

幼年大鼠皮层听-视多感觉神经元和听-视信息整合

王晓艳 俞黎平 李相尧 张季平 孙心德*

(华东师范大学生命科学学院 脑科学研究中心 上海 200062)

摘要:应用常规电生理学细胞外记录技术,研究了生后3周龄幼年大鼠皮层听-视双模态神经元及听-视信息整合特性,并与成年动物进行对照。在听皮层的背侧,听皮层和视皮层的交界处,即颞-顶-枕联合皮层区,共记录到了324个神经元,其中45个为听-视双模态神经元,占13.9%,远低于成年动物双模态神经元所占比例(42.8%)。这些双模态神经元可分为A-V型、v-A型和a-V型3种类型。根据它们对听-视信息的整合效应,可分为增强型、抑制型和调制型。整合效应与给予的声和光组合刺激的时间间隔有关,以获得整合效应的时间间隔范围为整合时间窗,幼年动物的平均整合时间窗为11.9 ms,远小于成年动物的整合时间窗(平均为23.2 ms)。结果提示,与单模态感觉神经元对模态特异性反应特性一样,皮层听-视双模态神经元生后有一个发育、成熟的过程。研究结果为深入研究中枢神经元多感觉整合机制提供了重要实验资料。

关键词:幼年大鼠 皮层 听-视双模态神经元 听-视信息整合

中图分类号:Q429.8, Q955 文献标识码:A 文章编号:0250-3263(2006)04-33-08

Auditory-visual Multisensory Neurons and Auditory-visual Information Integration in Newborn Rat Cortex

WANG Xiao-Yan YU Li-Ping LI Xiang-Yao ZHANG Ji-Ping SUN Xin-De

(Research Center for Brain Science, College of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract: Conventional extracellular recording electrophysiology techniques were applied to study the auditory-visual multisensory neurons and the characteristics of auditory-visual information integration in 3-week-old newborn rat cortex. At the boundary area between the auditory and visual cortex, that is the temporal-parietal-occipital associated cortex, a total of 324 neurons were recorded, of which 45 were auditory-visual bimodal neurons. Newborn bimodal neurons were only 13.9% of the total and this percentage was much lower than that in the adult animals (42.8%). According to their different responses to auditory-visual stimuli, these bimodal neurons were divided into three types: A-V, v-A and a-V neurons. However, neurons could be categorized into response enhancement type, response depression type and response modulation type according to their auditory-visual information integration capacity. Integration effect was related to the interstimulus interval of the combination of auditory and visual stimuli, and to the temporal window within which significant auditory-visual integration were generated. The mean temporal window of newborn rats is 11.9 ms, much shorter than that of adult ones (23.2 ms on average). All these results indicate that

基金项目 国家自然科学基金资助项目(No.30170313, 90208012, 30570595),上海市启明星计划项目(No.05QMX1420),上海市曙光计划项目(05SG28);

* 通讯作者, E-mail: xdsun@bio.ecnu.edu.cn;

第一作者介绍 王晓艳,女,硕士研究生,研究方向:神经生物学。

收稿日期:2006-03-07,修回日期:2006-04-26

auditory-visual bimodal neurons, like those unimodal neurons specifically responding to certain modal stimuli, go through a developmental maturation course after birth. This work could provide important experimental data for further study on the mechanism of neural multisensory integration.

Key words : Newborn rat ; Cortex ; Auditory-visual bimodal neuron ; Auditory-visual information integration

多模态感觉整合是中枢神经元信息处理的重要特征之一。多感觉通道会聚和整合存在于所有被研究过的动物。特别是听觉和视觉的会聚和整合,已在猫、猴、豚鼠、仓鼠和大鼠的多个脑区研究过^[1-6],并发现这些被研究部位的多感觉神经元几乎都遵循相似的多感觉通道整合规则(integrative rules)^[7,8]。然而,已有研究表明,中枢神经元的多感觉会聚和整合并不是生来固有的,如同单模态感觉神经元对模态特异性反应特性一样,出生后有一个逐渐发育、成熟过程,呈现动力学变化过程^[9,10]。Wallace 等对猫上丘研究发现^[8],听-躯体双模态感觉神经元在生后第 12 d 出现,而视-躯体双模态感觉神经元生后 20 d 才出现。生后早期具有多感觉整合效应的神经元数量也很少。随着发育进程,多感觉神经元和多感觉整合逐渐增加,到生后第 10~12 周才接近成年动物水平。中枢多感觉神经元及其感觉信息整合不仅参与注意、朝向等功能,而且可能在高等动物和人类的感知觉及认知等脑高级功能活动中起重要作用^[11-14]。然而,以往的研究多在上丘上进行。为此,本文在大鼠的皮层水平上,进一步考察动物生后多感觉神经元的发育特性,为揭示多感觉整合的机制提供实验资料。

1 材料与方法

1.1 动物和手术 实验在 15 只生后 3 周龄的幼年 SD 大鼠上进行,体重 30~35 g,雌雄不拘。另设 14 只成年 SD 大鼠作为对照,年龄为生后 10 周,体重 215~223 g。动物购自上海复旦大学医学院实验动物中心,清洁级。

手术前,经皮下注射阿托品(atropine, 25 mg/kg 体重),以减少实验动物呼吸道分泌物。然后经腹腔注射戊巴比妥钠(sodium pentobarbital, 40~50 mg/kg 体重)麻醉动物。在盐酸普鲁卡因

局部麻醉下,施行气管插管术。切开动物头部皮肤,除去结缔组织,暴露顶骨。借助 502 胶水和牙科水泥将一根长 2 cm 的铁钉粘固于颅骨上,以备固定动物头部。打开头部左侧颞-顶骨,暴露颞-顶-枕叶交界处脑表面,除去硬脑膜。按照大鼠脑图谱^[15],皮层记录区域位于前囟后 4~6 mm,嗅沟(SR)上 4~6 mm(3 周龄动物)或前囟后 4.5~7.0 mm,嗅沟(SR)上 3.5~5.5 mm(成年动物)的区域内,即听皮层的背侧,听皮层和视皮层的交界处,颞-顶-枕联合皮层。将动物移于实验台架上,借助头部铁钉将动物头部固定。实验在高性能电声屏蔽室内进行,动物体温维持在 38℃。

1.2 声、光刺激 声刺激系统由声信号数字软件、高速 AD/DA 卡、计算机、dB 衰减器(Leader LAT-45)、功率放大器及高保真扬声器组成。纯音频率 1.0~50.0 kHz 连续可调,声音包络持续时间 40 ms,上升和下降时间各 4 ms,声强度以 dB SPL(0 dB SPL 相当于 20 μ Pa)表示。扬声器位于动物头部前方,在记录电极对侧水平方向 30°,垂直方向 0°,距动物双耳连线中线 35 cm 处。实验前扬声器经 6.35 mm 麦克风(B & K 公司 A135)和测量放大器(B & K 公司 2607)校正。

光刺激系统由信号发生器和发光二极管组成,发光点直径为 1.5 mm,置于扬声器的下缘,正对记录电极对侧动物的眼部,光刺激的强度由光强度计校正(光强度 20~30 cd/m^2 ,背景光 3 cd/m^2)。

1.3 神经元反应的记录 经微电极拉制仪(Narishige PE-21)控制的玻璃微电极,内充 3 mol/L KCl 和 2% Biocytin,尖端直径 1~1.5 μm ,阻抗 5~10 M Ω 。在手术显微镜下,经微电极操纵仪(Narishige PE5-1)将电极插入皮层,行细胞外记录单个神经元的反应。神经元反应信号经

放大器(ISODAMX)放大、滤波后,由计算机采样,并做刺激后时间序列直方图(PSTHs)。

实验时,交替施加声或光刺激,寻找神经元的反应。若神经元对声刺激反应,则测定其最佳频率(best frequency, BF)、最低阈值(minimum threshold, MT)和反应潜伏期(latency)等;若对光刺激反应,则测定其反应潜伏期。若为听-视双模态神经元,则给予该神经元的最佳频率和阈上 10 dB 的纯音和光组合刺激,并序列改变声-光刺激的时间间隔,测定双模态刺激引起该神经元的听-视信息整合效应。

1.4 数据分析 数据分析由 Sigmaplot 8.0 软件完成。听-视双模态神经元的界定为: A-V 型神经元,该型神经元能分别对单独给予的声和光刺激产生反应; v-A 型神经元,仅对声刺激产生可见的反应,但当光刺激存在时可明显影响其反应(双尾配对 t -检验, $P < 0.05$); a-V 型神经元,仅对光刺激产生可见反应,但给予声-光组合刺激可明显影响其反应(双尾配对 t -检验, $P < 0.05$)。

对双模态神经元多感觉整合效应的分析依公式 $[(CM - SM_{max}) / SM_{max}] \times 100 = \%$ 相互作用值进行,其中 CM 表示声-光组合刺激引起的神经元平均放电脉冲数(采样 20 次), SM_{max} 表示最有效单模态刺激诱发的反应(采样 20 次), 相互作用值小于 0 为抑制型整合,大于 0 为增强型整合。根据公式,具有增强整合效应的 A-V 型双模态神经元又可分为: 调制型整合(声-光组合刺激引起的放电脉冲数小于声、光单独刺激所引起的放电脉冲数算术和) 和增强型整合(声-光组合刺激引起的放电脉冲数大于声、光单独刺激所引起的放电脉冲数算术和)。

2 结果

在 15 只生后 3 周龄动物上共记录到 324 个神经元,其中 167 个为听神经元,112 个为视神经元,45 个为听-视双模态神经元。作为对照,在 14 只成年动物上共记录到 145 个神经元,其中 45 个为听神经元,38 个为视神经元,62 个为听-视双模态神经元。

2.1 听-视多感觉神经元的类型 在幼年动物上记录到的 45 个听-视双模态神经元中,根据其声、光刺激的不同反应,可将它们分为 3 种类型:

2.1.1 A-V 型神经元 共记录到 18 个,占幼年组动物听-视双模态神经元总数的 40% (18/45), 该类神经元对单纯给予的声刺激和光刺激都可产生反应。图 1A 为一个典型记录,分别给予声刺激(图 1A :a)、光刺激(图 1A :b) 和声-光组合刺激(图 1A :c) 都可激起该神经元的反应。

2.1.2 v-A 型神经元 共记录到 15 个,占幼年组动物听-视双模态神经元总数的 33% (15/45)。图 1B 为一个 v-A 型神经元的实验记录。该神经元对单纯声刺激产生反应(图 1B :a), 对光刺激未见反应(图 1B :b), 给予声-光组合刺激放电脉冲数减少(图 1B :c)。

2.1.3 a-V 型神经元 共记录到 12 个,占幼年组动物听-视双模态神经元总数的 27% (12/45)。图 1C 为一个 a-V 型神经元的实验记录。可见单独声刺激未能引起该神经元的反应(图 1C :a), 而单独光刺激(图 1C :b) 和声-光组合刺激(图 1C :c) 都可引起该神经元的反应。

2.2 听-视多感觉神经元的整合效应 根据双模态神经元模态相互作用的公式分析,将听-视信息整合分为以下 3 种类型。

2.2.1 增强型 图 2 为 3 个具有增强型整合效应的神经元的实验记录。其中,图 2A 为一个 A-V 型神经元的记录,该神经元对单模态声刺激(图 2A :a) 和单模态光刺激(图 2A :b) 都能产生反应,当给予声-光组合刺激时,该神经元反应增强,脉冲发放数显著高于声、光单独刺激引起的脉冲发放数之和,其相互作用值达到 80% (图 2A :d)。图 2B 为一个 v-A 类神经元,它对单模态声刺激能产生反应(图 2B :a), 对光刺激则不反应(图 2B :b), 而对声-光组合刺激产生的放电脉冲数显著增加(图 2B :c), 其相互作用值为 43% (图 2B :d)。图 2C 为一个 a-V 类神经元的记录,该神经元对声刺激不产生可见反应,而声-光组合刺激使该神经元听-视相互

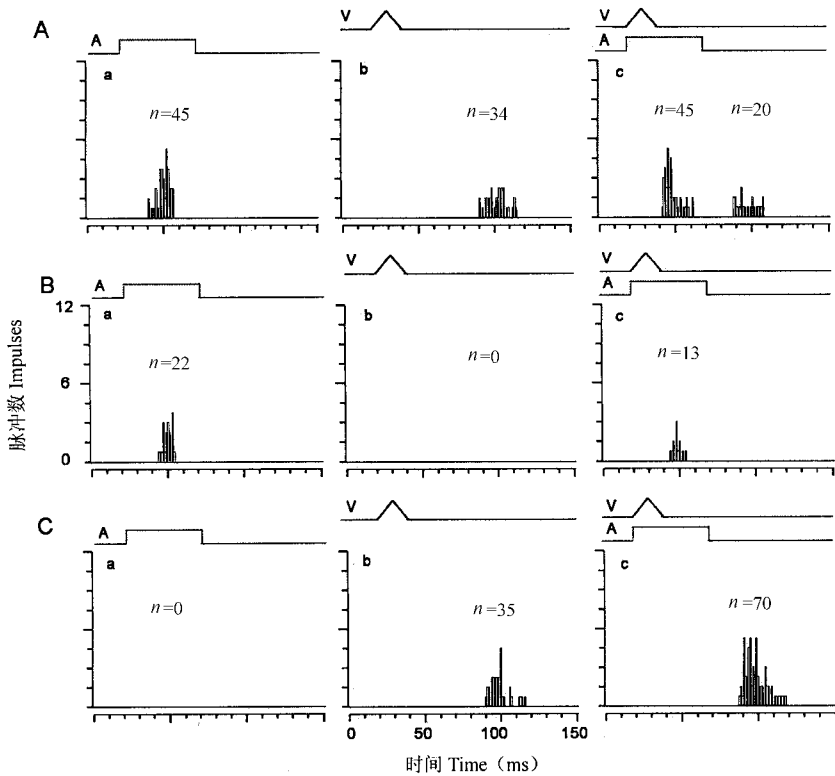


图 1 3种听-视多感觉神经元对声、光刺激的反应形式

Fig.1 Response patterns of three types of auditory-visual multisensory neurons

A. A-V 型神经元 ;B. v-A 型神经元 ;C. a-V 型神经元。图中的 A 表示声刺激 ,V 为光刺激 ,n 为神经元放电脉冲数(叠加 20 次)。A 神经元的 BF 7.5 kHz ,MT 50.0 dB SPL ;B 神经元的 BF 8.5 kHz ,MT 51.0 dB SPL。

Response patterns of three types of auditory-visual multisensory neurons ,including responses of an A-V neuron (A ,top) ,a v-A neuron (B , middle) and an a-V neuron (C ,bottom) under auditory ,visual and auditory-visual combined stimulus conditions. Peri-stimulus histograms illustrate the responses of each neuron to different stimulus conditions. The electronic trace driving the stimulus(V ,visual ; A ,auditory) is shown above the histograms. The impulses of 20 trials are shown in the number " n = " for each stimulus condition. The BF(kHz) and MT(dB SPL) of these neurons are : A 7.5 50.0 ; B 8.5 51.0.

作用值达到 88%。

2.2.2 抑制型 图 3 为 3 个抑制型整合效应的实验记录 ,分别为 A-V 型(图 3 :A) ,v-A 型(图 3 :B)和 a-V 型神经元(图 3 :C)。可见在给予声-光组合刺激时 ,神经元的放电脉冲数都显著减少 ,其听-视相互作用值分别为 - 30% , - 40%和 - 24%。

2.2.3 调制型 图 4 为 1 个具有调整合效应的 A-V 型神经元 ,可见声-光组合刺激引起的该神经元的脉冲发放数(图 4 :c)显著大于单独声(图 4 :a)或光(图 4 :b)刺激所引起的脉冲发放数 ,但小于其对声刺激和光刺激产生反应的

脉冲发放数的算术和 ,其相互作用值为 20% (图 4 :d) ,表现为调制型整合效应。

2.3 听-视感觉信息整合的时间窗 以往对猫上丘多感觉神经元的研究发现 ,能否引起神经元多感觉最大整合效应并不简单取决于不同的单模态感觉传入潜伏期的匹配 ,而主要依赖于单模态刺激引起的神经元电活动峰值的重叠^[7,8]。在实验中 ,序列的改变声-光刺激的时间间隔 ,测定了引起每个神经元听-视反应交互作用的时程范围 ,即听-视整合的时间窗 (temporal window)。观察到 ,当声、光刺激引起

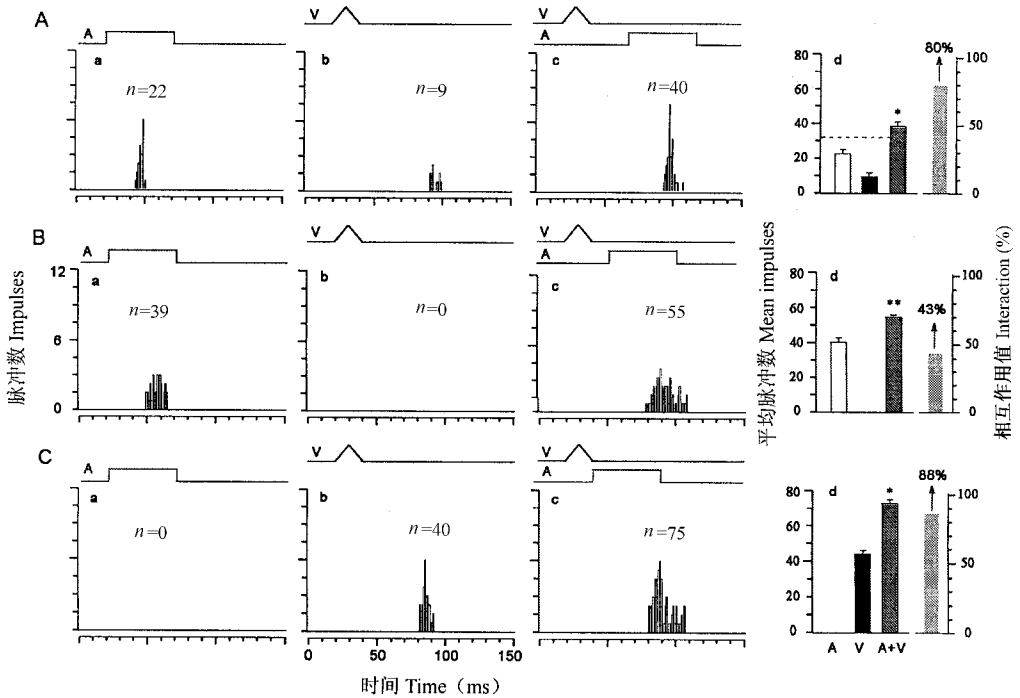


图 2 听-视多感觉神经元的听-视信息增强型整合效应

Fig. 2 Response enhancement of auditory-visual multisensory neurons

A. A-V 型神经元的增强型整合 ;B. v-A 型神经元的增强型整合 ;C. a-V 型神经元的增强型整合。图中的 A 表示声刺激 ,V 为光刺激 ,A + V 为声-光组合刺激 ,n 为神经元放电脉冲数 (叠加 20 次)。右侧的直方图 (d) 分别标出神经元对声、光和声-光组合刺激的放电脉冲数和听-视相互作用值。* $P < 0.05$,** $P < 0.01$ 。A 神经元的 BF :6.2 kHz ,MT :56.0 dB SPL ;B 神经元的 BF :14.8 kHz ,MT :46.0 dB SPL。

Auditory-visual multisensory neurons in the third postnatal week could exhibit the capacity to integrate auditory-visual information. Note the significant response enhancement to the combination of the visual and auditory stimuli of an A-V neuron (A ,top) ,a v-A neuron (B ,middle) and an a-V neuron (C ,bottom). The results of 20 trials are shown for each stimulus condition. Bar graphs on the right summarize the mean response for each condition (A ,auditory ; V ,visual ; A + V ,combination of visual and auditory stimuli) as well as the mean auditory-visual interaction. * $P < 0.05$,** $P < 0.01$. The BF (kHz) and MT (dB SPL) of these neurons are : A 6.2 56.0 ; B 14.8 51.0.

的神经元电发放峰值完全重叠在一起时 ,能产生最大的整合效应 ,此时声-光刺激的时间间隔为最佳时间间隔。图 5A 为一个幼年动物双模态神经元听-视整合效应的实验记录。可见其整合时间窗非常窄。图 5B 是一个成年动物双模态神经元听-视整合效应的记录 ,其整合时间窗为 40 ms。图 5C 则比较了幼年动物组和成年动物组的平均整合时间窗 ,可见两者差异极为显著 ($P < 0.01$)。

3 讨论

以往对初级感觉皮层的研究显示 ,单模态感觉神经元对模态特异性刺激的反应特性在生

后有一个逐渐发育、成熟的过程。对大鼠、小鼠、蝙蝠、猫和猴的皮层和中脑神经元研究表明^[8-10,16] ,动物出生后的最初阶段 ,神经元显示调谐频率范围狭窄、反应潜伏期长、阈值高、调谐曲线宽和感受野大等特征 ,随着发育进程 ,神经元的调谐频率范围逐渐变宽、潜伏期缩短、阈值降低、调谐曲线锐化和感受野缩小 ,呈现出一个动力学变化过程。如猫的上丘神经元在生后第 2 周对声音刺激反应潜伏期长达 120 ms ,第 3 周缩短为 80 ms ,到第 7 周后才接近成年动物水平。阈值也显示相似的变化 ,由第 3 周的平均 71 dB SPL ,到第 6 周和 13 周分别降至 58 dB SPL 和 53 dB SPL^[8]。对猫的上丘深部多模态感

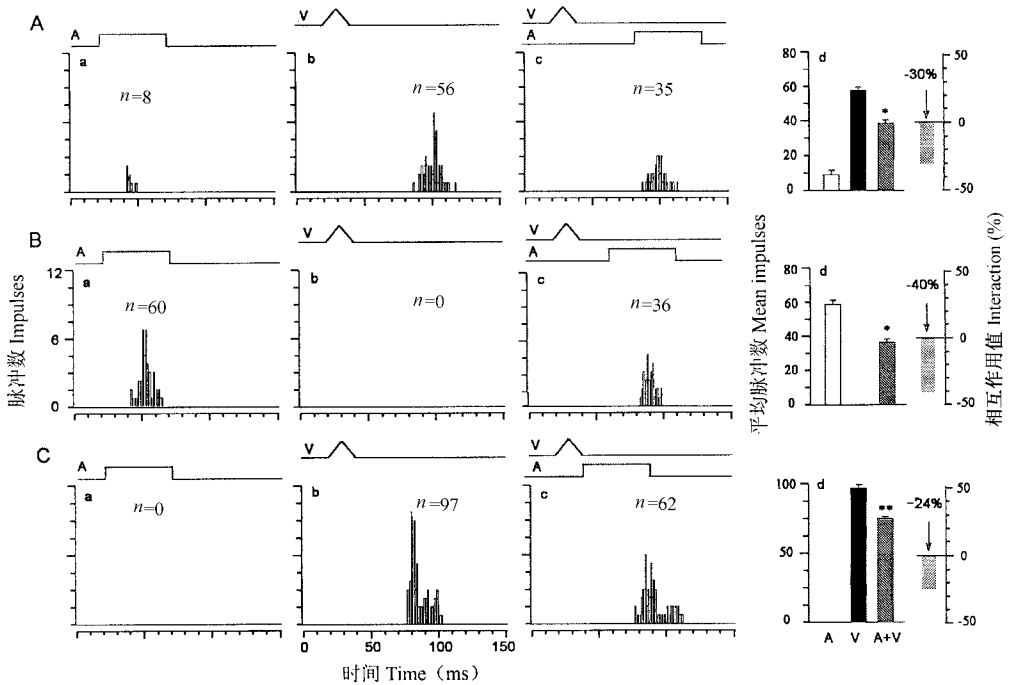


图 3 听-视多感觉神经元的听-视信息抑制型整合效应

Fig.3 Response depression of auditory-visual multisensory neurons

A. A-V 型神经元的抑制型整合 ;B. v-A 型神经元的抑制型整合 ;C. a-V 型神经元的抑制型整合。图中的 A 表示声刺激 ,V 为光刺激 ,A + V 为声-光组合刺激 ,n 为神经元放电脉冲数 (叠加 20 次)。右侧的直方图 (d) 分别标出神经元对声、光和声-光组合刺激的放电脉冲数和听-视相互作用值。* $P < 0.05$,** $P < 0.01$ 。A 神经元的 BF 4.8 kHz ,MT ≥ 5.0 dB SPL ;B 神经元的 BF :13.5 kHz ,MT 45.0 dB SPL。

Significant response depression to the combination of the visual and auditory stimuli shown by auditory-visual multisensory neurons in the third postnatal week (including an A-V neuron (A top) a v-A neuron (B middle) and an a-V neuron (C bottom)). The results of 20 trials are shown for each stimulus condition. Bar graphs on the right summarize the mean response for each condition (A auditory ; V visual ; A + V combination of visual and auditory stimuli) as well as the mean auditory-visual interaction. * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$. The BF (kHz) and MT (dB SPL) of these neurons are : A 4.8 65.0 ; B 13.5 45.0.

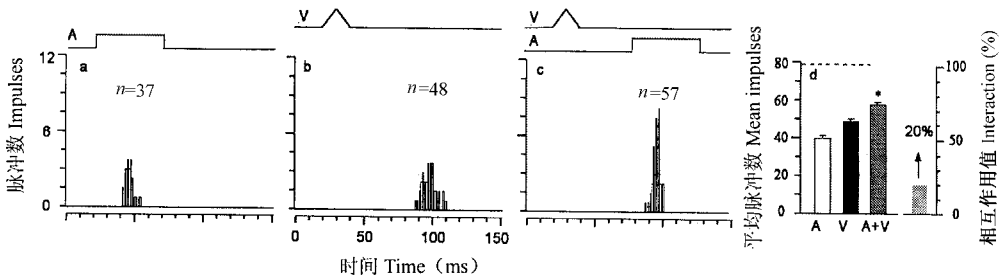


图 4 听-视多感觉神经元的听-视信息调制型整合效应

Fig. 4 Response modulation of auditory-visual multisensory neurons

一个 A-V 型神经元的调制型整合。图中的 A 表示声刺激 ,V 为光刺激 ,A + V 为声-光组合刺激 ,n 为神经元放电脉冲数 (叠加 20 次)。右侧的直方图 (d) 分别标出神经元对声、光和声-光组合刺激的放电脉冲数和听-视相互作用值。* $P < 0.05$,此神经元的 BF 和 MT 分别为 7.5 kHz 和 51.0 dB SPL。

Response modulation ,another kind of auditory-visual information integration shown by an A-V neuron ,illustrate that the response to the combination of visual and auditory stimuli are significantly stronger than that to visual or auditory stimuli present alone ,but lower than the predicted multisensory response based on the sum of the two modality-specific response (dashed line in bar graph on the right). The results of 20 trials are shown for each stimulus condition. Bar graphs on the right summarize the mean response for each condition (A auditory ; V visual ; A + V combination of visual and auditory stimuli) as well as the mean auditory-visual interaction. * $P < 0.05$. The BF (kHz) and MT (dB SPL) of this neuron are 7.5 51.

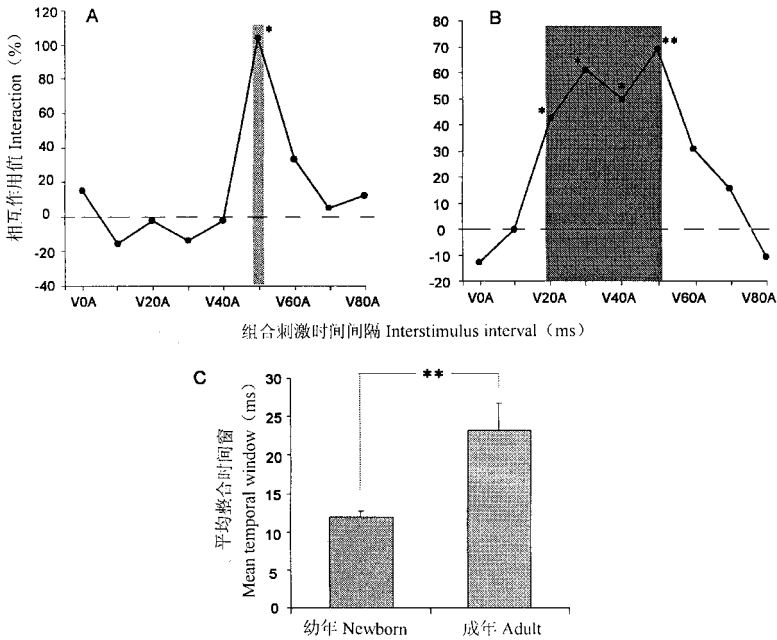


图5 幼年和成年动物双模态神经元的听-视信息整合时间窗的比较

Fig.5 Comparison of temporal windows of auditory-visual information integration between newborn and adult rats

A. 一个生后3周龄幼年动物听-视双模态神经元听-视信息整合的时间窗(灰色部分);B. 一个成年动物听-视双模态神经元听-视信息整合的时间窗;C. 幼年动物组(n=32)和成年动物组(n=38)皮层听-视双模态神经元听-视信息整合平均时间窗的比较。图中的A表示声刺激,V为光刺激,VOA表示光和声刺激同时给予,V20A表示光刺激先于声刺激20ms给予,依次类推。* P<0.05 ** P<0.01。

Temporal windows of auditory-visual information integration of auditory-visual neurons are compared between newborn and adult rats. On the top, magnitudes of the multisensory integration generated at different stimulus onset delay of a newborn A-V neuron (A) and an adult A-V neuron (B) are shown. V80A indicates that the onset of the stimulus preceded the onset of the auditory stimulus by 80 ms while VOA indicates simultaneous onsets and so on. The dash line indicates that there is no interaction at this point. The bar graphs (C) compare the mean size of temporal window of auditory-visual information integration of auditory-visual multisensory neurons between newborn (n=32) and adult (n=38) rats. * P<0.05 ** P<0.01.

觉神经元的研究表明^[9],躯体感觉-听觉双模态神经元首次出现在生后第12d,视觉-躯体感觉双模态神经元在生后20d后才出现。同样的,这些神经元最初的反应很弱、潜伏期长、阈值高和感受野大,对模态特异性刺激缺乏选择性,并且多模态感觉神经元出现的数量也很少,其中,听-视双模态感觉神经元仅占到5.3%。我们在生后3周龄幼年大鼠的听-视联合皮层上观察到了相似的结果,神经元反应潜伏期长、阈值高、反应较弱且不稳定。听-视双模态神经元所占比例(13.9%)也明显低于成年动物(42.8%),但要高于幼年猫上丘听-视神经元的

比例,这可能是动物种属的差异所致,也可能是皮层听-视双模态神经元的发育要早于中脑上丘所致。有研究表明,上丘多感觉神经元的发育、成熟有赖于皮层顶盖传入的影响,只有联合皮层发育到一定程度,上丘神经元多感觉整合才会发生^[17]。

以往对猫的上丘研究表明^[2,8,11],多感觉整合的“时间规则”是听-视感觉整合的重要特征之一。序列的改变声-光组合刺激的时间间隔,可测定引起每个神经元发生听-视整合效应的声、光刺激间隔范围,即整合时间窗。生后3周龄幼年大鼠皮层神经元听-视整合时间窗非常

窄,平均仅有 11.9 ms,明显低于成年动物的 22.3 ms ($P < 0.01$)。Wallace 曾报道^[8],猫上丘多感觉整合效应出现在生后 4 周之后,最初的整合时间窗也非常窄,随着年龄增长,整合时间窗逐渐增宽,到生后 12 周后才接近成年动物水平。本文观察到,幼年大鼠皮层双模态神经元的听-视整合效应的出现要早于猫的上丘。但幼年大鼠上丘听-视整合效应是否也早于猫的上丘,有待进一步观察。

参 考 文 献

- [1] Meredith M A, Stein B E. Interactions among converging sensory inputs in the superior colliculus. *Science*, 1983, **221**: 389 ~ 391.
- [2] Wallace M T, Meredith M A, Stein B E. Integration of multiple sensory modalities in cat cortex. *Exp Brain Res*, 1992, **91**: 484 ~ 488.
- [3] Wallace M T, Wilkinson L K, Stein B E. Representation and integration of multiple sensory inputs in primate superior colliculus. *J Neurophysiol*, 1996, **76**: 1 246 ~ 1 266.
- [4] Frens M A, Van Opstal A J. Visual-auditory interactions modulate saccade-related activity in monkey superior colliculus. *Brain Res Bull*, 1998, **46**: 211 ~ 224.
- [5] Barth D S, Goldberg N, Di S, *et al.* The spatiotemporal organization of auditory, visual, and auditory-visual evoked potentials in rat cortex. *Brain Res*, 1995, **678**: 177 ~ 190.
- [6] Foxe J J, Morocz I A, Murry M M, *et al.* Multisensory auditory-somatosensory interactions in early cortical processing revealed by high-density electrical mapping. *Cogn Brain Res*, 2000, **10**: 77 ~ 83.
- [7] Meredith M A, Nemitz J W, Stein B E. Determinants of multisensory integration in superior colliculus neurons. I. Temporal factors. *J Neurosci*, 1987, **7**: 3 215 ~ 3 229.
- [8] Wallace M T, Stein B E. Development of multisensory neurons and multisensory integration in cat superior colliculus. *J Neurosci*, 1997, **17**: 2 429 ~ 2 444.
- [9] 孙心德, Jen PH-S, 张季平等. 菊头蝠出生后下丘听神经元反应特性的演化. *生物物理学报*, 1992, **8**(4): 683 ~ 690.
- [10] 孙心德, Jen PH-S, 章森福等. 幼小蝙蝠下丘神经元的听反应特性. *兽类学报*, 1993, **13**(2): 98 ~ 103.
- [11] Wallace M T, Meredith M A, Stein B E. Visual, auditory and somatosensory convergence in output neurons of the cat superior colliculus: multisensory properties of the tectoreticulo-spinal projection. *Exp Brain Res*, 1992, **88**: 181 ~ 196.
- [12] Giard M H, Peronnet F. Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *J Cogn Neurosci*, 1999, **11**: 473 ~ 490.
- [13] Steinly I R. How did the human brain involve? A proposal based on the evidence from in vivo brain imaging during attention and ideation. *Brain Res Bull*, 1999, **50**(3): 211 ~ 224.
- [14] Komura Y, Tamura R, Uwano T, *et al.* Auditory thalamus integrates visual inputs into behavioral gains. *Net Neurosci*, 2005, **8**(9): 1 203 ~ 1 209.
- [15] Paxinos G, Watson C. *The Rat Brain in Stereotaxic Coordinates* 4th ed. San Diego: Academic Press, 1998.
- [16] Wallace M T, Meredith M A, Stein B E. Sensory and Multisensory responses in the newborn monkey superior colliculus. *J Neurosci*, 2001, **21**(22): 8 886 ~ 8 894.
- [17] Wallace M T, Stein B E. Onset of cross-modal synthesis in the neonatal superior colliculus is gated by the development of cortical influences. *J Neurophysiol*, 2000, **83**: 3 578 ~ 3 582.