第三节 声波经骨导传入内耳的生理机制	8
一、颅骨振动直接传入内耳	9
二、颅骨振动经中耳传声机构传入内耳	9
三、影响骨导的因素	9
第四节 耳蜗生理	10
一、耳蜗的形态学	10
二、听觉的耳蜗机制	15
1. 共振学说	15
2. 行波学说	16
3. 耳蜗内的机械运动转变为神经冲动的原理	18
第五节 听觉神经系统生理	19
一、听觉的神经通路	19
二、听神经	20
1. 听神经干的动作电位	20
2. 听神经纤维的生理活动	20
3. 听神经中传出纤维的生理活动	21
三、听觉中枢的生理活动	22
1. 耳蜗核	22
2. 上橄榄复合核	22
3. 下丘核	23
4. 内侧膝状体核	23
5. 大脑皮层听区	
第六节 整体听觉功能的几个问题	

一、听敏度及动态范围.....	24
二、音调与频率辨别阈.....	25
三、响度、强度辨别阈及复响机制.....	25
四、掩蔽.....	26
五、适应与疲乏.....	26



应用听觉生理学

胡 奇

在生物进化中,从鱼类发展到两栖类便开始了陆地生活,周围环境从液体变为空气。在空气中生存必须适应四周的环境才能使有机体存在、繁衍和发展。经空气介质传播的声音称为气源声,两栖类开始发育中耳结构,从而提高了对气源声的听觉灵敏度。高等脊椎动物的外耳与中耳都已充分发育,使气源声的能量更有效地收集和传递。与此同时,耳蜗与听觉神经系统也相应地在结构与功能方面不断完善,使哺乳动物和人类具备了极其复杂、精细而特化的听觉系统。听觉系统包括耳与听觉神经通路,耳由外耳、中耳、内耳三部分组成。外耳主要指耳廓及外耳道;中耳即鼓室,包括鼓膜、槌骨、砧骨、镫骨、中耳肌肉与韧带和咽鼓管等结构;内耳包括平衡与听觉器官,后者称为耳蜗。人类右耳的解剖构造示于图1。

第一节 外耳生理

低等哺乳动物的耳廓相对地比较大,而且有支配耳廓运动的肌肉,在察觉声音时,运动耳廓以朝向声源,有助于声源定位功能。可利用豚鼠的耳廓反射作为评价其听力的简易客观指标,但此反射的阈值约比听阈高70分贝左右。在进化过程中人的耳廓运动肌逐渐退化,虽然仍残留6条肌肉,但一般人均不能使耳廓随意运动。

一、人类外耳对声波的收集与增益

人类耳廓呈不规则漏斗形,反射界面有利于集中声波。通过实验观察到外耳及有关结构对声音有增益作用,从自由场声源发出的声音传至鼓膜时,大部分频带的声压级均增高。这种增益效应受音频及声音入射方位角的影响。当入射方位角为0度,即声源位于正前方时,对2.2~3千赫频带的纯音声压级增高最多,可达17分贝,在2~5千赫范围的增益均超过10分贝,有利于提高听觉锐敏度。在外耳生理的研究中,把这一过程叫作从自由声场至鼓膜的声压变换。产生增益效应的因素主要有两个,其一是声波的绕射及散射使能量相加;其二是共振。经测试证明,头部、躯干与耳廓边缘部起着声波绕射体的功用;耳甲与外耳道主要发挥共振器的作用;鼓膜给声波提供了终端负载。

1. 绕射与散射:声绕射(即衍射)指声波传播时,部分声波绕过障碍物边缘前进的性质;散射指声波在传播过程中被障碍物向各个方向反射、散开的现象。由绕射与散射作用而获得的声压增益概述如下。

头颅的作用:声压增益的大小既与头围和波长的比值有关,也与声波入射方位角有关。用球形仿真头进行的实验表明,在入射角等于90度的条件下,当头围与波长比值为1时,声压增益约为3分贝;若比值等于10,则可有6分贝的增益。假如入射角是45度及135度时,增益值略低。当入射角为0度及180度时,增益明显减低,在头围波长比为1时可低至-1分贝;比值为10,增益只不过1.6分贝。如果入射角为-45度及-135度,不仅没有增益,而且出现0~6分贝的声压衰减。

躯干的作用:在入射方位角等于0度时,躯干对于700赫与1000~2000赫的纯音有2~3分贝的衰减效应。这可能是由于颈部对声波阻挡及肩部反射波与直达波之间相互干扰的结

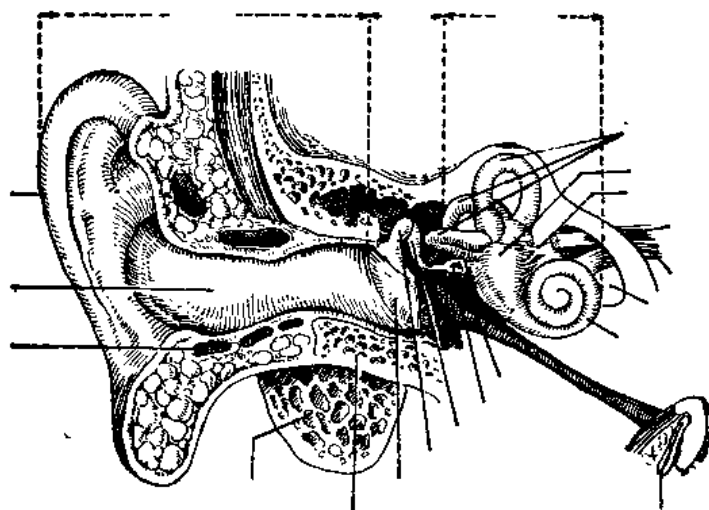


图1 人类右耳的解剖构造

果。

耳甲与耳廓边缘部的作用：用镶在仿真头一侧的耳甲模型与耳甲+耳廓边缘部模型可以分析他们在从自由场至鼓膜声压增益中的作用。实验证明，在4000~5000赫频带的纯音，仅耳甲就对声压提供了约10分贝的增益。其大小与耳甲的深度及横断面积有关，也与声音入射角及频率有关。对声压的增益效应显然比头颈躯干为著。耳廓边缘部仅对声压有几个分贝的增益。当声源处于耳后方时，由于声音直达波与耳廓边缘部的散射波之间相互干扰，使频响曲线的峰值显著降低。耳廓边缘部的外形与尺寸对测试结果无显著影响。在耳甲对声压的增益效应中包含着共振因素。

2. 共振：外耳道的一端为鼓膜所封闭。根据声学原理，一端开口另一端密闭的管子都有一定的共振频率，其共振峰与管腔的长度有关：长者频率低；短者频率高。发现圆柱形管的长度乘以4刚好等于共振声波的波长。如管长为2.5厘米，其共振频率的波长就是10厘米，如按每秒344米的声速计算，共振频率是3440赫。由于外耳道的终端负载是有弹性的鼓膜，而非坚硬界面；外耳道呈S形的弯曲管道，而不是直管；加之耳甲共振效应，头颅与耳甲等部位对声波的绕射效应，因此外耳道的实际共振频率尚需进行修正。由于测试条件不同，各家报告的外耳道共振频率也略有差别。有人认为是2600赫，有作者报告是在3000~4000赫的范围内。一般来讲，3000赫附近的共振峰是外耳道共振效应所致，由此得到的增益约为10分贝。

应当指出的是，各种因素对声压增益效应的最终结果并不等于简单的代数和，由于它们之间的相互作用，使鼓膜处的声压净增益量在10~17分贝左右。

二、声波到达双耳的时间差与相位差

近似于球形的人类头颅将双耳分隔于两侧。从方位偏向一侧并有一定距离的声源传来的声波，与头部矢状面相夹的角度称为入射方位角 θ 。声波先抵一耳，经一段距离 d 后再抵达另一耳。其关系可用下列公式表示(参阅图2)：

$$d = a \sin \theta + a \theta \text{ 弧度}$$

声波到达两耳的时间差(ITD)等于经过距离 d 所需要的时间

$$t = d/c \\ = (a/c)(\sin\theta + \theta \text{ 弧度})$$

式中 c 为在空气中的声速, 按 344 米/秒计算,

a 是头部半径, 一般按 8.75 厘米计。

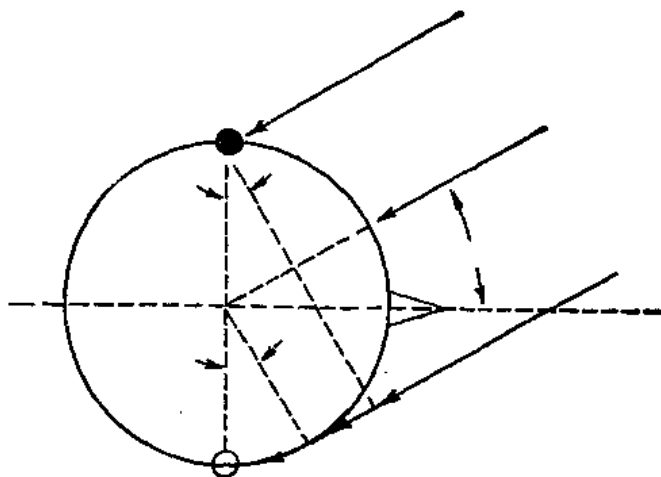


图2 说明声波到达双耳时间差的平面模式图, 入射平面波与头部矢状面呈 θ 角

人的测试结果与此公式计算值相符。ITD 值显然与声波入射方位角 θ 有密切关系。当入射角为 0 度, 即声源在正前方, 声波同时抵达双耳, ITD 值为零; 随声源渐偏向一侧, ITD 值逐渐增加, 当方位角 θ 等于 45 度时为 0.39 毫秒; 当方位角等于 90 度时, 声波来自正侧方, ITD 值最长, 达 0.65 毫秒。ITD 值与声音频率无关, 受头部形状影响不大。

关于到达双耳声波的相位差问题, 经测试表明, 在声源与耳相距 1 米以上时, 相位差往往与距离无关, 但受入射角与声音频率的影响, 随着频率从 0~2000 赫, 入射角从 0~90 度逐渐增加, 使双耳间声波相位差相应增大。

声波到达双耳的时间差与相位差, 通过中枢神经系统听觉神经元的分析, 使机体具有声源定位能力。

三、耳被封闭所出现的生理噪声

用耳机把外耳封闭可以产生足够的掩蔽噪声, 使阈值提高, 这种现象称作封闭耳的生理噪声。这种生理噪声的大小与封闭物所覆盖的体表面积成正比, 与有效封闭容积成反比。生理噪声的来源包括身体肌肉的收缩活动, 心脏搏动, 外耳血管搏动以及局部皮肤与封闭物之间的相对运动所致。此种噪声的频谱主要分布在 500 赫以下的低频带, 中心频率在 125 赫时约为 20 分贝(SPL)。

四、声场测听阈值的修正

大家知道, 听力计各个频率的零分贝值是在使用耳机条件下确定的。因此, 基于前述外耳生理学性质, 不能把这些零级值直接引用到声场测听中来, 而必须事先经过修正。其方法是, 选一批听力正常的青年人, 在特定声场条件下, 测出声场听阈及耳机听阈, 求出两类阈

值在各个频率时的分贝差。为尽量减少驻波的影响，声场测听一般选用不同频率的哨音作为测试材料而不用连续纯音。从 100 名中国正常青年人的耳机与声场（声源在正前方）哨音听阈测试的统计资料中可知，耳机平均听阈比声场平均听阈在 125 赫要高 25.90 分贝；在 250 赫高 19.00 分贝；在 500 赫高 6.80 分贝；在 1000 赫低 0.60 分贝；在 2000 赫高 7.50 分贝；在 4000 赫高 1.90 分贝；在 6000 赫高 3.15 分贝；在 8000 赫高 2.85 分贝；在 10000 赫高 18.05 分贝。由这些数据可见，在声场测听中，对于 125~500，2000 及 10000 赫的哨音测听，正常阈值标准的修正不容忽视。这些修正值是由范大矩报告的。

第二节 中耳生理

从两栖类开始发展中耳机制，使声能从空气中传递至内耳液体中的过程得到很大改善。空气中的声阻抗低，约为 42 声欧姆，水中的声阻抗高，在 154000 声欧姆左右。当两种介质的声阻抗相同时，从一种至另一种介质的声能传递最有效；反之，两种介质的声阻抗差别愈大，即声阻抗愈不匹配，则声能传递效率愈差。空气中声波的能量大约只有 0.1% 传入液体中，其余均反射而损失掉了。中耳的总功能就是作为阻抗变换装置，使液体对声的高阻抗与气体较低的声阻抗得到匹配，从而改善声音能量的传递效率。换句话说，中耳是个传声结构，可以把空气中的声波振动有效地传至内耳液体之中。若失去这种阻抗匹配，听力约损失 34 分贝。

一、鼓膜的生理

鼓膜犹如一片紧绷着的薄层锥形鼓皮，它接受声波并随之振动，其振动频率一般与声音频率一致，但其振动模式则因声频不同而异。早已发现，在鼓膜处与镫骨底板处的声压与容积速度不等，即至镫骨底板处声压增高而容积速度减低了。导致这一情况的因素主要是鼓膜与镫骨底板的面积比及槌骨与砧骨组成的杠杆系统，其次为鼓膜的锥形曲度及其振动方式所形成的杠杆作用。早在一个多世纪以前 von Helmholtz 首先对鼓膜振动机制作了分析。近代，Khanna 等用激光全息摄影技术对鼓膜振动进行了观察，证明 Helmholtz 的分析基本正确。

1. 鼓膜的振动模式：鼓膜的振动模式十分复杂，但其振动幅度又极小，而且对任何测试装置所加的负载都很敏感，使得多年以来对鼓膜振动模式与振幅的描述众说纷纭，不很一致。在 1929 年 Dahman，1936 年 von Békésy 分别把一片小反光镜贴附于鼓膜，镜片反射出的一窄束光线放大了鼓膜的振动幅度，从而易于观测鼓膜的振动模式。为了减少对鼓膜的机械负载，von Békésy 在 1941 年采用电容探头 (Capacitive probe) 测试了人尸体鼓膜在不同音频时的振动模式。发现鼓膜并非象硬活塞一样地在整个表面有同样振幅的振动，而是因声音频率而异地不同部位与不同振幅的复杂模式振动。如对 2400 赫的纯音，在靠近鼓膜下缘的一小片区域振幅最大，而其周边振幅逐渐减低，至鼓膜上半部振幅多减低至 1/15 左右。其振动轴在鼓膜上缘，向前通过槌骨长突，向后通过砧骨短脚、轴心穿过槌骨颈部。

1970 年 Tonndorf 等采用激光全息摄影技术研究了鼓膜的振动模式。他们所得到的鼓膜振动图形示于图 3，这是在高声压级低频音刺激条件下得到的。照片中的明带和暗带表示振动幅度不同。图中相当于鼓膜后部的振幅峰值为 14.6×10^{-5} 厘米，鼓膜前部的振幅峰值为 7.52×10^{-5} 厘米。用这种方法可检出的最小运动幅度是 1.2×10^{-5} 厘米。当声音频率提高至 3000 赫以上时，鼓膜振动模式改变显著，分化成几个小区，各自以近乎独立的模式振动之。

2. 鼓膜在中耳声压增益中的作用：在中耳传声过程中，鼓膜与听骨链实际上作为一个

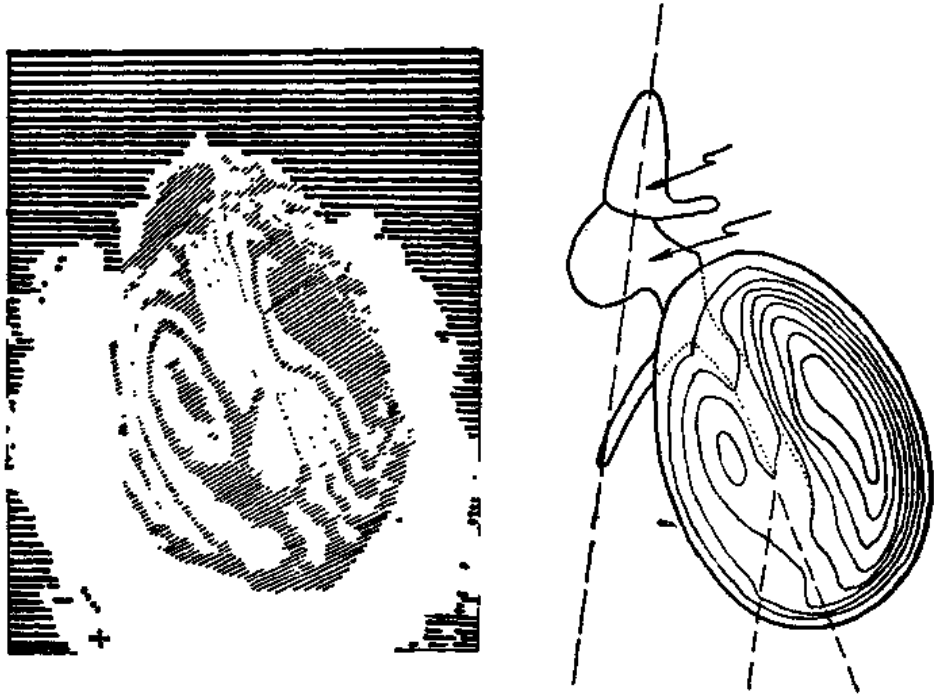


图3 猫左侧鼓膜的均时全息摄影照片，纯音频率600赫，强度111分贝(SPL)。左图系原始照片，右图是根据照片绘出的模式图。与槌骨柄轴线相交约30度的暗带与听骨链轴线平行，这意味着槌骨柄大致围绕此轴旋转。(仿 Tonndorf, J等, 1970)

整体起着增高声压，减低振幅的作用。仅就鼓膜而言，发挥作用的关键因素在于它与卵圆窗之间的面积比。关于人类鼓膜的解剖面积说法不统一，如果按大约65平方毫米来考虑的话，镫骨底板的面积约为3.2平方毫米，那么其面积比是20.3。但是由于鼓膜四周固定于骨环，使整个鼓膜弹性不同，因此有效振动面积比解剖面积要小。人类鼓膜的有效面积大约是解剖面积的2/3，即约为43平方毫米，所以鼓膜与镫骨底板的有效面积比是13.5，为简化起见，一般可按14计算。既然卵圆窗面积是鼓膜有效面积的1/14，那么就使卵圆窗承受的声压大大增加，其声压增益的转换比是14:1。因为还有听骨链的杠杆作用，所以实际声压增益转换比要大于此值(详见下文)。应当补充说明的是，鼓膜与听骨链使作用于卵圆窗上的声压增加，造成了圆窗与卵圆窗之间的压力差，从而能够使耳蜗液体产生运动，这点是耳蜗力学活动的重要前提。关于鼓膜的声阻抗性质将在中耳声阻抗项下阐述。

二、听骨链的生理

中耳的槌骨、砧骨、镫骨构成了听骨链，是鼓膜与卵圆窗之间的机械联系，其主要生理功能是实现有效的阻抗匹配，作为一个杠杆系统把声波振动传递至内耳。砧镫关节的耦合一般非常松，尤其在镫骨的活塞样运动面更是如此。但是，相比之下槌砧关节则耦合较紧，活动度较小。槌骨由三条韧带悬吊着，前韧带与侧韧带较大，上韧带较小。砧骨短突嵌在鼓室上隐窝后壁的砧骨窝内，由砧骨后韧带及槌砧、砧镫关节维持着砧骨的解剖位置。

1. 听骨链的杠杆性质：以听骨链的运动轴心为支点，可以把槌骨柄与砧骨长突视为杠杆的两臂。在轴心的两侧，听小骨质量大致呈对称分布，但是杠杆两臂的长度不等，槌骨柄与砧骨长突的长度比是1.3:1。根据杠杆原理，振动传至砧骨长突时，振幅减小，但力量加大，增力的多少取决于臂长短之比。因此，声压传至卵圆窗时借助杠杆作用而增加到1.3倍。

与前述面积因素相比,这个增益值比较小。把两种因素总和起来,中耳传声结构的声压增益为 $14 \times 1.3 = 18$ 倍,此值也称为中耳对声压的转换比。从理论上讲,当中耳转换比的平方等于卵圆窗与空气之间的阻抗比时,将出现最佳传递。按照前述液体与空气的阻抗值可求出阻抗比为 3667,而人类中耳转换比的平方等于 324,可见尚小于最佳状态,只是在一定程度上降低了耳蜗声阻抗或改善了阻抗匹配状态,使声波振动从空气介质传入液体介质的透入率从 0.1% 提高到大约 38%。不仅如此,由于听骨链的质量和硬度,以及听骨韧带,鼓膜质量与硬度等因素的影响,有效转换比事实上比理论计算值要小些,并且还受声音频率的影响。

听骨链杠杆系统对声压的增益作用有限,鸟类只有 1 根柱状听骨,仍然具有相当敏锐的听觉;在鼓室成型术中,设法把鼓膜(残存的或移植的)用 1 根人工听骨柱与残留镫骨底板形成机械联系,尽管没有听骨链的杠杆作用,由于重新利用了鼓膜与卵圆窗面积比这一因素,也取得在一定程度上重建听力的较为满意的效果。

2. 听骨链的运动方式:各个学者在不同实验条件下观察到的结果有差别,归纳起来可有以下几点:(1)在弱声条件下,听骨链作为一个整体进行运动;在强声条件下,由于镫骨底部的摩擦力或阻力与砧镫关节的缓冲作用,使听骨链不再呈一整体运动,使砧骨与镫骨的振动幅度逐渐减小;(2)Peake(1967)报道,即使声音强度高至 130 分贝(SPL),三块听骨仍作为一个整体来运动,但再增高声压级(达 150 分贝 SPL),听骨链才失去了整体运动性质;(3)von Békésy 在人尸体上观察到,在低频弱声时,镫骨底板呈活塞样运动;在强声条件下,镫骨底板沿其长轴呈摇摆运动;(4)Guinan 与 Peake(1967)观察麻醉猫的镫骨运动,发现甚至在 130 分贝(SPL)的强声作用下,对于低频纯音,镫骨仍呈活塞样运动,看不到有明显的摇摆运动。

三、中耳肌肉的声反射:给一侧耳声音刺激,可以诱发出双侧中耳肌收缩,这一反射活动称为中耳肌肉的声反射。动物(如猫与家兔)的鼓膜张肌与镫骨肌在此反射活动中均被激活,但使前者收缩的阈值略高。人似乎仅在强声引起全身性惊吓反应时,鼓膜张肌才被激活。在 1929 年 Lüscher 首先通过穿孔的鼓膜看到了镫骨肌收缩。中耳肌声反射的主要生理作用是:1)扩展了耳感受环境声音强度的动态范围;2)保护内耳免受强声伤害;3)减低对体内产生声音的感受性;4)减小中耳共振效应;5)提高声源定位能力;6)调节耳蜗内液体压力与中耳气压。这些作用分别为不同研究者报告过。

1. 反射弧:反射中枢在低位脑干,一般为 3~4 级神经元通路。

(1) 镫骨肌反射的反射弧:毛细胞→螺旋神经节的第一级听神经元→耳蜗腹核的第二级听神经元→经斜方体至面神经运动核的同侧镫骨肌运动神经元,或经内侧上橄榄核至同侧与对侧面神经运动核的镫骨肌运动神经元→沿面神经的镫骨肌支分布至中耳镫骨肌。

(2) 鼓膜张肌反射的反射弧:第 1、2 级神经元同上,但尚未找到与三叉神经运动核的直接关系。传出纤维由三叉运动神经元发出,经三叉神经下颌支至中耳,分布到效应器鼓膜张肌。

2. 测试方法:较直接的方法是记录中耳肌的肌张力与动作电位,此外也可采用间接的办法,如记录鼓膜位移,耳蜗微音电位、声阻抗与心理声学方法等。其中具有实用价值的属声阻抗法。当中耳肌处于松弛状态,声阻抗平衡;中耳肌收缩使声阻抗发生改变。

3. 反射阈:当以声阻抗变化 10% 为标准时,对于频率范围在 250~4000 赫的纯音,持续时间大于 0.5 秒的情况下,反射阈相当于听觉阈上 70~80 分贝的水平。此反射的灵敏度同

侧大于对侧, 500 赫纯音的反射阈, 同侧比对侧平均低 5 分贝, 但以双耳刺激引起者阈值最低。当用复合声刺激时, 增加噪声带宽可使反射阈减低, 下降陡度为 6 分贝/倍频程。

4. 潜伏期: 通过诱发肌肉动作电位法计算出镫骨肌反射的潜伏期是 14 毫秒, 鼓膜张肌反射潜伏期为 18 毫秒。这比用其他方法测出的潜伏期值精确。如以机械收缩活动为指标, 潜伏期值自然比较长。用声阻抗法测出人的中耳声反射潜伏期因声音强度而异, 于阈值附近是 150 毫秒; 强声引起者, 潜伏期可短至 25~35 毫秒。

5. 收缩效应: 鼓膜张肌附着于槌骨柄, 收缩时使它向内牵拉, 同时使鼓膜向内移位。镫骨肌附着于镫骨颈部, 收缩时牵拉镫骨, 力的方向与镫骨底板的内外往复运动方向呈垂直关系, 因此引起鼓膜运动的力很小, 仅使它产生微弱的内向运动。但有的实验观察到外向运动, 甚或看不到明显运动。此二肌肉收缩使中耳传声机构僵硬增加, 活动性减小, 共振峰向高频侧移位, 减低对低频声音的传递性能。在这些效应中, 鼓膜张肌与镫骨肌起着协同作用。

6. 诱发中耳肌反射性收缩的其他因素: 在并不给强声刺激的情况下, 有时也可观察到中耳肌肉反射性收缩。例如, 在发声与咀嚼的瞬间、闭目、眼眶区气流刺激, 对外耳道及周围皮肤的机械刺激与电刺激等均可诱发中耳肌收缩; 在某些身体运动时也可伴随着中耳肌收缩, 个别人甚至可以随意地收缩中耳肌肉并且不产生其他明显的运动活动。

7. 反射障碍所致的听力表现: 面神经麻痹患者, 由于镫骨肌麻痹, 可出现听觉过敏; 面神经与面肌痉挛者, 由于镫骨肌阵挛性收缩, 可表现听力减退。

四、咽鼓管的主要功能

连接鼓室与咽部的咽鼓管平时处于微微闭合状态, 当吞咽或哈欠时, 偶尔在咀嚼与喷嚏时作瞬间开放。其主要功能在于维持鼓膜两侧气压的平衡, 从而使鼓膜处在一定锥度(约 135 度)的正常位置, 进而保持着听骨链的适宜耦合劲度。此外还具有对自体声的阻声与消声作用, 以及净化鼓室、减少被口咽部污染的作用等。

使咽鼓管开放的肌肉有腭帆张肌、腭帆提肌与咽鼓管肌, 切断腭帆张肌对咽鼓管异常开放有近期疗效。除了肌肉收缩以外, 通过增加鼓室内外的气压差, 也可使咽鼓管作瞬间开放, 当行鼻咽腔减压试验时, 这种气压差至少需达到 10 毫米汞柱以上, 才能使正常咽鼓管开放 1 次。

咽鼓管的阻声作用是指在正常情况下, 微微闭合的咽鼓管能够阻隔噪音、呼吸、心搏等自体声响的声波经鼻咽腔、咽鼓管, 直接传入鼓室并冲出鼓膜。在咽鼓管异常开放时, 这种阻隔作用消失, 声波空气振动经开放的咽鼓管直接传入中耳腔, 引起鼓膜的强烈振动而产生自听过响症状。此外, 正常的咽鼓管还可能消声作用, 因为咽鼓管的内 1/3 的鼓室段经常处于开放状态, 呈逐渐变窄的漏斗形, 表覆部分呈皱襞状的粘膜, 这些特征有些类似于吸音结构。大家知道, 随镫骨底板振动而使蜗管另一端的圆窗膜呈被动运动, 进而使鼓室腔内声压出现变化, 再者, 声波从外耳传至鼓膜使之振动也必然影响鼓室腔内的声压。咽鼓管鼓室段的结构特征有利于吸收这部分鼓室腔内的声波。急性卡他性中耳炎伴随的有耳内沉闷感的自听过响症状, 可能咽鼓管粘膜高度肿胀, 消声作用变差有关。

五、中耳的声阻抗

中耳的总体功能是实现声音传导系统的阻抗匹配作用。近十余年来, 在临床听力学领域里已发展了声阻抗测试法。为此, 拟对有关中耳声阻抗的一些概念进行扼要介绍。

阻抗一词是从电子学术语中借用过来的，在电路中，线路的总阻抗

$$Z = \sqrt{R^2 + \left(\omega L - \frac{1}{\omega C} \right)^2}$$

式中 R 代表直流电阻分量；

ωL 为感抗；

$\frac{1}{\omega C}$ 是容抗；

ω 是角频率，等于 $2\pi f$ 。

中耳传声系统的声阻抗公式与此类似，

$$\text{声阻抗 } Z_A = \sqrt{r^2 + \left(Mf - \frac{S}{f} \right)^2}$$

式中 r 代表摩擦力或阻力；

M 表示质量；

S 代表劲度(或僵硬程度)；

f 代表声音频率。

从这一关系式中可以看出，摩擦阻力，质量与劲度增高均是增加中耳声阻抗的因素，同时声阻抗的大小也受声音频率的影响。

质量因素：主要由鼓膜与听骨链的总重量决定，但是由于镫骨底板在振动过程中推动着内耳淋巴液，所以后者的质量应考虑在内。物质振动首先需克服其惰性，惰性由质量决定，一般成正比关系。由此可见，中耳传声结构质量愈轻，随声波振动所需的能量愈少。人中耳听骨链的总重量仅约 50 毫克，在声能传递中的惰性是有限的。质量与声音频率的关系是，振动频率愈高，所需克服的惰性愈大。为此，质量减小，有利于高频声的传递；质量增加，则利于低频声音传递，但不利于高频。在前一种情况，将使阈值曲线的共振峰向右侧即高频侧移位；在后一种情况，将使之向左侧即低频侧移位。例如，鼓室积液或积液时可以看到高频听力减退而不显现传导性聋低频听力损失的现象。

劲度(僵硬程度)因素：中耳传声机构的劲度愈低愈有利于低频声音的传导。劲度增大使低频听力减退，高频听力增进，听阈共振峰向右侧即高频侧移位。在早期耳硬化症的镫骨底板固定，听骨链粘连及膜迷路积水等病症，均有可能见到此种情况。

阻力因素：摩擦阻力的大小一般与声音频率关系不大，若摩擦阻力增加，使高低频听力均受影响，但对中耳共振频率损失最为明显，从而出现出山谷型听力曲线。

第三节 声波经骨导传入内耳的生理机制

前述外耳与中耳的生理主要涉及气源声经过气导途径传入内耳的过程，在听觉活动中通常主要依靠这一途径。不仅如此，当声波借助于固体传声介质，如骨导耳机，直接驱动颅骨并使其振动时；或者是空气中强大声波直接作用于颅骨时，都能够通过骨导途径激活内耳及其有关结构进而产生听觉。尽管在日常听觉活动中骨导不很重要，但是由于骨导听觉在听力学的耳聋鉴别诊断中具有重要价值，故不少研究者对此问题作了分析。关于声波传入的骨导途径主要有两类学说。第一类认为颅骨振动直接传入内耳；第二类认为颅骨振动经中耳传声机构间接传入内耳。

一、颅骨振动直接传入内耳

颅骨具有一定的弹性，而且密度比较大，因此当用音叉或其他类型的骨导振动器与颅骨的任何一点相接触时，都能使整个颅骨振动起来。随声波的密相与疏相，颅骨相应地压缩与复位，这种压缩与复位的振幅、部位、波型与相位关系取决于振动器与颅骨的接触位置及声音频率、强度等因素。这种振动也同时影响到骨迷路与膜迷路，使它们相应地压缩与复位，而且当膜迷路内压力增加时，使圆窗膜外凸，底膜向鼓阶方向移位，于是兴奋了耳蜗螺旋器的毛细胞。这是压缩式骨导学说的主要内容。另一方面，当颅骨振动时必须产生位移，膜迷路内的液体由于惰性而出现了相位落后于骨迷路的振动。实际上这是一种相对运动，结果也使底膜出现位移，进而使毛细胞兴奋。这是惰性骨导学说或位移式骨导学说的基本内容。

二、颅骨振动经中耳传声机构传入内耳

颅骨振动有可能直接影响到外耳道气柱、鼓膜、鼓室、听骨链，再经卵圆窗传入内耳。这种说法也叫颅骨—鼓室骨导传入学说。众所周知，固体传声的速度快，同种介质传声效率高，若中间再经不同性质的介质，如气体或软组织等，由于阻抗不匹配而使声能衰减。因此，骨导间接传入的理论可能受到限制。

三、影响骨导的因素

1. 施加振动的部位：由于颅骨的密度及厚度和部位有关，况且表面覆盖的皮肤、肌肉与肌腱等是把振动传至颅骨的中间介质，也影响着振动的传递。所以在骨导测听时，对骨导耳机安放的位置应有所斟酌。在骨导研究工作中，一般认为前额中部是较适宜的部位，这是因为这里的额骨厚度均匀，表面较平坦，覆盖的软组织比较一致，当振动施加点移动3公分距离骨导响度并不受影响。尽管乳突是测试骨导听阈的常用部位，但是由于表面欠平坦，软组织覆盖欠均匀，在施加振动点稍稍移动时，往往引起传递振动幅度的改变。所以骨导耳机在此处的安放需审慎选择，以避免测试误差。

2. 骨导耳机的压力与加压方向：骨导振动器应垂直地压在颅骨表面，压力若偏离垂直方向过多，在理论上会影响传递效率。为在临床上应用方便起见，骨导耳机一般具有一定面积的接触平面，可避免加压方向所致的误差。骨导耳机对颅骨的压力大小可影响振动的传递效率，通常使用250克的恒定压力，若骨导耳机固定头夹簧片的弹性变差使压力减低，则使振动通过软组织驱动颅骨的能量相应变小，因此而致的骨导传声作用的衰减通常呈线性关系，骨导零级的定期校准也是不容忽视的。

3. 闭塞外耳道对骨导的影响：在实验中用含有一根细玻管的橡皮塞将一侧外耳道密闭，细玻管使外耳道与外界气压相等，此时在闭塞侧的骨导响度增加，听阈减低，声音偏向密闭耳。在1000~2000赫这种响度增加最明显，可达10分贝左右。频率超过2000赫，响度增加现象消失。当用手指轻轻堵住外耳道时，也可观察到骨导响度增加的现象，但是如果手指把外耳道口堵得很紧，响度反而降低。若用涂以油脂的手指轻轻压堵外耳道时，只要保持住外耳道的密闭性，响度仍然减低。表明外耳道内气压偏离正常值使鼓膜与听骨链活动性减小，阻抗增加，这可能是使骨导响度减低的因素。

4. 气导与骨导的相互作用：既往曾经有人认为，骨导引起的内耳过程可能与气导引起者不同。但是通过实验发现，用同一频率的声音经气导或骨导给与，可产生相同的音调感。如果仔细调节二者的强度与相位关系，可以使同时给与的气、骨导两个声音相互抵消而听不到声音。这表明二者最后对内耳的刺激以及引起的内耳活动过程系同一机制。不仅如此，气、

骨导相互间均可产生掩蔽效应，这可从听阈提高和诱发电位振幅减低得到证实。

第四节 耳 蜗 生 理

一、耳蜗的形态学

1. 概述：耳蜗在颞骨岩部内，形似蜗牛而得名。人类耳蜗为盘绕 $2\frac{1}{2} \sim 2\frac{3}{4}$ 的螺旋形管状结构，管的纵长为 30~35 毫米。从蜗底至蜗尖的耳蜗高度约 5 毫米。人耳蜗的空间位置是尖部指向前外方，底部朝向后内方并与内耳道相连。耳蜗的中轴称为蜗轴，内含听神经及蜗轴螺旋动、静脉。沿蜗轴侧壁盘旋的骨片称作骨螺旋板，其游离缘有底膜附着，底膜的外侧缘连至蜗螺旋管的外侧壁。蜗螺旋管被前庭膜与底膜分割成前庭阶、中阶(蜗管)与鼓阶三部分。前庭阶向蜗底部止于卵圆窗、鼓阶向蜗底部止于圆窗，二者在蜗尖部由蜗孔相连通，内部由外淋巴所充满。中阶的顶端及底端均是盲管，其内含内淋巴。骨螺旋板近蜗底部处宽，在盘旋上升过程中逐渐变窄。底膜在蜗底部相对地比较窄，在盘旋上升过程中逐渐加宽。豚鼠的底膜宽度在蜗底部处约是 0.04 毫米，近蜗尖处约 0.5 毫米，共增宽 10 倍左右。在耳蜗底回最下部圆窗附近有耳蜗导水管内口，鼓阶的外淋巴经此与蛛网膜下腔相通，因此有人认为外淋巴的生成系来自脑脊液。

2. 耳蜗螺旋器(柯替氏器)：是耳蜗内螺旋形的听觉感受装置，由 Corti 氏在 1851 年首先描述。耳蜗螺旋器落座在底膜上，夹持于内、外螺旋沟之间，由毛细胞(感觉细胞)、支持细胞、网状膜与盖膜等构成。耳蜗螺旋器是内耳的关键部位，其组织构示于图 4。

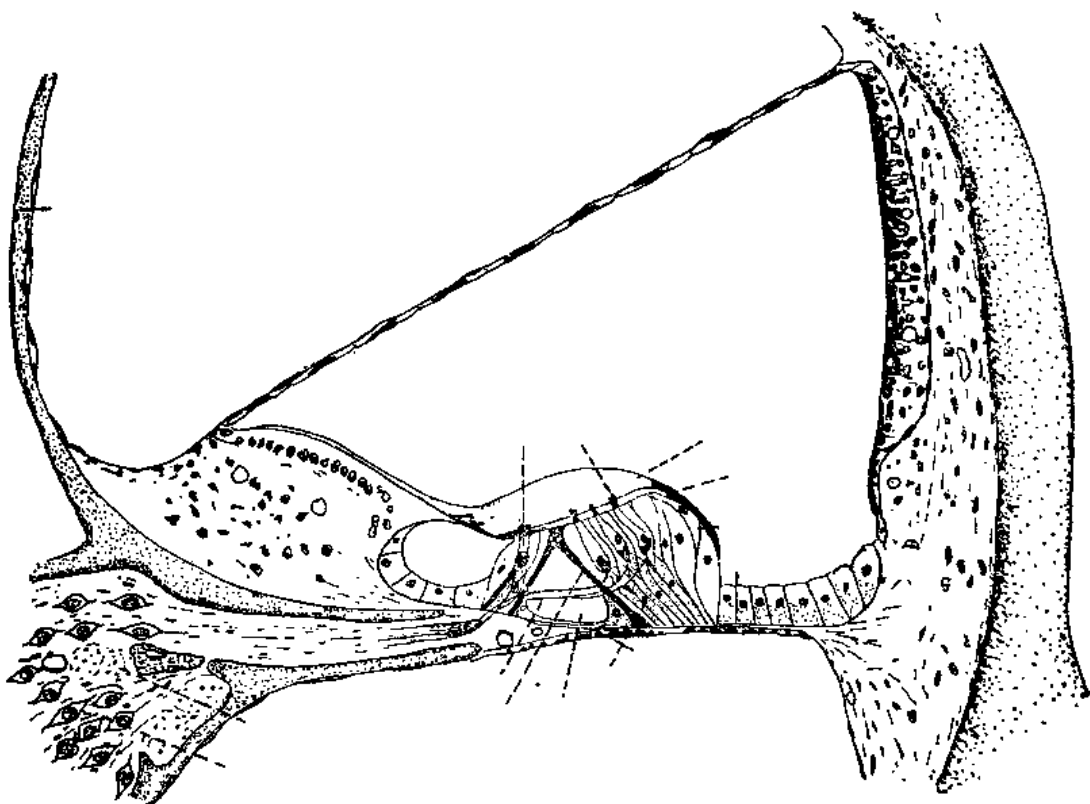


图 4 豚鼠耳蜗隔部的横断面(仿Davis)

(1) 毛细胞：为并行排列 4~6 行的短柱状细胞，在柯替氏隧道内侧紧贴内柱细胞排成单行的称内毛细胞，在柯替氏隧道外侧紧贴外柱细胞排成 3~5 行的是外毛细胞。在每毫米长的底膜上平均毛细胞数估算为 400~500 个。除受支持细胞依托部分之外，毛细胞的大部分均浸浴在周围液体中。在毛细胞底部有丰富的听神经终末构成突触，其中有些是轴突终末，属传出性（对中枢而言）；有些是树突终末，属传入性。在蜗尖部神经终末分布相对地稀疏些。近年来已用电子显微镜对毛细胞的超微结构作了观察。

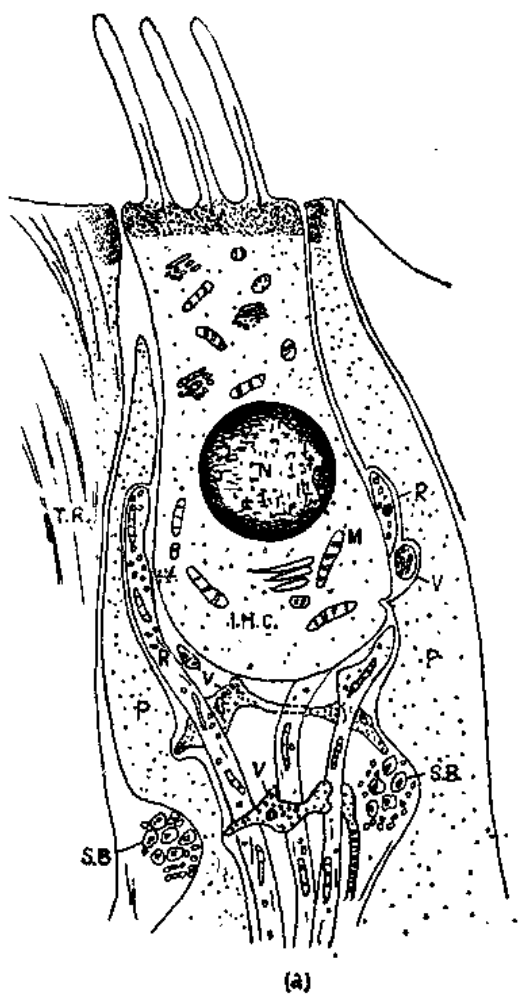
1) 内毛细胞：呈烧瓶形，上段略细，称颈部，下段稍粗，呈卵圆形，直径约 12 微米。人类一侧耳蜗内约有内毛细胞 3000~3500 个。细胞表面稍增厚的部分称表膜盘，厚度约 1~2 微米，覆盖着毛细胞静纤毛的根部。有一小块区域无增厚的表膜盘，此处可见到基础小体，后者是胚胎时动纤毛的残根。静纤毛的直径相当粗，约 0.31 微米，长度不一，近内柱细胞者最长，可达 6~7 微米，近蜗轴者逐渐变短。毛的形状是根部细体部粗，顶端与盖膜紧密接触。从顶面观，毛排列呈浅弧形。内毛细胞可分为表膜下区、核上区与核下区。核呈圆形，位于胞体中部。强噪声与耳毒性抗菌素可使核下区出现球形团块。内毛细胞由支持细胞包绕，但下部的某些区域既不与周围细胞接触也不构成毗邻神经终末的突触，而呈明显的游离面，可能直接与螺旋器内的液体接触，这些液体多半与柯蒂氏隧道中的柯蒂氏淋巴相流通。细胞底端接受丰富的神经支配并形成突触结构（见图 5(a)）。

2) 外毛细胞：是细长的圆柱状细胞，直径约 8 微米。在外柱细胞外方外毛细胞呈斜行排列，底回 3 排、中回 4 排、顶回可能有 5 排。人类一侧耳蜗约有外毛细胞 9000~12000 个。胞体的长度在近蜗底处低，在近蜗顶处高。每个外毛细胞含静纤毛 50~80 根（又云 20~400 根），毛的直径较细，约 0.17 微米，同样具有根细体粗的特点（见图 6）。从顶面观，可见毛排列呈规整的“W”或“M”型，开端朝向内侧。细胞顶部同样具有表膜盘，表膜缺失区及残留的基础小体。也可分为表膜下区，核上区与核下区。随年龄增长或在耳毒性抗菌素作用下可出现溶酶体增多，老鼠的这种团块样结构可大至几个微米。细胞核位置靠近基底部，呈卵圆形或圆形。核仁内的染色体网构型精致，在声刺激作用下这种构型可发生改变。核下区有丰富的糖元颗粒聚积，意味着这里是能量转变的重要部位。在支持细胞内很少见到类似的糖元颗粒聚积现象。底端同样接受丰富的神经支配并构成突触。

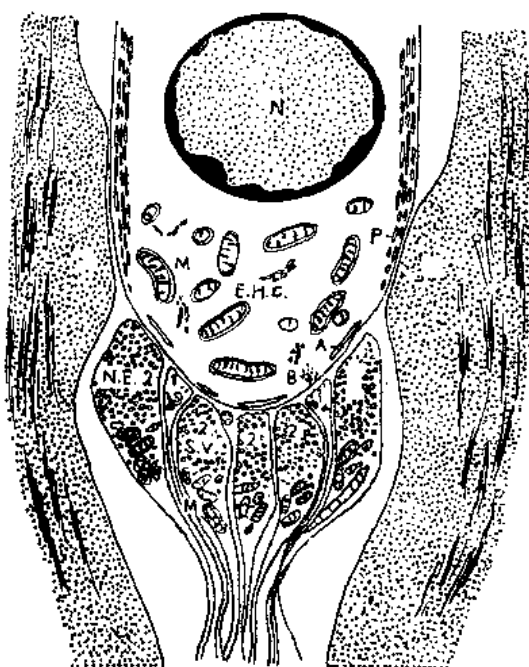
根据分布至毛细胞的神经终末种类不同，可将外毛细胞分成 A、B 两型（见图 5(b)）。A 型外毛细胞接受的 I 型神经终末（很小，仅含几个小泡）和 II 型神经终末（较大，含有较多的小泡与线粒体）在数量上大致相等，而且不含 III 型神经终末（较大，但与毛细胞接触面积甚小，mith 等称之为 IIa 型）。B 型外毛细胞则同时包含这三型神经终末的分布。内毛细胞由于神经终末分布无显著差异，因而不分型。A、B 型外毛细胞在耳蜗的分布有所不同，蜗底部仅含 A 型外毛细胞；除蜗顶部以外，外毛细胞的最内层一般也属 A 型。而 B 型外毛细胞则主要见于蜗中回的第三排与顶回的第二、三排内。

(2) 支持细胞：在毛细胞的下方及两侧有许多支持细胞簇拥、包绕、衬垫着，它们对毛细胞起着机械支撑作用，有些也可能起营养作用。

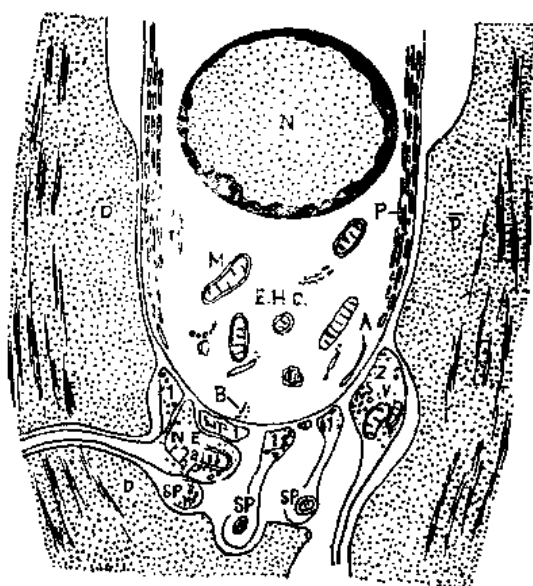
1) 内柱细胞（柯蒂氏内柱）：胞体呈细长的圆柱形，在胞底部变宽，位于柯蒂氏隧道内缘，顶端与外柱细胞相接，内缘与内毛细胞上端接触，外缘向外延伸并越过外柱细胞与第一排外毛细胞顶端接触。沿胞体的纵长有很多张力纤维的丝状结构。一侧耳蜗约有内柱细胞 6000 个。



(a)



A 型



B 型

(b)

图 5(a) 内毛细胞及其支配图解

B, 突触杆; IHC, 内毛细胞; M, 线粒体; N, 细胞核; P, 指细胞; R, 辐射状神经纤维; SB, 螺旋神经纤维束; TR, 隧道杆; V, 有膨大的含小泡神经 (仿 Smith 和 Sjostrand, 1961, Ann. Otol. Rhinol. Laryngol., 70 卷, 504-527 页)。

(b) 有两种支配方式的外毛细胞图解

A, 副膜; B, 突触杆; C, 小泡浓聚区; D, Deiter 氏细胞; EHC, 外毛细胞; M, 线粒体; N, 细胞核; I, 1 型神经末梢; NE2, 2 型神经末梢; NE2a, 2a 型神经末梢; P, 有小泡的周缘膜; SP, 螺旋神经纤维; SV, 突触小泡。内毛细胞和外毛细胞未按同一尺度绘制 (仿 C. Smith, 1961, J. Ultrastruct. Res., 5 卷, 523-556 页)。

2) 外柱细胞(柯蒂氏外柱): 内部结构与内柱细胞相似, 形成柯蒂氏隧道外缘。近蜗顶处的外柱细胞渐大, 而且在底端与内柱细胞分开的距离也变大, 使隧道加宽。一侧耳蜗约有4000个外柱细胞。在外柱细胞的细部直径为1~2微米。外柱细胞顶端的胞浆向外延伸至外毛细胞的第二排。沿内、外柱细胞的纵长有大量张力纤维, 每个细胞约有1000~3000条, 排列规则, 支撑力很强。内、外柱细胞的长度与在底膜的位置有关, 近蜗底部者最短, 约50微米; 近蜗顶部者最长, 约85~100微米。

3) Deiter氏细胞(外指细胞): 在每个外毛细胞下面有一个体积较大, 形状不甚规则的柱状细胞, 也有3~5排, 称Deiter氏细胞。此细胞上端有一向上的细长突起伸至螺旋器表面称作指突, 是网状膜的一部分, 所以这类细胞又名外指细胞。外指细胞的底端落座在底膜上, 核上区的胞浆形成一杯状结构紧包着外毛细胞的基底部。

4) 内指细胞: 在内柱细胞的内侧, 内毛细胞的内下方, 有一排内指细胞。

5) 汉森氏(Hensen)细胞: 为高圆柱状细胞, 从底膜一直延伸到螺旋器表面, 在外指细胞的外侧, 一般约有5~6行。位于耳蜗顶回的细胞内含有较多的类脂颗粒, 直径可达到5~10微米, 充满细胞并使之膨胀起来。

实验证明, 注入外淋巴的某种物质(thoro-trast)可以在外指细胞与汉森氏细胞内发现其颗粒, 表明此物质能够穿透底膜进入螺旋器内的细胞间液中, 并被此二类细胞所吞。

6) 克劳的氏(Claudius)细胞: 在汉森氏细胞外侧一直到底膜褶的梳状带区排列的单层立方形或低柱状上皮细胞。近外螺旋沟处的称为沟细胞。注入外淋巴的thoro-trast也可在这些细胞内见到。

7) 缘细胞: 在内指细胞及内毛细胞内侧的单层立方上皮细胞, 在内螺旋沟的螺旋缘鼓唇表面, 故称缘细胞。

(3) 网状膜: 在耳蜗螺旋器中一个引人注目的结构是毛细胞的毛端穿过网状膜并嵌入盖膜中。网状膜是由外指细胞上端的指状突表面与外柱细胞的指状突表面连接而成。它是薄而坚硬的网状膜片, 也称网状板。毛细胞的静纤毛穿过它的网眼并被牢牢地束缚着。网状膜平铺在耳蜗螺旋器上面, 覆盖着全部外毛细胞, 其内缘下面是内毛细胞与柯蒂氏隧道的拱顶部分, 外缘固定在汉森氏细胞表面形成的软垫上。网状膜的顶面与盖膜下面相毗邻。

4. 盖膜: 由螺旋缘的前庭唇向外侧延伸即为盖膜, 主要成分是纤维与胶状基质。盖膜的根部较薄, 隧道上方处最厚, 外缘最薄, 断面呈梭形, 覆盖着内螺旋沟及螺旋器, 故称盖膜。盖膜的底面与内毛细胞较长的毛接触, 而外毛细胞较长的毛端则从底面插入盖膜中。蜗底部的盖膜相对地薄而窄, 位于蜗顶部者则稍宽而厚。既往的组织图谱常把盖膜与毛细胞绘得相互分开一定距离, 这是由于制片过程中组织脱水收缩造成的假象。正确的图谱应当显示盖膜贴附于毛细胞表面。

3. 耳蜗毛细胞的神经支配: 耳蜗有大量的传入纤维支配和少量的传出纤维支配。传入或传出均对中枢神经系统而言。我国清代医学家王清任早已注意到了听觉与脑的联系, 他在医林改错一书的上卷脑髓说中写道:“两耳通脑, 所听之声归于脑……脑气与耳窍之气不接, 故耳虚聋……耳通脑之道路中, 若有阻滞, 故耳实聋”。国外关于毛细胞的神经支配业已研究多年, Spöndlin 1972年的论文提出了比较新的见解, 以后他用模式图对此作了归纳(见图8)。

(1) 传入纤维支配

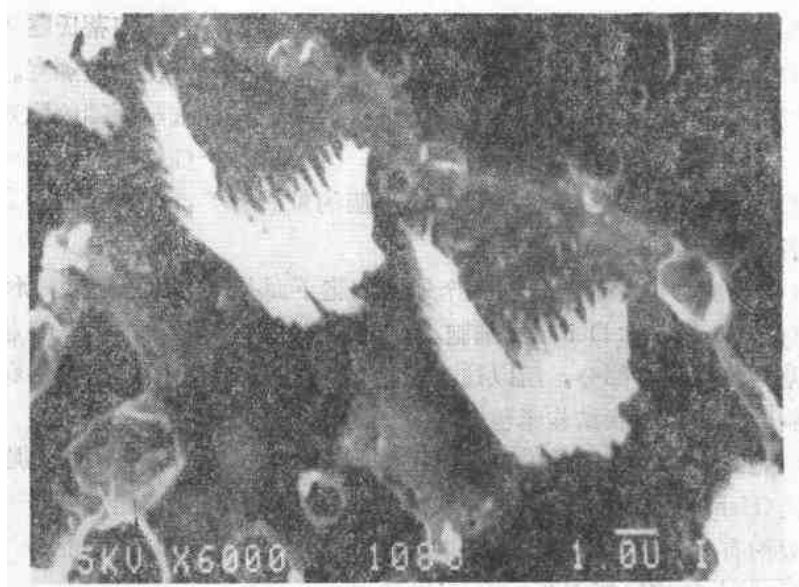


图6 用扫描电子显微镜观察到的猫外毛细胞顶面，可见毛排列呈W型，毛的形态为根细体粗。

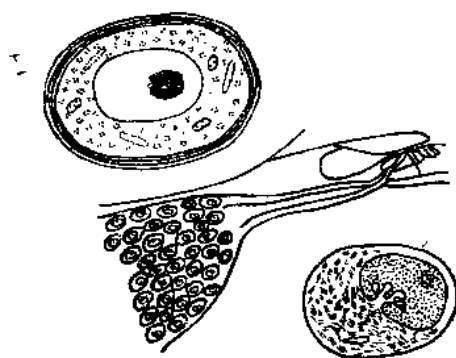


图7 耳蜗螺旋神经节细胞的分型

1. 耳蜗螺旋神经节细胞的分型：螺旋神经节细胞是双极细胞，为听觉传入的第一级神经元，每耳约有28,000个。根据形态学特征可把猫的螺旋神经节细胞分为两型。Ⅰ型：胞体较大；胞核圆形，位居中央，染色较浅但有一深染的核仁；细胞表面有厚的髓磷脂层包绕相当于神经纤维的髓鞘，约占耳蜗螺旋神经节细胞总数的95%。Ⅱ型：胞体较小；胞核呈肾形，位置偏向一侧，染色较深，细胞膜较薄，表面无髓鞘样结构；只占螺旋神经节细胞总数的5%（见图7）。

2. 传入纤维在毛细胞的分布：Ⅰ型神经节细胞发出的树突全部终止于内毛细胞，质言之，听神经传入纤维中的95%均分布至内毛细胞底端。这些树突呈放射状走行，故称放射树突或放射纤维。每个节细胞发出一个树突只支配一个内毛细胞；终止在同一个内毛细胞的有很多节细胞的放射树突（10个左右）。每个Ⅰ型节细胞发出一个长轴突，即听神经传入纤维，终止于延髓的耳蜗核。