

听觉中脑声定位的机制*

梅慧娴¹ 周冶金² 陈其才¹

(¹ 华中师范大学生命科学学院; ² 华中师范大学心理学院, 武汉 430079)

摘要 人和动物对声源方位的感知和心理确定建立在神经生理基础之上, 得到了大量来自神经细胞电生理研究证据的支持。听中枢神经元可通过比较到达两耳声信号的不同特征和参量来体现其精确的声源定位能力。研究表明, 声源定位过程是听觉系统复杂综合作用的结果, 听觉中脑核团-下丘在这一过程中起着重要作用, 下丘中大量双耳听觉反应神经元可编码声音(源)方位信息, 甚至双侧下丘间的联合投射也有可能参与双耳听觉反应的调制。

关键词 听觉中脑; 声定位; 神经调制

分类号 B845

1 听觉系统声源定位的基本特性及生物学意义

人和动物可借助听(感)觉感知来认识周围环境中丰富多彩而又纷繁复杂的声音世界, 在听觉功能的诸多方面中, 对声(源或音)方位变化做出反应是其重要功能之一, 而对声源方位的感知和心理确定则有赖于听觉中枢。对于已演化出具有听觉功能的大多数不同种属的动物, 尤其是夜间活动的动物, 声(源或音)定位(sound localization)的能力对其生存至关重要。它们通过对其他动物发出的声音的准确定位, 进行捕食、掠夺以及躲避敌害。尽管人类对于所处的周围空间的判定主要依靠视觉, 但空间听觉和声定位在日常生活和工作中依然具有十分重要的作用, 如声定位可提供环境中说话者的相对数量和目标声源位置的信息, 通过对声源距离的判断可帮助人们确定房间的大小和特征; 甚至在复杂的“鸡尾酒会”(cocktail party)场景下, 借助声定位可让听者从众多干扰声中分辨出某个谈话者或所找寻对象的声音与所处的空间位置(Hawley, Litovsky, & Culling, 2004); 人还可通过声定位来躲避来自身后的

车辆, 避免发生交通事故; 或对突发的声音进行定位, 判断事故发生现场及其方位等。总之, 声定位功能带给人们的帮助可以说是不胜枚举。

哺乳动物的声定位以两种不同的声波分析方法为基础(Grothe, Pecka, & McAlpine, 2010)。第一种方式是频率分析, 通过比较到达每侧耳不同频带的声能量, 用以做垂直方位的声定位。其所表征的是可用于声定位的单耳信息, 主要由外耳道和耳廓对特定频率做特异的方向性衰减所致, 即所谓的耳廓滤波效应。这种频率分析被认为最初是在耳蜗核(cochlear nucleus, CN)中进行加工的(May, 2000; Young, Spirou, Rice, Voigt, & Rees, 1992)。声定位的第二种方式则是以双耳听觉为基础, 通过检测和比较两侧鼓膜活动的差异做双耳分析。由于声源到达两耳的距离差以及声音传导途径中的屏障条件差, 致使从某一方位发出声音到达两耳时便产生了时间差(interaural time difference, ITD)和强度差(interaural level or intensity difference, ILD or IID), 即“时间-强度假说”, 它们的大小成为声源水平(azimuth)方位定位的主要依据。根据 Rayleigh 在 20 世纪初提出的复式理论, ILD 主要用于高频声定位, 而 ITD 用于低频声定位(Rayleigh, 1907)。在听中枢对双耳信息的加工过程中, 上橄榄核(superior olive complex, SOC)是能接受双耳传入信息, 并对 ITD 和 ILD 进行加工的第一级中枢(Moore, 1991)。

收稿日期: 2013-01-18

* 国家自然科学基金(#31070971)资助。

通讯作者: 陈其才, E-mail: qcchen2003@yahoo.com.cn;

电话: 027-67867229

当一个常人的视觉线索被阻断时,将一只小的时钟放置于他的前听空间某个位置,受试者可根据所听到的时钟滴答声,准确地说出时钟所在的方位,这就是最为常见的声定位。人具有良好的声定位能力,行为学实验研究表明,受试者能分辨出声源方位角度 1~2 度的变化。在心理物理学测试研究中,通过双侧佩戴的耳机向受试者给 click 声,测定出能用于准确辨别声音方位的最小 ITD 和 ILD 值,即人对 ITD 的辨别阈值为 10 微秒,对 ILD 的辨别阈值为 1~2 分贝(Grothe et al., 2010)。而且,似乎女性用以声定位的 ITD 要小于男性,提示比男性具有更高的时间差敏感性(崔庚寅,白文忠,管振龙,王厄舟,张凤娟,1994)。即便在声源出现于正前方和正后方,此时的 ITD 和 ILD 等于 0 时,人也能够通过耳廓的频率分析以及头部的转动较好的对声源方位进行判断。尤其对于视觉缺失的盲人,他们可利用更为细微的听觉线索对目标声源的方位和距离进行定位,从而表现出超于常人的声源空间探索能力(Voss et al., 2004)。无论是对人还是动物而言,声定位过程是听觉系统复杂综合的功能体现,精确的声定位需要声波撞击鼓膜在双耳的协同作用,对声源方位的感知更大程度上是依赖于听觉中枢系统对来自于两侧耳的输入信息的提取、加工和整合,的确越来越多的证据显示,人与动物在有关声定位的诸多方面,拥有相似的生理机制。

2 听觉中脑神经元对声源信息的编码及其加工机制

听觉中脑核团--下丘(inferior colliculus, IC)是大部分低位听觉核团的投射靶点,为上行听觉通路中的中继站。IC 所接受的兴奋性和抑制性的上行投射一部分来自于单耳核团,如 CN 和外侧丘系腹核(ventral nucleus of lateral lemniscus, VNLL) (Brunso-Bechtold, Thompson, & Masterton, 1981; Vater, Covey, & Casseday, 1997);另一部分则是来自于低位双耳核团,如 SOC 和外侧丘系背核(dorsal NLL, DNLL) (Li & Kelly, 1992; Oliver, 2000),因此,IC 在双耳声源方位信息的加工和处理方面扮演着重要角色。

在先前的研究中,采用固定动物头部和自由声场刺激,并不断改变声刺激的方位以测定 IC 神经元的反应,发现不同动物的 IC 神经元均可对声

源的方位角产生调谐。部分神经元可对前听空间某个特定方位给出的声刺激产生最大反应,且多数偏好对侧区方位角(Calford, Moore, & Hutchings, 1986; Fuzessery, Westrup, & Pollak, 1990),其中又有部分神经元表现出对对侧方位角的单调的宽范性调谐,其声反应会随着对侧方位角的增加而增强(Delgutte, Joris, Litovsky, & Yin, 1999; Groh, Kelly, & Underhill, 2003)。若在给予目标声的同时再给予一个空间上分离的干扰声,似乎大部分神经元对目标声源方位角仍能保持显著的敏感性,并能在某种程度上维持与单独给出目标声源时相似的调谐曲线(Day, Koka, & Delgutte, 2012)。

为了探讨声定位中双耳信息如何在听觉中枢进一步地被编码,大多数实验研究采用了在封闭声场环境下分别对动物的双耳给声,并人为改变到达双耳的声刺激的强度和时间,发现包括 IC 在内的接受双耳信息的听中枢核团中均有大量对 ITD 和 ILD 敏感的神经元。这些双耳听觉神经元中一部分可被分别来自于两侧耳的声刺激所兴奋,即 EE (excitation-excitation)神经元;另一部分神经元则在声刺激对侧耳时被兴奋,刺激同侧耳时却被抑制,即 EI (excitation-inhibition)神经元 (Goldberg & Brown, 1969),它们在对侧的空间信息表达方面起着关键作用。根据在猫 IC 中的研究,EE 反应类型多见于特征频率在 4000 Hz 以下的神经元,而 EI 反应类型则见于高频率神经元 (Schreiner & Langner, 1988; Semple & Aitkin, 1979)。不同反应类型的 IC 神经元,可能分别接受来自在 ITD、ILD 和频率分析中对频率谷敏感的脑干听觉核团的输入,从而在对不同的声定位线索进行处理时有所分工(Chase & Young, 2005)。其中,EE 型神经元主要处理关于 ITD 和平均双耳强度的信息。EI 神经元则主要处理与 ILD 相关的信息,部分 EI 神经元亦对 ITD 敏感,尤其是呈现边带抑制的 EI 神经元还可对生理范围内的频率谷信息进行处理(Chase & Young, 2005; Caird & Klinke, 1987; Kelly & Phillips, 1991)。总之,这些双耳听觉神经元的活动是 IC 从来自不同方位的声信号中提取方位信息的基础。

一般认为,IC 对 ITD 信息的编码,可能主要由双耳声刺激产生的兴奋性的汇聚性传入到达 EE 神经元的最佳时间延迟来表征,这些神经元仅在到达两耳的声音之间处于某个特定延迟时才被

最大程度地激活,并由此表征空间定位。最佳延迟由听觉系统内在的延迟所决定,它反映的是由两耳至双耳神经元的汇聚性输入之间轴突或路径长度的差异所造成的传递时间差或时间上的延迟。已有研究报道在双耳神经元上观察到的内在延迟也与在耳蜗中的位置差有关。由于声波传播到耳蜗的不同位点时会引起听神经纤维的反应之间发生相对延迟,显示出最大程度的重合,结果表现为双耳神经元的最佳延迟会随着特征频率的增加而减小(McAlpine, Jiang, & Palmer, 1996; Joris, van de Sande, Louage, & van der Heijden, 2006)。

IC 神经元对 ILD 信息的编码则主要依赖 EI 神经元感受双耳声音强度差的敏感性,因为在双耳同时刺激时, EI 神经元的反应可因兴奋抑制对比关系的不同而有多种表现。IC 中 EI 神经元似乎主要受到 IC 下的双耳听觉核团神经输入的支配。一方面,由于外侧上橄榄核(lateral superior olive, LSO)受到来自同侧耳蜗前腹核的兴奋性支配及来自对侧耳蜗前腹核经斜方体内侧核中抑制性神经元接替的抑制性支配,导致大多数 LSO 神经元表现为对同侧耳刺激兴奋而对对侧耳刺激抑制的 EI 神经元。其中,谷氨酸能 LSO 神经元又可发出兴奋性投射至对侧 IC,而甘氨酸能 LSO 神经元则发出抑制性投射至同侧 IC (Glendenning, Baker, Hutson, & Masterton, 1992); 另一方面,同样含有大量 EI 神经元的 DNLL 主要接受来自双侧耳蜗核和对侧 LSO 的兴奋性支配,以及来自同侧 LSO 和对侧 DNLL 的抑制性支配,并进一步向双侧 IC 投射抑制性 γ -氨基丁酸能轴突(Zhang, Li, Kelly, & Wu, 1998)。因此根据先前的研究, IC 神经元 EI 特性的形成可能有多种原因:一是简单地完全从对侧 LSO 中继承 EI 特性,也不直接接受来自同侧耳的传入;二是 EI 特性形成于 IC 内,当一个来自于对侧耳声刺激所激活的兴奋性单耳投射和一个由同侧耳声刺激激活的对侧 DNLL 发出的抑制性投射在 IC 中会聚时,形成了 IC 神经元的 EI 特性;三是有部分 IC 神经元还可能接受来自双侧的 LSO 及对侧或双侧 DNLL 共同的上行传入,这些兴奋性和抑制性的输入在 IC 中产生混合反应,并最终形成了 IC 神经元的 EI 特性(Burger & Pollak, 2001; Faingold, Anderson, & Randall, 1993; Kelly & Li, 1997; Pollak, Burger,

Park, Klug, & Bauer, 2002; Pollak, 2012)。

有趣的是 IC 中对 ITD 或 ILD 敏感的双耳神经元,绝大多数为仅对来自对侧的声刺激产生兴奋反应的 EI 神经元。接受来自同侧和对侧耳蜗刺激的神经元在 SOC 却大致相当(Kil, Kageyama, Semple, & Kitzes, 1995; Vater & Feng, 1990),而在 IC 与 SOC 之间又以同侧--同侧的联系方式为主(Adams, 1979)。这一特点说明在双耳听觉信息处理过程中, IC 对传入信息不是简单的起中转作用的。

3 双侧听觉中脑核之间的调制在声源定位中可能的作用

已知 IC 是听觉系统中成对的中枢结构,双侧 IC 之间通过连合纤维投射(commisure of the inferior coliculus, CoIC)相互联系(Malmierca, Rees, Le Beau, & Bjaalie, 1995; Moore, Kotak, & Sanes, 1998; Saldaña, & Merchañ, 1992),其中既有谷氨酸能兴奋性投射,也有 γ -氨基丁酸能抑制性投射(González-Hernández, Mantolán-Sarmiento, González-González, & Pérez-González, 1996; Hernández, Rees, & Malmierca, 2006; Saint Marie, 1996)。相关的电生理实验已显示双侧 IC 之间有着复杂的结构和功能相关(Malmierca et al., 2003; Malmierca, Hernandez, & Rees, 2005; Mei, Cheng, Tang, Fu, & Wang et al., 2012)。然而,双侧 IC 间的相互作用是否参与了双耳听觉的形成是一个饶有兴趣的问题,但仍不确定。值得关注的是有众多单侧 IC 损毁后的行为测试研究显示,保持听觉通路中完整的双侧 IC 结构对声源方位信号的加工极为重要。

临床上从一名脑外伤导致一侧 IC 损伤的男性患者上所做的听觉研究发现,一侧 IC 损伤后,对来自于损伤对侧的声源定位能力表现出明显的缺陷,往往会误以为声源出现在损伤的同侧,且对损伤对侧声信号的回声压抑与正常情况相比也表现出异常减弱,但是同时给予患者其空间上分离的靶语音信号和掩蔽语音信号,对其进行语言认知测试时,却能正常分析靶语音,且语言能力正常(Litovsky, Fligor, & Tramo, 2002)。此外,对另一名右侧 IC 呈环状损伤的儿童患者进行听力测试时亦发现,双侧耳对声掩蔽强度差和频率模式识别均表现正常,若对该患者左耳给予声刺激的同时再给予一竞争性声信号时,可见其辨别语音

的能力受损; 同样, 给予其空间上分离的两个语音信号, 并对其进行双重听觉的语音识别测试时患者的表现也不佳, 患者不仅对纯音的时程模式识别受到影响, 对损伤对侧声源的空间定位能力也表现出缺陷(Champoux et al., 2007)。

在整体动物上的实验研究也得到了与人体研究基本相似的结果。Kelly 和 Kavanagh (1994)等人在实验中对雪貂(*Mustela putorius*)一侧 IC 做局部损毁后, 观察到对动物的声定位能力影响较小, 动物的最小可听方位角与术前基本一致; 而更广范围的一侧 IC 损伤则会导致严重的声定位缺陷, 且主要表现在对受损部位对侧的声定位障碍, 严重时甚至测不到动物的最小可听方位角。此外, 某些雪貂对位于正中线的声源定位也受到影响, 但同侧声定位仅有轻微的影响(Kelly & Kavanagh, 1994)。由以上结果可见, 一侧 IC 功能受损后, 对人和动物的听觉空间分辨能力表现出不同程度的影响, 这种受影响程度的差异性可能源于受试对象的个体差异, 也可能与 IC 受损部位和范围大小有关。

在最近一项关于双侧 IC 间调制的研究中发现, 局部电刺激一侧 IC 可导致对侧 IC 中大部分神经元受到抑制而使反应减弱, 而仅少部分神经元被兴奋而使反应增强(Mei, Cheng, Tang, Fu, & Jen et al., 2012)。双侧 IC 间较高比例的抑制性作用似乎与 IC 中所发现的高比例 EI 神经元相匹配。研究推测, 双侧 IC 间大比例的抑制和少部分的易化作用可能参与了双耳听觉中 EI 和 EE 神经元的形成, 其可能的神经回路是: 同侧耳在接受到声刺激后, 在耳蜗激活的输入在脑干内交叉到对侧, 并上行投射到对侧 IC, 再经 IC 间的抑制性或易化性 CoIC 到达同侧 IC, 最终表现为来自同侧耳的声刺激可抑制(EI)或兴奋(EE)IC 神经元声反应的现象。而双侧 IC 间的调制是否真的直接参与了 IC 神经元双耳特性的形成, 以及如何影响声定位并不清楚, 尚有待于进一步的研究来证明。

4 小结与展望

声源定位过程是听觉系统复杂综合的功能。对声音方位信息的处理依赖于上行听觉通路中的相关中枢。听觉中脑核团—IC 是一个能对双耳听声做出反应和加工重要部位, 它接受众多来自低位脑干核团的双耳信息传入, 并接受来自 IC

间的投射和听皮质(auditory cortex, AC)的下行输入的调制。当然, 最终实现声源方位的感知, 还需要将在 IC 加工后的声源信息上传至 AC 乃至更多脑区进行更为精细的高级加工。但不管怎样, 都离不开听觉通路中各听觉中枢对上传方位信息的初步加工所做出的贡献, 它们是实现听感知乃至认知不可或缺的组分。在未来有关声定位的研究方面, 弄清位于各中枢内具有双耳特性的神经元究竟是直接形成于相应的中枢内, 还是从耳蜗到听皮质不断继承和完善以渐进方式所形成? 以及在定型神经元双耳特性方面, 不同性质的突触输入具有怎样的时空整合特性等? 均将成为未来开展这方面研究必须面对的挑战。

致谢: 感谢北京大学李量教授的热情支持。

参考文献

- 崔庚寅, 白文忠, 管振龙, 王厄舟, 张凤娟. (1994). 人耳对声源定位的时差研究. *河北师范大学学报*, 18, 84–86.
- Adams, J. C. (1979). Ascending projections to the inferior colliculus. *Journal of Comparative Neurology*, 183, 519–538.
- Brunso-Bechtold, J. K., Thompson, G. C., & Masterton, R. B. (1981). HRP study of the organization of auditory afferents ascending to central nucleus of inferior colliculus in cat. *Journal of Comparative Neurology*, 197, 705–722.
- Burger, R. M., & Pollak, G. D. (2001). Reversible inactivation of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus reveals its role in the processing of multiple sound sources in the inferior colliculus of bats. *Journal of Neuroscience*, 21, 4830–4843.
- Caird, D., & Klinke, R. (1987). Processing of interaural time and intensity differences in the cat inferior colliculus. *Experimental Brain Research*, 68, 379–392.
- Calford, M. B., Moore, D. R., & Hutchings, M. E. (1986). Central and peripheral contributions to coding of acoustic space by neurons in inferior colliculus of cat. *Journal of Neurophysiology*, 55, 587–603.
- Champoux, F., Paiement, P., Mercier, C., Lepore, F., Lassonde, M., & Gagne, J. P. (2007). Auditory processing in a patient with a unilateral lesion of the inferior colliculus. *European Journal of Neuroscience*, 25, 291–297.
- Chase, S. M., & Young, E. D. (2005). Limited segregation of different types of sound localization information among classes of units in the inferior colliculus. *Journal of Neuroscience*, 25, 7575–7585.
- Day, M. L., Koka, K., & Delgutte, B. (2012). Neural encoding of sound source location in the presence of a

- concurrent, spatially separated source. *Journal of Neurophysiology*, 108, 2612–2628.
- Delgutte, B., Joris, P. X., Litovsky, R. Y., & Yin, T. C. (1999). Receptive fields and binaural interactions for virtual-space stimuli in the cat inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 81, 2833–2851.
- Faingold, C. L., Anderson, C. A., & Randall, M. E. (1993). Stimulation or blockade of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus alters binaural and tonic inhibition in contralateral inferior colliculus neurons. *Hearing Research*, 69, 98–106.
- Fuzessery, Z. M., Westrup, J. J., & Pollak, G. D. (1990). Determinants of horizontal sound localization sensitivity of binaurally excited neurons in an isofrequency region of the mustache bat inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 63, 1128–1147.
- Glendenning, K. K., Baker, B. N., Hutson, K. A., & Masterton, R. B. (1992). Acoustic chiasm V: Inhibition and excitation in the ipsilateral and contralateral projections of LSO. *Journal of Comparative Neurology*, 319, 100–122.
- Goldberg, J. M., & Brown, P. B. (1969). Response of binaural neurons of dog superior olivary complex: An anatomical and electrophysiological mechanisms of sound localization. *Journal of Neurophysiology*, 32, 613–636.
- González-Hernández, T., Mantolán-Sarmiento, B., González-González, B., & Pérez-González, H. (1996). Sources of GABAergic input to the inferior colliculus of the rat. *Journal of Comparative Neurology*, 372, 309–326.
- Groh, J. M., Kelly, K. A., & Underhill, A. M. (2003). A monotonic code for sound azimuth in primate inferior colliculus. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 1217–1234.
- Grothe, B., Pecka, M., & McAlpine, D. (2010). Mechanisms of sound localization in mammals. *Physiological Reviews*, 90, 983–1012.
- Hawley, M. L., Litovsky, R. Y., & Culling, J. F. (2004). The benefit of binaural hearing in a cocktail party: Effect of location and type of interferer. *Journal of the Acoustical Society of America*, 115, 833–843.
- Hernández, O., Rees, A., & Malmierca, M. S. (2006). A GABAergic component in the commissure of the inferior colliculus in rat. *Neuroreport*, 17, 1611–1614.
- Joris, P. X., van de Sande, B., Louage, D. H., & van der Heijden, M. (2006). Binaural and cochlear disparities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 12917–12922.
- Kelly, J. B., & Kavanagh, G. L. (1994). Sound localization after unilateral lesion of inferior colliculus in the ferret (*Mustela putorius*). *Journal of Neurophysiology*, 71, 1078–1087.
- Kelly, J. B., & Li, L. (1997). Two sources of inhibition affecting binaural evoked responses in the rat's inferior colliculus: The dorsal nucleus of the lateral lemniscus and the superior olivary complex. *Hearing Research*, 104, 112–126.
- Kelly, J. B., & Phillips, D. P. (1991). Coding of interaural time differences of transients in auditory cortex of *Rattus norvegicus*: Implications for the evolution of mammalian sound localization. *Hearing Research*, 55, 39–44.
- Kil, J., Kageyama, G. H., Semple, M. N., & Kitzes, L. M. (1995). Development of ventral cochlear nucleus projections to the superior olivary complex in gerbil. *Journal of Comparative Neurology*, 353, 317–340.
- Li, L., & Kelly, J. B. (1992). Inhibitory influence of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus on binaural responses in the rat's inferior colliculus. *Journal of Neuroscience*, 12, 4530–4539.
- Litovsky, R. Y., Fligor, B. J., & Tramo, M. J. (2002). Functional role of the human inferior colliculus in binaural hearing. *Hearing Research*, 165, 177–188.
- Malmierca, M. S., Hernández, O., Falconi, A., Lopez-Poveda, E. A., Merchán, M., & Rees, A. (2003). The commissure of the inferior colliculus shapes frequency response areas in rat: An in vivo study using reversible blockade with microinjection of kynurenic acid. *Experimental Brain Research*, 153, 522–529.
- Malmierca, M. S., Hernández, O., & Rees, A. (2005). Intercollicular commissural projections modulate neuronal responses in the inferior colliculus. *European Journal of Neuroscience*, 21, 2701–2710.
- Malmierca, M. S., Rees, A., Le Beau, F. E., & Bjaalie, J. G. (1995). Laminar organization of frequency-defined local axons within and between the inferior colliculi of the guinea pig. *Journal of Comparative Neurology*, 357, 124–144.
- May, B. J. (2000). Role of the dorsal cochlear nucleus in the sound localization behavior of cats. *Hearing Research*, 148, 74–87.
- Mei, H. X., Cheng, L., Tang, J., Fu, Z. Y., Wang, X., Jen, P. H. S., & Chen, Q. C. (2012). Bilateral inferior collicular interaction: Modulation of auditory signal processing in amplitude domain. *PLoS One*, 7, e41311.
- Mei, H. X., Cheng, L., Tang, J., Fu, Z. Y., Jen, P. H. S., & Chen, Q. C. (2012). Modulation of amplitude sensitivity by bilateral collicular interaction among different frequency laminae. *Neuroscience Letters*, 517, 13–17.
- McAlpine, D., Jiang, D., & Palmer, A. R. (1996). Interaural delay sensitivity and the classification of low best-frequency binaural responses in the inferior colliculus of

- the guinea pig. *Hearing Research*, 97, 136–152.
- Moore, D. R. (1991). Anatomy and physiology of binaural hearing. *International Journal of Audiology*, 30, 125–134.
- Moore, D. R., Kotak, V. C., & Sanes, D. H. (1998). Commissural and lemniscal synaptic input to the gerbil inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 80, 2229–2236.
- Oliver, D. L. (2000). Ascending efferent projections of the superior olivary complex. *Microscopy Research and Technique*, 51, 355–363.
- Pollak, G. D. (2012). Circuits for processing dynamic interaural intensity disparities in the inferior colliculus. *Hearing Research*, 288, 47–57.
- Pollak, G. D., Burger, R. M., Park, T. J., Klug, A., & Bauer, E. E. (2002). Roles of inhibition for transforming binaural properties in the brainstem auditory system. *Hearing Research*, 168, 60–78.
- Rayleigh, L. (1907). On our perception of sound direction. *Philosophical Magazine*, 13, 214–232.
- Saint Marie, R. L. (1996). Glutamatergic connections of the auditory midbrain: Selective uptake and axonal transport of D-[3H]aspartate. *Journal of Comparative Neurology*, 373, 255–270.
- Saldaña, E., & Merchañ, M. A. (1992). Intrinsic and commissural connections of the rat inferior colliculus. *Journal of Comparative Neurology*, 319, 417–437.
- Semple, M. N., & Aitkin, L. M. (1979). Representation of sound frequency and laterality by units in central nucleus of cat inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*, 42, 1626–1639.
- Schreiner, C. E., & Langner, G. (1988). Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. II. Topographical organization. *Journal of Neurophysiology*, 60, 1823–1840.
- Vater, M., Covey, E., & Casseday, J. H. (1997). The columnar region of the ventral nucleus of the lateral lemniscus in the big brown bat (*Eptesicus fuscus*): Synaptic arrangements and structural correlates of feedforward inhibitory function. *Cell and Tissue Research*, 289, 223–233.
- Vater, M., & Feng, A. S. (1990). Functional organization of ascending and descending connections of the cochlear nucleus of horseshoe bats. *Journal of Comparative Neurology*, 292, 373–395.
- Voss, P., Lassonde, M., Gougoux, F., Fortin, M., Guillemot, J. P., & Lepore, F. (2004). Early-and late-onset blind individuals show supra-normal auditory abilities in far-space. *Current Biology*, 14, 1734–1738.
- Young, E. D., Spirou, G. A., Rice, J. J., Voigt, H. F., & Rees, A. (1992). Neural organization and responses to complex stimuli in the dorsal cochlear nucleus. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 336, 407–413.
- Zhang, D. X., Li, L., Kelly, J. B., & Wu, S. H. (1998). GABAergic projections from the lateral lemniscus to the inferior colliculus of the rat. *Hearing Research*, 117, 1–12.

Sound Localization in Auditory Midbrain

MEI Huixian¹; ZHOU Zhijin²; CHEN Qicai¹

(¹ School of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China)

(² College of Psychology, Central China Normal University, Wuhan 430079, China)

Abstract: The neural basis of locating and psychologically determining sound source has been demonstrated by a lot of neural electrophysiological studies. Sound source location has resulted from the complicated integration in auditory system. The great ability of auditory central neuron in sound location is achieved by comparing the difference in characters of sound signals arrived at two ears. The auditory midbrain nucleus, inferior colliculus (IC), plays an important role in processing the information of sound location. Many binaural response neurons in one IC may decode the sound location information, moreover interactions between two ICs are likely to modulate the binaural auditory responses.

Key words: auditory midbrain;; sound localization; neural modulation