

# 耳蜗毛细胞活动的神经动力学分析\*

戎伟峰, 王如彬

(华东理工大学 理学院 认知神经动力学研究所, 上海 200237)

**摘要:** 为了更深刻地了解耳蜗毛细胞活动的神经动力学机制,建立了基于 Hodgkin-Huxley 方程的毛细胞模型,通过数值模拟对不同声音频率刺激时的毛细胞膜电位、功率和能量消耗进行了神经动力学分析.研究表明:声音频率在 0.1~20 kHz 范围内,外毛细胞膜电位的衰减低于内毛细胞,而外毛细胞功率和能量消耗的增益远高于内毛细胞.外毛细胞膜电位的低衰减、功率和能量消耗的高增益支持了外毛细胞的放大作用是由电致运动驱动的.对耳蜗毛细胞膜电位、功率和能量消耗的研究结果有助于深刻了解毛细胞活动的神经动力学性质.

**关键词:** 毛细胞; 声音频率; 膜电位; 功率; 外毛细胞放大

**中图分类号:** O29; O39

**文献标志码:** A

**DOI:** 10.21656/1000-0887.390184

## 引言

听觉神经系统将外界的机械信号转换为神经电信号,拥有着非常巧妙的信号处理机制.内耳基底膜的频率选择性体现了其独特的空间编码能力:将声音的频率转化为基底膜的共振位置<sup>[1-4]</sup>.而内耳感受器毛细胞将基底膜振荡的机械信号转化为神经电信号,这对听觉信息的传导十分重要<sup>[1-2,5]</sup>.

哺乳动物耳蜗毛细胞具有两种不同的类型,分别为外毛细胞和内毛细胞.人类耳蜗在出生时约具有 3 500 个内毛细胞和 12 000 个外毛细胞.这些毛细胞的损伤会导致听力敏感性降低,并且因为内耳毛细胞不能再生,所以这种损伤是永久性的<sup>[6]</sup>.对耳蜗毛细胞神经动力学机制的研究可以得到正常毛细胞的膜电位、功率和能量消耗等,为判断毛细胞是否损伤提供一定的参考.

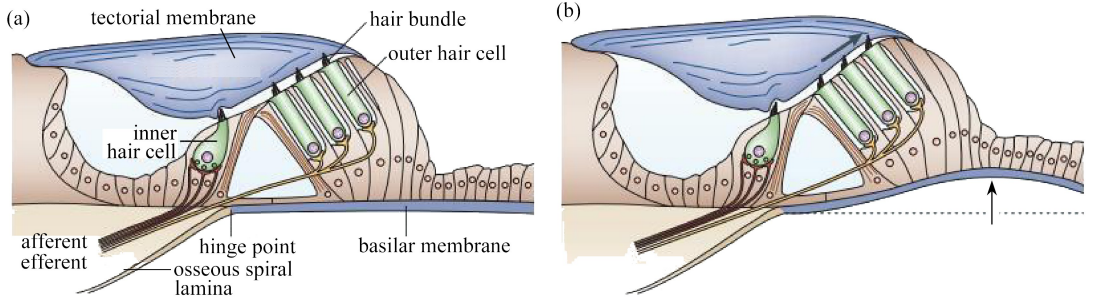
声波的机械振动经过外耳收集和中耳放大后传入内耳,引起内耳中的外淋巴液的振动<sup>[2,7]</sup>.这个振动带动了基底膜(basilar membrane)的振荡,于是 Corti(柯蒂氏)器(organ of Corti)和其上的盖膜(tectorial membrane)也随之移动,如图 1 所示.基底膜和盖膜绕不同的轴上下运动,导致了 Corti 器上的网状层(reticular lamina)和盖膜下表面的剪切运动<sup>[1,8-9]</sup>.这种剪切运动使与盖膜接触的外毛细胞(outer hair cell, OHC)纤毛向某一方向偏转.而内毛细胞(inner hair cell, IHC)的纤毛并不与盖膜接触,其偏转是由于网状层和盖膜之间的内淋巴液的液流所导致的.纤毛的偏转使得其上的机械门控离子通道(MET 通道)的开启发生变化.

\* 收稿日期: 2018-06-28; 修订日期: 2018-07-25

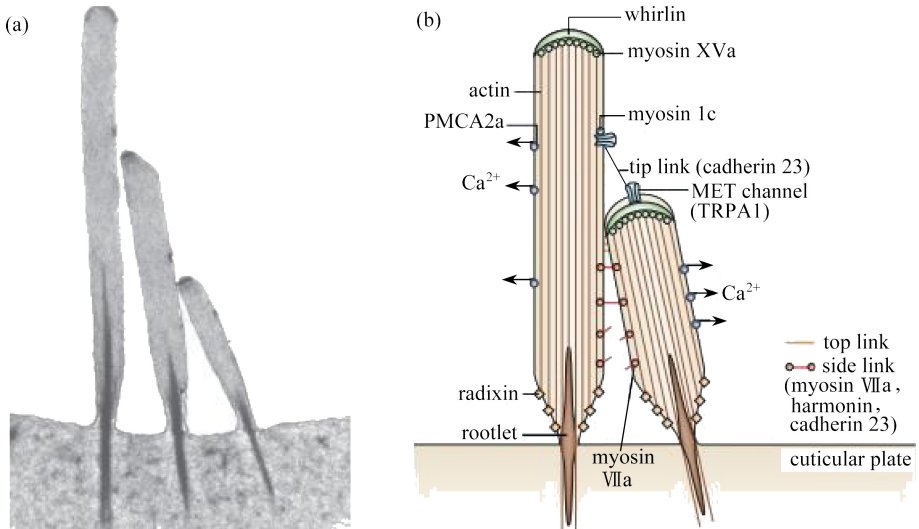
基金项目: 国家自然科学基金(11232005;11472104)

作者简介: 戎伟峰(1993—),男,硕士生(E-mail: rwf106@163.com);

王如彬(1951—),男,教授,博士生导师(通讯作者. E-mail: rbwang@163.com).

图 1 Corti 器<sup>[10]</sup>Fig. 1 The organ of Corti<sup>[10]</sup>

Corti 器上毛细胞的纤毛和细胞顶部是浸润在内淋巴液中的,而毛细胞的胞体是浸润在外淋巴液中的<sup>[10]</sup>。耳蜗中在中阶(*scala media*)的内淋巴液有高浓度的  $K^+$  和低浓度的  $Na^+$ , 其与细胞内液的  $K^+$ 、 $Na^+$  浓度相似。而在前庭阶(*scala vestibuli*)和鼓阶(*scala tympani*)中的外淋巴液有低浓度的  $K^+$  和高浓度的  $Na^+$ <sup>[1,3,11]</sup>。如果以外淋巴液电位为 0 mV, 那么中阶的内淋巴液有着一个高达 +80 mV 的电位, 称为蜗内直流电位(*endocochlear potential, EP*)。当毛细胞纤毛上的 MET 通道开启后, EP 和毛细胞内的负电位构成的电位差使内淋巴液中的  $K^+$  流入毛细胞, 在毛细胞侧膜(*lateral membrane*)形成毛细胞感受器电位<sup>[2,12-13]</sup>。

图 2 毛细胞纤毛的尖端链接<sup>[10]</sup>Fig. 2 The tip link of the stereocilia of a hair cell<sup>[10]</sup>

毛细胞的机械-电换能在纤毛上进行, MET 通道在纤毛的尖连接处(*tip link*), 如图 2 所示。在基底膜振荡过程中, 当基底膜向前庭阶驱动时, 毛细胞和盖膜之间的剪切使纤毛向兴奋方向偏转, 转向最高的静纤毛, MET 通道开启增加, 离子(主要是  $K^+$ ) 进入细胞增多, 毛细胞去极化; 当基底膜向鼓阶驱动时, 纤毛向抑制方向偏转, 背离最高的静纤毛, MET 通道开启减少, 毛细胞复极化<sup>[10,14-15]</sup>。所以, 基底膜振荡使得纤毛向不同的方向偏转, 从而调制了流入毛细胞的电流。该电流从内淋巴液经过毛细胞顶膜(*apical membrane*) 流入毛细胞, 再从毛细胞侧膜流出到外淋巴液, 被称为换能器电流。此电流在毛细胞侧膜上产生的电压就是毛细胞感受器电

位<sup>[3,16]</sup>.通过毛细胞的机械-电换能,基底膜振荡这种机械信号被转换为毛细胞的神经电信号,这样听觉信息才能经由听神经传入大脑听觉中枢产生听觉感知<sup>[1,17-18]</sup>.

Brownell 等在 1985 年首次发现了外毛细胞的电致运动 (electromotility)<sup>[19]</sup>.外毛细胞的电致运动将膜电位转换为外毛细胞的长度变化,膜电位去极化导致细胞缩短,超极化导致细胞伸长<sup>[20]</sup>.耳蜗放大很可能是由外毛细胞的电致运动驱动的<sup>[19-21]</sup>,而电致运动依赖于外毛细胞侧膜膜电位<sup>[21]</sup>,所以可以通过研究外毛细胞侧膜膜电位来研究其放大作用.

为了更深刻地了解耳蜗毛细胞活动的神经动力学机制,建立了基于 Hodgkin-Huxley 方程毛细胞模型,引入 Mountain 等提出的机械门控离子通道电导来代替 Howard 等提出的机械门控离子通道电导<sup>[22-23]</sup>,通过数值模拟对不同声音频率刺激时的毛细胞膜电位、功率和能量消耗进行了神经动力学分析.

## 1 数学模型

### 1.1 毛细胞模型

由 Hodgkin 和 Huxley 建立的 Hodgkin-Huxley 模型<sup>[24]</sup>在众多神经元模型中有着重要的地位,是和实验结果匹配得最好的模型之一.但是 Hodgkin-Huxley 模型只考虑了钠电流、钾电流和漏电流,和毛细胞中电流的实际情况并不吻合.为了使 Hodgkin-Huxley 模型适用于毛细胞,Catacuzzeno 等分析了毛细胞活动过程中的离子电流,建立了基于 Hodgkin-Huxley 模型的毛细胞模型<sup>[25-26]</sup>.Han 和 Neiman 等在其基础上加入机械门控离子电流,改进了毛细胞模型,使之更符合毛细胞的神经动力学机制<sup>[27-28]</sup>.

在前人研究的基础上,本文基于 Hodgkin-Huxley 方程建立了不同声音频率时基底膜最佳频率处的毛细胞模型.其外流的电流包括内向整流钾电流 ( $I_K$ )、延迟整流钾电流 ( $I_{DRK}$ ) 和依赖于钙离子的钾电流 ( $I_{KCa}$ ),内流的电流包括阳离子 h 型电流 ( $I_h$ )、电压门控钙离子电流 ( $I_{Ca}$ )、漏电流 ( $I_L$ ) 和机械门控电流 ( $I_{MET}$ ).具体模型如下所示:

$$C \frac{dV}{dt} = -I_K - I_h - I_{DRK} - I_{Ca} - I_{KCa} - I_L - I_{MET}, \quad (1)$$

其中,  $C$  是毛细胞膜电容,  $V$  是毛细胞侧膜膜电位.

内向整流钾电流 ( $I_K$ ) 包括 1 个快速和 1 个慢速激活通道<sup>[26]</sup>:

$$I_K = g_K(V - E_K)[0.7m_{K_f} + 0.3m_{K_s}], \quad (2)$$

$$\frac{dm_{K_{f,s}}}{dt} = (m_{K_\infty} - m_{K_{f,s}}) / \tau_{K_{f,s}}, \quad (3)$$

$$m_{K_\infty} = \frac{1}{1 + \exp((V + 110)/11)}, \quad (4)$$

$$\tau_{K_f} = 0.7 \exp\left(-\frac{V + 120}{43.8}\right) + 0.04, \quad (5)$$

$$\tau_{K_s} = 14.1 \exp\left(-\frac{V + 120}{28}\right) + 0.04, \quad (6)$$

其中  $E_K = -95$  mV,  $g_K = 29$  nS.

阳离子 h 型电流 ( $I_h$ ) 有 3 个独立的激活通道<sup>[25]</sup>:

$$I_h = g_h(V - E_h)[3m_h^2(1 - m_h) + m_h^3], \quad (7)$$

$$\frac{dm_h}{dt} = (m_{h_\infty} - m_h) / \tau_h, \quad (8)$$

$$m_{h_\infty} = \frac{1}{1 + \exp((V + 87)/16.7)}, \quad (9)$$

$$\tau_h = 135.7 \exp\left[-\left(\frac{V + 91.4}{21.2}\right)^2\right] + 63.7, \quad (10)$$

其中  $E_h = -45$  mV,  $g_h = 2.2$  nS.

延迟整流钾电流 ( $I_{\text{DRK}}$ ) 有 2 个独立的激活通道<sup>[26]</sup>:

$$I_{\text{DRK}} = P_{\text{DRK}} \frac{VF^2}{RT} \frac{(c_K)_{\text{in}} - (c_K)_{\text{ex}} e^{-FV/(RT)}}{1 - e^{-FV/(RT)}} m_{\text{DRK}}^2, \quad (11)$$

$$\frac{dm_{\text{DRK}}}{dt} = (m_{\text{DRK}_\infty} - m_{\text{DRK}}) / \tau_{\text{DRK}}, \quad (12)$$

$$m_{\text{DRK}_\infty} = \left[ \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{V + 48.3}{4.19}\right)} \right]^{1/2}, \quad (13)$$

$$\tau_{\text{DRK}} = \frac{1}{\alpha_{\text{DRK}} + \beta_{\text{DRK}}}, \quad (14)$$

$$\alpha_{\text{DRK}} = \frac{1}{3.2e^{-V/20.9}}, \quad (15)$$

$$\beta_{\text{DRK}} = \frac{1}{1467e^{V/5.96} + 9}, \quad (16)$$

其中  $P_{\text{DRK}} = 2.4 \times 10^{-14}$  L/s,  $(c_K)_{\text{in}} = 112$  mmol/L,  $(c_K)_{\text{ex}} = 2$  mmol/L,  $F$  是 Faraday(法拉第)常数,  $R$  是通用气体常数,  $T = 295.15$  K.

电压门控钙离子电流 ( $I_{\text{Ca}}$ ) 有 3 个独立的激活通道<sup>[25]</sup>:

$$I_{\text{Ca}} = g_{\text{Ca}} m_{\text{Ca}}^3 (V - E_{\text{Ca}}), \quad (17)$$

$$\frac{dm_{\text{Ca}}}{dt} = (m_{\text{Ca}_\infty} - m_{\text{Ca}}) / \tau_{\text{Ca}}, \quad (18)$$

$$m_{\text{Ca}_\infty} = \frac{1}{1 + \exp(-(V + 55)/12.2)}, \quad (19)$$

$$\tau_{\text{Ca}} = 0.325 \exp\left[-\left(\frac{V + 77}{51.67}\right)^2\right] + 0.046, \quad (20)$$

其中  $E_{\text{Ca}} = 42.5$  mV,  $g_{\text{Ca}} = 1.2$  nS.

依赖于钙离子的钾电流 ( $I_{\text{KCa}}$ ) 有 1 个激活通道:

$$I_{\text{KCa}} = g_{\text{KCa}} m_{\text{KCa}} (V - E_{\text{KCa}}), \quad (21)$$

$$\frac{dm_{\text{KCa}}}{dt} = \alpha_{\text{KCa}} (1 - m_{\text{KCa}}) - \beta_{\text{KCa}} m_{\text{KCa}}, \quad (22)$$

$$\alpha_{\text{KCa}} = \frac{500 \exp[(V - 65)/27] (0.015 - c_{\text{Ca}})}{\exp[-(c_{\text{Ca}} - 0.015)/0.0013] - 1}, \quad (23)$$

$$\beta_{\text{KCa}} = 0.05, \quad (24)$$

$$\frac{dc_{Ca}}{dt} = -\frac{I_{Ca}}{0.4F} + \left(0.05 - \frac{c_{Ca}}{800}\right), \quad (25)$$

其中  $E_{KCa} = -70$  mV,  $F$  是 Faraday 常数, 内毛细胞电导  $g_{KCa\_IHC} = 50$  nS, 而外毛细胞电导  $g_{KCa\_OHC}$  是变化的<sup>[29-30]</sup>, 从耳蜗顶部到耳蜗底部对数线性增大, 本文取  $g_{KCa\_OHC} = 5 \times 10^{1+1.68x_{bm}}$ , 其中  $x_{bm}$  是基底膜距离耳蜗蜗顶的比例距离.

在漏电流 ( $I_L$ ) 中  $E_L = 0$  mV,  $g_L = 0.3$  nS,

$$I_L = g_L(V - E_L). \quad (26)$$

$I_{MET}$  和其他毛细胞侧膜上的电流不同, 是通过毛细胞顶部的纤毛上的机械门控通道进入毛细胞内的离子电流 (主要成分是  $K^+$ ), 其膜电位需要减去内淋巴液的电位  $V_{EP} = 80$  mV. 因为内淋巴液和细胞内液钾离子浓度相似, 所以  $E_{MET} = 0$  mV<sup>[1]</sup>. 于是, 可得

$$I_{MET} = g_{MET}(V - V_{EP} - E_{MET}). \quad (27)$$

对于机械门控电导  $g_{MET}$  的计算, 本文采取 Mountain 等的方法<sup>[23]</sup>, 即

$$g_{MET} = \frac{g_{max}}{(1 + e^{-(x-27)/85})(1 + e^{-(x-27)/11})}, \quad (28)$$

其中  $g_{max}$  是机械门控电导的最大值,  $x$  是纤毛的偏转距离. 对于  $g_{max}$ , 内毛细胞是不变的, 而外毛细胞是变化的, 从耳蜗顶部到耳蜗底部对数线性增大<sup>[29]</sup>, 本文取  $g_{max\_OHC} = 1.12 \times 10^{1+0.780 \cdot 6x_{bm}}$ .

因为纤毛的运动是正弦运动<sup>[10]</sup>, 所以可以设

$$x = A \sin(2\pi ft), \quad (29)$$

其中  $A$  是常系数,  $f$  是声音的频率.

又因为当纤毛处于没有偏转的静息位置 ( $x = 0$ ) 时, 其上仍有大约 10% 的通道开启<sup>[14,31]</sup>, 所以可以由此求解出  $A$  的值.

通过上述模型, 可以得到不同声音频率时的毛细胞膜电位.

## 1.2 毛细胞功率模型

因为上述的毛细胞模型是基于 Hodgkin-Huxley 模型建立的, 所以毛细胞的功率可以用计算 Hodgkin-Huxley 模型功率的方法来计算<sup>[32-33]</sup>. 具体方法如下所示.

毛细胞所蕴含的电能可以写成膜电容中储存的电势能与各个离子 Nernst (能斯特) 电位等效的电池中的储能, 即

$$H(t) = \frac{1}{2} CV^2 + H_K + H_h + H_{DRK} + H_{Ca} + H_{KCa} + H_L + H_{MET}. \quad (30)$$

式(30)右侧的后 7 项是难以直接计算的, 但每项的变化速率等于通过等效电池的电流乘以其电动势 (Nernst 电位)<sup>[31]</sup>. 所以, 总功率  $P(t)$  是  $H(t)$  对时间的导数:

$$P(t) = CV \frac{dV}{dt} + I_K E_K + I_h E_h + I_{DRK} E_{DRK} + I_{Ca} E_{Ca} + I_{KCa} E_{KCa} + I_L E_L + I_{MET} E_{MET}. \quad (31)$$

将式(1)代入式(31), 可得

$$P(t) = -I_K(V - E_K) - I_h(V - E_h) - I_{DRK}(V - E_{DRK}) - I_{Ca}(V - E_{Ca}) - I_{KCa}(V - E_{KCa}) - I_L(V - E_L) - I_{MET}(V - E_{MET}). \quad (32)$$

式(32)左边是总功率, 右边各项分别是各个离子通道的功率.

通过上述方法, 可以得到不同声音频率时的毛细胞功率. 然后, 对式(32)在刺激时间内积

分,可以得到该段时间内不同声音频率时的毛细胞能量消耗。

## 2 结果与讨论

### 2.1 不同声音频率时的毛细胞膜电位

为了研究基底膜振荡过程中声音频率对毛细胞膜电位的影响,本小节首先进行了如图 3 和图 4 的仿真实验。其中,声音刺激从第 10 ms 持续到第 50 ms,声音刺激频率分为 3 个等级: $f = 500, 1\,000, 2\,000$  Hz。

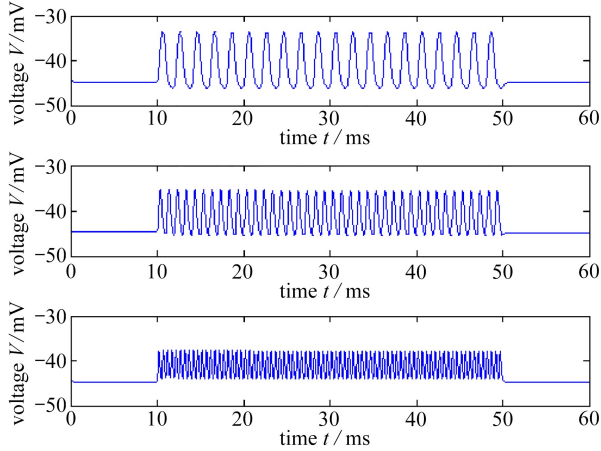


图 3 500, 1 000, 2 000 Hz 时内毛细胞膜电位(从上到下)

Fig. 3 Membrane potentials of IHC at 500, 1 000, 2 000 Hz (from top to bottom)

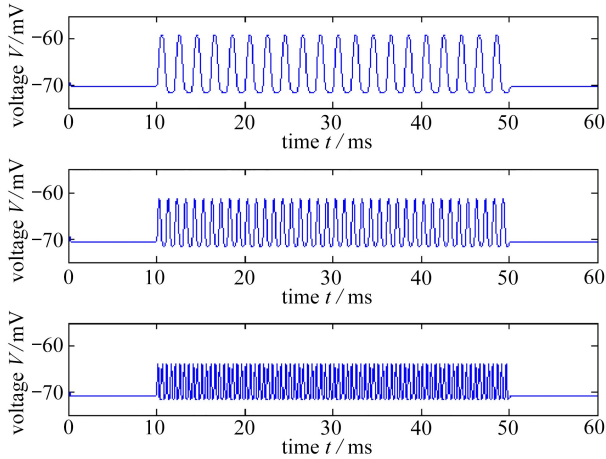


图 4 500, 1 000, 2 000 Hz 时外毛细胞膜电位(从上到下)

Fig. 4 Membrane potentials of OHC at 500, 1 000, 2 000 Hz (from top to bottom)

从图 3 和图 4 可以看出:随着声音频率的增大,毛细胞膜电位的峰值逐渐减小、谷值却逐渐增大,其综合结果是毛细胞膜电位的幅度逐渐变小,这和生理实验数据是一致的<sup>[34]</sup>,很好地再现了基底膜振荡过程中毛细胞膜电位的细节特征,符合毛细胞的神经动力学性质,这也说明本文建立的基底膜振荡过程中不同声音频率时的毛细胞模型是合理的。

为了更细致地分析声音频率和毛细胞膜电位之间的关系,接下来研究毛细胞膜电位随着声音频率增大的变化,声音频率范围为 0.1 ~ 20 kHz,记毛细胞膜电位的幅度为  $\Delta V$ ,仿真结果



如图 5 所示.

在图 5 中,实线和虚线分别代表不同声音频率时,基底膜最佳频率处内毛细胞和外毛细胞的膜电位幅度.当声音频率增大时,内毛细胞和外毛细胞膜电位都出现衰减.在 1 000 Hz 之前,外毛细胞的衰减比内毛细胞快,但两者的衰减都较小;在 1 000 Hz 之后,内毛细胞的衰减比外毛细胞快得多.

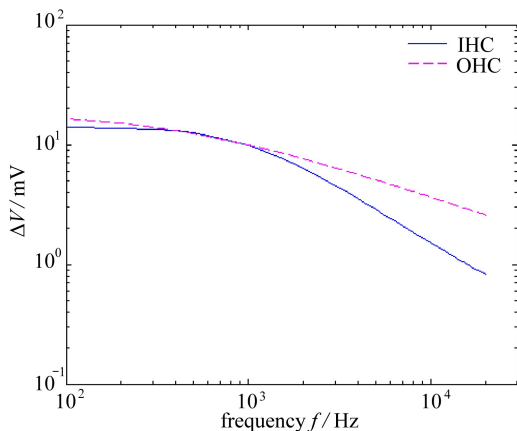


图 5 不同声音频率时的毛细胞膜电位幅度

Fig. 5 The hair cell membrane potential range at different frequencies

根据图 5,可以计算出内毛细胞膜电位的衰减为 $-16.3516$  dB/十倍频,外毛细胞膜电位的衰减为 $-8.7562$  dB/十倍频.外毛细胞膜电位的低衰减使得外毛细胞的电致运动也呈现低衰减,这支持了外毛细胞的放大作用是由电致运动驱动的结论<sup>[29]</sup>.

## 2.2 不同声音频率时的毛细胞功率和能量消耗

为了研究基底膜振荡过程中声音频率对毛细胞功率和能量消耗的影响,本小节首先进行了如图 6 和图 7 的仿真实验.其中,声音刺激从第 10 ms 持续到第 50 ms,声音刺激频率分为 3 个等级: $f = 500, 1\,000, 2\,000$  Hz.

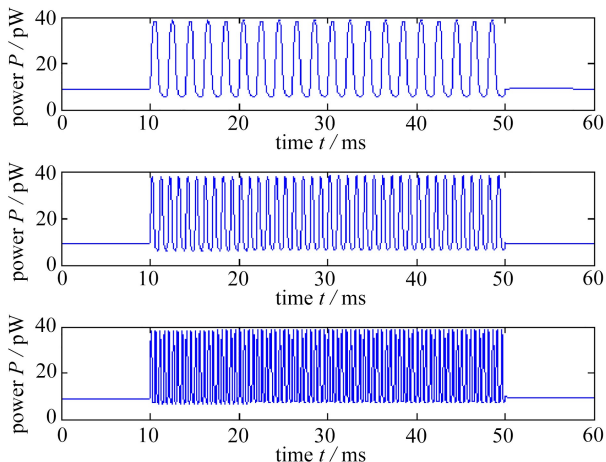


图 6 500,1 000,2 000 Hz 时的内毛细胞功率(从上到下)

Fig. 6 Powers of IHC at 500, 1 000, 2 000 Hz (from top to bottom)

对于内毛细胞(图 6),随着声音频率的增大,功率的峰值、谷值和幅度变化不大;而对于外

毛细胞(图 7),随着声音频率的增大,功率的峰值逐渐变大、谷值却逐渐变小,两者的变化导致幅度逐渐变大.这说明声音频率对毛细胞功率的影响主要体现在外毛细胞上.

为了更细致地分析声音频率和毛细胞功率之间的关系,接着研究毛细胞功率随着声音频率增大的变化,声音频率范围为  $0.1 \sim 20$  kHz,记毛细胞功率的幅度为  $\Delta P$ ,仿真结果如图 8 所示.

在图 8 中,实线和虚线分别代表不同声音频率时基底膜最佳频率处内毛细胞和外毛细胞的功率幅度.从图 8 中可以得出:当声音频率增大时,内毛细胞功率出现衰减,但幅度很小,而外毛细胞功率却出现较大的增益.

根据图 8,可以计算内毛细胞功率的衰减为  $-0.0084$  dB/十倍频,外毛细胞功率的增益为  $6.9592$  dB/十倍频.

然后,将毛细胞功率对刺激时间进行积分,可以计算这  $40$  ms 刺激时间中不同声音频率时毛细胞的能量消耗.

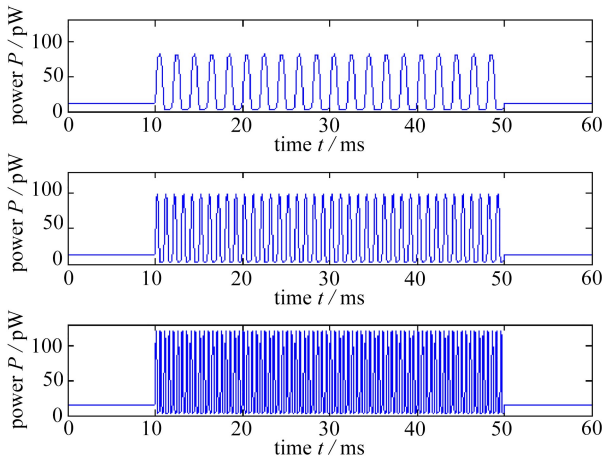


图 7 500,1 000,2 000 Hz 时的外毛细胞功率(从上到下)

Fig. 7 Powers of OHC at 500, 1 000, 2 000 Hz (from top to bottom)

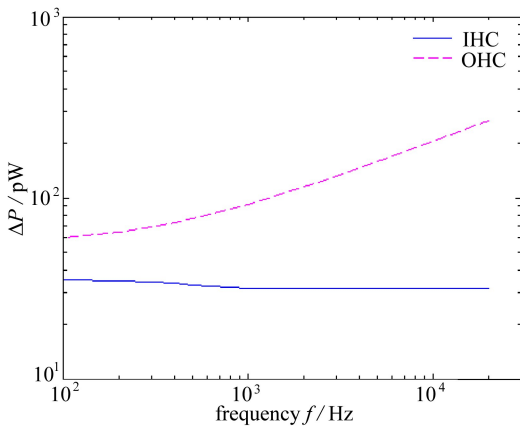


图 8 不同声音频率时的毛细胞功率幅度

Fig. 8 The hair cell power range at different frequencies

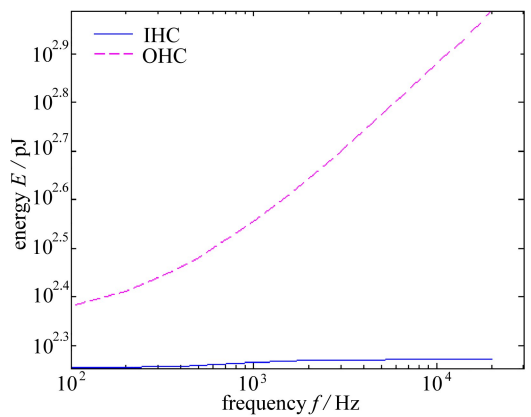


图 9 不同声音频率时的毛细胞能量消耗

Fig. 9 The hair cell energy consumption at different frequencies

在图 9 中,实线和虚线分别代表不同声音频率时基底膜最佳频率处内毛细胞和外毛细胞的能量消耗.从图 9 中可以看到:当声音频率增大时,内毛细胞的能量消耗出现增益,但幅度很



小,而外毛细胞的能量消耗增益显著。

根据图 9,可以计算内毛细胞能量消耗的增益为 0.121 6 dB/十倍频,外毛细胞能量消耗的增益为 6.525 9 dB/十倍频。

当声音频率增大时,基底膜振荡的频率也随之提高,使得外毛细胞伸长和缩短的次数增多,外毛细胞功率和能量的高增益表明外毛细胞的电致运动的强度并没有显著减少,这从一定意义上支持了外毛细胞的放大作用是由电致运动驱动结论。

### 3 结 论

为了更深刻地了解耳蜗毛细胞活动的神经动力学机制,建立了基于 Hodgkin-Huxley 方程的毛细胞模型,引入 Mountain 等提出的机械门控离子通道电导,通过数值模拟对不同声音频率刺激时的毛细胞膜电位、功率和能量消耗进行了神经动力学分析。

本文的研究结果表明,声音频率在 0.1~20 kHz 范围内,有如下结论:1) 外毛细胞膜电位的衰减低于内毛细胞,只有-8.756 2 dB/十倍频;2) 外毛细胞功率和能量消耗的增益远高于内毛细胞,分别为 6.959 2 dB/十倍频和 6.525 9 dB/十倍频。

外毛细胞膜电位的低衰减、功率和能量消耗的高增益支持了外毛细胞的放大作用是由电致运动驱动的。内毛细胞和外毛细胞的差异反映了两者的不同功能,内毛细胞是作为感受细胞存在的,而外毛细胞在声音放大中起着重要的作用。

本文对耳蜗毛细胞膜电位、功率和能量消耗的研究结果有助于深刻了解毛细胞活动的神经动力学性质。

#### 参考文献(References):

- [1] BEAR M F, CONNORS B W, PARADISO M A. *Neuroscience: Exploring the Brain*[M]. Philadelphia: Williams & Wilkins, 2006.
- [2] 梁之安. 听觉感受和辨别的神经机制[M]. 上海:上海科技教育出版社, 1999. (LIANG Zhian. *Neural Mechanisms of Auditory Perception and Discrimination*[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Education Press, 1999. (in Chinese))
- [3] KANDEL E, SCHWARTZ J, JESSELL T, et al. *Principles of Neural Science*[M]. 5th ed. McGraw-Hill Education Press, 2013.
- [4] ZHAO J, DENG B, QIN Y, et al. Weak electric fields detectability in a noisy neural network [J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, **11**(1): 81-90.
- [5] LI X, ZHANG Y, LI L, et al. Attention is shaped by semantic level of event-structure during speech comprehension: an electroencephalogram study[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, **11**(5): 467-481.
- [6] JR NADOL J B. Hearing loss[J]. *The New England Journal of Medicine*, 1993, **329**(15): 1092-1102.
- [7] HUANG M, JIN J, ZHANG Y, et al. Usage of drip drops as stimuli in an auditory P300 BCI paradigm[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2018, **12**(1): 85-94.
- [8] FETTIPLACE R, FUCHS P A. Mechanisms of hair cell tuning[J]. *Annual Review of Physiology*, 1999, **61**: 809-834.
- [9] LAVIGNE F, LONGRÉE D, MAYAFFRE D, et al. Semantic integration by pattern priming: experiment and cortical network model[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2016, **10**(6): 513-533.

- [10] FETTIPLACE R, HACKNEY C M. The sensory and motor roles of auditory hair cells[J]. *Nature Reviews Neuroscience*, 2006, **7**(1): 19-29.
- [11] YUVARAJ R, MURUGAPPAN M. Hemispheric asymmetry non-linear analysis of EEG during emotional responses from idiopathic Parkinson's disease patients[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2016, **10**(3): 225-234.
- [12] BEURG M, FETTIPLACE R, NAM J H, et al. Localization of inner hair cell mechanotransducer channels using high speed calcium imaging[J]. *Nature Neuroscience*, 2009, **12**(5): 553-558.
- [13] HWANG J H, NAM K W, JANG D P, et al. Effects of spectral smearing of stimuli on the performance of auditory steady-state response-based brain-computer interface [J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, **11**(6): 515-527.
- [14] COREY D P, HUDSPETH A J. Ionic basis of the receptor potential in a vertebrate hair cell [J]. *Nature*, 1979, **281**(5733): 675-677.
- [15] HUDSPETH A J. How the ear's works work[J]. *Nature*, 1989, **341**(6241): 397-404.
- [16] YI G S, WANG J, DENG B, et al. Complexity of resting-state EEG activity in the patients with early-stage Parkinson's disease[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2017, **11**(2): 147-160.
- [17] RUBEL E W, FURRER S A, STONE J S. A brief history of hair cell regeneration research and speculations on the future[J]. *Hearing Research*, 2013, **297**(1): 42-51.
- [18] HAKAK A M, BHATTACHARYA J, BILORIA N, et al. Navigating abstract virtual environment: an eeg study[J]. *Cognitive Neurodynamics*, 2016, **10**(6): 471-480.
- [19] BROWNELL W E, BADER C R, BERTRAND D, et al. Evoked mechanical responses of isolated cochlear outer hair cells[J]. *Science*, 1985, **227**(4683): 194-196.
- [20] BROWNELL W E. What is electromotility? The history of its discovery and its relevance to acoustics[J]. *Acoustics Today*, 2017, **13**(1): 20-27.
- [21] ASHMORE J. Cochlear outer hair cell motility[J]. *Physiological Reviews*, 2008, **88**(1): 173-210.
- [22] HOWARD J, HUDSPETH A A J. Compliance of the hair bundle associated with gating of mechano-electrical transduction channels in the Bullfrog's saccular hair cell [J]. *Neuron*, 1988, **1**(3): 189-199.
- [23] MOUNTAIN D C, CODY A R. Multiple modes of inner hair cell stimulation[J]. *Hearing Research*, 1999, **132**(1/2): 1-14.
- [24] HODGKIN A L, HUXLEY A F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve[J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1952, **52**(1/2): 25-72.
- [25] CATACUZZENO L, FIORETTI B, FRANCIOLINI F. Voltage-gated outward K currents in frog saccular hair cells[J]. *Journal of Neurophysiology*, 2003, **90**(6): 3688-3701.
- [26] CATACUZZENO L, FIORETTI B, PERIN P, et al. Spontaneous low-frequency voltage oscillations in frog saccular hair cells[J]. *Journal of Physiology*, 2004, **561**(3): 685-701.
- [27] HAN L, NEIMAN A B. Spontaneous oscillations, signal amplification, and synchronization in a model of active hair bundle mechanics[J]. *Physical Review E*, 2010, **81**(4): 041913. DOI: 10.1103/PhysRevE.81.041913.
- [28] NEIMAN A B, KAI D, BENJAMIN L, et al. Spontaneous voltage oscillations and response dynamics of a Hodgkin-Huxley type model of sensory hair cells[J]. *Journal of Mathematical Neuroscience*, 2011, **1**(11): 1-24.

- [29] MISTRÍK P, MULLALEY C, MAMMANO F, et al. Three-dimensional current flow in a large-scale model of the cochlea and the mechanism of amplification of sound[J]. *Journal of the Royal Society Interface*, 2009, **6**(32): 279-291.
- [30] MAMMANO F, ASHMORE J F. Differential expression of outer hair cell potassium currents in the isolated cochlea of the guinea-pig[J]. *The Journal of Physiology*, 1996, **496**(3): 639-646.
- [31] KROS C J, RUSCH A, RICHARDSON G P. Mechano-electrical transducer currents in hair cells of the cultured neonatal mouse cochlea[J]. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 1992, **249**(1325): 185-193.
- [32] MOUJAHID A, D' ANJOU A, TORREALDEA F J, et al. Energy and information in Hodgkin-Huxley neurons[J]. *Physical Review E*, 2011, **83**(3): 031912. DOI: 10.1103/PhysRevE.83.031912.
- [33] WANG Y, WANG R, XU X. Neural energy supply-consumption properties based on Hodgkin-Huxley model[J]. *Neural Plasticity*, 2017, **2017**: 6207141. DOI: 10.1155/2017/6207141.
- [34] PALMER A R, RUSSELL I J. Phase-locking in the cochlear nerve of the guinea-pig and its relation to the receptor potential of inner hair-cells[J]. *Hearing Research*, 1986, **24**(1): 1-15.

## Neurodynamic Analysis of Cochlear Hair Cell Activity

RONG Weifeng, WANG Rubin

(*Institute for Cognitive Neurodynamics, School of Science,  
East China University of Science and Technology, Shanghai 200237, P.R.China*)

**Abstract:** To understand the neurodynamic mechanism of cochlear hair cell activity more profoundly, a hair cell model based on the Hodgkin-Huxley equation was established. Through numerical simulation, neurodynamic analysis of hair cell membrane potential, power, and energy consumption was performed. The results show that, when the sound frequency is in the range of 0.1~20 kHz, the attenuation of outer hair cells' (OHCs) membrane potential will be lower than that of inner hair cells (IHCs), while the gains in power and energy consumption of OHCs will be much larger than those of IHCs. The low attenuation of OHC membrane potential and the high gains in power and energy consumption support the view that the OHC amplification is driven by electromotility. The study on membrane potential, power and energy consumption of cochlear hair cell contributes to the profound understanding of the neurodynamic properties of hair cell activity.

**Key words:** hair cell; sound frequency; membrane potential; power; outer hair cell amplification

**Foundation item:** The National Natural Science Foundation of China(11232005;11472104)

---

引用本文/Cite this paper:

戎伟峰, 王如彬. 耳蜗毛细胞活动的神经动力学分析[J]. *应用数学和力学*, 2019, **40**(2): 139-149.  
RONG Weifeng, WANG Rubin. Neurodynamic analysis of cochlear hair cell activity[J]. *Applied Mathematics and Mechanics*, 2019, **40**(2): 139-149.