

听觉中枢神经元对声信号的识别和处理 *

李 洋 唐 佳 付子英 陈其才 **

(华中师范大学生命科学学院, 遗传调控与整合生物学湖北省重点实验室, 武汉 430079)

摘要 人类听觉的基本特性和机制与其他哺乳动物相似, 因此, 利用动物所作的听觉研究和获得的结果, 有助于认识人类自身的听觉。围绕听觉中枢神经元对不同模式的声信号的识别和处理, 简要综述了这方面的研究。声信号和声模式识别在听觉中枢对声信号的感受和加工中具有重要意义。听神经元作为声模式识别的结构和功能基础, 对不同的声刺激模式产生不同反应, 甚至是在同一声刺激模式下, 改变其中的某个声参数, 神经元的反应也会发生相应改变, 而其反应的特性和机制均需要更多研究来解答。另外, 声信号作为声信息的载体, 不同的声信息寓于不同的声参数和声特征之中, 研究发现, 听觉中枢神经元存在相应的声信息甄别和选择的神经基础, 能对动态变化的声频率、幅度和时程等进行反应和编码, 并且, 在不同种类动物上获得的研究结果极为相似, 表明听觉中枢对不同声信号和声刺激模式的识别、分析和加工, 具有共同性和普遍性。

关键词 声信号识别, 声信号处理, 听觉中枢神经元

学科分类号 Q6, R338

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2010.00562

有生物学意义的声音多为复杂声, 其主要特点是频谱比较复杂, 并按特定的时间模式而变化, 人类的语言声和动物的鸣叫是典型的例子。在人类的语言以及动物的通讯声信号中, 由不同的频率(frequency)成分构成不同的谐波和不同的声模式, 成为声信息的载体, 承载其语言和声通讯信息, 单个听神经元如何对声信号的参量和特征进行提取、表征和分析, 其神经机制还知之甚少。在过去半个多世纪, 不少动物作为模型被用于听觉研究之中, 如回声定位蝙蝠已成为神经科学领域阐述听觉处理机制和生物声纳的适应行为研究方面非常有价值的模型^[1], 其听觉中枢神经元对回声定位信号反应专一, 有助于揭示听神经元对复杂声信号中不同声成分处理的机制, 并可为揭示人类听觉机制提供借鉴。因此, 弄清这些过程和机制对我们理解听中枢对人类听语言认知和动物声通讯信号的加工具有普遍的生物学意义。

声音的原始参数和信息从外周传入中枢后, 可被整合成若干特征再往上传输, 最后成为某种“声像(sound imaging)”或还原成为一种“听境(auditory scene)”。现已知在中枢有分工检测各种

复杂声或声特征的单元, 称为声特征检测器(feature detector), 它们只对特定的复杂声或声特征敏感, 其余则不反应, 例如, 蝙蝠的听觉中脑(auditory midbrain)——下丘(inferior colliculus, IC)和听皮质(primary auditory cortex, AC)中有些神经元只对调频(frequency modulation, FM)声起反应, 还有些神经元只对自身发出的探测声的特殊谐波组合敏感, 其功能在于保证探测目标时, 不受另一蝙蝠发出的探测声干扰。IC作为听觉系统中成对的中枢结构, 是听觉系统的重要中继站, 直接参与对声信号的幅度(amplitude)、频率及时间等参量的分析与整合。众多的行为学测试显示, 听觉通路中保持完整的双侧IC结构对声信号的处理或加工极为重要^[2-4]。IC的功能十分复杂, 研究发现, 它不仅是中枢听觉通路中的驿站, 而且它还能接收和整合

* 国家自然科学基金资助项目(31070971), 教育部科学技术重点基金资助项目(108096)。

** 通讯联系人。

Tel: 027-67867229, E-mail: qcchen2003@yahoo.com.cn

收稿日期: 2010-11-02, 接受日期: 2011-03-04

来自低位听中枢的兴奋性和抑制性的上行传入、高位听中枢下行的兴奋性和抑制性的投射, 以及处理特殊生境下的声通讯信号^[9], 并向高位中枢传递。

1 声信号识别

关于声信号和声模式的识别研究, 大多采用行为学和细胞外电生理记录方法, 在蝙蝠等动物上进行研究^[6]。小蝙蝠类通过听觉声纳系统(auditory sonar system)进行定向和捕食^[7-8], 其生物声纳信号为高度结构化的(highly structured)恒频-调频(constant frequency-frequency modulation, CF-FM)或 FM 声信号, 因此, 声模式识别对感受这类听觉信号以及分辨其他类型的听觉信号均非常重要^[9]。先前在马铁菊头蝠(greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*)下丘上所做的研究观察到, 下丘神经元可对小的正弦调频和调幅声进行编码, 并可分辨微细的频率和幅度差^[10]。继之, 在胡须蝠(mustache bat, *Pteronotus parnellii*)下丘上也发现单个神经元能对纯音和 CF-FM 生物声纳信号中的线性 FM 成分产生反应^[11], 然而, 却未对其神经机制和针对其行为做进一步的细节研究。行为学研究还发现, 蝙蝠对 FM 声成分的加工和识别显示出与复杂任务的感知(complex perceptual tasks)有关, 包括靶物的距离感知等^[12]。当向小牛头犬蝙蝠(lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*)给模拟飞向靶物时的人工回声时, 观察到蝙蝠能从合成的不同类型的 FM 声模式结构中提取距离信息。蝙蝠的表现有赖于人工回声的结构, 无论是向它们呈现模拟天然结构的人工 CF-FM 回声, 还是呈现一种含有一系列纯音档的 FM 成分的人工 CF-FM 回声, 蝙蝠对声模式识别的行为学表现是相似的, 并认为在蝙蝠的听觉系统存在声模式识别的神经计算, 其听神经元类似一个频率滤波器阵列(an array of frequency filters), 在计算过程中可进行叠加。由此表明, 蝙蝠的听觉系统在听到回声之后, 能对其回声信号进行识别、分析和加工, 而且这些过程均建立在神经细胞的基础之上。为了进一步了解蝙蝠是如何识别和分析 CF-FM 声信号中不同的声成分, 对小牛头犬蝙蝠做全信号及不同声成分的测试发现, 当向蝙蝠呈现一种随时间而颠倒的上扫 CF-FM 信号时, 显示出一种接近相(approach phase)的行为反应。当 FM 扫频声被分解成一系列简单的纯音时, 显示出它们处理下扫和上扫 FM 信号的能

力差别程度依赖于纯音档(the pure tone steps)之间的频率差。当 FM 扫频的纯音成分之间的频率差为 100~200 Hz 时, 蝙蝠能有效地处理下扫 FM, 而不是上扫 FM。当 FM 扫频声成分被分割成 >200 Hz 的片段时, 它们既能有效地处理下扫, 也能有效地处理上扫。这些结果提示, 基于复杂声相近频率之间的局部相互作用, 蝙蝠不仅能有效地处理下扫 FM, 而且也能有效地处理上扫 FM^[13]。这些在实验室基于行为学模拟的实验, 基本都是动物处于一种静止状态下被动地听所给的声信号, 所获得的结果是否与飞行状态下的情况相吻合? 还有待于更多的研究来检验。所幸的是, 人们发现, 墨西哥游离尾蝙蝠(mexican free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*)在飞行捕食期间和静止状态下的通讯所发射的声信号相似, 当它们在开阔的空间捕食时, 发声信号为种属(generic)特有的 FM 声。而通讯声则为 CF-FM 信号, 类似游离尾蝙蝠在限定空间下巡航时所用的叫声类型。由此提供了首个证据, 某些蝙蝠能对它们叫声的波谱参数做出有意义的背景依赖性(context-dependent)的改变。然而, 也发现这两种发声类型的脉冲间隔(而非叫声时程)是不同的, 表明有可能它们是通过一种通用模式发生器(a common pattern generator)分级组构了各种发声^[14]。由于这些蝙蝠依赖于听自己发声信号的回声来感知周围环境和捕食, 能对其发声信号做出背景依赖性的改变, 显然, 听觉系统也同样具有感受、识别、分析和加工其改变后的发声信号回声的能力, 究其机制, 仍不得而知。Fu 等^[15]近期在对大蹄蝠(leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*)下丘的研究中观察到, 当向蝙蝠提供 CF(BF)、FM 和 CF-FM 3 种不同模式的声刺激时, 下丘神经元可产生不同的反应, 尤其是神经元在接受期待模式的 CF-FM 声刺激时, 部分神经元仅产生 1 个反应, 即 Single-on 反应。而另有一部分神经元则产生 2 个不同于 on-off 的反应, 即 Double-on 反应, 提示具有其特殊的生物学意义。至于 Single-on 和 Double-on 反应是如何形成的, 还有待于进一步研究。另外, 我们在小鼠下丘上的研究也发现, 对不同声模式的识别、分析和加工, 同蝙蝠一样有其神经细胞基础, 下丘神经元不仅对不同的声刺激模式有不同的反应, 而且即或是在同一声刺激模式下, 改变其中的某个声参数, 神经元的反应也会发生相应改变, 例如, 对不同声时程、不同调制率和不同调制方向表现出明显的选择

性^[16], 在有些声参数之间还存在行为学相关的匹配, 如在时程选择性与神经元恢复周期之间就存在有意义的相关^[17-18]. 这些在不同种类动物上获得的相似的研究结果表明, 听觉中枢对不同声刺激模式的识别、分析和加工具有共同性和普遍性的生物学意义.

2 声信号处理

声信号作为声信息的载体, 不同的声信息寓于不同的声参数(量)和声特征之中. 在发育期间, 听觉系统首先建立起识别自身和同种发声信号模式的神经结构基础, 如蝙蝠给自己的叫声贴上标签有别于“鸡尾酒会”中其他一些蝙蝠的叫声(tagging the bat's own calls-a solution to the “cocktail party nightmare” of multi-bat calls)^[1], 在此基础之上, 在复杂生存的环境中再发展出识别非同种声信号及其模式的能力. 例如, 低等的无脊椎动物——蟋蟀的听觉感受器就具有对行为相关的声频率进行表征的能力^[19]. 在哺乳动物, 有关对声参数和声特征的表征方面, 相对研究和认识较多的是听觉结构对声频率的空间拓扑表征. 现已明了, 从耳蜗的基底膜开始, 直至不同级的听觉中枢, 对声频率均存在较为有序的声频率表征(representation of sound frequency)或声调拓扑组构(tonotopic organization), 尤其是听皮质功能组构的模块性(modularity of cortical organization)成为蝙蝠听觉研究的重要发现之一^[1, 20-21]. 随着研究的不断深入, 更多声参数的表征特性被发现. 在胡须蝠听皮质, 除存在声调拓扑组构外, 还存在对 CF-FM 声纳信号加工的非比例性的声调拓扑表征^[22], 同样, 在猫初级听皮质也发现存在对刺激频率的声强依赖性表征现象^[23], 在清醒猴的初级听皮质亦发现能以群体反应对发音起始时间(voice onset time)言语参数进行表征^[24], 甚至某些声参数或特征的表征还受到相关因素的影响, 如反应时(response timing)可限定皮质对声时间结构(sound time structure)的表征^[25], 丰富环境可改善大鼠的行为表现和初级听皮质神经元对听空间的表征等^[26]. 在哺乳动物下丘, 对声频率或声调的空间拓扑表征模式为层状组构^[27], 而每个 IC 神经元, 又存在复杂的突触联系, 时刻受到这些联系的时间性和空间性影响, 因此, 对接受到同样声信号的 2 个神经元, 各自对频率的响应、表征和调谐, 可能存在很大差异, 显然, 这种差异有着各自特殊的生物

学意义, 尽管我们还不完全清楚. 另外, 在对周期性声调的神经加工和表征的研究中, 还发现听觉中脑神经元能行使耦合探测器的功能, 并将时相信息转换成一种发放率——位置编码(a rate-place code). 耦合神经元在中脑内排列成正交声调拓扑组构, 发现这种正交表征方式同样适用于人听皮质^[28]. 以上这些来自行为学和细胞外电生理学研究的结果, 仍难于解释神经元对声频率等除以动作电位方式反应外的反应, 只能观察到与其对应的行为反应和动作电位发放的数目, 其余则不得而知. 至于对其他如声幅度、时程和模式等参量的反应, 在对除动作电位以外的认识方面, 还存在诸多不详.

一个声信号基本由 3 种基本声参数所构成, 频率、幅度或强度及时程. 声频率既是声信号的基本参数之一, 也是重要声特征. 对声频率的研究表明, 听觉中枢神经元对声频率的调谐和选择性, 具有十分复杂的机制, 诸多神经因素和过程参与其中, 尤其是频率调谐的锐化及其精确的选择性, 被认为是至听觉中枢神经元的兴奋与抑制性输入间的相互作用与整合起到了关键作用^[29-36]. 在听皮质, 甚至认为是通过近似均衡的抑制作用而侧向锐化(lateral sharpening)了神经元的频率调谐, 并在定型神经信号处理或加工方面起到重要作用, 但潜在的突触机制依然有争议^[30]. 正因如此, 使得对锐化听觉中枢神经元频率调谐的神经机制长期存有争议, 其焦点在于这种由神经抑制引起的锐化作用, 是在神经元所在的脑区内, 还是在其他部位? 是来自上行的抑制性输入, 还是来自离皮质下行的抑制性输入, 还是这两方面的抑制性作用均有, 只是比例不同而已? 这些都需要用更为精细的研究来证实. 另外, 在先前研究中所测得的锐化频率调谐的结果, 基本上是阈值上的反应结果, 而对于神经元在接受到同步与非同步的兴奋和抑制性输入时, 从时间和空间层面实时(real time)的相互作用和整合过程, 尚缺乏了解. 近年来, 细胞内或全细胞膜片钳记录方法^[37-41]日趋成熟, 有望采用这类方法来研究其动态过程和机制, 获得某些新的认识.

声音的幅度或强度是声信号的另一个基本参数和特征. 在听觉研究中作为一个基础课题已进行过不少观察和研究, 通过在蝙蝠听皮质上的研究, 认为存在有专门对声幅度的表征区域^[1, 42], 至目前, 仍未见有关皮质下听觉结构对幅度表征的拓扑组构方面研究的报道. 而听神经元对声强或幅度的编码

方式基本认为是以神经冲动数目编码为主^[43-44],也有少数报道认为可用时间参量来编码幅度^[45]。由于复杂声,包括人类语言,含有很多调频(FM)和调幅(amplitude modulation, AM)样时间上多变的成分,尽管哺乳动物听觉系统以多种方式企图表现神经编码的特征,但就神经元对 FM 和 AM 反应并没有达成一致的观点。为了进一步了解神经元如何对动态变化的声幅度和频率进行反应和编码,通过向麻醉大鼠随机(random)给 AM 或 FM 声刺激,从所获得的结果来看,在听觉中脑对 FM 和 AM 编码非常相似^[46]。然而,神经元以神经冲动数目编码声幅度,往往受到发放模式的影响^[41],不同发放模式在声刺激持续期间怎样通过不同输入间的相互作用与整合来定型?难于用细胞外记录获得的结果对其动态的相互作用和整合过程做出解释。

声音的时程是声信号又一个基本参数和特征。声音的时间信息对动物的声通讯和人类言语识别均非常重要,声信号中的大部分信息都包含在随时间变化的振幅和频谱中,一些动物利用声音的时程帮助它们确定声源和声音信号的含义。听觉神经元具有对声时程做出选择或调谐的特性,最先在蛙中脑被发现^[47-48],后来在多种蝙蝠,以及小鼠、南美栗鼠^[49-52]等动物中,也发现大量对特定时程声刺激敏感的神经元。声信号的时间参数也会影响人类语音的识别,例如,送气辅音时程的长短对语音辨别和语义辨别非常重要。人类语言中单个音节的发声时程一般为 160~220 ms 之间,交谈中通过改变音节的长短而实现语速变化,并显示一定的层次和规律^[53-55]。在不同种类和同种而不同年龄的动物中,其时程选择性神经元类型的比例有所不同^[56-60],这些差异可能与动物的声通讯行为有关,例如,不同动物常用的通讯声时程的长短不同,要求听觉中枢神经元具有识别、编码和处理这类时程信息的能力。

3 展 望

听觉信息处理需要随时(over time)整合,无论是对声时程,还是随时间而改变的某些声参数,如 AM 和 FM 等。在清醒蝙蝠下丘神经元上的研究表明,FM 扫频反应选择性是神经元接受来自广范围声频率诱发的兴奋性和抑制性输入的原因,并展示出具有不同程度的非线性方式的时相整合,体现出不同的突触后电位潜伏期^[61]。动物的生物声纳和人

类的声语言交流,被认为是听觉演化的最高级,如何获得更多有关动物声通讯和人类语言声交流过程中神经细胞对不同模式的声信号和声成分反应的机制,以及对声信号中所包含的信息的甄别、提取和处理的认识,尚需从细胞、亚细胞乃至分子层面做更多研究来证实。

参 考 文 献

- [1] Ulanovsky N, Moss C F. What the bat's voice tells the bat's brain. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, **105**(25): 8491-8498
- [2] Litovsky R Y, Fligor B J, Tramo M J. Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hear Res*, 2002, **165**(1-2): 177-188
- [3] Champoux F, Paiement P, Mercier C, *et al.* Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus. *Eur J Neurosci*, 2007, **25**(1): 291-297
- [4] Kelly J B, Kavanagh G L. Sound localization after unilateral lesion of inferior colliculus in the ferret (*Mustela putorius*). *J Neurophysiol*, 1994, **71**(3): 1078-1087
- [5] Shen J X, Feng A S, Xu Z M, *et al.* Ultrasonic frogs show hyperacute phonotaxis to femal courtship calls. *Nature*, 2008, **453**(7197): 914-916
- [6] Feng A S, Hall J C, Gooler D M. Neural basis of sound pattern recognition in anurans. *Prog Neurobiol*, 1990, **34**(4): 313-329
- [7] Griffin D R. *Listening in The Dark*. New York: Dover Publications, 1958: 57-80
- [8] Neuweiler G. Evolutionary aspects of bat echolocation. *J Comp Physiol A*, 2003, **189**(4): 245-256
- [9] 唐 佳, 付子英, Jen P H S, 等. 恒频 - 调频蝙蝠下丘神经元的恢复周期决定声脉冲跟随率. *生物化学与生物物理进展*, 2010, **37**(7): 801-808
Tang J, Fu Z Y, Jen P H S, *et al.* *Prog Biochem Biophys*, 2010, **37**(7): 801-808
- [10] Schuller G. Coding of small sinusoidal frequency and amplitude modulations in the inferior colliculus of 'CF-FM' bat, *Rhinolophus ferrumequinum*. *Exp Brain Res*, 1979, **34**(1): 117-132
- [11] O'Neill W E. Responses to pure tones and linear FM components of the CF-FM biosonar signal by single units in the inferior colliculus of the mustached bat. *J Comp Physiol A*, 1985, **157**(6): 797-815
- [12] Roverud R C. Neural computations for sound pattern recognition: evidence for summation of an array of frequency filters in an echolocating bat. *J Neurosci*, 1993, **13**(6): 2306-2312
- [13] Roverud R C. Frequency modulated sound pattern analysis in the lesser bulldog bat: the role of interactions between adjacent frequency elements of complex sounds. *J Comp Physiol A*, 1995, **176**(1): 1-9
- [14] Schwartz C, Tressler J, Keller H, *et al.* The tiny difference between foraging and communication buzzes uttered by the Mexican free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *J Comp Physiol A*, 2007,

- 193(8): 853–863
- [15] Fu Z Y, Tang J, Jen P H S, *et al.* The auditory response properties of single-on and double-on responders in the inferior colliculus of the leaf-nosed bat, *Hipposideros armiger*. Brain Res, 2010, **1306**: 39–52
- [16] 廖 阳, 臧旭东, 韩小燕, 等. 小鼠下丘神经元的调制率选择性及其影响因素. 生理学报, 2009, **61**(5): 469–479
Liao Y, Zang X D, Han X Y, *et al.* Acta Physiol Sin, 2009, **61**(5): 469–479
- [17] Wang X, Luo F, Wu F J, *et al.* The recovery cycle of bat duration-selective collicular neurons varies with hunting phase. Neuroreport, 2008, **19**(8): 861–865
- [18] Wang X, Luo F, Jen P H S, *et al.* Recovery cycle of neurons in the inferior colliculus of the FM bat determined with varied pulse-echo duration and amplitude. Chin J Physiol, 2010, **53**(2): 119–129
- [19] Pollack G Z. Representation of behaviorally relevant sound frequencies by auditory receptors in the cricket teleogryllus oceanicus. J Exp Biol, 1998, **201**(Pt 1): 155–163
- [20] Shen J X, Chen Q C, Jen P H. Binaural and frequency representation in the primary auditory cortex of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. J Comp Physiol A, 1997, **181**(6): 591–597
- [21] Müller M. Quantitative comparison of frequency representation in the auditory brainstem nuclei of the gerbil, *Pachyromys duprasi*. Exp Brain Res, 1990, **81**(1): 140–149
- [22] Suga N, Jen P H S. Disproportionate tonotopic representation for processing CF-FM sonar signals in the mustache bat auditory cortex. Science, 1976, **194**(4264): 542–544
- [23] Phillips D P, Semple M N, Calford M B, *et al.* Level-dependent representation of stimulus frequency in cat primary auditory cortex. Exp Brain Res, 1994, **102**(2): 210–226
- [24] Steinschneider M, Fishman Y I, Arezzo J C. Representation of the voice onset time (VOT) speech parameter in population responses within primary auditory cortex of the awake monkey. J Acoust Soc Am, 2003, **114**(1): 307–321
- [25] Phillips D P, Hall S E. Response timing constraints on the cortical representation of sound time structure. J Acoust Soc Am, 1990, **88**(3): 1403–1411
- [26] Cai R, Guo F, Zhang J, *et al.* Environmental enrichment improves behavioral performance and auditory spatial representation of primary auditory cortical neurons in rat. Neurobiol Learn Mem, 2009, **91**(4): 366–376
- [27] Poon P W, Sun X, Kamada T, *et al.* Frequency and space representation in the inferior colliculus of the FM bat, *Eptesicus fuscus*. Exp Brain Res, 1990, **79**(1): 83–91
- [28] Langner G. Neural processing and representation of periodicity pitch. Acta Otolaryngol Suppl, 1997, **532**(Suppl): 68–76
- [29] Wu F J, Jen P H S. Involvement of GABA-mediated inhibition in shaping the frequency selectivity of neurons in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. Chin J Physiol, 2009, **52**(1): 38–46
- [30] Wu G K, Arbuckle R, Liu B H, *et al.* Lateral sharpening of cortical frequency tuning by approximately balanced inhibition. Neuron, 2008, **58**(1): 132–143
- [31] Jen P H S, Wu C H, Luan R H, *et al.* GABAergic inhibition contributes to pulse repetition b rate-dependent frequency selectivity in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. Brain Res, 2002, **948**(1–2): 159–164
- [32] 张季平, 孙心德, Jen P H S. 大棕蝠听皮层对下丘听神经元频率调谐的调制. 科学通报, 2000, **45**(24): 2636–2640
Zhang J P, Sun X D, Jen P H S. Chin Sci Bull, 2000, **45**(24): 2636–2640
- [33] Suga N, Zhang Y, Yan J. Sharpening of frequency tuning by inhibition in the thalamic auditory nucleus of the mustached bat. J Neurophysiol, 1997, **77**(4): 2098–2114
- [34] Suga N. Sharpening of frequency tuning by inhibition in the central auditory system: tribute to Yasuji Katsuki. Neurosci Res, 1995, **21**(4): 287–299
- [35] Sun X D, Chen Q C, Jen P H S. Corticofugal control of central auditory sensitivity in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. Neurosci Lett, 1996, **212**(2): 131–134
- [36] Yang L, Pollak G D, Resler C. GABAergic circuits sharpen tuning curves and modify response properties in the mustache bat inferior colliculus. J Neurophysiol, 1992, **68**(5): 1760–1774
- [37] Oswald A M, Schiff M L, Reyes Alex D. Synaptic mechanisms underlying auditory processing. Curr Opin Neuro, 2006, **16**(4): 371–376
- [38] Loebel A, Nelken I, Tsodyks M. Processing of sounds by population spikes in a model of primary auditory cortex. Frontiers in Neurosci, 2007, **1**(1): 197–209
- [39] Tan M L, Borst J G G. Comparison of responses of neurons in the mouse inferior colliculus to current injections, tones of different durations, and sinusoidal amplitude-modulated tones. J Neurophysiol, 2007, **98**(1): 454–466
- [40] Zhang Z, Yu Y Q, Liu C H, *et al.* Reprint of frequency tuning and firing pattern properties of auditory thalamic neurons: an *in vivo* intracellular recording from the guinea pig. Neurosci, 2008, **154**(1): 273–282
- [41] Bal R, Green G G, Rees A, *et al.* Firing patterns of inferior colliculus neurons-histology and mechanism to change firing patterns in rat brain slices. Neurosci Lett, 2002, **317**(1): 42–46
- [42] Suga N. Biosonar and neural computation in bats. Sci Am, 1990, **262**(6): 60–68
- [43] Jen P H S, Chen Q C. The effect of pulse repetition rate, pulse intensity, and bicuculline on the minimum threshold and latency of bat inferior collicular neurons. J Comp Physiol A, 1998, **182**(4): 455–465
- [44] Chen Q C, Jen P H S. Bicuculline application affects discharge patterns, rate intensity functions, and frequency tuning characteristics of bat auditory cortical neurons. Hear Res, 2000, **150**(1–2): 161–174
- [45] 张 娟, 邱 强, 唐 杰, 等. 荷包牡丹碱和马钱子碱对小鼠及下丘听神经元声反应潜伏期的影响. 生物化学与生物物理进展, 2005, **32**(11): 1055–1060
Zhang J, Qiu Q, Tang J, *et al.* Prog Biochem Biophys, 2005,

- 32(11): 1055–1060
- [46] Poon P W, Chiu T W. Similarities of FM and AM receptive space of single units at the auditory midbrain. *Biosystems*, 2000, **58**(1–3): 229–237
- [47] Heil P. Neuronal coding of interaural transient envelope disparities. *Eur J Neurosci*, 1998, **10**(9): 2831–2847
- [48] Wang J, Van Wijnhe R, Chen Z. Is duration tuning a transient process in the inferior colliculus of guinea pigs?. *Brain Res*, 2006, **1114**(1): 63–74
- [49] Zhou X M, Jen P H S. The effect of sound intensity on duration-tuning characteristics of bat inferior collicular neurons. *J Comp Physiol A*, 2001, **187**(1): 63–73
- [50] Faure P A, Fremouw T, Casseday J H, *et al.* Temporal masking reveals properties of sound-evoked inhibition in duration-tuned neurons of the inferior colliculus. *J Neurosci*, 2003, **23**(7): 3052–3065
- [51] Szczepaniak W S, Moller A R. Evidence of decreased GABAergic influence on temporal integration in the inferior colliculus following acute noise exposure: a study of evoked potentials in the rat. *Neurosci Lett*, 1995, **196**(1–2): 77–80
- [52] Suta D, Kvasnák E, Popelár J, *et al.* Representation of species-specific vocalizations in the inferior colliculus of the guinea pig. *J Neurophysiol*, 2003, **90**(6): 3794–3808
- [53] Luo H, Ni J T, Li Z H, *et al.* Opposite patterns of hemisphere dominance for early auditory processing of lexical tones and consonants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, **103**(51): 19558–19563
- [54] 曹剑芬. 语速特征及其变化 // 中国语言学会语音学分会. 第六届全国现代语音学学术会议论文集(上). 天津: 天津师范大学, 2003: 143–148
- Cao J F. Speaking rate and its variation // Chinese Phonetics Association under Chinese Language Society. Proceedings of the 6th National Conference on Modern Phonetics(1). Tianjin: Tianjin Normal University, 2003: 143–148
- [55] 梁之安. 听觉感受和辨别的神经机制. 上海科技教育出版社, 1999: 162–171
- Liang Z A. Neural mechanics of auditory perception and discrimination. Shanghai: Scientific and Technical Publishers, 1999: 162–171
- [56] Luo F, Metzner W, Wu F J, *et al.* Duration sensitive neurons in the inferior colliculus of horseshoe bats: adaptations for using CF-FM echolocation pulses. *J Neurophysiol*, 2008, **99**(1): 284–296
- [57] Xia Y F, Qi Z H, Shen J X. Neural representation of sound duration in the inferior colliculus of the mouse. *Acta Otolaryngol*, 2000, **120**(5): 638–643
- [58] Brand Antje, Urban Andreas, Grothe Benedikt. Duration tuning in the mouse auditory midbrain. *J Neurophysiol*, 2000, **84**(4): 1790–1799
- [59] Fuzessery Z M, Hall J C. Sound duration selectivity in the pallid bat inferior colliculus. *Hear Res*, 1999, **137**(1–2): 137–154
- [60] Galazyuk A V, Feng A S. Encoding of sound duration by neurons in the auditory cortex of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *J Comp Physiol A*, 1997, **180**(4): 301–311
- [61] Voytenko S V, Galazyuk A V. Intracellular recording reveals temporal integration in inferior colliculus neurons of awake bats. *J Neurophysiol*, 2007, **97**(2): 1368–1378

Sound Signal Recognition and Processing of Central Auditory Neurons*

LI Yang, TANG Jia, FU Zi-Ying, CHEN Qi-Cai**

(School of Life Sciences and Hubei Key Laboratory of Genetic Regulation and Integrative Biology, Central China Normal University, Wuhan 430079)

Abstract The basic properties and mechanisms of human hearing are similar to the mammals, therefore, the hearing researches performed on and the results obtained from the animals are very helpful to elucidate mechanisms of auditory processing of human. It was discusses briefly the studies and finding on the sound signal recognition and processing in central auditory neurons. Recognition of sound signal and pattern plays an important role in sound signal perception and processing of auditory center. The auditory neurons, as the base of sound signal and pattern recognition, can generate different responses to different sound patterns, even to fine sound parameters change of the same sound pattern. However, mechanism underlying sound signal recognition of auditory neurons is still not completely clear up to now. On the other hand, sound signal is the carrier of sound information, and different information may be carried by different sound components or parameters of sound signal. The previous studies have demonstrated that central auditory neurons have abilities to encode and discriminate the sound information embedded in different sound signals. Therefore, they can generate responses to sound frequency, amplitude, and duration in changing and encode these sound parameters. These similar results obtained from animals of different species also implied that auditory centers of the animals have intercommunity and universality in recognition, analyzing, and processing of sound signal.

Key words sound signal recognition, sound signal processing, central auditory neurons

DOI: 10.3724/SP.J.1206.2010.00562

* This work was supported by a grant from The National Natural Science Foundation of China (30970972) and Key Scientific and Technological Foundation of Ministry of Education (108096).

**Corresponding author.

Tel: 86-27-67867229, E-mail: qcchen2003@yahoo.com.cn

Received: November 2, 2010 Accepted: March 4, 2011