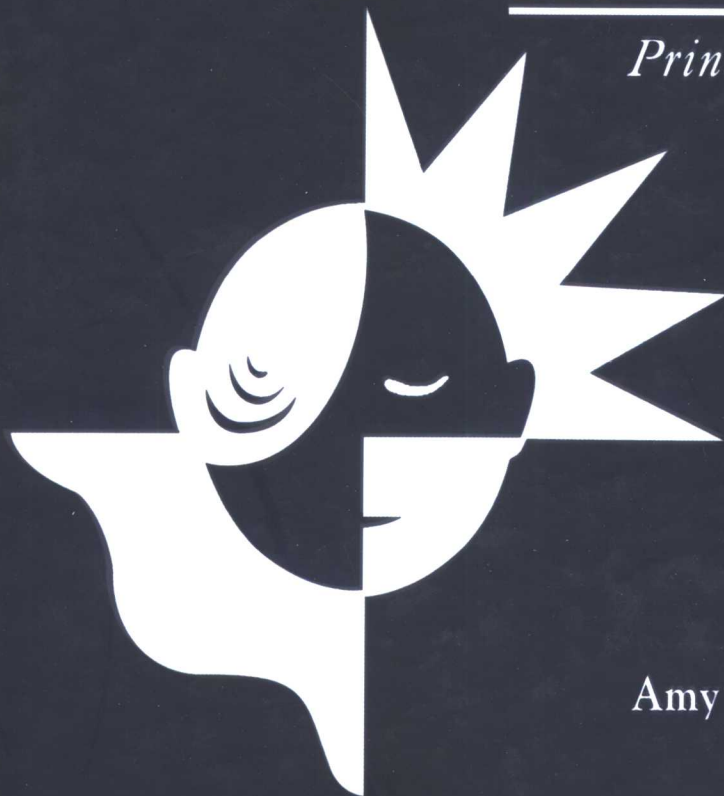


人工耳蜗植入 原理与实践

COCHLEAR IMPLANTS

Principles & Practices



主 编

John K. Niparko

Karen Iler Kirk

Nancy K. Mellon

Amy McConkey Robbins

Debara L. Tucci

Blake S. Wilson

主 译

王直中 曹克利

副主译

陈晓巍 张正国



人民卫生出版社

人工耳蜗植入 原理与实践

主 编

John K. Niparko

Karen Iler Kirk

Nancy K. Mellon

Amy McConkey Robbins

Debara L. Tucci

Blake S. Wilson

主 译 王直中 曹克利

副主译 陈晓巍 张正国

人民卫生出版社

图书在版编目(CIP)数据

人工耳蜗植入:原理与实践/(美)尼帕克(Niparko, J. K.)主编;王直中等主译. -北京:人民卫生出版社, 2003

ISBN 7-117-05286-4

I. 人… II. ①尼…②王… III. 人工耳-耳蜗-植入术
IV. R764.9

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2002) 第 102322 号

Cochlear Implants: principles & practices

© 2000 by LIPPINCOTT WILLIAMS & WILKINS

All rights reserved. This book is protected by copyright.

人工耳蜗植入:原理与实践

中文版权归人民卫生出版社所有。

图字: 01-2001-2762

人工耳蜗植入

原理与实践

主 译: 王直中 曹克利

出版发行: 人民卫生出版社(中继线 67616688)

地 址: (100078) 北京市丰台区方庄芳群园 3 区 3 号楼

网 址: <http://www.pmph.com>

E-mail: pmph@pmph.com

印 刷: 三河市宏达印刷有限公司

经 销: 新华书店

开 本: 787×1092 1/16 印张: 21

字 数: 486 千字

版 次: 2003 年 3 月第 1 版 2003 年 3 月第 1 版第 1 次印刷

标准书号: ISBN 7-117-05286-4/R·5287

定 价: 59.00 元

著作权所有, 请勿擅自用本书制作各类出版物, 违者必究

(凡属质量问题请与本社发行部联系退换)

作者名录

André K. Cheng, M.D. *Research Fellow, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Howard W. Francis, M.D. *Assistant Chief of Services, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Ginger D. Grant, M.A. *Speech Pathologist, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Karen Iler Kirk, Ph.D. *Professor of Audiology, Department of Otolaryngology, Indiana University, Indianapolis, Indiana 46202*

Charles J. Limb, M.D. *Research Fellow, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Bradford J. May, Ph.D. *Associate Professor, Center for Hearing and Balance Sciences, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Nancy K. Mellon, M.S. *Clinical Coordinator, The Listening Center at Johns Hopkins, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Jean K. Moore, Ph.D. *Department of Neuroanatomy, House Ear Institute; Adjunct Faculty in the Department of Otolaryngology, University of Southern California, Los Angeles, California 90089*

George T. Nager, M.D. *Professor and Former Chairman, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Matthew Ng, M.D. *Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

John K. Niparko, M.D. *Director, Otology Neurotology, Professor, Department of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21205-2196*

Elizabeth E. Redd, M.D. *Research Fellow, Departments of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Amy McConkey Robbins, M.S. *Consulting Speech and Language Pathologist, Communication Consulting Services, Indianapolis, Indiana 46260*

Mark Ross, Ph.D. *Adjunct Professor, University of Connecticut, Storrs, Connecticut 06269*

David K. Ryugo, Ph.D. *Center for Hearing and Balance Sciences, Departments of Otolaryngology—Head and Neck Surgery, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Harry R. Sauberman, P.E., M.E.E. *ENT Branch, Food and Drug Administration, Rockville, Maryland 20850*

Betty Schopmeyer, M.A. *Coordinator of Cochlear Implant Rehabilitation, The Listening Center at Johns Hopkins, The Johns Hopkins University, Baltimore, Maryland 21287-0910*

Debara L. Tucci, M.D. *Assistant Professor, Duke University Medical Center, Department of Surgery, Durham, North Carolina 27710*

Blake S. Wilson, B.S.E.E. *Director, Center for Auditory Prosthesis Research, Research Triangle Institute, Research Triangle Park, North Carolina 27709*

译者前言

人工耳蜗植入的研究约 50 年，近 20 年取得了突破性进展，临床应用已收到显著效果，给全世界聋人和聋哑儿童带来了重建听力的机遇，从而减轻了聋人的痛苦，增进了家庭幸福和社会康乐。近几年我国引进此项医疗新技术，已在临床植入应用，也取得良好的效果。我国是发展中国家，聋人较多，但此类装置昂贵，聋人及聋儿父母经济负担较重，如何满足广大聋人要求，需要临床医生、研究人员及社会有识之士共同努力，不仅引进人工耳蜗装置，更需要引进技术和先进经验。为此，我们挑选世界人工耳蜗著作，翻译了本书，供同道参阅，以求促进我国人工耳蜗植入的临床和研究工作深入发展。

《人工耳蜗植入——原理与实践》一书，全书共 14 章，为美国约翰霍普金斯大学医学院 John K. Niparko 教授等编著，2000 年出版，是一本较好的科学论著。本书全面地阐述了人工耳蜗植入研究的发展进程和有关人工耳蜗植入的听觉生理、听神经病理生理、耳聋病因、多通道语言信息编码策略和设计，以及病例选择、手术操作和术后语言康复等。在附录章节中还介绍了母爱对人工耳蜗植入效果的影响、聋儿父母的选择、聋人文化、人工耳蜗和音乐，还有人工耳蜗植入成本和效应的评估以及 FDA 评估程序等；另涉及与人工耳蜗植入有关的社会、文化和法律诸方面的问题。这是一本内容丰富新颖，理论结合实际，资料翔实的著作，对耳鼻喉科医师、听力工作者、语言康复教师和实验研究人员很有帮助。我相信聋人和聋儿父母也将从本书有关章节了解人工耳蜗植入，心中有数，获得教益。

本书译本为北京协和医院耳鼻喉科和中国医学科学院等有关医师、博士、教授及各类专业人员合力完成；出版时限较短，跨学科专业名词较多，有的文字结构典雅，推敲之余，难免有不妥或谬误，幸祈读者不吝指教。

在此，我们衷心感谢 John K. Niparko 教授对翻译工作的关怀和大力支持，并为此译本写了热情洋溢、辞意磅礴的序言。

王直中
2003 年除夕

著 者 前 言

——Niparko 教授为中文翻译版所写

1998 年,我有机会第一次访问中国。在这次访问中感受到的与以往完全不同的文化令我回味无穷。这次访问还使我注意到中国及其人民正在发生巨大的变革。的确,世界已经变了,而且还正在快速地变化着。人们普遍地认识到中国将在未来的十年里在世界上起主导作用。中国医学同行注意到我们的工作并且将其翻译成中文令我们感到十分荣幸。

这是最高的荣誉。当历史学家回首这一时期,他们会认为我们正生活在一个关键的历史时期。理由不言而喻。从过去 50 年创新积累中进化而来的新技术带来了戏剧性的变化,计算机和其他通讯工具中流动的电子成了文化中坚,最近不断增长的因特网的应用更加证实了这一点。这些创新改变了我们就业、保健、购物习惯、娱乐和文艺形式、建筑摩天楼和家园的方式,掀起了我们探索宇宙空间、大气层、森林和海洋,甚至探索我们自己生活方式的浪潮。实际上我们日常生活中的一举一动都受到技术创新的影响。这些创新培育了获取、分析和散布信息的新能力。知识扩展了,未知减少了。通讯和交流工具也对国际新技术的发展做出了贡献。人工耳蜗就是这种工具的突出标志。人工耳蜗是数字电路和信息处理的完美结合。人工耳蜗的发展具有重要历史意义:它为原本一筹莫展的聋人提供了重建听觉的策略。表现在信息处理过程中人工电路与自然神经通路的结合是植入技术的特色。我们发现,如果适当使用这些技术,就可以扩展使用口语的能力,并且观察到从幼儿到年纪较大的成年人在感知和说出语言时所浮现出来的热情。同时,我们还懂得了人工耳蜗中的集成电路必须与人类交流和学习语言的基本元素协调一致来使用。人工耳蜗是耳聋儿童或者成年人能够更有效地与有声世界交流的工具。但是如果没有包括家长、兄弟姐妹、同学和专业人员所构成的强有力的支持系统,言语剥夺的作用还是非常强大,以致使用口语的潜力受到限制。因此,我们需要提供社会的、情感的、认知的言语交流环境,以便有效地教授聋儿学习听和说。只有通过这些方法才能解决耳聋造成的言语剥夺问题。

但是,当我们使用人工耳蜗的时候,还要注意一些问题。作为社会动物,你、我需要有效的交往才能够生存发展。我们应永远记得真正的人类交流存在于生活经验之中。人类交往中的动态相互作用使聋人能够通过人工耳蜗的数字电路聆听和表达他们的思想,这确实是人性中至关重要的一部分。当我们使用人类创造的新工具时,不要忘记经过历史考验的真理。

John K. Niparko

约翰霍普金森大学耳鼻咽喉-头颈外科 教授

耳科及耳神经外科 主任

医学博士

(张正国 译)

目 录

第一篇 听觉与耳聋的神经生理学

第1章 听觉生理和感知	3
附录1A 感音神经性聋及其对助听器使用效果的相关性研究：重振的难题	20
第2章 大脑的可塑性：与听觉和耳聋相关的环境对大脑的影响	23
第3章 重度和极重度感音神经性聋的内耳病理学	44
附录3A 听力障碍的流行病学——耳聋是怎样发生的？	72
第4章 耳聋对人类中枢听觉系统的影响	76
附录4A 人工耳蜗植入对中枢听觉系统的影响：动物研究	80

第二篇 人工耳蜗技术

第5章 人工耳蜗的发展历史	85
第6章 人工耳蜗技术	90
附录6A 人工耳蜗装置的微电子技术	99
附录6B 美国食品与药物管理局对人工耳蜗装置的审批程序	101
第7章 人工耳蜗装置言语信号处理方案	107

第三篇 人工耳蜗植入适应证的选择

第8章 人工耳蜗植入适应证的选择	141
附录8A 候选者术前多学科评估时专业人员的作用	145
附录8B 儿童诊断出听力丧失后父母的反应	148
附录8C 母爱的奉献和调整对孩子人工耳蜗植入效果的影响	150

第四篇 人工耳蜗植入术

第9章 人工耳蜗植入的医疗和手术问题	157
--------------------------	-----

第五篇 人工耳蜗植入的效果和影响因素

第10章 临床研究人工耳蜗效果所面临的挑战	189
附录10A 儿童人工耳蜗植入时的年龄与耳聋病因对术后效果的影响： 儿童人工耳蜗植入相关文献的多元分析	220
附录10B 人工耳蜗与音乐	226
第11章 耳蜗植入术的效果：人工耳蜗对生活质量的影響和成本效益评估	228

第六篇 语言学习及人工耳蜗植入者的康复

第12章 语言的获得	249
------------------	-----

附录 12A 耳聋和阅读	269
附录 12B 聋儿心理的发育	273
第 13 章 人工耳蜗植入后的康复	276
附录 13A 听力障碍者的康复：历史回顾	309
附录 13B 耳聋儿童的协调运动技能	310

第七篇 人工耳蜗植入的文化

第 14 章 人工耳蜗与聋人文化	315
附录 14A 聋儿父母选择交流方式的含义：懂得选择	323

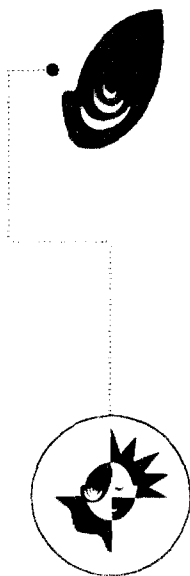
第一篇

听觉与耳聋的神经生理学

第 1 章

听觉生理和感知

Bradford J. May



当声音刺激到达外耳，经中耳结构传导至内耳的感音器官即耳蜗时，人的听觉处理便开始了。在耳蜗内，声能被转化为一连串的神冲，听神经将声音信号的神经表达传至大脑。频率调谐、功能的动态范围和耳蜗的非线性特征（即两种音调间的抑制）结合起来产生了对声音的频谱和时间特性忠实的表达，这种表达是通过听神经纤维的放电率来传送的。

当表达通过中枢神经系统，上行到主要的听觉部位时，特异性的神经元同时工作，以提取具有重要生物学特性的声音信息：

- 谁发出了声音？
- 声音从哪里来？
- 它是什么意思？

本章通过从简单的音调和人类语言自然的稳态元音中获取数据，解释了听觉编码的主要特性。总结并讨论感音神经性耳聋如何破坏了言语的表达。

声音是什么？

声音是一种压力波，通过周围空气的振动传送到我们的耳朵。一个物体在远距离运动，例如一个音叉的振动，会迫使其附近的空气分子运动，这些分子会碰撞其邻近的分子（图 1.1）。尽管各个分子只发生了短暂的小的位移，但是分子间碰撞的结果会将压力波传播到很远的地方。

音叉以单纯的正弦运动共振，因此定义其声音的物理属性是直截了当的。音调的频率体现了因音叉振动引起的各分子不规则运动的速率。声波的强度取决于分子位移的大小。结合起来讲，声波的频率和强度决定了空气分子移动的速度。这种速度在激励过程

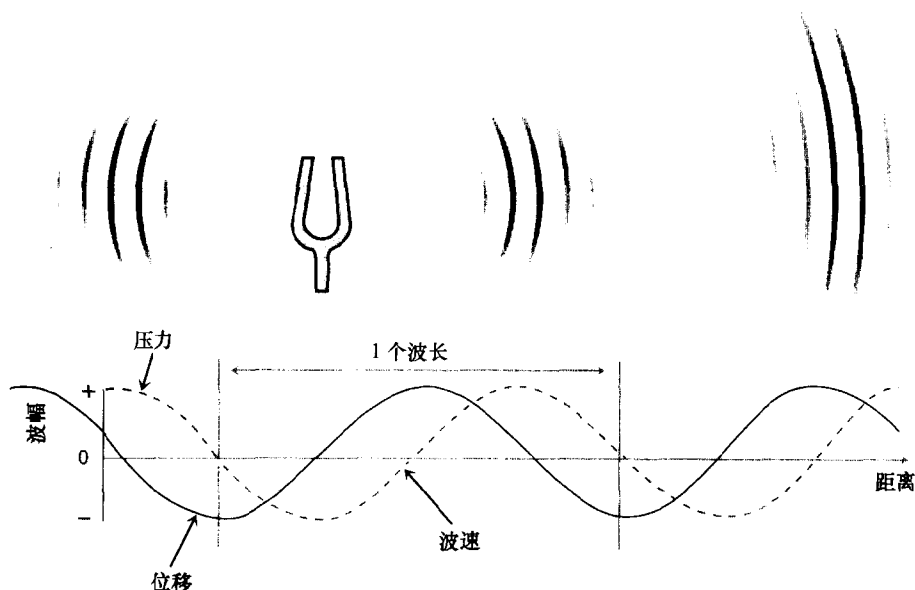


图 1.1 一个纯音的波形。一个音叉的运动使其周围的空气分子产生移动。其产生的声压波通常通过其压力（响度）和频率（音调）表示其特性。声音的这些特征由分子位移的大小和音叉一系列正弦运动的速度决定的

中不是恒定性的；更确切地说，分子在位移为零的时候即位移介于正和负之间的时候获得最大速率，而在达到位移最大的瞬间速度为零。空气分子的速度和声波的压力有关。因为直接测量分子的移动不是一件简单的任务，所以声音的等级一般用声压级单位来表示（dB SPL），声压级可以由话筒方便地决定。

自然声音的能量水平分布在一个频率范围内，并且随着时间而变化。这种分布的频谱（音调）和时间（间隔和持续时间）特征对复杂声音信号感知的影响是非常重要的。人类语言中的元音，如图 1.2 中的幅度频谱所示，在神经生理学实验中是正常的自然刺激，因为元音虽然频谱复杂，却处于稳定状态；一个元音的频谱形状在发音的时程内不会发生变化。相反，语言中辅音的频谱是动态变化的，这使将动作电位的模式和特殊的刺激特征联系起来有点儿困难。然而，辅音的神经表达和稳态元音在原则上是根本相同的。

一个稳态元音的频谱是离散的，近似一系列谐波。相对能量水平高的部分仅在元音幅度频谱的一定频率范围中可以看到。这些所谓的共振峰频率的变化可产生不同的元音，从而传达人类语言的内容。在元音频谱中音调间距与谐波系列的基频有关。

为了理解观察正常语言产生过程的细节，元音的基频是通过声带的振动，将空气从声门被动地排出而产生的。男人的声带厚重，振动的基频相对较低，产生的音调较低，在语音频谱中的谐波间距近；女人和孩子的声带轻窄，则产生的音调较高，谐波间距较宽。共振频率反映声带系统的共振特性，它可以随着舌和唇的运动而变化，从而产生不同的元音。

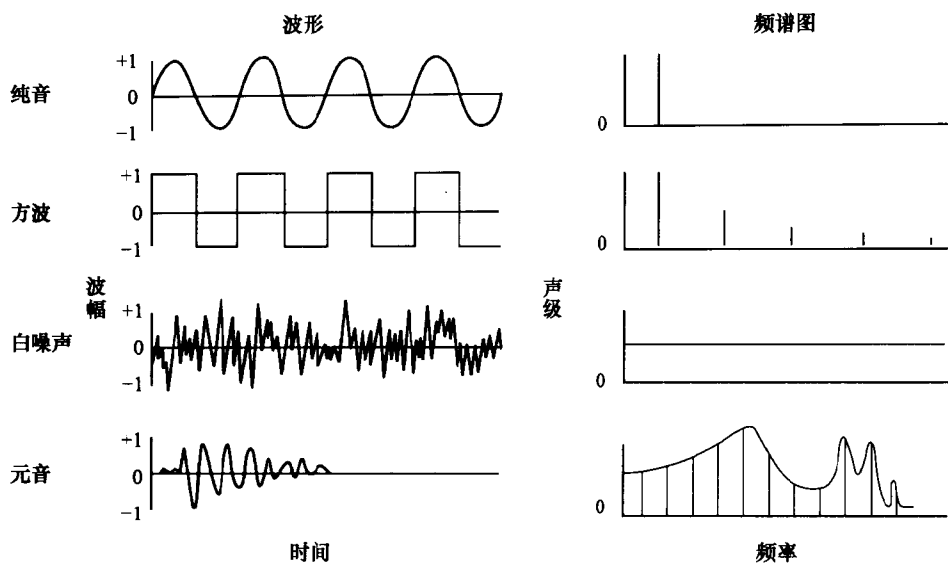


图 1.2 某些复杂声音的时间波形和幅度频谱。白噪声具有连续的频谱，而其他声音则由不连续的频率组成

外耳：收集声波

人耳的主要解剖结构见图 1.3。外耳的结构框架是一个复杂的软骨系统。这个系统有两个主要的功能。外耳的宽抛物面和固有的谐振特性通过收集声能并将其引导向表面相对较小的鼓膜，从而增强了听觉的敏感性。声波经外耳到达鼓膜时的有效声压增益可达 20dB。这对人类的语言是至关重要的。外耳复杂的外形产生了可以影响较高频率声音的共振腔。这些共振产生方向性滤波效应：它们依靠对声源的方向定位，能明显地增加或降低一个复杂声音中的一些频率成分的振幅。所产生的这些频谱线索对声音在空间上的精确定位是必需的。

中耳：将声音传导至耳蜗

虽然声波是通过空气分子的振动传导到我们的耳朵，然而我们对声音的感知依赖于内耳中液体的流动。因为耳蜗内液体的可压缩性比空气小，所以同样的作用力在液体介质中所能产生的位移比在空气中小。如果空气中传播的声波直接和耳蜗相碰撞，多数的能量会在液体界面上被反射。然而听觉系统在中耳内含有的复杂的阻抗匹配系统可以解决这一问题。

声音经鼓膜的振动进入中耳，通过鼓膜和耳蜗液体的桥梁-听小骨传导至内耳的卵圆窗。锤骨和鼓膜相接，砧骨位于中间，而镫骨则插在内耳的卵圆窗上。

中耳结构有两个主要的物理尺度促进空气传导的声波转变为液体的流动。鼓膜的表面积和卵圆窗膜表面积的比值是使压力传送到耳蜗内液体时变得更大。因为锤骨长突比砧骨长，鼓膜的移动会使镫骨产生短但更有力的位移。传导性耳聋反映了如果该匹配系统出现了障碍，听觉敏感性可以下降 60dB。

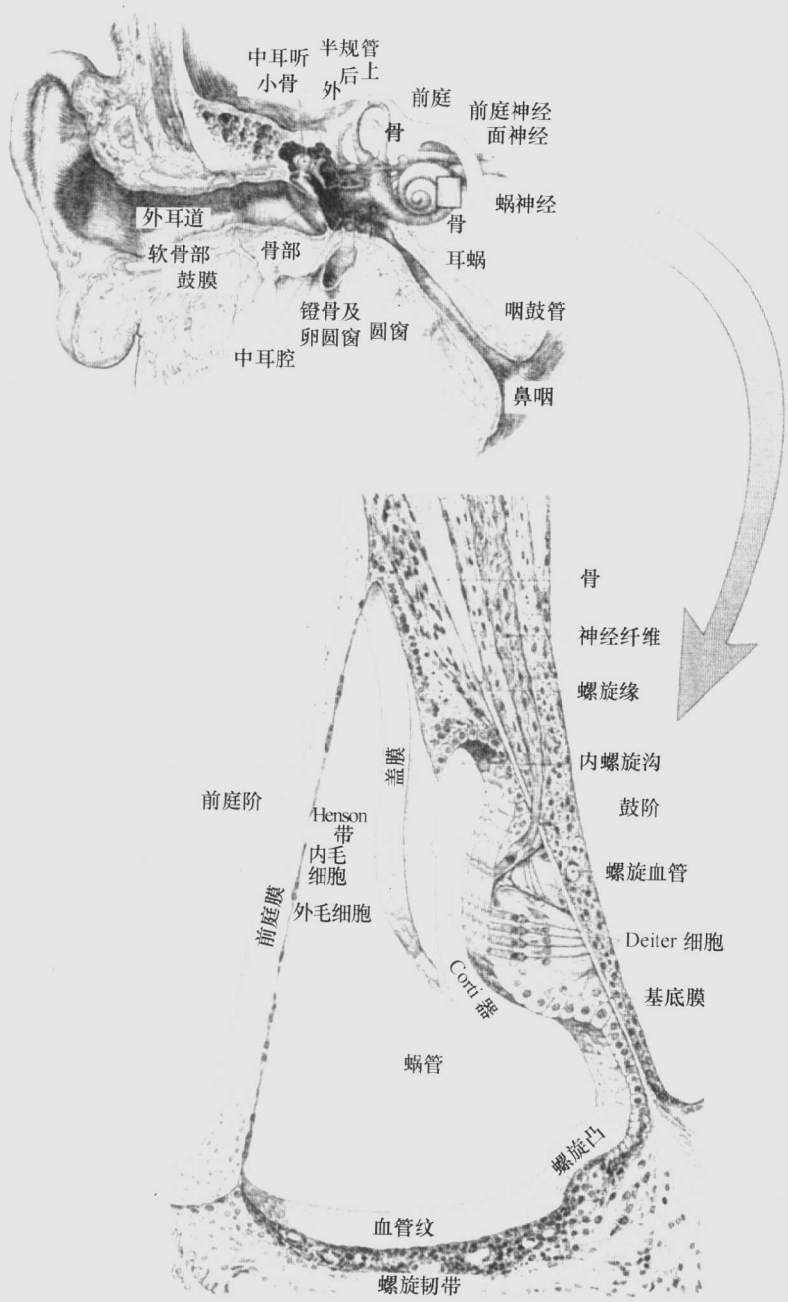


图1.3 外耳、中耳和内耳的大体解剖。图中所示蜗管（鼓阶）是一个放大的横截面（蜗底部）。柯替器包括将声能转换成听神经内神经放电的感音毛细胞

内耳：将声音转换为神经密码

内耳是卷曲、螺旋形的，包含充满液体的三部分：前庭阶，中阶和鼓阶。血管纹上

特殊的离子泵使中阶的内淋巴液中浓聚了带正电荷的钾离子。前庭阶和鼓阶中的外淋巴液中钾离子的浓度较低，和一般的细胞外液相似。

听觉感知细胞，即毛细胞，因其顶端被毛状的纤毛所覆盖而得名。毛细胞在中阶内沿柯替器排列。人耳在出生时大约包含 15000 个毛细胞，随着年龄的增长其数目逐渐减少。毛细胞的电位取决于其所处的离子环境。毛细胞顶端的纤毛排和其上覆盖的盖膜相接触，浴在中阶富含钾离子的内淋巴液中。而毛细胞体则位于外淋巴液内的基底膜上。

当压力波沿蜗管传播时，基底膜和盖膜产生相对运动，而对静纤毛产生垂直的作用力。

随着基底膜周期性的上下移动，纤毛之间不断地分开、聚集。静纤毛的顶端由丝状的显微结构即顶端连接体相互连接。有充足的证据证明基底膜移动时纤毛排张开使这些连接体伸展，从而打开静纤毛上的离子通道。当内淋巴液中的钾离子经通道流动时，毛细胞发生去极化，并释放出谷氨酸盐。听神经纤维促使去极化的毛细胞对兴奋性神经递质产生应答，从而产生动作电位。因为接受器电位由中阶中大量贮存的钾离子产生，由声压波的直接机械效应调节，因此周围听神经系统可以对声压的快速变化产生相对良好的回应。

耳蜗不同部位基底膜的厚度和劲度不同。在耳蜗的底部，基底膜相对较窄且劲度大，位于蜗轴和耳蜗外壁之间的窄沟里。在耳蜗的顶部，为适应基底膜和骨壁之间宽度的变化，其劲度减小，厚度增加。这种厚度和劲度的逐渐变化和乐器的弦类似。当音乐家拨弦时，厚重的弦产生低频的振动，轻而紧的琴弦则发出高频的声音。类似的机械振动可以从基底膜对声音刺激的反应中观察到。低频音在基底膜顶部的厚重部位获得最大的共振；而高频音在基底膜高劲度的部位产生最大位移。产生这种机械行波现象的调谐曲线非常陡峭，因此低声压级时仅有一小部分基底膜响应给定频率的声调而振动。这种刺激频率和耳蜗部位一对一的对应称之为分布图。

结构和功能的主要差别和基底膜上毛细胞的分布有关。毛细胞最内部的一排即内毛细胞，细胞体为烧瓶状，和其周围的支持细胞紧密相连。因为毛细胞沿听神经纤维分布，因此推测它们在声音信息传导到大脑的过程中起主要作用。在柯替器隧道相对的一侧是三排外毛细胞。这些柱状细胞的底部和顶部分别和基底膜及盖膜接触，其外壁却是基本游离的。外毛细胞有一个罕见的物理学特性：电流会使细胞的长度发生变化。有人推测外毛细胞的电-运动反应能沿着基底膜根据在相应的部位和刺激时间上给行波提供能量，从而提高耳蜗的敏感性和频率调谐能力。高强度的声音或耳毒性药物对外毛细胞的损伤会提高听阈并降低频率选择性，这证实了耳蜗主动机制的重要性。

听神经：大脑的输入系统

听觉生理学家们使用“听神经”这个术语时，是指连接耳蜗和听觉脑干的神经纤维束。听神经在小脑轻微收缩时很容易被观察到，它是一个被广泛研究了数十年的电生理学课题。听神经元的胞体聚集在耳蜗的螺旋神经节内，听神经纤维是由这里发出的。

人的耳蜗拥有约 30000 个螺旋神经节细胞。大多数的神经元发出周围突到附近单个内毛细胞的底部，每个内毛细胞接受大概 10 个螺旋神经节细胞的传入末梢。这些神经元

被称为 I 型螺旋神经节细胞。剩下 5% 到 10% 的神经节细胞不和内毛细胞接触,称为 II 型神经元。II 型神经元在柯替器隧道内呈放射状,形成突触和部分外毛细胞接触。除周围突的部位和分布方式不同外, I 型细胞的细胞体大,细胞突厚、有髓鞘,而 II 型细胞体积小,细胞突薄、没有髓鞘。螺旋神经节细胞的中枢突由耳蜗发出,经内听道止于中枢神经系统的蜗核。由于将微电极插入纤细的神经纤维相当困难,我们目前对听神经生理的了解仅来自对 I 型细胞纤维的研究。II 型神经元的功能仍是耳蜗生理学中的一个谜。

两种典型听神经纤维的基本反应特性总结如图 1.4。图 1.4A 中的调谐曲线显示了神经元对调谐频率的敏感性。调整每个测试频率的刺激强度以确定阈值的声压级,即定义为在自发放电活动的基础上引出始终如一的每秒 1 次放电频率的水平。注意以 2kHz 音调刺激一根神经纤维,而用 8kHz 刺激另外一根时,以相对较低的刺激水平即达到了阈值。调谐曲线的最尖端被认为是各种纤维最敏感的频率或最佳频率 (Best Frequency, BF)。假设一种纤维被耳蜗顶部基底膜共振频率为 2kHz 部位的内毛细胞所驱动,另一种纤维则被更靠近耳蜗底部的毛细胞所刺激而产生活动。

对两种纤维来说,当测试频率不在最佳频率时,调谐音必须具有更高的能量才能使神经纤维产生阈值反应。这种滤过效应在调谐曲线斜率陡峭上升的频率界限中是很明显的。当一个频谱复杂的元音刺激听觉系统时,听神经纤维依旧对接近其各自最佳频率的能量产生反应。大量的听神经纤维沿基底膜排列,因而对不同的频率产生调谐,这可以称之为元音复杂能量频谱的频率-部位对应图。

图 1.4B 是放电率与强度函数关系图,反映典型的听神经纤维的放电频率和最佳频率短纯音的不同强度间的关系。S 形曲线左侧较低的部分反映听神经纤维自发活动的强度,因为这时听神经纤维对低于调谐阈值的强度没有反应。在图形的中间部分曲线呈上升趋势,这意味着放电频率随调谐强度的变化而变化。这部分上升部分的低限即阈值,而其高限则表示听神经纤维的放电频率已达到饱和。此时,即使再增加刺激强度,听神经的放电频率也不会随之提高;显而易见,刺激强度和放电频率一对一的情况只在频率-强度曲线的上升部分存在。这种明确的一对一的关系是神经表达的基础,神经表达依赖放电频率编码听觉信息,因此频率编码的范围隐含在频率-强度函数关系的图形中。比图 1.4B 的曲线中斜率更陡的函数关系图形的动态范围较小,这是因为从阈值变化到饱和刺激强度只需要增加较小的范围。而斜率较小的图形则反映神经纤维在最佳频率时对声压强度的表达较差,因为当刺激强度变化很大时放电频率才会发生较小的变化。

介于内毛细胞和听神经纤维之间的神经突触具有独特的兴奋性;然而,听神经的放电频率能被一个音调所触发,而被同时存在的另一个不同频率的音调所衰减。耳蜗的这种非线性特征类似抑制作用,更准确地称为双音抑制。图 1.4A 中兴奋性调谐曲线两侧的阴影部分限制了频率和强度的范围,从而抑制了典型纤维对最佳频率音调的敏感性。虽然双音抑制是首先针对听神经阐述的,后续实验说明了内毛细胞受体电位现象和基底膜的工作机制。耳蜗非线性的早期发现预示着听觉反应模式的广泛影响;事实上每个听神经纤维在合适的刺激条件下均表现出抑制效应。这种效应不仅仅限于两种音调的情况。包含多个频率成分的声音同样产生抑制效应,这些非线性对元音等的主要频谱特征作为刺激进行神经编码有深远影响。