



听觉基础研究的若干 问题展望 (I)

方 至

(中国科学院心理研究所)

1989年11月3日收到

一、前 言

气象万千的声音世界所诱发的听觉现象,一直是个多学科研究课题。几十年来,声学、生理学、心理学、语言学和工程技术等领域的学者,从各自关心的方面,引进一些新方法和新观点,为听觉研究的深入进展做出了贡献。近十年来,随着高科技的推广应用,多学科群策群力取得的成果尤其显著。因此,不少学者满怀信心的预言,未来十年将是听觉科学极富创造性和令人鼓舞的时期,许多长期悬而未决的理论和实际问题将得到解决。本文拟从声学的角度,对听觉基础研究中三个主要方面,即生理声学、心理声学和语言知觉的重大问题作一扼要的介绍。我们从中可以看到,一些学者们的上述预言和信念是有根据的。

二、生理声学

和60年代以 Von Bekesy 为代表的时期比较,生理声学的基本格局似乎至今并无变化。研究的重点仍然在实验手段容易触及的外周听系统,而耳蜗与皮层之间的听觉信息加工仍旧是一个力所不及的必然王国。但值得高兴的是,耳蜗生理学和耳蜗力学过去十多年的辛勤探索,确实取得了巨大进展。70年代提出的一些问题,如耳蜗的非线性过程,内、外毛细胞的不同功能和相互作用,听觉传出系统的功能,听觉的生化机理等等,今天似未逐一地完满解决,实质上却比人们期望的要高。多年的研

应用声学

究积累,已在耳蜗生理学孕育出一个有关耳蜗机理的新概念。这个新概念不仅将上述问题融为一个整体,更重要的是突破了 Von Bekesy 的耳蜗模型的局限性。Von Bekesy 的模型体现了他杰出的贡献——行波理论,却同时因袭了 Helmholtz 以来的传统观念,把耳蜗视为一组被动的频率分析器。新概念则认为,耳蜗中存在着接收和分析声音信号的能动机制,它主动地参与调节整个柯蒂器的感受性和选择性。这里应当指出,对耳蜗听觉机理的能动性的思想,并非前无古人。Gold 于 1948 年就曾怀疑,单凭耳蜗被动的从传入声信号引起的振动,能否说明听觉对音高的精确辨别。他提出耳蜗本身必须具有机械能源,由传入的振动予以释放和控制,从而提高柯蒂器的自然谐振。可惜,这主要是思辨的产物,所以无助于当时条件很差的听觉研究。今天新的耳蜗能动假说则不然,它是在 60 年代以来,耳蜗生理学和耳蜗力学一系列实验观察的基础上产生的,特别是在有关耳蜗频率选择性的研究、耳声的发现、免疫细胞化学和单克隆抗体等神经生物学技术,对耳蜗毛细胞骨骼肌蛋白的研究和耳蜗传入和传出神经纤维递质的研究等丰富成果的基础上产生的。

1. 耳蜗频率选择性

在日常生活中,人耳必须能分析象言语声这类复合声信号,否则无法识别言语。将复合声的某一频率成分,从与它同时出现的其它频率成分分离出来的过程,称为频率解析或频率选择性。它常用听觉调谐曲线表征。这是听系统某一位,受不同频率的声音作用,当引起的反应达到相等数值时,声压级随频率变化的函

• 1 •

数曲线。调谐曲线犹如一个滤波器的频响曲线，图 1 是听系统的几组调谐曲线。图中的上部用实线或短线标出的，是来源于正常豚鼠底膜不同部位的八条耳蜗神经纤维的电反应调谐曲线。其中 2kHz 以上的五条曲线的形状是不对称的：高频一边很陡，低频一边在 80dB 左右变得平缓。两边相联形成线头 (TIP)，低频的平缓部分称为线尾 (TAIL)。这些曲线的线头很尖，半功率带宽约 1/3—1/6 倍频程，其截止频率，由尖头到高频边沿，每倍频程可超过几百 dB。线头处的相应频率即该神经纤维的特征频率，它决定于纤维起源于底膜的部位。图的上部用点标出的一组曲线，是豚鼠耳蜗遭到缺氧、强噪声暴露或耳毒等因素的作用，出现病变时耳蜗神经纤维的调谐曲线。和前一组曲线对比，线尾大体不变，显著的差异在线头部分：尖端消失，曲线上移。这表明动物的听觉频率选择性和感受性都受到损害。耳蜗铺片所作的病理检查进一步表明，病变发生在外毛细胞，而内毛细胞几乎没有触动，由此可以看出：(1)耳蜗的频率选择或滤波机制带有生理上的脆弱性特征，即容易受强声和不利的内外环境因素的破坏；(2)外毛细胞和频率选择性有密切的内在联系。

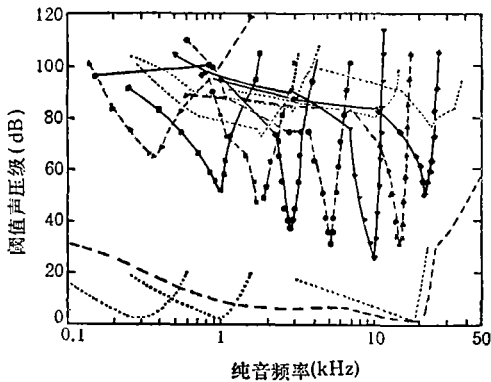


图 1 听系统调谐曲线

图下部的一组曲线，是 Von Bekesy, Johnstone, Wilson 等人从豚鼠底膜机械振动分别测量的调谐曲线。和图的上部分正常听神经纤维的曲线比较，这些曲线的斜率大大降低，即

令采用麦斯堡尔效应或激光等这类先进测量技术，底膜调谐的陡度充其量每倍频程只有两百多 dB。底膜和听神经之间在频率选择性上存在的这一差值，对近 20 年来的耳蜗生理学提出了挑战。人们必须阐明，耳蜗内存在什么机制将频率选择性由底膜的水平提高到听神经的水平。为此，产生了所谓“第二滤波器”的设想。人们把底膜的机械调谐当作频率选择的第一阶段，是第一滤波器；在它之后的第二阶段，一个假想的第二滤波器加锐了耳蜗的机械调谐，使之达到听神经频率选择性的水平。调谐曲线的线尾是第一滤波器(底膜)分析活动的反映，曲线的线头则是第二滤波器作用的结果。两者在性质上都是机械的。至于第二滤波器该在耳蜗的哪一部位？它的机理如何？正是问题所在。

1978 年，Russell 和 Sellar 用微电极描记出细胞内电位，获得了极有价值的内毛细胞调谐曲线，推进了上述问题的探索。图 2 是以细胞内直流电位为参数的内毛细胞调谐曲线。其中最低一条的 2mV 曲线的调谐锐度，完全达到了听神经的调谐水平。这个实验结果清楚说明，未知的滤波作用肯定发生在内毛细胞产生内部电位之前。这一点，和前述病理条件下观察到的外毛细胞和频率选择性的密切联系结合起来，促使人们更加注意外毛细胞在未知滤波中的作用。

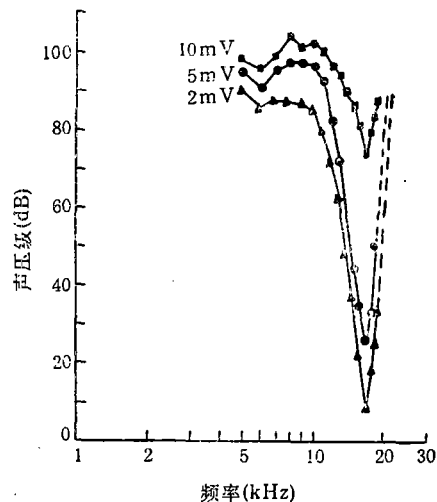


图 2 柯蒂器内毛细胞电反应调谐曲线

总括地说,有关耳蜗频率选择性的研究表明,作为听系统外周的耳蜗,不只是简单的接收器或换能器,而是兼有相当分析能力的频率分析器或滤波器,参与频率分析的也不只是底膜振动的机械调谐,还有更精细的分析机制有待揭露.它很可能和外毛细胞的活动有关.

2. 耳的声发射

耳能发射声音,我们简称这种现象为耳声.它的发现对耳蜗听觉机理的新解释起了推波助浪的作用.耳声表现为两种基本形式:诱发耳声和自发耳声.1978年 Kemp 首先发表了他记录的诱发耳声.在短声作用下,通过一套灵敏的测声装置,可以在封闭的外耳腔中描记到图3所示的诱发耳声,图上是5名听者的记录.用短纯音代替短声,也可得到类似的结果.

从这类记录中,观察到了诱发耳声的一些特征:(1)它不是刺激声信号延迟的简单重复,其频率是相当分散的.图中5名听者耳声频率各不相同.同一听者,例如最后一个人的耳声频率也随时间变化.他们的潜伏期也各不相同.

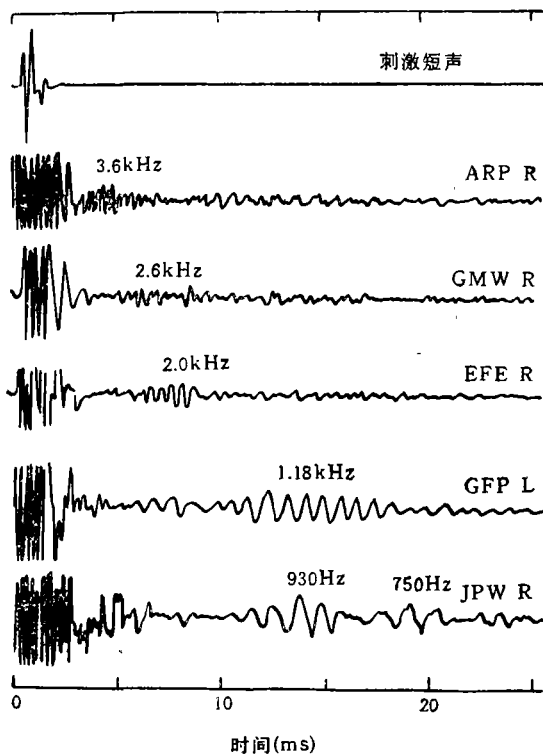


图3 短声引起的诱发耳声

同.大体说,刺激后8—10ms的起始部分,以高频成分为主,以后的10—15ms,主要频率降低;(2)在刺激的声级极低时,它的幅值接近线性地增加;当声级较高时,反应幅值大为压缩.刺激每增加3dB,幅值约增值1dB.这种非线性的特征和图2中3条曲线所表现的非线性是相似的.典型诱发耳声的绝对声压级从不超过20dB.除短声和短音外,能引起耳谐音的两个频率相似的纯音 f_1 和 f_2 (如果 $f_2/f_1 < 1.5$),也能诱发耳谐声,其频率和耳谐音的相同,即互调频率 $2f_1 - f_2$ 或 $2f_2 - f_1$.它的幅值和其它诱发耳声一样,也不超过20dB.

当外界并无声音作用,有时也能在封闭的外耳腔中测到耳声,这就是自发耳声.图4是从人耳测量到的频率为1512Hz的自发耳声,声压级约11dB.自发耳声有下列特点:(1)它是连续的,但可被其它外界声刺激所抑制;(2)它是稳定的,可维持几年;(3)它的频率通常在1kHz和2kHz之间,有时也可高达8kHz;(4)声压级常低于20dB.

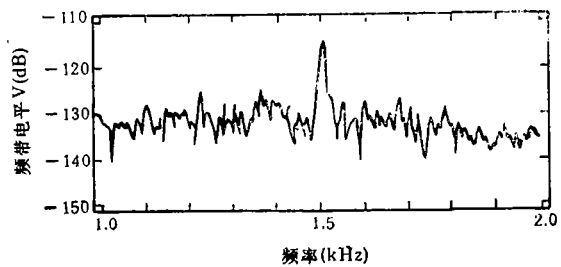


图4 人耳的自发耳声

对耳声现象,不论是诱发的还是自发的,有两个需要阐明的问题:它的产生部位和发生机理.根据对人和动物的耳声实验观察,目前认为耳声发生于耳蜗.首先,从时间上说,它若和任何神经反射有关,它的出现显得太早,若和耳道的物理混响有关,却又嫌太晚.因此,它的发生部位应在耳道和神经反应之间,即耳蜗.此外,诱发耳声的潜伏期与声刺激频率之间的制约关系,很象底膜行波抵达底膜某部位的时间和该部位特征频率之间的制约关系,这也进一步肯定耳声和耳蜗的密切关系.虽然在数值上

耳声的潜伏期比行波时程大 2—3 倍,但这也许正好表明耳声的机理中包含了耳蜗的其它滤波作用。还有,和耳蜗的滤波作用一样,耳声也表现出生理上的脆弱性和非线性的特征。例如,感觉神经性耳聋达到中等程度的人,都伴有耳声的消失。动物实验也证实,强噪声暴露和体内环境不利因素的作用,都会严重地降低或消除耳声。诱发耳谐声则是耳声非线性的最好说明。以上事实都直接或间接地证明,耳声产生的声源在耳蜗,而且和耳蜗的滤波作用紧密相连,两者可能发生于耳蜗的同一部位,即外毛细胞。

关于耳声产生的机理,Kemp 在发现耳声之初,简称之为“耳回声”。这个名称容易引起误解,所以被“耳声”取代。事实上,诱发耳声的能量超过了耳蜗将传入的声信号能量被动地反射回来的能量。而自发耳声更是在没有外来声能作用下出现的。所以,耳声不是简单的回声。人们据此推想,耳蜗内很可能存在一个机械性的振动源,它产生的能量经过“内耳—中耳听骨链—鼓膜”这条现成的耦合声路,在外耳腔中辐射出来成为耳声。自然,这和接收声音的正常通路恰恰是反其道而行之,可用的频率范围乃被限制在 5kHz 以下。至此,对耳蜗机能的认识有了进一步的深化:耳蜗不仅兼具接收和分析的功能,而且可能还是效应器。尤其重要的是对耳蜗三种机能有了统一认识:耳蜗接收和分析声音信号不是一个被动的系统,而是一个对外来信息能作出反应的能动系统。它作为效应器对外来信号产生的反应活动,一方面为声音的接收和分析从内部提供所需要的能量,使耳蜗的感受性和选择性都得以提高到极其敏锐的程度,另一方面,此反应活动,可能通过传出神经的支配,在生理上又间接的受外来声信号的控制,构成一个犹如“正反馈”的动力学的统一回路、耳声只是上述复杂过程在某些情况下的副产物。

显然,耳蜗观念的这一突破,不仅受惠于耳蜗频率选择性和耳声的研究,而且还必须从耳蜗感受细胞形态的研究中获得启发与支持。

3. 听觉感受细胞的新研究——外毛细胞的能动性

内耳底膜上的柯蒂器有两群听觉感受细胞。靠近蜗轴的一排是内毛细胞,靠外的 3—5 排是外毛细胞。两者顶端都有纤毛,所以得名毛细胞。以往,只知道它们是将声刺激在底膜所引起的行波由机械能转换为神经能的换能器,只知道两者在数目、形态和神经支配上都有很大差异。内毛细胞约有 3500 个,外毛细胞约在 12000 个以上。但是,在神经支配上,95% 的传入神经元支配着为数较少的内毛细胞,仅 5% 与数目众多的外毛细胞相连。与此相反,80% 的传出神经元与外毛细胞相连,支配内毛细胞的只占其余的 20%。生物的结构与功能应该是统一的。两群毛细胞形态上的如此巨大差异,究竟伴随着它们在功能上的什么差异?两者在听觉信息加工的过程各起着什么样的不同作用?这一直是内耳生物学的不解之谜。

近十年来,感觉细胞生物学利用先进的神经生物技术对毛细胞,特别是对它的纤毛的深入研究,已为这个问题的解决取得了一些令人鼓舞的实验成果。

(1) 感觉纤毛的结构

每个毛细胞都有约 100 根纤毛。用抗体标记方法,在电子显微镜下发现,纤毛是由肌动蛋白(Actin)构成的。肌动蛋白在一般骨骼肌中和肌凝蛋白(Myosine)一起参与肌肉收缩的作用。如图 5 所示,纤毛中的肌动蛋白纤丝是互相平行的,其枝根并深入到细胞表面下的表皮板中。在表皮板中,不但有肌动蛋白,而且也发现了肌凝蛋白。

(2) 纤毛的劲度及其某些功能

用石英玻璃抽成的微丝,可以测量出纤毛的劲度。实验发现,纤毛的劲度与耳蜗的频率定位符合,由基底到蜗孔,劲度从 9dynecm^{-1} 降低到 2.1dynecm^{-1} ($1\text{dyne} = 10^{-5}\text{N}$)。从纤毛的长度和劲度可以推算出它的谐振频率。两种毛细胞的纤毛,其劲度不同,内毛细胞纤毛的劲度大约只有外毛细胞的一半。内毛细胞纤毛的谐振频率由基底到蜗孔约为 300kHz 到 128kHz。

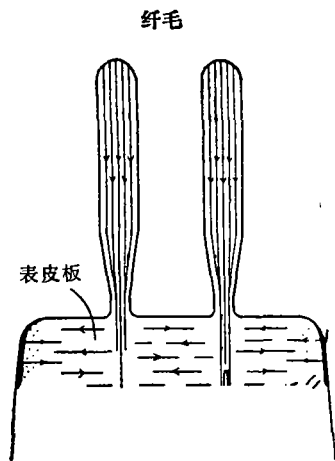


图5 纤毛的肌动蛋白组织

外毛细胞的这一数值约为 22kHz 到 1.2kHz, 大体在音频范围。这表明耳蜗的调谐作用主要和外毛细胞有关。实验还测定了两种不同方向的纤毛劲度。一种是使听神经纤维增加脉冲活动的方向, 相反的一种是使脉冲活动降低的方向。结果出人意外, 对兴奋方向的移位比对另一方向的会产生大两倍的“阻力”。纤毛的阻力可以理解为是一种类似肌肉活动机制的结果。纤毛可能象推动钟摆摆动一样, 和外来的纯音刺激同步。这种能动机制可以在低声压时放大柯蒂器中的机械运动, 也可能就是耳声的振源。

(3) 外毛细胞的伸缩性

抗体标记法和电镜发现, 肌动蛋白不但存在于纤毛和表皮板区, 而且也存在于外毛细胞体壁上。那末, 外毛细胞本身是否也具有某种形式的收缩功能呢? 为研究这个问题, 将离体

的外毛细胞置于能引起一般肌肉细胞收缩的介质中, 并用钙离子和三磷酸腺苷 ($\text{Ca}^{2+} + \text{ATP}$) 加以作用, 实验意外地发现, 外毛细胞显著缩短, 直径变窄。用微电极做细胞内或细胞外的电流刺激, 外毛细胞也产生了类似的伸缩反应。与未受刺激的细胞对比, 超极化电流使胞体伸长, 去极化电流使胞体缩短。长度变化约 1—2 μm 。电刺激反应的潜伏期可达到毫秒和微秒级, 说明外毛细胞的伸缩运动反应是快速的, 可以和几千赫兹的声音刺激同步。

上述这些有关听觉感受细胞的研究证实, 外毛细胞具有能对刺激作出运动反应的功能。所以, 它是身兼接收器和效应器两种功能的双向换能器: 既能将底膜振动的机械能转换为神经能, 又能将尚未阐明的神经活动转换成机械能量, 提高柯蒂器的感受性和选择性。与此不同, 内毛细胞没有膜下肌动蛋白的结构, 表明它主要是一种感受器。

有关耳蜗频率选择性、耳声和听感觉细胞的研究, 产生并支持了耳蜗能动机制的新概念。显然, 它仍然还是一种假说, 离耳蜗功能的真实图景, 尚有很多重大的课题待解决和填补。如两种毛细胞的相互关系, 传出神经支配在整个动力学回路中的具体途径, 与耳声某些表现的关联等等。随着研究的深入, 耳蜗功能的构想和据此建立的耳蜗模型势将有这样或那样的修正和改变, 但耳蜗功能新假说所带来的思想解放将大大加速耳蜗力学和耳蜗生理学的进展则是毫无疑问的。人们有理由相信, 未来十年将对耳蜗奥秘的研究取得突破。