

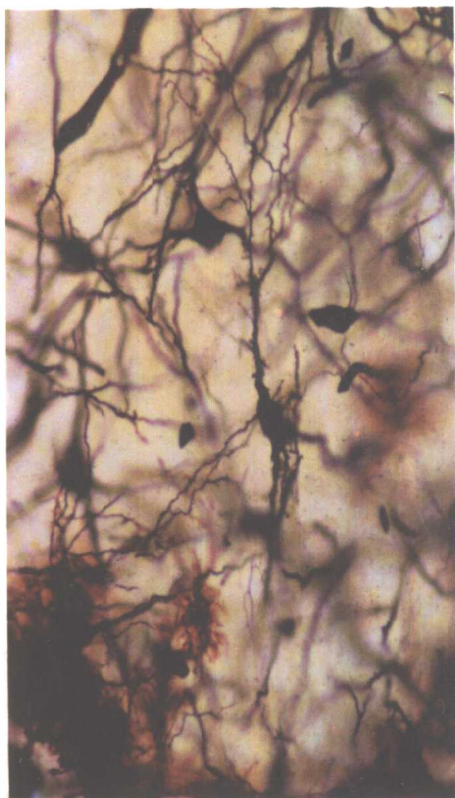
听觉感受和辨别的 神经机制

梁之安 著



脑 科 学 丛 书

*Neural
Mechanisms
of Auditory
Perception
and
Discrimina-
tion*



上海科技教育出版社



脑 科 学 丛 书



听觉感受和 辨别的 神经机制

梁之安 著

(中国科学院上海生理研究所, 上海)

*Neural Mechanisms
of Auditory
Perception and
Discrimination*

上海科技教育出版社

内 容 提 要

作为一个信息接收系统,听觉有快速精确、参数变化范围大等特点;在人类,由于语言是信息交流最方便的工具,因而听觉在多个领域都有广泛的研究内容。本书在扼要介绍听觉的基础知识的背景上,着重从近年听觉研究取得的新进展,探讨听觉对声音感受和辨别的神经过程和机制。全书8章,分别叙述听觉系统的结构、听觉的基本特性、听觉感受的耳蜗过程和机制、信息的编码和传输、中枢机制、听觉辨别、诱发电位、听觉应用研究的新进展和新思路。本书可供神经生物学、生理学、医学、声学以及有关学科的研究工作者和大专院校师生阅读。

责任编辑:王福康

封面设计:桑占芳

脑科学丛书

听觉感受和辨别的神经机制

梁之安 著

上海科技教育出版社出版发行

(上海冠生园路393号 邮政编码 200233)

各地 新华书店 经销 上海书刊印刷有限公司印刷

开本 850×1168 1/32 印张 8.75 字数 235 000

1999年12月第1版 1999年12月第1次印刷

印数 1—3 000

ISBN 7-5428-1982-8/R·124

定价:22.00 元

脑科学丛书编委会

顾 问:张香桐

主 编:杨雄里

副主编:吴智仁 吴建屏

编 委:(按姓氏笔画为序)

刁云程

万选才

王福康

甘思德

印其章

池志强

吕国蔚

朱培因

乔健天

孙复川

寿天德

杜雨苍

李继硕

吴希如

吴建屏

何瑞荣

余启祥

陈宜张

杨雄里

金国章

周长福

周绍慈

赵志奇

胡国渊

郭爱克

曹小定

徐 科

梁之安

梅镇彤

韩济生

舒斯云

鞠 躬

濮紫兰

序

人类被誉为“万物之灵”，这是因为人类具有高度发达的大脑。我们为什么能看到千姿百态、色彩缤纷的世界？为什么能听到悦耳动听的鸟的啼啭和动人心弦的音乐旋律？为什么有智力、能思维？为什么有喜怒哀乐？这些既是普通人十分关心的自然之谜，又是科学家们殚思极虑研究着的重大问题。探索和揭示脑的奥秘是当代自然科学面临的最重大的挑战之一。

人类对脑的探索已经有了漫长的历史，而在近三十年来取得了突飞猛进的进步。新发现、新成果接踵出现，使人目不暇接。脑科学在人类社会进步中正在起着越来越重要的作用，受到越来越广泛的支持。自本世纪90年代被命名为“脑的十年”以来，脑科学的面貌更是日新月异，已经成为一门自分子水平扩展至行为水平的统一的学科。而在脑科学发展的巨大洪流中，中国科学家们也作出了重要的贡献，在若干领域已经取得了具有国际先进水平的研究成果。

与脑科学这种飞速发展的情况相应，在国际上已有大量的论著问世。在我国，近年来脑科学研究已从各方面得到了有力的支持，1992年“脑功能及其细胞和分子基础”项目列入国家科委组织的“攀登计划”是一个重要标

志。但是,反映国内脑科学研究成果的学术专著却寥若晨星。本世纪80年代中期,中国的脑科学家曾有组织出版脑研究专著的设想,但最终因经济原因而中途夭折。上海科技教育出版社怀着支持、推进我国脑科学研究的满腔热情,在1995年卓有远见地主动提出在“九五”期间出版一套“脑科学丛书”,从而实现了大家的夙愿。

我衔命担任了这套丛书的主编,深感责任重大。我国著名脑科学家、中国科学院院士张香桐教授不顾耄耋之年高兴地应邀担任了“脑科学丛书”的顾问,对“脑科学丛书”的编纂提出了许多指导性意见。1995年10月在上海召开了第一次由我国许多脑科学专家参加的编委会会议,对“脑科学丛书”的出版宗旨、选题、读者对象等问题进行了深入的讨论,取得了共识。

“脑科学丛书”出版的主要目的是充分反映中国脑科学各个领域的研究成果,推进我国脑科学研究;其读者对象是生命科学领域的学生、教师、科研人员,以及临床医生。按照这一宗旨,我们已经请“脑科学丛书”的作者们对其所论述的主题提供必需的背景知识,在概述该领域的总体及最新进展的前提下,自然地把自己所领导的研究集体的研究成果融入其中,而避免过细地、繁琐地描述某人的研究工作。我们的意图是向读者展示脑科学的若干领域的“一片森林”,以及林中由我们自己培植的奇葩异草。

在“脑科学丛书”的选题上,我们既考虑到在脑科学中的重要性,也注意到该领域在中国的总体水平,内容涉及脑科学的许多重要领域,包括脑科学的总体进展,视觉、听觉、痛觉的神经机制,神经递质与脑功能的关系,针刺镇痛原理,脑功能的形态学基础,学习记忆的神经基

础,脑发育异常和损伤以及计算神经科学等。对于某些重要领域,由于某些专家工作过于繁忙,不克在近期内为“脑科学丛书”撰稿,不免有遗珠之憾。

“脑科学丛书”将在近期陆续出版,撰稿者均是相应领域的专家,他们中既有在脑科学领域中耕耘多年的资深专家,也有在国际上已崭露头角的青年学者。他们精心撰写,在繁忙的工作日程中如期完稿,上海科技教育出版社的王福康先生及有关编辑高质量地进行编辑加工,使书稿在短时间内及时付梓。他们的工作热情和效率令人感奋。此外,李葆明教授、陆丽芳小姐、林新小姐先后协助编委会在处理书稿方面做了大量卓有成效的工作,在此一并致谢。

现在,我们把这一集体劳动的结晶奉献给社会和读者,并热切期待着来自各方面的指正和评论。

杨雄里

于中国科学院上海生理研究所

1997年国庆

呱呱坠地,小家伙以声音向人间发送
第一份喜悦信息:我来也!

引 言

听觉系统感受、传输、分析、处理声音信息。作为信息载体,声音能向四面八方远距离传播,能绕过物体,甚至穿过包括地壳、海水在内的种种屏障;要在一个电磁屏蔽的密室中与外界联系,信息几乎只能通过声音传递。听觉能感受的声音多种多样,其参数变化范围极宽,如上下限频率可相差 1000 倍,强度按声压算可相差 100 万倍,按能量算可相差 10000 亿倍(120dB)。听觉系统对各种声参数都有很高的灵敏度和精确的分辨率,并能检测它们在时间上的快速变化。人类掌握了语言这一高效的信息交流工具,更大大地增加了听觉系统接收的信息量,是听觉功能最高度的发展。音乐是源于生活,内涵却又高度艺术化和抽象化了的复杂声,几十个音符在时间上巧妙的组合,便可不断创新地产生多种风格迥然的旋律,携带难以穷尽的信息(作曲家不必担心有一天会谱不出新作品)。除可和语音一样作为通信工具外,音乐能给予人以独特的艺术享受,神奇地激发人的喜怒哀乐和丰富多彩的联想。

人类的听觉器官和发声器官都发育得较早,配套组合既最方便又最完整,有传入、传出的信息交流系统。发声是传送信息最现成的手段。初生婴儿就会本能地用声音来表达其感受和需求;几个月的婴儿便开始注意听大人说话,并“呀呀学语”,作为尝试和掌握信息交流复杂技巧的第一步。学会听懂语音和发声说话,是幼儿逐步认识世界、学习思维、表达思想感情的重要环节。由于听觉和发声在发育上领先,占“先入为主”的优势,幼儿最早建立的学习和思维“模板”便是以听觉和语言为基础的,这一模板或模式,包括语音的“形象”、词句的结构和顺序、句法、概念、逻辑等等,有效地成为他以后通过其他感觉系统进行信息交流的现成工具,起向导、借鉴和辅助作用。在人类的文明史中,语言的出现比文字起码要早几千年,“说”与“听”先入为主是内在原因。儿童在稍长后,通过视觉学习认字时,“读”是不可少的,朗读便学得快、记得牢。事实上,儿童乃至成人在阅读文字时,即使不读出声,习惯上也是把文字的形象转换为其读音形象来认识、记忆和提取信息的。思维与语言密切相关,人的思维通常也是借助于语音形象,按说话方式进行的;人在沉思时,常会不自觉地默默自语,就是很好的例子。由于语言与学习、思维、思想感情表达等较高级的活动有此种特殊关系,听觉对人类的重要性便超出仅仅作为一个感觉系统的范畴。假如说,在多数动物视觉接收的信息要比听觉接收的信息多得多,那么,对充分利用语言进行信息交流的人类,视觉和听觉便各有千秋,接收的信息量当在同一数量级上。

可是,听觉的感受细胞却仅几千(比视觉细胞低4~5个数量级),分布在耳蜗基底膜不足 10mm^2 的“微弹丸

之地”(区域远小于其他的感觉器官)。以数量很少的感受细胞及与之相连接的神经通道传输极大量的信息,是听觉功能的最大特色。此种信息处理的高效率,除了在神经科学中有其普遍理论意义外,对声学、仿生学、信息科学、通信工程、人工智能、信号处理等应用研究尤其有吸引力,因而派生出若干学科交叉的前沿课题。

由于感受细胞数量少,听觉不能像视觉那样同时接收极其大量的输入信息,但它检测刺激信号在时间上快速变化的本领,却是其他感觉系统远难相比的。事实上,相当大量的听觉信息,特别是生物学意义重大、内容丰富复杂而又抽象化了的信息,正是以声信号在时域上动态变化的方式被携带的,声信号本身是什么,有时倒成为次要。换句话说,信息的主要载体不是声音本身,而是其时域变化特征。如无线电广播,同一信号可用不同载波频率和调制方式播送,关键是要传送的信息必须靠载波时域变化的特征来携带(把信号作为调制波)。从信号的时域变化中提取有用信息,这是听觉功能的另一特色。通过信息提取和处理在时间上的高效率,听觉感受细胞和传输通道太少的缺陷便得到很大的补偿。视觉和听觉,一个突出从空间上即时全方位地获取大量信息,另一个突出从时间上快速地检测大量信息,分别对形象信息和抽象信息的提取各展所长;两者正好互补,协同高效率地接收和处理绝大部分外来信息。

听觉研究除了本身特有的内容外,也涉及感觉生理和脑功能的许多共同规律。从研究和认识神经生物学共同规律的角度上考虑,立足于听觉系统有若干优点,较突出的是听觉的刺激(输入)和反应(输出)都可较易准确控制和测量。输入输出清楚时,揭示黑匣子内部的奥秘便

较易下手,新技术(计算机等)的介入也较方便。

听觉器官易受多种因素损害,听觉功能障碍属常见多发病。虽说耳聋不会致命,但在对生活“质量”要求日益增高的信息时代,听觉障碍带给人类的烦恼越来越大。而伴随工业、交通、军事技术等的发展,噪声污染的危害与日俱增。因此,在医学、环境科学、卫生保健等事业中,听觉保护和耳聋防治等问题越来越受到各方面的关注。

听觉最基本的功能是对声音进行频率分析。在听觉研究史上,对频率分析部位机制逐步深入的反复论证一直处在核心地位。100多年前,感觉生理学宗师赫尔姆霍茨(Helmholtz)概括的共振学说是听觉研究的第一个里程的标志,其基本意义是正确地提出了耳蜗听觉分析的部位原则。本世纪40年代末至70年代初,诺贝尔奖获得者贝科西(Békésy)通过精细的实验观察,具体地说明了部位原则如何在耳蜗内体现;他所总结的行波论标志听觉研究的第二个里程。从70年代末至今转入第三个里程,研究的发展甚为迅速,出现了一系列新观点、新理论、新思路和新技术,其中最瞩目的成就是,突破了Békésy等前人把耳蜗看作一个被动的机械装置,揭示了活的耳蜗具有一系列主动调控的生理学机制。耳的声发射(otoacoustic emission)成功地被记录到,是耳蜗产生振动,并通过机械反馈方式完成主动调控的有力证据。在声波或其他因素作用下,对外毛细胞伸缩变形及其动性(motility)的精细观察,则肯定了外毛细胞是此种调控的执行者。主动调控机制的存在,保证了耳蜗成为一个非线性工作系统,而非线性则是耳蜗的精华,是听觉高灵敏度、宽动态范围、尖锐调谐特性和精确分辨率的必要基础。新的研究已大大地超出频率分析的范围,深入到了

听觉生理的诸多方面。

理论上的突破与新思路的开拓、基础知识的充实与新问题的提出、实际应用的需求与新技术的建立等等,促使听觉研究指向当前一系列热门课题,如耳蜗的主动调控机制、耳蜗的非线性、听觉信息编码、复杂声的辨别和语音识别、听觉信息的中枢整合、听觉功能的可塑性和补偿、听觉功能检查的新方法等等。在主动调控机制的研究中,以耳的声发射、毛细胞的动性及它们的电生理特性、分子生物学基础等方面投入力量最多;功能可塑性和补偿的研究则包括毛细胞的再生、助听策略、电子耳蜗等。

听觉研究的方方面面,已有多论论述专著可供参阅,内容各有侧重。本书篇幅有限,自然不宜求全,除概要地叙述一些基础知识外,将偏重于神经机制的分析和讨论。对已有较多可参考资料的一般内容将从简,尽量多地介绍当前各热点研究的新思路、新方法和新进展。听觉辨别和听觉信息编码的时间模式在听觉功能和机制的研究中占重要地位,并且系统论述尚少。听觉诱发电位的研究在理论上和技术上近年又有新进展,是听觉功能评估的有用指标,在基础研究和临床应用中很受重视。鉴于我国学者在这几方面都进行了有价值的工作,本书将予以适当的介绍。

此书出版正值国庆 50 周年,多少沾了一份光荣。

图书在版编目(CIP)数据

听觉感受和辨别的神经机制/梁元安著. - 上海:上海
科技教育出版社, 1999. 12

(脑科学丛书)

ISBN 7 - 5428 - 1982 - 8

I. 听… II. 梁… III. 听神经-人体生理学-研究 IV. R
322.85

中国版本图书馆 CIP 数据核字(1999)第 25666 号

目 录

引 言	1
第 1 章 听觉系统的结构	1
§ 1.1 耳的结构	1
§ 1.2 耳蜗及蜗管内部的主要结构	3
§ 1.3 毛细胞	5
§ 1.4 神经支配	6
§ 1.5 听觉中枢和通路	7
第 2 章 听觉的基本特性及其定性定量的表达	11
§ 2.1 声音的基本特性	11
§ 2.2 听觉的主观属性及其与声参数的关系	18
§ 2.3 听力和听力学	24
§ 2.4 听觉的掩蔽	30
§ 2.5 频率、强度与听觉反应的三者关系	31
§ 2.6 听觉的辨别功能	35
§ 2.7 听觉的非线性特性	39
§ 2.8 听觉反射	42
第 3 章 听觉感受的耳蜗过程和机制	43
§ 3.1 耳蜗的声学过程	43
§ 3.2 声-电换能与离子通道	51
§ 3.3 从感受器到神经冲动	56
§ 3.4 耳蜗的神经递质	58

§ 3.5	耳蜗毛细胞的生理特性	59
§ 3.6	耳蜗的主动调控机制	65
§ 3.7	听神经电活动的特性	73
§ 3.8	经典听觉学说的回顾	77
第 4 章	听觉信息的编码及传输	81
§ 4.1	频率信息的空间编码模式和时间编码模式	81
§ 4.2	听神经纤维电活动与调制波周期期间的锁相特性	88
§ 4.3	调制波信息的传输通道	92
§ 4.4	信息处理中多机制的协同	95
§ 4.5	两种信息编码模式论证中的是是非非	97
第 5 章	听觉信息在中枢的分析和整合	103
§ 5.1	概述	103
§ 5.2	听觉中枢的电活动	108
§ 5.3	部位机制和时间机制在中枢的表达	113
§ 5.4	脑干中枢和内侧膝状体的信息整合	118
§ 5.5	大脑皮质对听觉信息的分析和整合	125
§ 5.6	听觉信息处理的传出控制	132
第 6 章	听觉辨别及其机制	135
§ 6.1	概述	135
§ 6.2	声音的调频、调幅、调相及其听觉检测	140
§ 6.3	调制波的频率辨别和调制深度辨别	147
§ 6.4	听觉辨别的锐化	157
§ 6.5	正常语音的声学特性及其听觉识别	162
§ 6.6	调制波语的听觉识别	171
§ 6.7	语音听觉识别的“四多”特点	174
第 7 章	听觉诱发电位	177
§ 7.1	概述	177

§ 7.2	耳蜗电位	182
§ 7.3	听性脑干反应	191
§ 7.4	听皮质的诱发电位	194
§ 7.5	其他听觉诱发电位	199
§ 7.6	电刺激听神经诱发的各种电位	203
§ 7.7	听觉诱发电位研究的新进展	205
§ 7.8	诀窍和“陷阱”	216
第 8 章	听觉应用研究的若干新进展及新思路	223
§ 8.1	关于听觉保护	223
§ 8.2	语音听觉识别机制的启迪	231
§ 8.3	电听觉与人工耳蜗	235
§ 8.4	听觉毛细胞的再生及听觉系统的可塑性	240
§ 8.5	听觉分子生物学研究的动态	249
参考文献		251
主题索引		259

第 1 章 听觉系统的结构

低等动物感受声音的器官较简单,在一些昆虫中,它们呈尾须上的纤毛(蟑螂)、羽状触角芒(果蝇)或鼓器官(蟋蟀、蝗虫、蝉、蛾、蝴蝶)等较原始的形式。鱼类有侧线和较简单的“耳”两套听觉结构,鳔对感受声波也有一定的作用。哺乳类动物的听觉系统由听觉器官、听神经、各级听觉中枢和连接它们的神经通路和网络组成。听觉器官统称为耳。较高等动物的耳又可分为外耳、中耳和内耳。内耳司听的部分称为耳蜗;相邻司体位感觉和平衡控制的部分称为前庭。

§ 1.1 耳 的 结 构

1.1.1 外耳

外耳包括耳郭和外耳道,主要起集声作用。有些动物的耳郭能转动,以便“捕捉”声音。成年人外耳道的直径平均约 8 mm,长度平均约 25 mm,个体差异较大,有代表性的范围为 20 ~ 30 mm。外耳道的长短对耳的频率响应有一定的影响:它对 $1/4$ 波长与之相当的声波有共振作用。频率为 2.5kHz ~ 3.5kHz 的声波在空气