

听 觉 生 理

目 录

一、声音的特性(图 1—2)	1—5 页
二、听觉系统的结构(图 3—6)	5—9
三、听觉的过程及机理(图 7—11)	9—18
四、人听觉功能的基本特性(图 12—17)	18—25
五、听觉电生理(图 18—23)	25—33
六、听觉生理的应用研究(图 24—27)	33—40
主要参考文献	40

听 觉 生 理

梁 之 安

一、声音的特性

听觉是声音作用于听觉系统引起的感觉。声音是一种振动，是由一定的能量作用于可振动的物体而产生并由介质传播的波。陆生动物听到的主要是气播声，传播介质是空气。声波在空气中传播的速度约为 340 米/秒。在传播声音时介质并不随声波向前移动，在声场的某一空间位置上空气分子只是随压力的变化而周期性地被压缩和变稀疏，形成所谓疏密波。最简单的振动为简谐振动，它的波形是正弦波，产生的声音称为纯音(图 1A)。

(一)声音的物理参量

1. **频率** 是每秒的振动周期数，以赫为表示单位。人的听觉感受范围为 20—20,000 赫，因此习惯上称这一频率范围为声频，称 20,000 赫以上为超声，20 赫以下为次声。

2. **强度** 指振动幅度的大小，以能量来计算时称为声强，以压力表示时称为声压，声压和声强成平方关系，在听觉生理的研究中以用声压表示为主。对持续时间较长的声音(数十毫秒以上)，声压通常取有效值(即均方根值)，对瞬态的脉冲声，则以取压力峰值较为合理。

分贝 由于听觉系统能感受声音的强度变化范围极大，从听阈的强度到最大可耐受的强度以能量计算可相差一万亿倍，以声压表示也相差 100 万倍，因此声音的强度以用对数关系表示较为方便。分贝就是用对数表示的声压比值，其计算关系如下：

△ 能量比为 10(10 倍)=1 贝=10 分贝，

声压比为 10=能量比为 $10^2=2$ 贝=20 分贝，

分贝数= $20\log P/P_0$ (P 为要表示的声压， P_0 为基准声压)。

当要表示的声压与基准声压相同时，分贝数为 0，通常称 0 分贝。以 0.0002 达因/平方厘米(即 0.0002 微巴或 2×10^{-5} 帕) 为 0 分贝的声压表示系统，称为声压级(SPL)，声学测量多以此为准，它不因频率而变。0 分贝 SPL 大致接近人和动物对最敏感的频率的听阈。听觉生理和耳科临床较多以正常平均听阈为 0 分贝，称听力级(HL)或用感觉级(SL)，它的绝对声压值是随频率而变的。

3. **周期和波长** 都可从频率算出：周期是频率的倒数，以毫秒为单位；声速除以频率即为波长，如在空气中 1000 赫纯音的波长约为 34 厘米。

$$\lambda = \frac{c}{f} \quad f = \frac{c}{\lambda} \quad \frac{340 \text{ m/s}}{1000 \text{ Hz}} = 0.34 \text{ m}$$

4. **相位** 指某一瞬间与振动周期相应的时间位置，一周期以 360° 计算，设定一点为 0° 。例如在用耳机给声时，若以膜片向外推出达最大点时为 0° ，则膜片向内收达最大点时便为 180° ，以前者为中心的半周称为密相，另半周称为疏相。疏相时镫骨底板往外拉，基底膜向蜗管方向上移，一般认为这时毛细胞和听神经纤维被兴奋。两耳在接受声音时的相位差在双耳听觉和声源定位中有重要意义。

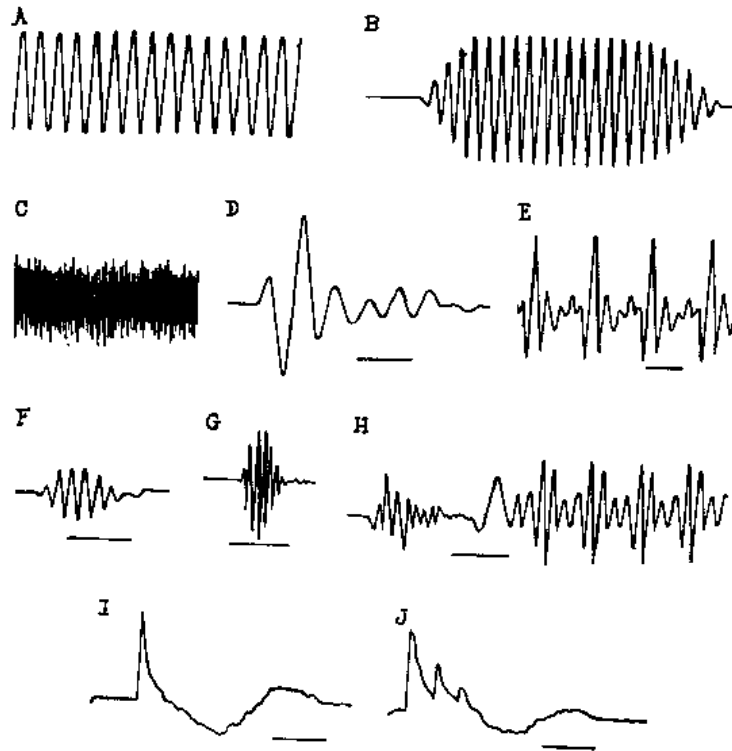


图1 声音刺激的声学波形

A 连续纯音, B 短纯音, C 白噪声, D 短声, E 重复短声, F、G 滤过短声(带宽 1/3 倍频程, 中心频率 500、1000 赫), H 语音(音节“Pa”的起始部分), I 冲击波(典型), J 冲击波(非典型)。

D-J 上的时间标记(横线)依次为 0.5、1、10、10、5、5、5 毫秒。

5. **频谱** 同时表示声音的频率和强度(二维), 习惯上以横坐标表示频率, 纵坐标表示强度(通常为声压)。单个纯音或多个纯音的复合音的频谱表示为一根或多根垂线, 称为线谱(图 2A、B), 有较宽频带范围的复杂声的频谱则多为连续谱, 后者在不同频段上强度可以不同(C、E、F)。同时表示声音的频率和强度在时间上变化(三维)的称为动态频谱, 通常以纵坐标表示频率, 亮暗度表示强度, 横坐标表示时间。任何复杂的声音都是由若干强度不同的频率成分以特定的相位关系复合组成, 用傅里叶分析方法可求出每一组成的单频成分。因此, 任何声音都可以用频谱表示(图 2A-L)。

(二) 听觉实验中常用的几种声音

1. **纯音** 只有单频谱, 恒定纯音的频谱为一根垂线。听觉实验中较多用时程为数十至数百毫秒的纯音信号, 称短纯音。由于在起始和结尾部分含有其他频率成分, 因此短纯音实际上是不纯的, 其频谱在垂线的两旁还有其他成分。信号时程较长及起始结尾的时间常数(称上升下降时间)较大, 则纯音信号相对地较纯。测定人听力用的纯音信号时程一般为 500 毫秒, 上升下降时间各约 50 毫秒, 电生理实验用的则以时程为 100 毫秒左右、上升下降时间为 10 毫秒左右较合适(图 1A、B 及图 2A、B、G、J)。

2. **噪声** 含有许多频率成分, 频谱通常是宽的连续谱。在声频范围内各频率成分都有, 并且各成分的强度大致均匀的称为白噪声(图 1C 及 2E)。以白噪声为基础, 低频成分按一定关系依次加强的称为粉红噪声, 高、低频成分按正常人听觉灵敏度的频率特性作了相应提

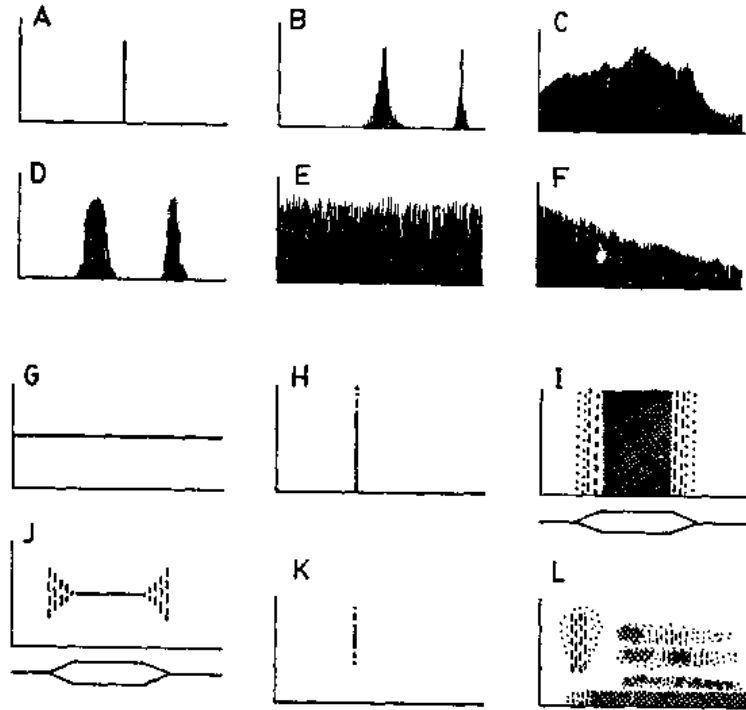


图2 声音刺激的频谱及动态频谱示意

A~F 频谱，纵坐标为强度，横坐标为频率；G~L 动态频谱，纵坐标为频率，横坐标为时间，点、短垂线、斜格由小到大分别表示不同的强度。

A 纯音；B 两个短纯音，右面的频率较高，时间常数相同时其频谱较窄；C 短声；D 不同中心频率和带宽的两个滤过短声；E 白噪声；F 粉红噪声。G 连续纯音；H 短声；I 短白噪声，下为包络；J 短纯音，下为包络；K 滤过短声；L 语音“Zhi”（总时间约500毫秒），左上为辅音“Zh”的噪声，最下为基频，基频上方为元音“i”的3个共振峰。

升的称为计权噪声。白噪声通过特定滤波器只取较窄的频段，称为窄带噪声。频谱变化不规则的称无规噪声。噪声可以是持续的，也可以是间断的。时程很短的称脉冲噪声；爆炸声、枪炮声、撞击声等除去其冲击波成分后都可算是脉冲噪声(图1及图2)。

3. **短声** 由电脉冲输至耳机或扬声器产生，因持续时间很短故名。通常用刺激器产生的矩形波作冲击脉冲较为方便，波宽以0.2毫秒左右为宜。短声持续时间的长短取决于耳机或扬声器的阻尼，以在1—2毫秒内者较合用，10毫秒以上则过长了。短声以一定的时间间隔重复出现的为重复短声，100—1000次/秒的用处较多。短声和重复短声都是宽频谱的，能量的分布主要由耳机或扬声器的频响特性所决定。矩形波经过窄通带滤波器后再输至耳机或扬声器产生的称滤过短声，它的频谱较普通短声窄，位置由滤波通带决定(图1及图2)。

4. **调制声** 是声音中某一参量按一定时间特性发生调变，其他参量则是相对地恒定的。频率的调变称调频，强度的调变称调幅。调变的控制信号可以是矩形波、正弦波或其他波形。

5. **冲击波** 当火炮发射或炸药爆炸时，由于火药的迅速燃烧产生大量的气体和高温，使周围空气受到强烈的扰动，形成冲击波。它是一种以超声速传播的压力波，其物理特性与声波有所不同，但在经过一定的距离后，峰值压力降到177分贝左右以下，传播速度降为声速，这时它便演变为声波。冲击波的听觉效果与声波相同，只是由于压力很大容易对人体致

伤。它的录音常用作脉冲声源。冲击波也可以用击波管产生。一般地说,冲击波的频谱也是较宽的(图1-1、J)。

6. 语音 及其他天然的或合成的复杂声 语音由辅音与元音复合组成。多数辅音的主要成分为不同频谱和时程的噪声,元音则含有基频带及2—3个共振峰。浊辅音也有基频带,其中一些辅音还有共振峰。基频带是气流通过声门时使呈一定张力的声带振动而发出的声音,其频率男声低、女声高,一般可在100—300赫的范围内变化。基频的高低取决于声带的长短和张力,声音的强度则取决于气流的大小。声带振动产生的声音除基频带外还含有各级谐波,其中一些因口、鼻、咽等腔的共振作用而被增强,便成为共振峰。各共振峰的频率高低主要为各共振腔的形状和大小所决定。说话时通过对各共振腔的控制运动便可得到不同的元音,通过对声带张力的调节便可改变基频从而得到相应的声调变化。气流通过声道的缝隙时由于摩擦而产生一些噪声,通过控制声道的缝隙便可得到相应的辅音。实验所用的语音材料,通常以事先录制在磁带上者较为方便。语音经过一定的处理后便成为畸变语音,常用的处理方法有滤波、截幅、动态范围压缩、选频补偿等多种,都是在研究语音的听觉识别中较为有用的。

语音也可以通过模拟电路或数字电路,用人工合成的方法获得。由于计算机技术的发展,目前水平较先进的合成语言已达到相当高的可懂度。

动物的鸣叫声及其他复杂声一直是听觉生理研究者很感兴趣的刺激声,只是由于它们的参量不容易控制,使用受到很大的限制。这些复杂声也可以用合成方法产生。

(三)刺激声强度的测量和校准

声音的测量和校准涉及一系列复杂的理论和一整套专门的技术,这里从略。在实验用刺激声的校正中最重要的是声压,而它即使有合乎标准的传声器、声级计等专用仪器,也常常不容易测准。主要原因在于测量时有关器件的介入,往往要改变给声受声系统间的声学特性,从而使本来要测定的声压发生一定的变化。较理想的方法是插一探管到外耳道近鼓膜端,接上传声器声级计系统,直接测量在实际给声时该处的声压,但这样必然给实验带来很大的不便,因此一般不采用。

耳机声压的校正通常都用仿真耳,后者主要部分是一个有金属外壳的腔,其声学特性(主要指声阻抗)与人耳相仿,接受传声器装在腔内;把耳机叩在仿真耳上时,它输出的声压就和戴在人耳上时近乎相等。较通用的仿真耳只有一个6毫升的圆柱状腔,这是大为简化了的结构,其声学特性不可能和人耳完全一致,因此总有一定的误差,对某些频率测量误差甚至可能很大。讲究一点的仿真耳除了一个主腔外还增加若干个副腔,由小通道与主腔相连,这样能更好地模拟人耳。校正耳塞机时,仿真耳空腔的容积一般改用2毫升。不管用什么仿真耳,它只能近似地表示正常人耳的平均特性,由人耳个体差异造成的实际声压误差,它是无法反映的。

由于外耳的大小和形状有一定的种族差异,国外适用的仿真耳不一定完全适合中国人耳的特性。设计和制造合适的仿真耳是声学计量上一个重要的课题。

从扬声器给声时声压的测量更不容易准,这除了上述原因外还由于开放声场有声反射的问题,即使在与扬声器相对位置保持不变的定点上,反射条件的变化也会使声压不能保持恒定。因此扬声器声压的校准必须在实验现场内进行。测量时传声器一般只能放在相当于耳道口的位置,而此处的声压与近鼓膜处的还会有一定的误差。当扬声器与受刺激耳间的距离较

短时，直达声的强度比反射声的大得多，声压校准可较少地受反射的影响。当距离较长时，反射声的作用便增大，而且由于从不同方向反射来的声波到达同一点时相位可以相同或不同，声场内声压的分布是不规则的，距离稍移动一点，声压便有起伏，有时距离扬声器远处的声压甚至可以反而比距离近处的高。

(四) 声音的物理量与听觉主观属性的关系

1. **音调** 是频率的主观反映，频率的高低与音调的高低一致，但不成简单的比例。频率不变但强度变化时音调也可能稍有变化。心理声学在音调的主观计量时以“美”为单位，规定 1000 赫纯音(40 分贝 SL 时)的音调为 1000 美。音调比它高“1 倍”即定为 2000 美(大致相当于 3000 赫纯音的音调)，再高 1 倍为 4000 美(相当的纯音频率在 10000 赫以上)等等。重复短声或其他有固定重复周期的宽频声也有明确的音调，称为周期音调，可以很容易地与纯音的音调相比配。在音乐中音调增高一个八度音阶(12 个半音)相当于频率增高 1 倍，称 1 倍频程。

2. **响度** 是强度的主观反映，但和频率也有密切关系。响度和强度也不成线性比例。响度的主观计量单位是“宋”，以 1000 赫纯音 40 分贝 SL 时的响度为 1 宋，比它响“1 倍”即为 2 宋，余类推。大体上说，声音增强 10 分贝，其响度约增加 1 倍。在适当地调节声音的强度时，不同频率的纯音也可以得到相同的响度。强度固定的声音信号，其响度在一定范围内随时程的增长而增大。

3. **音色** 是反映声音频谱特性总和的主观感觉的统称。人可辨别的声音种类几乎是无数的，各有其独特的音色，但较难具体地描述，更不好准确定量。在音乐声中音色主要和声音的谐波成分有关。所谓谐波，是指频率与主波成简单整数比的其他频率成分；如主频率为 f ，则 $2f$ 、 $3f$ …… nf 及 $f/2$ 、 $f/3$ ……等频率成分均为谐波。

(五) 声音的时间特性

有生物学意义的声音大多数不是稳态声。语言、音乐、动物鸣叫声以及自然界的许多声音，都是在时间上迅速变化的，声音中的大量信息正是以其瞬态调变的形式进行传送。声音的时间特性包括时程、间隔、相位、调变速度等许多方面，对它们的描述和控制远比简单声音的频率、强度等参量复杂得多。但听觉系统对刺激时间特性的辨别却达到了极高的精度，为别的感觉系统所不能相比，因此在听觉生理的研究中，声音时间特性的听觉分析已愈来愈受到广泛的重视。

二、听觉系统的结构

听觉系统由听觉器官、听神经、各级听觉中枢及它们间的连接网络组成。听觉器官通称为耳。较高等动物的耳又可分为外耳、中耳和内耳(图 3-5)。

(一) 听觉器官

1. **外耳** 外耳包括耳廓和外耳道，主要起集声作用；有些动物的耳廓能自由转动，以便“捕捉”声音。正常人外耳道的直径平均约为 8 毫米，长度平均约为 25 毫米，但个体之间有一定的差异。外耳道的长短对耳的频响特性有一定的影响，例如 3000 赫左右的频率在空气中传播时，其 $1/4$ 波长正好为 25 毫米左右，外耳道对这样波长的声音有较大的共振作用，因而使鼓膜处的声音强度与外耳道入口处的强度产生较大的差别。

2. **中耳** 中耳包括鼓膜、听骨链、鼓室、中耳肌、咽鼓管等结构，主要起传声作用。

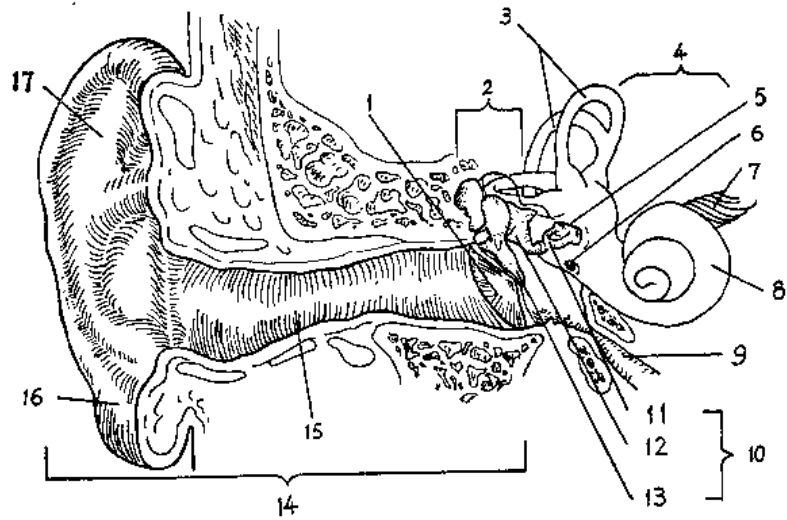


图3 耳的结构

1.鼓膜 2.中耳部分 3.半规管 4.内耳部分 5.镫骨底板及卵窗位置 6.圆窗 7.听神经 8.耳蜗 9.咽鼓管 10.听骨链 11.镫骨 12.砧骨 13.锤骨 14.外耳部分 15.外耳道 16.耳垂 17.耳廓。

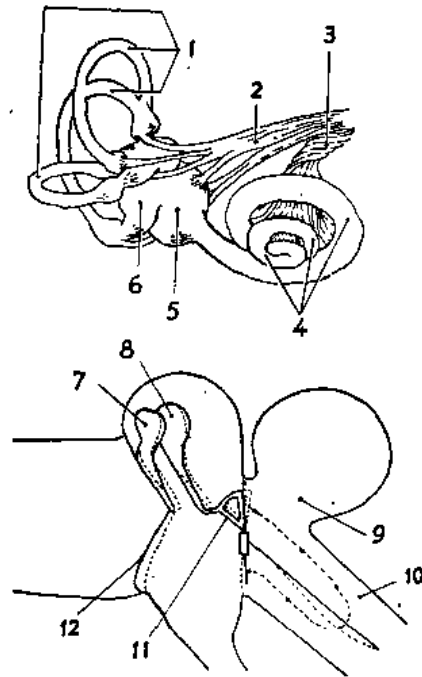
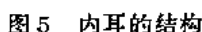


图4 内耳膜迷路及中耳

1.半规管 2.前庭神经 3.听神经 4.蜗管 5.球囊 6.椭圆囊 7.锤骨 8.砧骨 9.前庭 10.前庭阶 11.镫骨 12.鼓膜。虚线示当鼓膜向内运动时各结构的位移，箭头示压力传递的方向。

鼓膜是封闭外耳道内端的一层薄膜结构，是外耳和中耳的分隔面。当声波从外耳道进入作用于鼓膜时，后者便随之产生相应的振动。哺乳类动物的听骨链由3块听小骨组成，分别称为锤骨、砧骨和镫骨，锤骨靠近鼓膜，锤骨柄附着于鼓膜内面，砧骨接在锤骨与镫骨之间，镫



骨的底板封盖在内耳的卵窗膜上。鼓膜的振动通过听小骨组成的这一杠杆系统可以有效地传至内耳。鼓室又称中耳腔，正常的鼓室内充空气。因为鼓膜内外两面的接触介质都是空气，这便保证了它能自由振动。中耳肌又称耳内肌，包括鼓膜张肌及镫骨肌，前者的收缩使鼓膜拉紧，后者的收缩使镫骨固定，结果都起限制声音传向内耳的作用。咽鼓管由鼓室通至咽部，咽端的入口平时关闭，做吞咽等动作时开放，其功能是使鼓室内的空气压力随时与大气压力保持平衡。

螺旋器 耳蜗内的声音感受器称**螺旋器**或**柯蒂器**。若把卷曲的耳蜗拉直后切断，从其横切面看，基底膜、螺旋器及其相邻结构便如图 5-2 所示。声音感受细胞是排列整齐的 3 行外毛细胞和 1 行内毛细胞，依靠几种类型的支持细胞树立在基底膜上。人耳的基底膜平均长度约为 30 毫米，基部处的宽度约为 80 微米，蜗顶处的宽度约为 500 微米；基部处结构较紧密，

蜗顶处较松弛。在基底膜的全长上有内毛细胞约 3500 个，外毛细胞 2 万多个。毛细胞上端有许多极细的纤毛，其末梢与螺旋器上方的盖膜连接在一起。当基底膜振动时，毛细胞与盖膜相对位置的变化导致纤毛的弯曲，这便是毛细胞兴奋的动因。

听神经 支配毛细胞的神经来自螺旋神经节，后者围绕耳蜗纵轴(蜗轴)也成螺旋状。螺旋神经节中大多数神经原为双极细胞(在猫约占 95%)，其离心轴索的末梢伸至螺旋器，终止于毛细胞的底部并与之形成突触样连接，另一向心轴索为组成听神经干的主要纤维，沿蜗轴走出穿过颅骨的内听道入延脑，止于耳蜗复核。双极细胞的纤维较粗，直径为 2—6 微米。螺旋神经节的另一种神经原为伪双极细胞，数量较少，离心及向心纤维都从细胞体的一侧伸出，直径很小，在 1 微米以下。在猫，听神经纤维的总数目估计约为 5 万根。听神经纤维与毛细胞间的连接关系较为复杂，目前还未完全查清。从神经节走向毛细胞的纤维有两种主要类型，一种走向为放射状，另一种走向为螺旋状。一般认为内毛细胞主要接受放射状纤维的支配，每根纤维只支配少数几个毛细胞；外毛细胞则同时接受放射状及螺旋状纤维的支配，前者也是一根纤维只支配数个细胞，后者却是一根纤维支配许多细胞。最近 Kiang(江渊声)曾报告，在猫来自双极细胞的粗纤维全部只支配内毛细胞，每一内毛细胞可同时接受 20 根左右的纤维；用微电极记录单根纤维放电的实验表明，这些粗纤维的反应阈值多数都很低，对最佳频率的反应阈接近人或动物的听阈。看来，关于内毛细胞阈值较高(所谓双群理论)的说法需要根据实验结果重新考虑。毛细胞还接受来自上橄榄核的传出神经支配。

(二) 中枢及通路

各级听觉中枢的结构及它们间的连接通路极为复杂，下面只是简略的概括(图 6)。

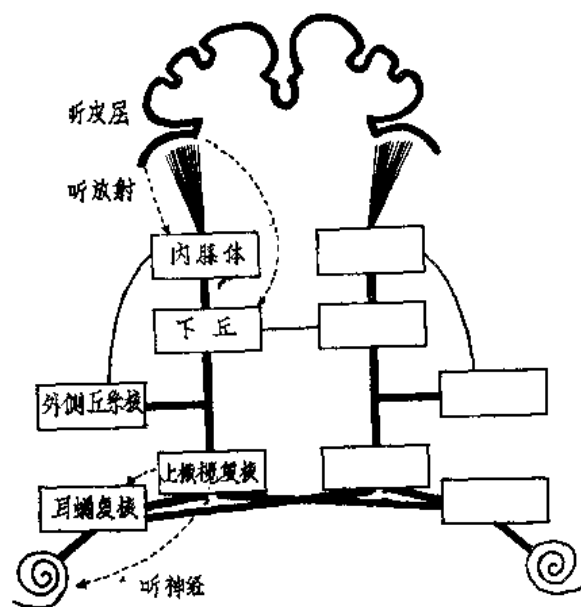


图 6 听觉中枢及通路示意

1. **耳蜗复核核** 为哺乳类动物的第一级听觉中枢，位于延脑，分背核、前腹核及后腹核几部分，同侧的听神经传入纤维全部终止于此。从耳蜗复核核发出的纤维大部分交叉到对侧，多数止于上橄榄复核核，交换神经原之后上行，形成外侧丘系，有些不交换神经原的纤维直接

沿外侧丘系上行，止于外侧丘系核或下丘。少部分不交叉的纤维从耳蜗复核发出后或者终止于同侧的上橄榄复核，或者沿同侧外侧丘系上行，终止于外侧丘系核或同侧的下丘。

2. **上橄榄复核** 位于延脑，包括外侧核、内侧核、斜方体核及结构较为散在的橄榄周围核。它们一方面接受从同侧或对侧耳蜗复核来的大部分纤维，另一方面发出传入纤维，经外侧丘系上行。此外，从上橄榄复核还有下行纤维至耳蜗复核及传出纤维直接至耳蜗的毛细胞。

3. **外侧丘系** 位于脑干的外侧，它主要为神经纤维组成的听觉上行通路，这些纤维主要来自耳蜗复核及上橄榄核，终止于下丘。与上行神经纤维混在一起的有一些散在的神经细胞，统称外侧丘系核，也分背核和腹核，它们接受从耳蜗复核及上橄榄复核来的纤维——一些纤维终止于此，另一些只是上行纤维的侧枝。外侧丘系核发出的纤维有少数交叉到对侧，止于对侧的下丘。

4. **下丘** 为中脑四叠体的一部分。下丘核包括中央核、中央周围核及外侧核，以中央核为主。下丘核接受从耳蜗核、上橄榄核及外侧丘系核来的传入纤维，从它发出的传出纤维大部分上行并终止于同侧的内膝体，小部分终止于丘脑的后核，另外还有一部分交叉并终止于对侧的下丘核。下丘核还接受从听皮层来的下行纤维，并且可能与体感系统有纤维联系，因而是听觉系统与体感系统相互作用的一级中枢。

5. **内膝体** 在丘脑，它是皮层下的最高级听觉中枢，分为腹核、背核、内侧核三部分。腹核部分接受从下丘来的上行纤维，并发出上行纤维组成听放射，终止于原发听皮层。从皮层也有下行纤维，相应地终止于内膝体腹核部分。内膝体背核部分主要接受从中脑被盖来的神经纤维，它发出的上行纤维则终止于非原发听皮层。背核也接受从皮层来的下行纤维。内侧核部分的传入纤维也来自下丘，除声音之外，内膝体核神经原还能对体感和振动刺激及电刺激前庭核产生反应。

6. **听皮层** 是听觉系统最高级的中枢，原发听皮层是皮层听中枢的重要部分，位于颞叶，不同的动物其范围有所不同。它接受从内膝体来的听放射纤维，并有传出纤维分别到内膝体、下丘、纹状体、网状核、上丘、中脑被盖及桥脑等部位。原发听皮层还和同侧的非原发听皮层及对侧的原发与非原发听皮层有广泛的联系。非原发听皮层在原发听皮层的周围，其区域划分、范围及联接通路还不十分清楚。听觉的皮层中枢和听觉以外其它皮层中枢间肯定也有很复杂的相互联系，这也有待于进一步的研究。

听觉的信息传递还可能通过另一些还未查清的通路，其中包括各个水平的网状结构。听觉系统还和各级皮层下运动中枢有直接的联系，完成各种听觉反射活动。

三、听觉的过程及机理

(一) 听觉的声学过程和生理学过程

概括地说，听觉过程包括机械→电→化学→神经冲动→中枢信息加工等环节。从外耳的集声至内耳基底膜的运动及毛细胞纤毛的弯曲是机械过程或称声学过程。毛细胞受刺激后引起电变化、化学介质的释放、神经冲动的产生等生理活动；冲动传至中枢后则是一连串复杂的信息处理过程。

1. **中耳的传声途径及阻抗匹配** 陆生动物鼓膜接受的是气播声，声波在空气中传播的阻抗较小，内耳感受器接受的是液播声，声波在内耳液体中传播的阻抗很大。由于声波在两

种介质传播时阻抗的不匹配，若直接从空气过渡到内耳液体，则介质的变化将使能量大量损失。正常耳的传声途径不是气液的直接过渡，而是声波先作用于鼓膜，然后经听骨链传导至内耳，称为气传导。鼓膜的面积约比卵窗膜的大 20 倍，可以收集较多的声能量。听骨链的杠杆结构使鼓膜端振幅大、力量小的振动，变成镫骨底板卵窗膜端振幅小、力量大的振动，有如一个升压变压器，把大电流低电压变成小电流高电压，起到阻抗匹配的作用，从而提高了传声效率。据计算，从空气直接传至内耳液体时声波中的能量要损失约 30 分贝（即只剩千分之一），由于鼓膜和听骨链的作用则可得回 25 分贝的补偿（仍保留 32%）。

声波也可以通过头骨的振动直接传至内耳，称为骨传导。这一传声途径效率很低，在气传导正常者它只起次要的作用。

2. 声波在耳蜗中的传播 镫骨底板和卵窗膜的振动推动前庭阶内的外淋巴，声波便开始以液体介质周期性压力变化的方式移动，其前进方向一是从卵窗开始，沿前庭阶推向蜗顶，过蜗孔后再沿鼓阶推向圆窗。另一前进方向是前庭阶外淋巴压力的变化横向地通过蜗管壁传至鼓阶。由于内、外淋巴在压力变化时体积不变，圆窗膜在这里便起重要的缓冲作用：当镫骨底板及卵窗膜向内推时它向外鼓出，当镫骨底板卵窗膜向外拉时它向内收（图 7 下）。由于声波的传播需要时间，在每一瞬间前庭阶和鼓阶各段内的压力便各不相同。蜗管夹在前庭阶与鼓阶之间，二阶内的瞬态压力差便使蜗管的基底膜在不同段内随时间而上下波动。因为压力从前庭阶经蜗管壁横向地传至鼓阶这一途径较短，在声波使基底膜振动的过程中它起较重要的作用。基底膜的波动也是从耳蜗基部开始，次递向蜗顶移动，称为行波。这是声波传播机械过程的最后结果，基底膜的波动使感受细胞受到刺激后，相继的将是一系列电、化学等生理过程（图 7）。

3. 螺旋器内的生理过程 仍不完全清楚，要点大致如下。在蜗管的内淋巴液中通常维持有约 +80 毫伏的静息电位，螺旋器毛细胞内的电位约为 -60 毫伏（均以鼓阶内为 0 参考），电流因而不断地从蜗管通过盖膜、毛细胞的纤毛、细胞膜及周围组织流入毛细胞内，形成回路。当声音引起基底膜的机械运动时，螺旋器也随之作相应的运动。由于运动的方向和惯性等因素的影响，在螺旋器

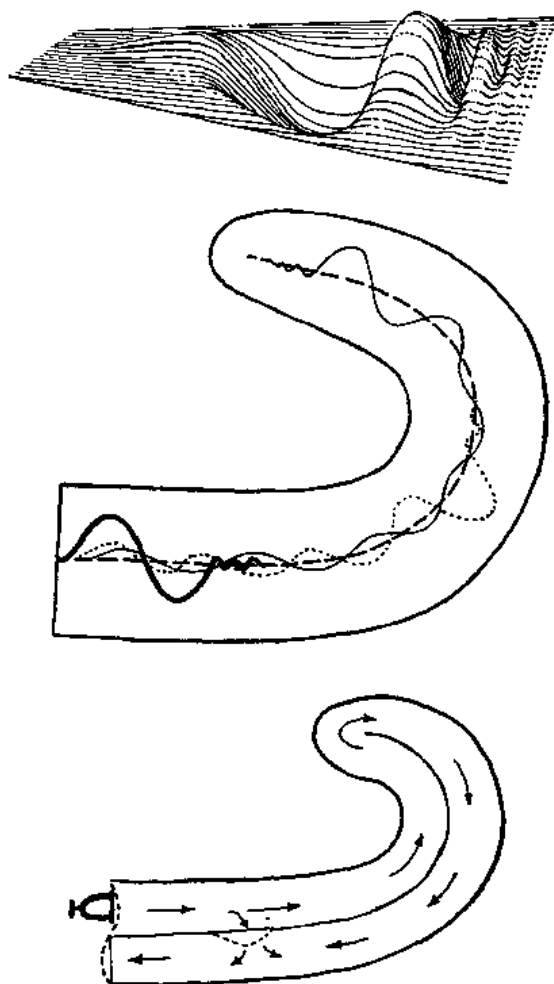


图 7 基底膜的波动及压力在耳蜗内的传播

上：基底膜的运动模式，基部在左。中：不同频率的声波引起基底膜运动的示意，粗线为高频，波动最大点位置近卵窗，点线为中频，最大点在中部，细实线为低频，最大点近蜗顶。下：耳蜗内压力的传播方向。

位移时毛细胞与盖膜间的相对位置发生变化，在二者之间产生一种展力使纤毛弯曲。这就改变了回路中的电阻，从而调制了通过的电流，其结果使听神经末梢和毛细胞间形成的突触周围的电位发生相应的变化（图8）。这种电位变化能跟上声波周期，频率可高达数万赫以上，其振幅在一定范围内与声音强度成线性关系。因为它基本上准确地复制了声音的声学波形，所以被称为微音电位（见第五节）。毛细胞与神经末梢突触面间极化电压的极性和大小，定量地控制着化学介质（乙酰胆碱）的释放。当化学介质积累到一定的浓度时，神经末梢便被兴奋并发放神经冲动。在螺旋器内，从机械运动到电位变化，再到化学介质的释放，最后到发出神经冲动，这一串换能和信息传递过程简单地说是这样完成的。

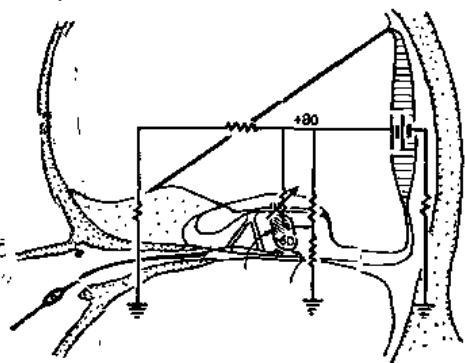


图8 耳蜗内的电位及电流的等效电路
电源处为血管纹，蜗管内电位为+80毫伏，毛细胞（图中只示一个）内电位为-60毫伏，详细说明见正文（引自 Davis）。

由于这些环节是紧密相扣的并有很高的响应速度，神经冲动的发放便和耳蜗基底膜的运动在时间上有高度的跟随性，称为锁相关系：神经冲动总是在基底膜向上移（向蜗管）的半个周期内发放，这时微音电位是在负的半周期。耳蜗内听觉的声学过程和生理学过程的这一特点，在声音的频率分析机理中占非常重要的地位，后面将作详细的讨论。

4. 中枢的信息处理过程 甚为复杂，目前对它的了解较为浅表。从听神经传至听觉中枢的已不再是声波，而是经过编码的神经冲动。听神经冲动的发放也遵循全或无定律，冲动的振幅是固定的，它的波形也不反映声音的特性，有关声音刺激信息的传送，只能依赖发出冲动的神经纤维在解剖位置上的分布及各纤维发放冲动的时间及节律，它们的总和分别称为冲动的空间构型及时间构型。不同的声音在听神经引起不同空间构型和时间构型的冲动发放，这就是最后产生的听觉能准确而又精细地反映声音的各种复杂特性的基本依据。神经冲动的空间构型和时间构型其实是听觉及听觉以外的其他感觉系统输入端信息编码的总形式，只是由于听觉器官的结构特殊以及声音各参量能被准确定量和易于控制，听觉的信息输入编码较能吸引研究者的兴趣。至于在输入与输出（感知）之间各级听觉中枢是如何进行和完成信息不同水平的处理和加工的，则目前还处在研究的较早阶段内，部分结果将在下面相应的内容里介绍。

（一）声音的频率分析机理

自从一百多年前 Helmholtz 提出了共振学说以来，不同的年代不同的作者提出过多种学说，企图解释耳蜗的频率分析机理。意见的分歧很大，但基本上可用两种观点进行概括：一种观点认为不同频率的声音兴奋基底膜不同部位的感受细胞，兴奋部位是频率分析的依据；另一种观点认为不同频率的声音使听神经兴奋后发放不同频率的冲动，冲动频率是声音频率分析的依据。前一种观点称为部位原则或部位学说，后一种观点称为时间原则或冲动频率学说。有关声音频率的信息，按照前一种观点主要是靠听神经上冲动发放的空间构型来传送的，按照后一种观点则是靠冲动发放的时间构型来传送。这两种观点并非互不相容，又各有一定的实验证据，因而原则上能较普遍地同时为人们所接受，认为它们是互相补充的。行波

论和排放论是较能代表这两种观点的学说。当然，频率分析不简单地是一个周边过程，对声音各种特性的精确辨别，听觉中枢特别是高级中枢，起着决定性作用的。

1. 行波论 Bekesy 在显微镜下对动物耳蜗的直接观察及在他所设计的耳蜗模型上的研究都表明，声音引起基底膜波动的行波确实是从耳蜗基部开始逐步向蜗顶移动的。在移动过程中行波的振幅是变化的，振幅最大点的位置及行波移动的距离都随声音的频率而变，振幅最大点在高频率刺激时靠近耳蜗基部，频率逐渐降低时它便逐渐离开基部朝蜗顶方向移动，低频时靠近蜗顶。经过了最大点后振幅便很快衰减(图7上、中)。行波振幅最大处螺旋器感受细胞受到的刺激最强。按照部位原则，行波论认为行波振幅最大点位置是对声音频率分析的依据，基底膜靠基部处接受高频声刺激，靠蜗顶处接受低频声刺激，当中按频率高低次序排列。

除了对行波的直接观察外，耳科的临床和病理研究早年就有不少资料，说明听力损失的频率范围与耳蜗损伤部位之间确实存在相应的关系，这也是部位机理的有力证据。Kiang 对猫听神经细致而又详尽的研究表明，从基底膜不同部位来的听神经纤维是有规律地按次序排列的，从基部来的纤维对高频纯音刺激的反应阈值低，从顶部来的纤维对低频纯音刺激的反应阈值低，各纤维反应阈值最低的频率称特征频率(见第五节)，其高低排列顺序与它们支配的毛细胞在基底膜上的排列位置较好地相吻合。

基底膜的各个小段在解剖结构上是连在一起的，不可能只有横向很窄的一根线发生振动而两旁却在静止状态。即使是对单频率的纯音刺激，耳蜗内产生的行波的振幅最大处总是相应于基底膜有相当宽度的一段，其最起码的极限宽度称为极限带。与极限带相应的敏感频率范围也是较宽的，据计算 1000 赫纯音引起基底膜振动的极限带相应的敏感频率范围有数十赫宽。换句话说，单从基底膜受刺激的部位来解释，耳蜗的频率分辨能力只能是较差的(在 1000 赫附近时只能辨别大于数十赫之差)。

为了对周边的部位原则作较满意的说明，近年来有人提出了耳蜗内有第二滤波器的看法。这一看法认为，基底膜每一段的振动都有一定的频率选择性，这是第一滤波器；基底膜振动后该段螺旋器上盖膜、毛细胞等结构的相对位移则有更精细的频率选择性，这是第二滤波器，它可使耳蜗的频率分辨能力有所提高。有关这一问题目前较多的还只是理论分析，要得到足够的实验证据是不容易的。

2. 排放论 单根神经纤维重复发放冲动的能力受发放每一冲动后不应期的限制，最高在每秒数百次以下，跟不上高、中频的声音频率，这是早年代表时间原则的冲动频率论受到非议的主要论据。Wever 提出排放论，较满意地填补了这一漏洞。排放论的解释是：若多根神经纤维随声波的周期而同步地轮流发放，则每一根纤维发放的频率不要很高，总体纤维上冲动的排放却可跟上很高的频率，正如一个工厂的工人分早、中、晚三班轮流上班，虽然每人每天只工作一班，但对工厂总体而言则是一天开了三班；由于冲动的发放与声波周期的同步，冲动组成的排放便可以具有与声音频率一致的频率(图9)。

冲动的发放时间与声波周期的同步关系称为锁相关系。Rose 和 Hind 等在松鼠猴的听神经上详细地研究了这种锁相关系并给予了较全面的描述。在接受较低频率的声音刺激时，被兴奋的听神经纤维发放的冲动可以跟上声音的频率，每一周期发放一次。当声音频率较高时，单根纤维上的神经冲动便只能隔几个周期发放一次，相隔的周期数可以是固定的，也可以是不固定的。但不管是否每一声波周期发放一次及它们的间隔是否相等，神经冲动出现的时间

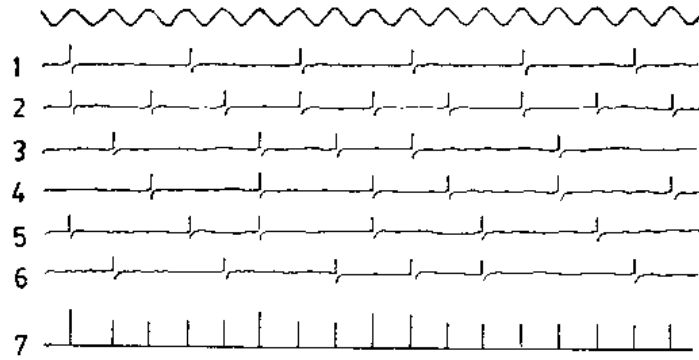


图9 排放的组成

最上为声波，1—6 为不同的神经纤维上发放的冲动，每一根纤维都只隔若干声波周期发放一次，各纤维的冲动间隔可以不等或不规则，但都在声波向上时发放。7 为所有纤维相加后组成的冲动排放，其频率与声波一致，只是每一周期发放冲动的纤维数目(用竖线的长短表示)不一定相等。

总是和声波周期的固定相位保持较好的同步关系。冲动发放时间的精确测量和统计是不容易的，Hind 等用他们自己建立的电子计算机数据处理系统成功地开展了这一类型的工作。简要的原理是在给纯音刺激的同时把声波和听神经纤维的冲动发放贮存于计算机内，将每一声波周期划分为若干等分(例如 20 等分，各 18°)，把发放按照这样的时间分段来计数和归并，最后画出放电数目在声波周期上分布的直方图(图 10A)。假如声音频率为 1000 赫，则在 1 秒的取样时间内即可有 1000 个周期叠加的数据，要得到放电数量可观的一个直方图，采样时间一般只需几秒钟，速度是相当快的。由于在不同的纤维上冲动发放的时间可以分别相应于不同的声波周期，互相错开，所以相应于每一声波周期总有一定数目的纤维发放，在听神经的总体上组成排放。排放的时间构型，便是声音频率信息的传送形式，这就是排放论最新的

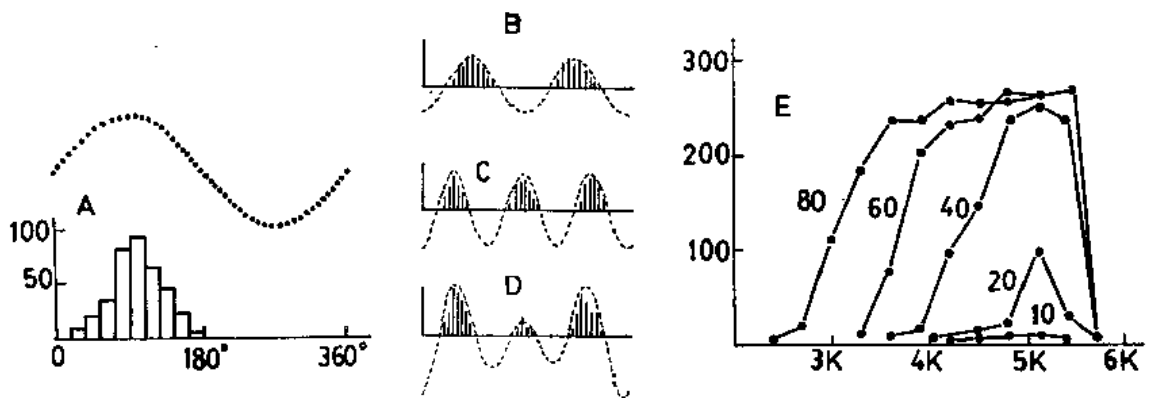


图 10 听神经及耳蜗核放电的锁相关系及放电速率曲线

A 锁相关系示意：直方图的纵坐标为放电数目，横坐标为声音相位，注意放电集中在半周期内，其分布与正弦波的波形吻合。B、C、D 频率为 1000、1500 赫及二者的复合音的放电直方图，放电的分布分别与各声波吻合。

E 放电速率与频率的关系：纵坐标为每秒放电数目，横坐标为频率，曲线上数字为分贝。

和最有说服力的实验证据。

对不同频率声音刺激锁相关系的分析表明,放电总是发生在耳蜗基底膜向蜗管位移的半个周期内,这从前面说到的螺旋器内电——化学——冲动过程是不难解释的。

当刺激声是由两个成简单整数比的频率组成的复合音时,神经冲动和组成的复合波成锁相关系,在一个复合波周期的直方图上可以有多个冲动分布峰,峰的大小比例因组成频率的强度比例而异(图 10B-D)。这些特性提示了在复合声的频率分析中,排放论的原则也同样是适用的。

3. 有关部位原则和时间原则的一些讨论 在把部位原则和时间原则看作是可以相容和相互补充的双重机理学说中,较多的意见认为对低频(以不到 1000 赫为界线)的分析是时间原则起主要作用,对较高的频率则是部位原则起主要作用。由于 1000 赫以上的频率分析在实际生活中较低频重要,因此部位原则多少处在主导地位。从 Hind 等的结果来看,频率的分界线似乎可以上移至 5000 赫附近,因为当纯音频率高达 5000 赫时,听神经上的冲动发放还能保持住较好的锁相关系。果真如此,则时间原则在听觉的频率分析中的地位就当大为提高。

锁相关系在听神经水平上是个普遍现象,并没有很强的部位依赖关系。较新的研究结果表明:听神经纤维反应的频率选择性只有在阈值附近的低强度刺激时才较为明显,对中等或中等以上的强度则不管来自基底膜的哪一部位,每根纤维都可以在相当宽的范围内对不同的频率有反应,而且兴奋后发放冲动的速率可以基本上相当(图 10E)。差别只是冲动发放的时间构型因声音频率而不同而已。换句话说,对阈上刺激的频率分析,部位原则似乎在听神经水平便已受到很大的限制,有关频率信息的传送,较主要地要靠时间机理来进行。

显然,目前人们对听觉机理的了解还只是较表面的,现有的学说一般只能在将复杂过程大为简化的前提下形成,这样就难免有漏洞。与其走向极端,把听神经冲动发放的锁相特性看作对部位原则的否定,不如说它提出了新的问题,促使人们作进一步的探索,以便求得认识的深化。

有不少听觉现象用时间原则较容易解释。音乐中的和声就是一例:当两个频率成简单的整数比时,复合音听起来就比较和谐,其中又以频率比为 1:2 (相差八度音阶)时最和谐,这是因为频率成简单整数比的声音成分各自引起冲动发放的时间构型有一定的共同性,合起来时这种共同性便能保留并成为和谐感的神经生理学基础。从部位原则上看,成或不成简单整数比的几种频率使基底膜不同部位的兴奋之间,并不存在类似的共同性,和谐或不和谐因而都找不到解释的基础。声音掩蔽关系的频率特性、宽频重复脉冲声的音调感觉(即所谓周期音调)等等,也是以用时间机理较易解释。

4. 频率分析的中枢机理 声音频率在耳蜗水平的分析仅是初步的,较精确和复杂的分析过程发生在各级听觉中枢。在中枢机理的大量研究中,有不少工作企图把部位原则及时间原则向听觉系统的中枢部分处引伸。

听觉中枢频率分析的部位机理,主要是通过用电生理方法测定在某一中枢结构内单个神经细胞或细胞群按特征频率的排列来显示。所谓特征频率就是反应最灵敏的频率,可以是反应阈值最低,也可以是在相同的声音强度时放电最多或反应最大的频率。用微电极记录神经细胞的方法,Brodal 在猫的耳蜗核找到了整齐的频率定位排列:当微电极从耳蜗核的背面斜向其腹面逐渐插入,神经细胞的特征频率按电极不同的深度而呈规律性的变化(图 11A)。类

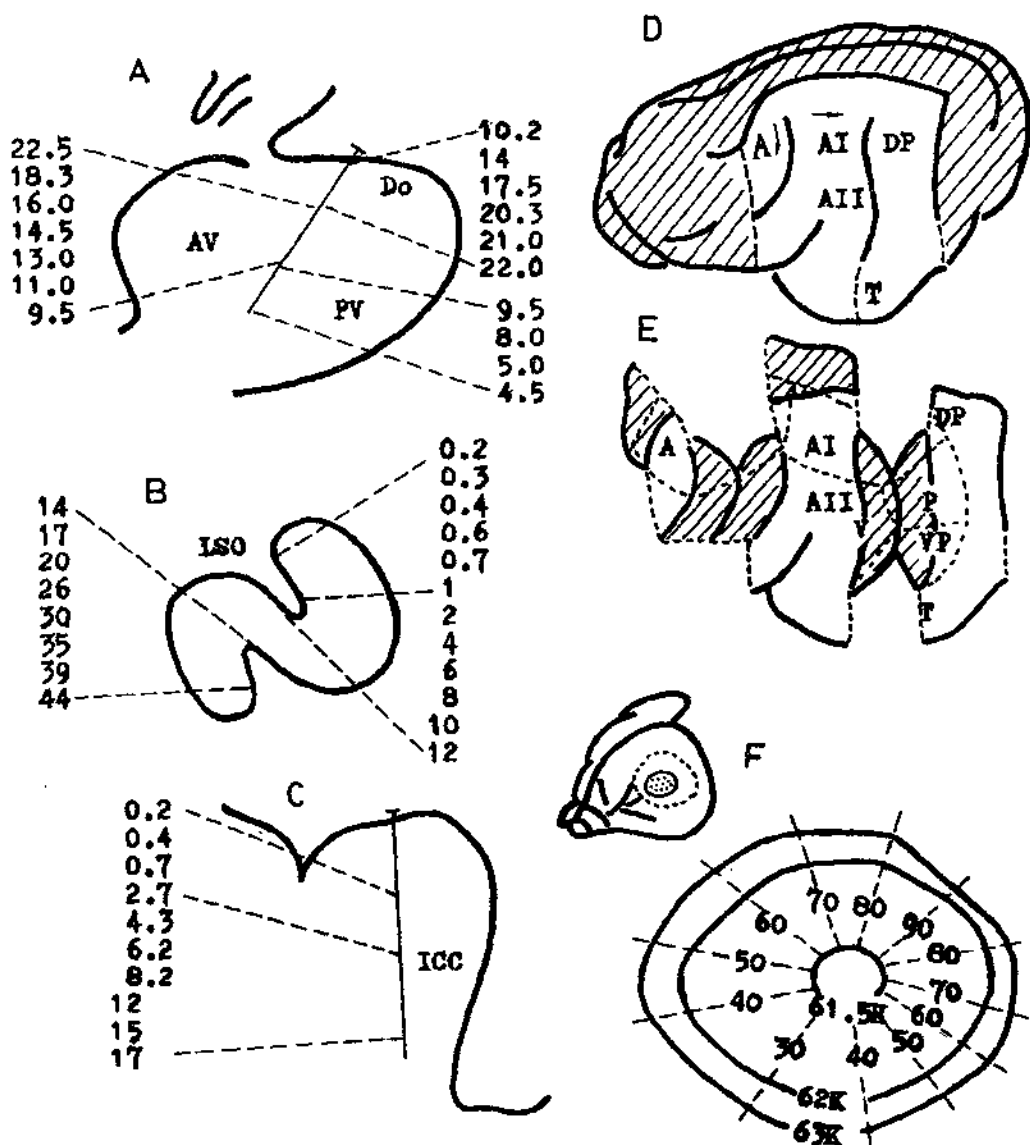


图 11 听觉中枢的频率定位

A 耳蜗核, B 上橄榄侧核, C 下丘, 数字为神经细胞的特征频率依次按深度或位置排列(千赫); AV、DO、PV 表示耳蜗前腹核、背核、后腹核, ICC 为下丘中央核。D 猫的大脑, 无阴影区为听皮层; E 猫听皮层的分区, 阴影部分为隐在各沟下面的听皮层; AI 原发听皮层, A 前听区, P 后听区, VP 腹后听区, AII 继发听皮层, DP 背侧听区, V 腹侧听区, T 颞听区; 箭头示特征频率递减的排列方向。F 左上为蝙蝠大脑, 虚线内为原发听皮层, 其中央部分(黑点区)放大于右下方, 示环状的等特征频率线(线上数字为频率)及放射状的等特征强度线(数字为dB)。

似的频率定位关系在猫的上橄榄核、外侧丘系核、下丘及内膝体也得到清楚的确定(图 11B、C)。在下丘中央核甚至可以找到等特征频率的分层排列。在这类工作中, 以 Kiang 等对猫耳蜗核的研究最为详细, 根据实验结果他们构成了耳蜗核的模型, 在它的不同部分, 神经细胞的频率定位关系都得到了确定。