

An Overview of Stimulus-Specific Adaptation of MGB Neurons in Auditory Thalamus

Mengzhi Huang, Fan Jia, Xia Sun*

Department of Basic Medical Science, School of Medicine, Hangzhou Normal University, Hangzhou Zhejiang
Email: mengzhi1117@163.com, *sunxiasun@gmail.com

Received: Jun. 4th, 2016; accepted: Jun. 24th, 2016; published: Jun. 28th, 2016

Copyright © 2016 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Some neurons show specific adaptation to repetitive stimulation (stimulus-specific adaptation, SSA) in auditory cortex (AC). SSA exists from mid-brain to primary auditory cortex (AI). Studies find that SSA intensely expressed in nucleus of auditory thalamus, the non-lemniscus area of medial geniculate body (MGB). Here we focus on the researches on SSA of MGB and the importance of the auditory thalamus in sound detecting.

Keywords

Auditory Thalamus, Stimulus-Specific Adaptation, Mismatch Negativity Potential

听觉丘脑中MGB神经元的刺激 - 特异性适应

黄梦之, 贾凡, 孙霞*

杭州师范大学医学院基础医学系, 浙江 杭州
Email: mengzhi1117@163.com, *sunxiasun@gmail.com

收稿日期: 2016年6月4日; 录用日期: 2016年6月24日; 发布日期: 2016年6月28日

摘要

在听觉大脑中, 一些神经元表现出对一个重复刺激的特异性适应(stimulus-specific adaptation, SSA)。

*通讯作者。

SSA从中脑到初级听皮层(primary auditory cortex, AI)都存在。研究发现SSA强烈表达在听觉丘脑的主要核团,即内侧膝状体(medial geniculate body, MGB)的非丘系区域内。本文将重点介绍听觉丘脑MGB神经元的SSA研究和听觉中枢(即丘脑)在检测声音方面的重要性。

关键词

听觉丘脑, 刺激 - 特异性适应, 失匹配负电位

1. 概述: 听觉丘脑 SSA 研究现状

听觉所及范围内声音的突然变化,可能意味着这是一个重要的、关乎生存的行为事件。因此,大脑会形成特定的机制来分辨新声音和熟悉(或重复)的声音事件。以往的研究表明,某些听觉系统的神经元会减少对一个频繁发放的声音的反应,但当它们听见一个新异的声音时,会迅速地恢复发放[1] [2]。这些神经元能够通过特定时间窗口来追踪这些不同的声音,同时相应地调整它们自身的反应,这一属性被称为刺激 - 特异性适应(stimulus-specific adaptation SSA)。

SSA 的机制尚不清楚,未来的研究需要明确: SSA 是简单反映了神经元对一个频繁的“标准”声音刺激的特殊抑制反应(例如,通过突触抑制产生),还是对与正常音调序列的规律性相违背的“非标准”声音刺激很敏感(即,偏差检测)。目前,我们暂时把 SSA 定义为神经元对一个标准刺激的适应。要注意区别 SSA 与神经疲劳,SSA 神经元一旦适应于一个标准的刺激后,仍然会对“非标准”的其他刺激发放;神经疲劳可能发生在神经元接受输入的水平上,因此 SSA 在环路的某些水平上可能仍然基于神经疲劳(或功能类似的现象)。Ulanovsky 等[3]首先在听觉皮层证明了 SSA,但 SSA 也同样发生在听觉的皮层下通路。许多学者认为,对皮层下水平进行研究有利于我们明确 SSA 的作用和产生机制。

鉴于 SSA 与听觉皮层的关系,听觉丘脑一直是许多关于 SSA 研究的焦点。已有研究证明,SSA 在内侧膝状体(medial geniculate body, MGB)中被强烈表达。对大鼠 MGB 的研究发现,SSA 并不是均匀地表达在整个大鼠的 MGB,它在 MGB 的非丘系表现突出,而在丘系不存在或只有极低水平[4] [5]。大鼠丘系 MGB 神经元 SSA 低灵敏性的发现与猫[3]和沙鼠[6]的研究结果是一致的。由于 AI 是 SSA 强烈表达的主要区域,Antunes 等[5]运用冷却技术使 AC 可逆性的失活,从而进一步研究 MGB 的 SSA,结果表明 AC 不是丘脑 SSA 产生所必须的。

为更好的描述 MGB 三个主要亚区 SSA 的特征,并且说明在丘脑核团 SSA 不依赖于 AC,本文首先对 MGB、AC 和皮层通路做一个简单介绍。

2. 内侧膝状体(MGB)

丘脑是所有感觉(除嗅觉外)上传的重要接替核团。在结构上,它一方面接受下级核团的上传纤维投射,另一方面还接受大量的离皮层下行纤维投射。因此,在各种感觉的信息处理和传递过程中,具有特殊的功能。越来越多的证据显示,在听觉、视觉和体感系统,丘脑可调节和调制感觉信号,并作为皮层输入信号的重要来源。MGB 是主要的听觉丘脑,与听皮质一起形成了一个可以对上行声音信息提取和编码所必需的回路[7]。MGB 神经元同时接收来自 IC 的兴奋性和抑制性输入、来自皮层的兴奋性输入和来自丘脑网状核的抑制性输入,通过三者之间动态的相互作用实现其调制作用的。

根据结构和功能的不同,MGB 可分成三个区:腹侧区 MGv、背侧区 MGd 和中间部 MGm。其中,MGv 属丘系,而 MGd 和 MGm 属非丘系。在大鼠中,MGv 和 MGd 这两个分区中的所有神经元几乎都形成丘脑皮质束投射到听皮层。而 MGm 还可以将许多输入信息投射至非听觉中枢。此外,MGm 和 MGd

还涉及多感觉的相互作用、学习诱导的可塑性以及听觉刺激的情感内容和交互信号的处理等等。

MGv 包含成簇的、丘脑皮质“中继”神经元，这些神经元通常接收来自同侧具有音频定位特性的 IC 中央核的信号输入，并且能够及时灵敏地对对侧耳的纯音刺激做出反应[8]。MGv 神经元只投射到初级听皮层，主要到皮层的第 III 和 IV 层。MGv 簇状神经元具有高度定向的树枝状乔木平行排列结构，与来自 IC 上臂的传入纤维一起，形成一个层状结构，此结构也是 MGv 的音频定位的基础。

MGd 包含两种类型的神经元：一类是具有与 MGv 神经元相似结构但又不完全相同的簇状神经元，此类神经元没有定向的树突树结构也没有音频定位的特性；另一类是由放射状延伸树突发散形成的星形结构的星状神经元(仅发现于 MGd)。在大鼠，MGd 主要投射到不连续的两个 AC 的非主要区域：初级听觉区域尾端的背缘即背后区和鼻侧端的腹缘即腹侧区；这两个区域都将来自 MGd 的信息传递至更高的皮质区域(即后顶叶皮层和岛叶) [9]。

MGm 是一个扁平的豆状神经核，从头至尾延伸至整个 MGB，是 MGB 中最小的一个分区。与 MGv 和 MGd 相比，MGm 神经元胞体大小不均匀，通常有长而稀疏的分支状树突，并且它们的轴突可产生分支去支配同一或附近的核团内的神经元[10]。MGm 的输入是多来源的，不仅来自 IC 的侧部、喙部和背部皮层，也来自于体感、视觉中心，以及其他听觉区域；MGm 能对这些多来源输入信号的其中一个或多个有反应，并且它们能够迅速地适应重复的声音刺激。MGm 神经元轴突可投射至几乎所有听皮层区域，终止于第 I、III、IV、V 层，此外还可投射至其它皮质区域参与多感觉整合[11]。

3. 听皮层和离皮质通路

AC 是颞叶的一部分，来自 MGB 的上行纤维大多止于 AC。AC 具有种属差异，基于丘脑皮质束、皮质丘脑束以及胼胝体输入模式，目前已确定了大鼠的皮层分区。大鼠的 AC 可分为：初级听觉皮层(A1) 和一个包括次级听觉皮层的周边区域。MGB 最显著的特征之一是其接受大量来自离皮层的投射，此投射主要起源于皮层第五层的锥体细胞。在大鼠，离皮层投射都是兴奋性作用，数量是上行投射的 10 倍。MGB 的三个亚区都接收离皮层投射，且大多终止于 MGB 的主要神经元[12]。虽然皮质 - 丘脑 - 皮质投射允许非丘系和丘系区域之间相互作用，但是丘系 AC 区域的投射靶靶依然是 MGB 丘系区域，而非丘系 AC 区域大部分投射至非丘系丘脑核[13]。但 MGm，接收来自所有 AC 区域或非听觉皮层的输入[8]。

4. 听觉系统的异常检测

人类大脑的异常可通过诱发电位来检测，诱发电位又被称为失匹配负电位(mismatch negativity potential, MMN)，是一个通过脑电图记录下的电反应。MMN 的产生是由于引起 MMN 的声音与一个刺激序列的规律性特征不同，这些规律性特征包括：频率、强度、持续时间和更复杂的不规则声音刺激形式如音乐。MMN 传统的测量方法是将一个罕见的声音(即偏差)随机的嵌入在普通的声音序列中，检测偏差刺激对抗标准刺激诱发的事件相关电位之间的差异；MMN 也可发生在注意力或行为缺失的人类身上，比如：昏迷病人、睡着的新生儿和胎儿[14] [15]。

目前对 MMN 存在的神经机制尚不清楚，最普遍的解释是“感觉记忆”，它认为 MMN 不仅反应了神经核团对重复的标准刺激的适应或者不应性，也反应了真实的差异检测[16]。根据这一观点，大脑可有效地贮存一个标准刺激的“记忆痕迹”，新输入的刺激与此对比，则不匹配的差异刺激会引起明显增强的反应，此增强的反应可作为差异的指标。但是，MMN 是真实的差异检测，还是由于神经核团对标准刺激的编码的适应或不引起起的，这一问题仍待解决。一些学者认为 MMN 的“感觉记忆”模型仍然有许多基本问题没有被解答的。例如感觉记忆痕迹的生理表现是怎样的？

最近的研究证实 MMN 通常在刺激后 150~200 ms 范围内达到峰值不是听觉大脑差异检测最早的电生

理表现[17]。听觉差异可以在刺激变化开始的 20 ms 检测出来,说明由于皮质下区域的参与,早期差异变化发生先于 MMN 的产生,这对分层的系统组织在各自不同的复杂层面上可对听觉差异产生作用这一观点是强有力的支持[16]。除人类外,MMN 样活动已经在猴、猫、兔、豚鼠、大鼠、和小鼠中发现并被证实。对于 MMN 样活动的研究,大部分的工作专注于对 AC 的研究上,MGB 及海马中也有部分报道。

5. 刺激 - 特异性适应(SSA)

SSA 的研究通常运用一个与诱发 MMN 相似的刺激序列。在关于它的大部分经典文献中,就像 Ulanovsky 等[18]的最初描述那样,在确定的重复率下,随机地给予两个不同频率(f_1 和 f_2)的声音刺激,这两个频率的声音出现的概率不同,其中的一个频率作为标准刺激频率(具 90% 的出现概率),而另一个频率作为偏差刺激频率(10% 的概率),然后用两个频率出现概率颠倒的序列重复相同的实验。结果发现听皮层[3] [19]、MGB [1] [2] [4] [5]、丘脑网状核[20]和下丘脑[1]的神经元都减少了它们对标准声音刺激的反应,但仍保留它们对差异声音刺激的回音,即出现了 SSA。然而在耳蜗核的神经元没有发现这一性质。目前,IC 已被证明是显示 SSA 最低级的听觉中枢,但是在耳蜗核和 IC 之间的脑干是否具有同样的性质还未被研究。IC 是中脑信号输入整合的主要中枢,并且还是区分丘系和非丘系通路起源的结构所在,因为皮质下 SSA 的产生与非丘系通路相关,因此它非常重要。虽然,SSA 的研究麻醉动物中进行[1] [6] [21],但 SSA 在清醒动物中也会出现[19],说明 SSA 并不是由麻醉引起的。

SSA 对刺激的反应快速且高度敏感,它取决于两个刺激之间的对比、标准刺激与差异刺激出现的相关概率,以及给予刺激的方式[2]-[4]。SSA 通常用 Ulanovsky 等[3]制定的指标量化:1) 频率特异的 SSA 指标(SI), $SI(f_i)$ ($i = 1$ 或 2), 计算 $SI(f_i) = [d(f_i) - s(f_i)]/[d(f_i) + s(f_i)]$, 其中 $d(f_i)$ (峰电位发放数)和 $s(f_i)$ (刺激)是对频率 f_i 在差异刺激或标准刺激情况下各自的反应;2) 两个频率下 SSA 的总量(共同 SSA 指数, CSI), 计算公式为 $CSI = [d(f_1) + d(f_2) - s(f_1) - s(f_2)]/[d(f_1) + d(f_2) + s(f_1) + s(f_2)]$ [3]。这些指数反应了对一个声音反应的范围。在标准情况下,对相同声音的回音范围小于偏差情况下。指数范围在-1 和+1 之间,如果在偏差情况下,对一个声音的回音是正数,说明这比在标准情况下对相同声音的回音更大。自从这些指数被量化为一个比率,在对标准和偏差声音刺激的反应中,如果反应的绝对数值是小的,可能导致一个大的比率;当回音的绝对数值是大的,可能产生一个小的比率。这是我们在分析数据时需要注意的。因此,我们相信 CSI 指数并不是一个测量的假象,而是具有生物学意义。测量标准和偏差刺激之间的对比指数,当反应的绝对数值低时,这个比值大,SSA 增强[3]。

6. MGB 中的 SSA

前期研究发现,以相同的刺激参数在 AI 中可被强烈激发的 SSA,在猫的 MGB(可能是 MGv)中的水平非常低[3]。随后,在小鼠[22]、大鼠[4]和蒙古沙鼠[6]中也证明了 MGv 中的低水平 SSA。Yu 等[20]研究了在大鼠 MGB 和 TRN 中的 SSA,发现 TRN 中 SSA 强而 MGB 中较弱。Anderson 等[22]研究了小鼠 MGB 不同亚区的 SSA,结果显示其适应水平比 AC 或 IC 神经元中的 SSA 要弱。这些研究表明某些 SSA 出现在 MGm 和丘系的 MGv 中,而不在非丘系 MGd 中。然而对大鼠的研究发现,SSA 强烈表达在大鼠 MGB 中,其 MGm 和 MGd 神经元显示强烈的 SSA [2] [5]; 这些发现将丘脑 SSA 与非丘系通路相连,其结果与先前在大鼠中脑[20] [23]和斑胸草雀听觉前脑[24]的研究一致。目前对小鼠 MGB 和 IC 神经元 SSA 缺失[22]的原因尚不清楚,可能的原因包括:种类、方法(例如,麻醉剂的使用、分区的定义)和抽样的差异(小鼠研究中 MGd 记录是以一个小的样本量 $n = 13$ 为基础,包括多单位和单个单位记录)等。

通常,用与猫诱发 AC 的 SSA 一样的刺激参数,可在大鼠 MGB 中同样诱发 SSA [2],在 MGB 中能诱发最强 SSA 的刺激的频率比率为 0.141~0.526,刺激时间间距(ISI)为 250~500 ms。甚至在 0.14 音阶比

率, 和 2000 ms 的 ISI 测试条件下, MGm 和 MGd 神经元也可显示的强烈的 SSA。一个有意思的发现是, 在某些非丘系的 MGB 神经元, 频率间隔小至 0.057 音阶, SSA 仍可被观察到。说明, 若两个频率都位于其频率响应区域内, 某些非丘系 MGB 神经元可以区别两个非常相近的频率; 这表明了 MGB 神经元对频率变化的敏感度, 这与先前在猫的 AC [3] 和大鼠 IC [23] 上发现的结果一样。值得一提的是, 这个发现, 即一个神经元可以分离两个频谱非常接近的频率并输出它的反应, 可能是不同输入对具有严格调频特性和适应性的神经元激活的结果这可能涉及 SSA 的相关机制, 尚有待研究。

已有研究发现, 少数 MGB 神经元显示与 TRN 一样高水平的 SSA, 甚至当 ISIs 是 TRN 的两倍长[20]。给最大的 ISI (=2000 ms) 时, 一些 MGB 神经元显示比 AI 神经元更高的 SSA 值(但仅仅在 MGv 以外) [2]。MGv 接收来自 IC 的中央核团的输入, 同时又是上行输入到 AI 的主要来源。在 MGv [2] 和 IC 的中央神经核[23] 中发现的 SSA 与短 ISIs (120~250 ms, onset-to-onset, 75 ms 持续刺激) 有很大相关性。在丘系通路中, 猫[3] 和大鼠[25] 的 AI 的 SSA 水平远远超出了在大鼠[5]、豚鼠[6] 和小鼠[22] 的 MGv 中的发现的数值, 在所有这些研究中, MGv 中 SSA 的发现值几乎为 0。

7. MGB 中的 SSA 是否继于离皮层投射

为了检验 AC 是否是 MGB 神经元中 SSA 的表达所必须的, Antunes 等[5] 通过冷却技术可逆的灭活 AC, 观察麻醉大鼠 MGB 神经元在皮层灭活前, 中和后的 SSA, 发现在 AC 灭活期间, MGB 神经元的反应发生显著改变, 但是, SSA 的水平 and 动态时间未受影响。这些发现说明, MGB 中的 SSA 并不继承于 AC, 恰恰相反, 它可能承接于更低一级中枢的 IC, 或者产生于 MGB 神经元的重新合成。随后, 他们关于 IC 的研究也有相似的发现[26]。SSA 很可能是被自下而上的传递, 产生于更低中枢, 并且可以在听觉通路的各级中枢内被调制。SSA 这种自下而上的传递可以使听觉系统的各级中枢形成对上一级中枢的反应[5], 因此, MGv 中发现相当弱的 SSA 的量可能是 AI 中神经元 SSA 表达所导致的。

在 AC 灭活期间, MGB 神经元 SSA 对 AC 灭活的不灵敏性影响了 MGB 神经元许多其他特质, 比如, 它们的频率反应区域、自发活动、放电率以及发放延时等[5]。这些发现证实了先前利用冷却技术[27] 和电刺激[12] 关于离皮层投射的研究, 并证实了在 MGB 中强烈的离皮层调制。离皮层调制并不能解释 MGB 中的 SSA 的产生机制, 然而, 离皮层调制了 MGB 神经元的放电率, 影响了它们对标准刺激和偏差刺激的反应, 说明了离皮层的增益控制作用[5]。因此, SSA 的程度被量化为一个驱动率的比率, 在很大程度上不被皮层冷却失活影响。这个推论与先前的研究相一致, 说明离皮层系统参与一个加强的控制过程, 从而导致刺激编码的显著改变提高[28]。这与离皮层通路通过控制增益缩放 MGB 对它的驱动输入的敏感性的作用[5] 结果是相一致的。

有趣的发现是虽然皮质灭活对 MGB 中的 SSA 影响很弱, 但是 SSA 与皮质冷却诱发的改变之间却有显著的联系。离皮层对 MGB 神经元放电率的调制随 SSA 水平的不同而表现出明显的改变, 例如由 AC 引起的 MGB 神经元的易化作用会随 SSA 的增强而减弱, 而且这种调制关系取决于 MGB 神经元的 SSA 程度, 与其所属的解剖位置无关每月[5]。皮质丘脑间相互作用的观点在很多方面有大的变化。因此, 皮质调制的程度与 SSA 的强弱有关这一事实是皮质调制神经元特性的强有力的证据, 证明了低 SSA 与强的皮质增益有关[5]。这些发现引人注目, 并将在未来的研究中进一步的阐明, 包括使用不同的方法量化 SSA 来避免目前使用的指标的限制。

最近的研究表明 GABA_A 介导的抑制作用在 MGB 的 SSA 形成过程在扮演了一个角色, 通过强化对比标准刺激和偏差刺激来加强 SSA [29]。一些高 SSA 水平的非丘系 MGB 神经元受到来自离皮质通路的抑制性影响[5], 并且在这种作用下抑制是可能的机制。对 MGB 抑制的主要来源是通过 AC-TRN 的 GABA 能输入。然而, 当皮层灭活期间, SSA 的水平维持不变, 来自离皮质通路的抑制作用并不能驱动或调制

MGB 的 SSA [5]。因此,在 MGB 的 SSA 形成中起作用的 GABA 能抑制性输入,很可能涉及到其它来源,比如来自 IC 的上行输入和 MGB-TRN-MGB 之间的联系。

8. 讨论和未来研究方向

在听觉丘脑非丘系核团存在的高水平 SSA 说明了 SSA 对此处的信息处理非常重要。例如,在 MGm 中被发现的非常强的 SSA 与 MGm 作为主要的听觉输入源到杏仁核引起的恐惧反应回路作用相一致[2][25]。MGm-杏仁核通路主动参与恐惧学习机制,被认为对抑制由中性或安全声音刺激所引起的恐惧是至关重要的[30],与 SSA 在抑制被假设为不相关和安全的重复声音反应的作用一样。AC 和离皮层通路并没有驱动或转换 MGB 中的 SSA,可能只是作为门控或增益控制来调制 MGB 神经元的回应[28]。其它一些关于 SSA 功能的假设,包括神经元编码的优化、信息传递的最大化、对即将到来的刺激分辨力的优化处理以及峰值的有效利用等作用都可归因于一般的适应。

当前对 SSA 的研究结果支持了关于 SSA 机制的假设,至少在频率偏差假设中,SSA 在听觉通路自下而上被传递,通过限制与行为相关的听觉信息流的门控机制来发挥作用。其可能推测 SSA 在不同的听觉传导通路水平上有不同的模型,沿着传导通路,某些特征增强,可在更高的水平参与更复杂的任务。SSA 通常运用简单的声音特性和范例被研究,例如,将纯音嵌入一个随机序列,刺激远离复杂的自然声音和真实的声音环境。可能由于这个原因,SSA 的表达在不同听觉通路的出现相似。听觉传导通路各个水平的局限和性能是什么? SSA 是异常检测所必须的过程吗?如果是,真实的神经异常检测在哪里?它是从哪个水平开始汇聚?为了进一步了解 SSA 的机制和功能作用,未来的研究需要使用更复杂的实验条件,比如 Yaron 等[25]对大鼠 AC 中神经元反应敏感性统计规律的研究,他们对比了神经元对随机序列和周期性序列的反应,证明 AC 中的神经元对复杂结构的语音序列敏感。Aguillon 等[31]研究检验了 IC 神经元对模式不同反刺激的敏感性,初步的结果显示,不管它们的概率,对预期和非预期的声音 IC 神经元都显示不同的反应。这些数据说明,IC 神经元可越过对重复抑制的适应(用最简单的声音序列测量),同时可能编码预期抑制。未来的研究在于阐明在复杂实验模式中神经元对不同声音的敏感性是否确实是可反映异常检测,或者还是与由基础的生理机制引起的相互作用。

基金项目

国家自然科学基金 31171060,浙江省自然科学基金 LY15C090009。

参考文献 (References)

- [1] Ayala, Y.A. and Malmierca, M.S. (2013) Stimulus-Specific Adaptation and Deviance Detection in the Inferior Colliculus. *Frontiers in Neural Circuits*, **6**, 89. <http://dx.doi.org/10.3389/fncir.2012.00089>
- [2] Antunes, F.M., Nelken, I., Covey, E., *et al.* (2010b) Stimulus-Specific Adaptation in the Auditory Thalamus of the Anesthetized Rat. *PLoS One*, **5**, Article ID: e14071. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0014071>
- [3] Ulanovsky, N., Las, L. and Nelken, I. (2003) Processing of Low-Probability Sounds by Cortical Neurons. *Nature Neuroscience*, **6**, 391-398. <http://dx.doi.org/10.1038/nn1032>
- [4] Antunes, F.M., Covey, E. and Malmierca, M.S. (2010a) Is There Stimulus-Specific Adaptation in the Medial Geniculate Body of the Rat? In: Lopez-Poveda, E.A., Palmer, A.R. and Meddis, R., Eds., *The Neurophysiological Bases of Auditory Perception*, Springer, New York, 535-544. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4419-5686-6_49
- [5] Antunes, F.M. and Malmierca, M.S. (2011) Effect of Auditory Cortex Deactivation on Stimulus-Specific Adaptation in the Medial Geniculate Body. *The Journal of Neuroscience*, **31**, 17306-17316. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1915-11.2011>
- [6] Bäuerle, P., von der Behrens, W., Kossel, M., *et al.* (2011) Stimulus-Specific Adaptation in the Gerbil Primary Auditory Thalamus Is the Result of a Fast Frequency-Specific Habituation and Is Regulated by the Corticofugal System. *The Journal of Neuroscience*, **31**, 9708-9722. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5814-10.2011>

- [7] Lee, C.C. and Winer, J.A. (2011) Convergence of Thalamic and Cortical Pathways in Cat Auditory Cortex. *Hearing Research*, **274**, 85-94. <http://dx.doi.org/10.1016/j.heares.2010.05.008>
- [8] Winer, J.A., Miller, L.M., Lee, C.C., *et al.* (2005) Auditory Thalamocortical Transformation: Structure and Function. *Trends in Neurosciences*, **28**, 255-263. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tins.2005.03.009>
- [9] Donishi, T., Kimura, A., Okamoto, K., *et al.* (2006) “Ventral” Area in the Rat Auditory Cortex: A Major Auditory Field Connected with the Dorsal Division of the Medial Geniculate Body. *Neuroscience*, **141**, 1553-1567. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuroscience.2006.04.037>
- [10] Smith, P.H., Bartlett, E.L. and Kowalkowski, A. (2006) Unique Combination of Anatomy and Physiology in Cells of the rat Paralamina Thalamic Nuclei Adjacent to the Medial Geniculate Body. *Journal of Comparative Neurology*, **496**, 314-334. <http://dx.doi.org/10.1002/cne.20913>
- [11] Campi, K.L., Bales, K.L., Grunewald, R., *et al.* (2010) Connections of Auditory and Visual Cortex in the Prairie Vole (*Microtus ochrogaster*): Evidence for Multisensory Processing in Primary Sensory Areas. *Cerebral Cortex*, **20**, 89-108. <http://dx.doi.org/10.1093/cercor/bhp082>
- [12] Ojima, H. and Rouiller, E.M. (2011) Auditory Cortical Projections to the Medial Geniculate Body. In: Winer, J.A. and Schreiner, C.E., Eds., *The Auditory Cortex*, Springer, New York, 171-188. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4419-0074-6_8
- [13] Llano, D.A. and Sherman, S.M. (2008) Evidence for Nonreciprocal Organization of the Mouse Auditory Thalamocortical-Corticothalamic Projection Systems. *Journal of Comparative Neurology*, **507**, 1209-1227.
- [14] Sambeth, A., Pakarinen, S., Ruohio, K., *et al.* (2009) Change Detection in Newborns Using a Multiple Deviant Paradigm: A Study Using Magnetoencephalography. *Clinical Neurophysiology*, **120**, 530-538. <http://dx.doi.org/10.1016/j.clinph.2008.12.033>
- [15] Huotilainen, M., Kujala, A., Hotakainen, M., *et al.* (2005) Short-Term Memory Functions of the Human Fetus Recorded with Magnetoencephalography. *NeuroReport*, **16**, 81-84. <http://dx.doi.org/10.1097/00001756-200501190-00019>
- [16] Grimm, S. and Escera, C. (2012) Auditory Deviance Detection Revisited: Evidence for a Hierarchical Novelty System. *International Journal of Psychophysiology*, **85**, 88-92. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2011.05.012>
- [17] Slabu, L., Grimm, S. and Escera, C. (2012) Novelty Detection in the Human Auditory Brainstem. *The Journal of Neuroscience*, **32**, 1447-1452. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2557-11.2012>
- [18] Ulanovsky, N., Las, L., Farkas, D. and Nelken, I. (2004) Multiple Time Scales of Adaptation in Auditory Cortex Neurons. *The Journal of Neuroscience*, **24**, 10440-10453. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1905-04.2004>
- [19] Fishman, Y.I. and Steinschneider, M. (2012) Searching for the Mismatch Negativity in Primary Auditory Cortex of the Awake Monkey: Deviance Detection or Stimulus Specific Adaptation? *The Journal of Neuroscience*, **32**, 15747-15758. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2835-12.2012>
- [20] Yu, Y.Q., Xiong, Y., Chan, Y.S., *et al.* (2004) *In Vivo* Intracellular Responses of the Medial Geniculate Neurons to Acoustic Stimuli in Anaesthetized Guinea Pigs. *The Journal of Physiology*, **560**, 191-205. <http://dx.doi.org/10.1113/jphysiol.2004.067678>
- [21] Duque, D., Perez-Gonzalez, D., Ayala, Y.A., Palmer, A.R. and Malmierca, M.S. (2012) Topographic Distribution, Frequency, and Intensity Dependence of Stimulus-Specific Adaptation in the Inferior Colliculus of the Rat. *The Journal of Neuroscience*, **32**, 17762-17774. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3190-12.2012>
- [22] Anderson, L.A., Christianson, G.B. and Linden, J.F. (2009) Stimulus-Specific Adaptation Occurs in the Auditory Thalamus. *The Journal of Neuroscience*, **29**, 7359-7363. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0793-09.2009>
- [23] Malmierca, M.S., Cristaudo, S., Perez-Gonzalez, D. and Covey, E. (2009) Stimulus-Specific Adaptation in the Inferior Colliculus of the Anesthetized Rat. *The Journal of Neuroscience*, **29**, 5483-5493. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4153-08.2009>
- [24] Beckers, G.J. and Gahr, M. (2012) Large-Scale Synchronized Activity during Vocal Deviance Detection in the Zebra Finch Auditory Forebrain. *The Journal of Neuroscience*, **32**, 10594-10608. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.6045-11.2012>
- [25] Yaron, A., Hershshoren, I. and Nelken, I. (2012) Sensitivity to Complex Statistical Regularities in Rat Auditory Cortex. *Neuron*, **76**, 603-615. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.025>
- [26] Anderson, L.A. and Malmierca, M.S. (2013) The Effect of Auditory Cortex Deactivation on Stimulus-Specific Adaptation in the Inferior Colliculus of the Rat. *European Journal of Neuroscience*, **37**, 52-62.
- [27] Nakamoto, K.T., Shackleton, T.M. and Palmer, A.R. (2010) Responses in the Inferior Colliculus of the Guinea Pig to Concurrent Harmonic Series and the Effect of Inactivation of Descending Controls. *Journal of Neurophysiology*, **103**, 2050-2061. <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00451.2009>
- [28] Robinson, B.L. and McAlpine, D. (2009) Gain Control Mechanisms in the Auditory Pathway. *Current Opinion in*

Neurobiology, **19**, 402-407. <http://dx.doi.org/10.1016/j.conb.2009.07.006>

- [29] Perez-Gonzalez, D. and Malmierca, M.S. (2012) Variability of the Time Course of Stimulus-Specific Adaptation in the Inferior Colliculus. *Frontiers in Neural Circuits*, **6**, Article 107. <http://dx.doi.org/10.3389/fncir.2012.00107>
- [30] Antunes, R. and Moita, M.A. (2010) Discriminative Auditory Fear Learning Requires Both Tuned and Nontuned Auditory Pathways to the Amygdala. *The Journal of Neuroscience*, **30**, 9782-9787. <http://dx.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1037-10.2010>
- [31] Aguillon, B.N., Nieto, J. and Escera, C. (2013) Response to Complex Patterns of Regularity in the Inferior Colliculus of the Anesthetized Rat. *ARO 36th Annual Midwinter Meeting*, Baltimore, 16-20 February 2013, 321.

再次投稿您将享受以下服务:

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>