

不同时程弱前掩蔽声对小鼠下丘神经元 声反应的选择性抑制

梅慧娴, 郭玉萍, 吴飞健, 陈其才

(华中师范大学生命科学院, 武汉 430079)

摘要: 自由声场条件下, 以强度为神经元最小阈值阈上 5 dB, 时程分别为 40、60、80 和 100 ms 的纯音作为前掩蔽声, 观察和记录了不同时程弱前掩蔽声对小鼠 (*Mus musculus* Km) 下丘神经元发放和声强处理的影响。实验记录到 154 个神经元, 对其中的 104 个神经元做了不同时程掩蔽声影响的测试。结果发现: 掩蔽声对神经元放电率的抑制作用在时间上表现为前抑制 (41%)、后抑制 (9%) 和全抑制 (50%) 三种类型。改变掩蔽声时程时, 大部分神经元 (72%) 的抑制类型不发生改变, 但少部分神经元 (28%) 随掩蔽声时程的增加, 大量的后抑制类型转变为前抑制或全抑制类型。此外, 超过一半的神经元 (58.06%) 其强度-放电率函数曲线随掩蔽声时程的改变而发生转变, 主要表现为单调型向饱和型转变及饱和型向非单调型转变, 这种转变并不随掩蔽声时程增加表现出规律性的变化。结果表明, 前掩蔽作用于下丘神经元声反应的时间域和强度域时具有不均衡性, 推测不同时程弱前掩蔽声激活的抑制性输入能分化性调制下丘神经元声反应特性。

关键词: 掩蔽声时程; 前掩蔽; 选择性抑制; 下丘神经元

中图分类号: Q959.837, Q437

1 引言

早期听觉心理物理学测试显示, 当从不同位置呈现两个间隔时间 (gap) 足够短的声信号时, 受试者将两个声信号辨知为一个融合声, 且只能确认前导声 (lead sound) 的位置, 即第一个声音 (掩蔽声) 对滞后声 (lag sound) (探测声) 存在前掩蔽 (forward masking) 效应, 其掩蔽程度与两个声音的间隔时间、时程、频率差及声强差 (inter-stimulus level difference, SLD) 等因素有关^[1,2]。前掩蔽效应在声定位、声频分析、声强编码等多种听觉功能活动中发挥作用。掩蔽的产生与多种机制有关, 如耳蜗水平基底膜运动的非线性压抑 (suppression)、神经元的疲劳或是适应等^[3]。而近年来的神经电生理学实验证据表明, 听中枢神经元的时相整合 (temporal integration) 机制在掩蔽的形成中起重要作用^[4]。例如, Covey 等^[5]用全细胞钳记录方法在清醒蝙蝠下丘 (inferior colliculus, IC) 神经元上观察到, 在声刺激诱发的兴奋性突触后电流 (excitatory postsynaptic current, EPSC) 产生前后可记录到抑制性突触后电流 (inhibitory postsynaptic current, IPSC), 因此, 人们推测 IC 神经元的强度和强度依赖性的掩蔽机制与到达 IC 的兴奋性和抑制性输入的时间和强度整合有关, 掩蔽声对

探测声反应的影响是因为由掩蔽声引起的持续抑制性输入与探测声引起的兴奋性输入在时间上的耦合, 从而削弱了神经元对探测声的反应。

掩蔽声时程是影响前掩蔽效应的重要因素之一。以前对人的行为学测试证实, 前掩蔽效应与掩蔽声的时程存在依赖性, 掩蔽声时程在一定范围内的增加引起前掩蔽效应增强^[6], 但亦有相反的报道^[7]。通过分析掩蔽声时程与神经元放电率、恢复时间以及掩蔽调谐曲线 (masking tuning curves, MTC) 的关系, 在猫的听皮层 (auditory cortex, AC) 和 IC 中细胞水平的证据则显示长时程的前掩蔽声比短时程的掩蔽声产生的抑制时间更长、作用也更强^[8-10]。本文在自由声场条件下采用固定强度的弱前掩蔽声, 进一步观察了不同时程前掩蔽声在小鼠 IC 所致的前掩蔽效应对神经元放电的时间域 (time domain) 和强度域 (intensity domain) 的影响, 以深入认识 IC 神经元的时相整合功能。

收稿日期: 2005-06-06

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30470564) 及湖北省自然科学基金项目 (2004ABA180)

通讯作者: 吴飞健, 电话: (027)67867674,

E-mail: wufj@mail.ccnu.edu.cn

2 材料与方 法

2.1 动物手术和电极制备

实验选用健康、听力正常的8只成年小鼠(购自湖北省医学科学院实验动物中心),体重20~25 g,雌雄不拘。手术时用戊巴比妥钠(Nembutal, 60~90 mg/kg b. wt.)腹腔注射麻醉,头顶正中切开头皮,暴露头顶颅骨,除去表面的肌肉和结缔组织,并用95%酒精棉球反复擦拭,使颅骨表面脱脂。将1根1.8 cm长的平头铁钉用502强力胶粘定在头顶颅骨上,并用牙科水泥加固,供记录时固定动物。用利针在IC所在部位的颅骨上钻一个直径200~500 μm 的小孔,小孔定位参照Ehert实验方法,并挑破脑膜,暴露IC,以供插入微电极。维持动物于浅麻醉状态。临实验前,将单管玻璃微电极毛坯(外径1.5 mm)在微电极拉制器(Bioscience Co, UK)上拉成单管微电极(尖端直径 $<1 \mu\text{m}$),管内灌注2 mol/L的NaCl溶液,阻抗5~10 M Ω 。

2.2 声刺激系统和信号记录系统

自由声场刺激,喇叭固定于垂直方位即Elevation的0平面(该平面与动物口眼线保持同一水平)和水平方位(Azimuth)对侧60°。声刺激系统包括函数信号发生器(GFG-8016G, Good Will Instrument Co., LTD)、短声发生器(自制)、声强衰减器(LAT-45, LEADER, Japan)、高功率放大器(自制)和扬声器(AKG model CK 50, 直径1.5 cm, 1.2 g, 频响:1~100 kHz)。声刺激系统用声级计(B & K-2610, Denmark)和1/4英寸麦克风(4936, B & K)校正。玻璃微电极由微电极推进器(Kopf 640, USA)从IC表面垂直推进,神经元声反应动作电位引导至生物电信号放大器(ISO-DAM, WPI, USA)放大后,经模/数(A/D)转换输至计算机采样,32次刺激的反应叠加并转换成刺激后时间直方图(post-stimulus-time histogram, PSTH)储存,供进一步分析处理。反应信号同时送至模拟示波器(PM3084, Fluke, USA)监视,至监听装置(AM9, GRASS, USA)监听。

2.3 声刺激和神经元声反应的记录

探测声和掩蔽声均为神经元的最佳频率声,起落时间均为5 ms;探测声时程固定为40 ms;掩蔽声时程分别为40、60、80、100 ms,强度固定为

阈上5 dB;掩蔽声的offset与探测声的onset间隔(gap)时间固定为40 ms,刺激率为2次/秒。记录时使动物保持在浅麻醉状态,电极从IC表面垂直推进,用纯音短声寻找声敏神经元,并记录神经元深度。调节纯音短声的频率和强度,确定神经元的特征频率(characteristic frequency, CF)和最小阈值(minimum threshold, MT)。从探测声测得的MT开始,按10 dB幅度依次递增声强,获得不同强度下的PSTH。得到神经元的强度-放电率函数(rate-intensity function, RIF),以此为对照;然后给阈上5 dB(MT+5 dB)的掩蔽声,测得不同时程掩蔽声作用下的PSTH和RIF。

2.4 数据分析

根据RIF和PSTH的不同类型对神经元进行分类,有关数据用Origin 6.0和SigmaPlot2000软件作进一步处理和作图。配对 t 检验及单因素方差分析(One-way ANOVA)。

3 实验结果

实验共获得154个IC声反应神经元,对其中104个做了加入不同时程掩蔽声作用后的测定。这些神经元的记录深度范围为214~2140 μm ;CF范围为7.14~28.8 kHz;MT范围为12.2~77.4 dB SPL。以加入掩蔽声前后阈上10 dB的放电变化率 $\geq 20\%$ 为标准,绝大部分神经元的RIF受到弱掩蔽声不同程度的抑制性影响(96.15%),极少数呈易化(1.92%)和不受影响(1.92%),后两类变化未显示出统计学意义。

3.1 掩蔽声时程对神经元反应的抑制时间

3.1.1 掩蔽声抑制时间的不同类型

以未加掩蔽声前(对照)神经元对探测声的PSTH的中线为界,将对照及各掩蔽声时程下的神经元对探测声的发放反应分成前后两部分。以加入掩蔽声后,前后两部分发放反应的抑制率之间的变化 $\geq 30\%$ 为标准,将掩蔽声时程为40 ms时对神经元反应的抑制时间分为3种不同的类型:一部分神经元(41%)在加入掩蔽声后,发放反应的后半部分几乎不受影响或是后半部分的抑制率较前半部分的抑制率小,且两者的差超过30%,我们称之为前抑制;而有少部分神经元(9%)的PSTH的变化情况与之相反,在加入掩蔽声后,PSTH的前半部分几乎不受影响或是前半部分的抑制率较后半部分的抑制率小,且两者的差也超过30%,称之为

后抑制；而半数神经元（50%）的 PSTH 受到整体的抑制，即 PSTH 的前半部分和后半部分都发生减

少，且前后两部分的抑制率的差异小于 30%，称之为全抑制（图 1）。

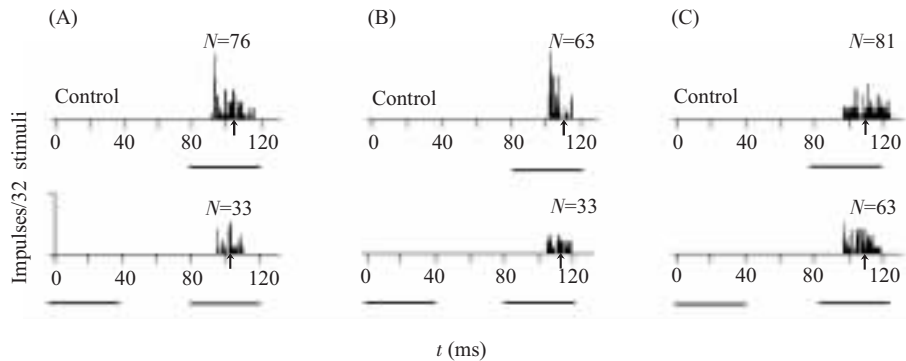


Fig.1 PSTHs showing three types of inhibition period of neuronal firing. (A) Whole-inhibition; (B) Early-inhibition; (C) Late-inhibition. Black bars under abscissa represent masker and probe sound stimulation. The intensities of masker and probe sound were MT +5 dB and MT +20 dB respectively. Note that arrows show the middle lines of PSTHs. *N*: Total number of impulses. CF(kHz), MT(dB SPL) and Dep(μ m) of these three neurons were respectively: (A) 22.3, 74.1, 1914; (B) 20.6, 50.8, 1540; (C) 16.44, 35.5, 1450

对这三组神经元的 Dep、CF 和 MT 分析发现（表 1），虽然受到前抑制、全抑制和后抑制的神经元的各项平均值呈依次递减趋势，但对三组神经元

的 Dep、CF 和 MT 的 *t* 检验表明，它们之间各项值均无显著差异 ($P > 0.05$)，说明这三组神经元在 IC 中的组构并没有明显不同。

Table 1 The range and average Dep, CF and MT of three groups of IC neurons

| | Dep (μ m) | CF (kHz) | MT (dB SPL) |
|-----------------------------|---------------------|------------------|-------------------|
| Early-inhibition ($n=41$) | | | |
| Range | 282~1918 | 10.30~28.80 | 15.3~77.4 |
| M \pm SD | 982.42 \pm 467.05 | 16.97 \pm 5.37 | 45.70 \pm 14.64 |
| Late-inhibition ($n=9$) | | | |
| Range | 214~1475 | 7.81~21.60 | 16.3~62.0 |
| M \pm SD | 795.50 \pm 405.85 | 13.99 \pm 4.97 | 42.39 \pm 15.32 |
| Whole-inhibition ($n=50$) | | | |
| Range | 296~2140 | 7.14~25.50 | 12.2~74.6 |
| M \pm SD | 958.90 \pm 543.68 | 15.76 \pm 4.56 | 44.08 \pm 15.26 |

n: number of neurons SD: standard deviation

3.1.2 不同时程掩蔽声对 PSTH 抑制时间的影响

实验发现，虽然大部分神经元（72%）对探测声的反应受到掩蔽声抑制后，其抑制时间的类型并不随掩蔽声时程的变化而发生改变（图 2B），但也可见少部分神经元（28%）受到掩蔽声抑制后，抑

制时间的类型随掩蔽声时程的变化而发生一定程度不规则的改变（图 2A）。进一步分析受到掩蔽声时程影响的少部分神经元时发现（图 3），随着掩蔽声时程的增加，后抑制类型趋于转变为全抑制或前抑制。

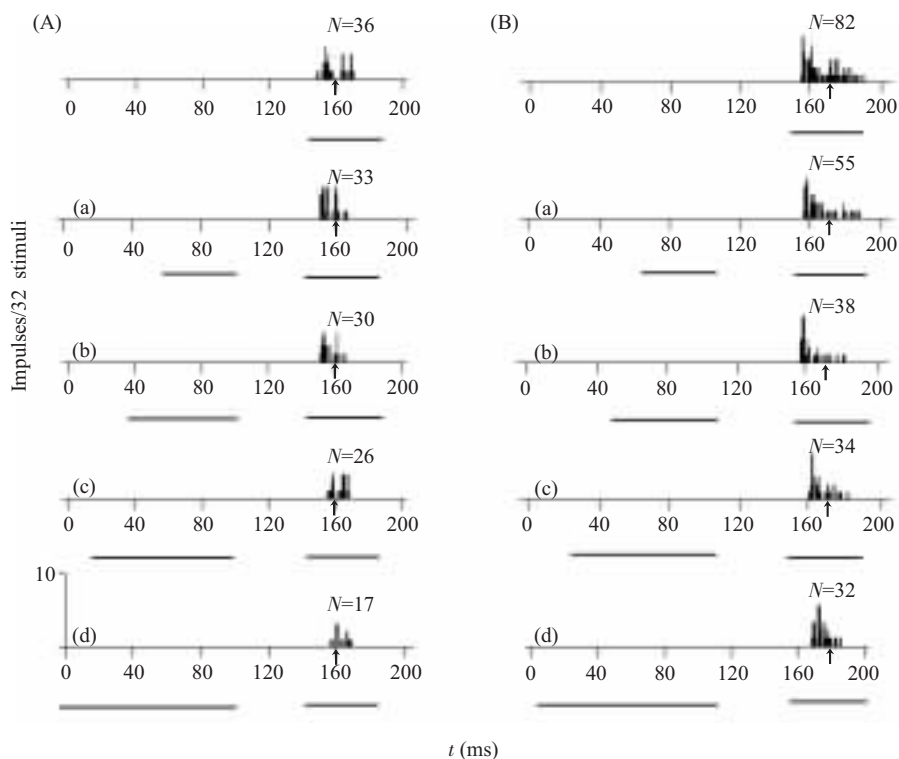


Fig.2 The inhibition period changed with the masker duration increasing (A) and unchanged with the masker duration increasing (B). Aa-b show late-inhibition when masker duration was 40 and 60 ms, respectively; Ac shows early-inhibition when masker duration was 80 ms; Ad shows whole-inhibition when masker duration was 100 ms. Ba-d show all whole-inhibition when masker duration was 40, 60, 80, 100 ms. Black bars under abscissa represent masker and probe sound stimulation. Note that arrows show the middle lines of PSTHs. *N*: total number of impulses. CF(kHz), MT(dB SPL) and Dep(μ m) of two neurons were (A) 10.3, 32.3, 459; (B) 16.82, 39.8, 1090

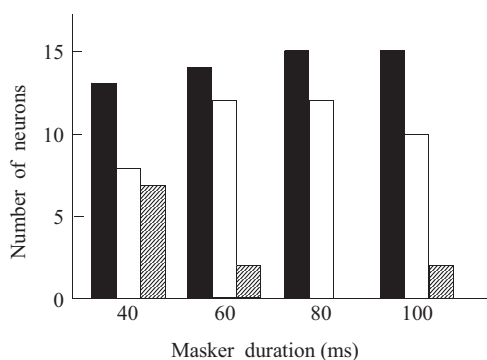


Fig.3 Distributions of inhibition period of three groups of IC neurons for different masker durations. ■: Whole-inhibition; □: Early-inhibition; ▨: Late-inhibition

3.2 掩蔽声时程对神经元反应的 RIF 类型的影响

本实验中共获得不同时程掩蔽声刺激条件下 93 个神经元的 RIF 曲线，其中单调型占 20.43%，

饱和型占 47.31%，非单调型占 32.26%。加入掩蔽声后，其 RIF 不仅受到不同程度的抑制，而且超过一半的神经元 (58.06%) 的 RIF 类型会随着掩蔽声时程的变化而发生变化 (图 4)；而另一部分神经元 (41.94%) 的 RIF 类型则不受掩蔽声的影响，加入掩蔽声及改变掩蔽声的时程，神经元的 RIF 类型仍保持不变。

对 RIF 类型受到不同时程掩蔽声影响的神经元，统计其在各不同掩蔽声时程下 RIF 类型的变化情况 (表 2)。可见，加入掩蔽声后，在各掩蔽声时程下 RIF 类型发生变化的神经元大部分是由单调型向饱和型转变、或饱和型向非单调型转变。值得注意的是也有部分神经元表现出由非单调型向单调或饱和型转变以及饱和型向单调型转变的情况。

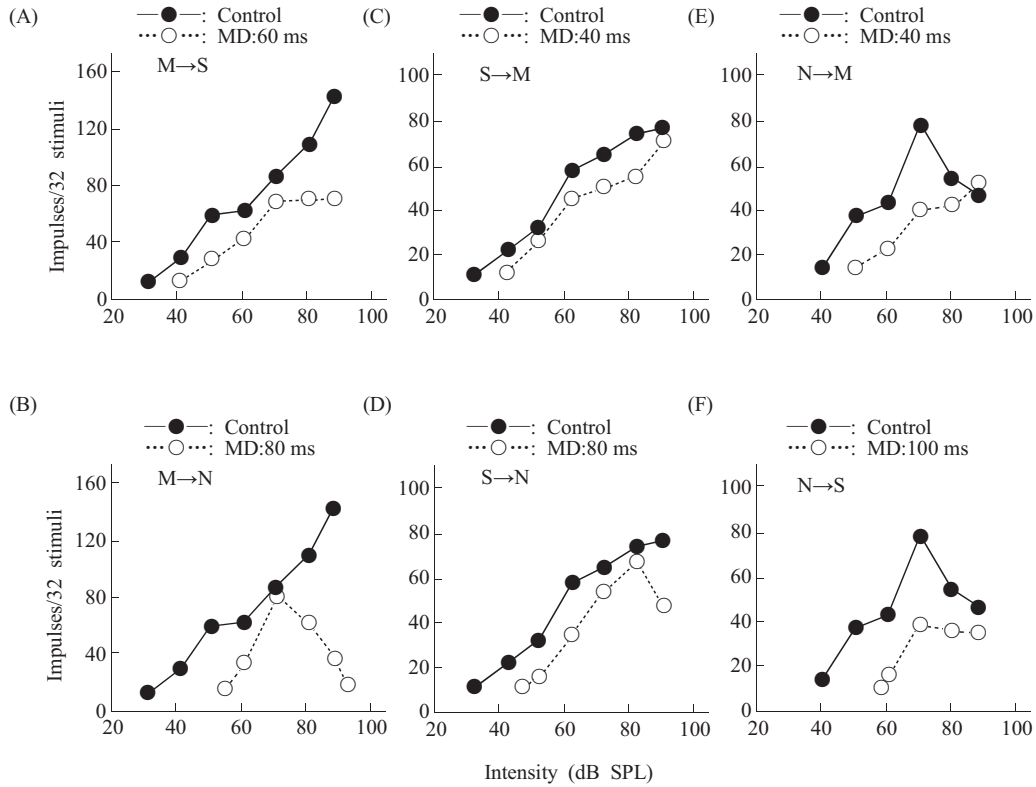


Fig.4 Types of RIF of IC neurons changed with masker duration. Solid circles and unfilled circles represent the RIFs of IC neurons to probe sound without and with representing masker, respectively. M: monotonic RIF; N: nonmonotonic RIF; S: saturated RIF; MD: masker duration. CF(kHz), MT(dB SPL) and Dep(μ m) of these three neurons were respectively: (A), (B): 10.85, 31, 543; (C), (D): 14.8, 32.5, 758; (E), (F): 10.45, 40.4, 695

Table 2 Transformations of RIF type under the masking stimulation with different masker durations

| Masker duration (ms) | M→S | M→N | S→N | S→M | N→S | N→M |
|----------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 40 | 5 | 1 | 6 | 1 | 2 | 1 |
| 60 | 8 | 0 | 11 | 5 | 5 | 1 |
| 80 | 4 | 3 | 6 | 2 | 3 | 1 |
| 100 | 5 | 0 | 15 | 2 | 5 | 0 |
| Total | 22 | 4 | 38 | 10 | 15 | 3 |

4 讨 论

有关掩蔽声时程与抑制的关系,前人的研究多侧重于分析前掩蔽条件下神经元的放电率以及兴奋恢复时间^[1-3,8-10],而对前掩蔽条件下特别是弱前掩蔽声刺激条件下神经元 PSTH 时间域的变化特征鲜有了解。本研究中,我们以强度为神经元 MT 附近的 (MT+5 dB) 弱 CF 声作为前掩蔽声,由于该刺激模式下绝大部分神经元只对探测声产生兴奋性反应,但又能观察到非常明显的抑制现象,因此,我

们可以在不考虑神经元兴奋恢复周期的影响下考察 PSTH 的抑制现象,这与新近 Faure 等^[11]使用非兴奋的同频 CF 掩蔽声研究蝙蝠 IC 时程调谐神经元的时相掩蔽方法类似。显然,本实验中所观察到的前抑制、后抑制和全抑制 PSTHs (图 1) 很可能是前掩蔽声所诱发的抑制性输入作用的结果,显示出 IC 神经元的不同时相整合特性。Faure 等发现,掩蔽声诱发的抑制在刺激的启始 (onset) 段最强,随后逐步衰减。据此推测,如果前掩蔽声诱发的抑制衰减过快,将出现 PSTH 的前抑制,如果该抑制

衰减较慢,且足以压抑整个 PSTH 期,则表现出全抑制类型。然而,尽管我们的结果中绝大部分(91%)的神经元是表现出前抑制或全抑制,但也有9%的神经元表现出后抑制类型,提示前掩蔽诱发的抑制对神经元放电可能具有分化性调制(differential modulation)作用。进一步支持该设想的结果是,当掩蔽声时程延长时,部分神经元(28%)的抑制时间的类型随掩蔽声时程的增加发生变化(图2A),大部分后抑制类型转变为前抑制或全抑制类型(图3)。先前在 IC 进行的离子微电泳实验指出,神经元的整个兴奋反应期都受到 GABA 能抑制的影响,去 GABA 能抑制后能显著延长神经元的反应期,而甘氨酸(Gly)能抑制则主要作用于兴奋反应的早期^[12-14]。我们推测,不同时期前掩蔽声的选择性抑制作用很可能与他们激活的 GABA/Gly 比例有关。

本实验观察到,超过一半的 IC 神经元其 RIF 类型受到掩蔽声时程的影响(图4),在不同时期掩蔽声的作用下,大部分神经元的 RIF 由单调型转变为饱和型,或由饱和型转变为非单调型,值得注意的是,其中也有非单调型向单调型(图4E)或向饱和型的转变(图4F),表明掩蔽声时程对 IC 神经元声强编码具有复杂的调制作用。一般认为,IC 神经元中非单调型 RIF 是由 GABA 能抑制所致,微电泳注射 GABA_A 受体拮抗剂 BIC 后,非单调型 RIF 转变为单调型^[14,15],而近年来在脑片上的膜片钳研究则进一步揭示^[16,17],AMPA、NMDA 以及 GABA 受体介导的声反应在时相上相互重叠,不同类型的 RIF 实际上是特定时间窗口、特定声刺激参数条件下谷氨酸受体与 GABA_A 受体相互作用的外在表现,无论是非单调型还是单调型或饱和型 RIF,均与 GABA 能抑制的动态、非线性调制作用相关。由此可见,本研究中部分神经元的 RIF 类型随掩蔽声时程的变化而改变,很可能是由于与不同掩蔽声时程相关的 GABA 能抑制性输入影响的结果。此外,有关 IC 神经元离子通道的研究显示,大部分的 K⁺通道在膜去极化时打开,但有一些则是被膜超极化或是由胞内 Ca²⁺和第二信使激活,它们被激活的时间各有差异^[18],掩蔽声时程的增加是否通过引起钾离子通道以一种时间依赖方式调节神经元的反应阈值从而影响神经元 RIF 类型?对此尚待进一步研究。

时程是反映声信号时相特征的重要参数之一^[19]。最近,Geissler 和 Ehret 的行为学研究发现,

改变幼鼠通信声信号中主要频率成分的时序或时程能显著影响母鼠的母性行为,通信声中主要元素(formant)之间的临界性时间整合(time-critical integration)对通信声信号的认知起核心作用^[20]。本研究从细胞水平显示,不同时期的弱前掩蔽声能改变 IC 神经元声反应的时间域及强度域特性,具有选择性抑制作用,提示 IC 神经元的时相整合中可能存在与时程相关的不同强度、不同时间、不同递质类型的调制性输入。

参考文献:

- [1] Litovsky RY, Colburn HS. The precedence effect. *J Acoust Soc Am*, 1999, 106:1633~1654
- [2] 栾瑞红, 吴飞健, Jen PHS, 孙心德. 大棕蝠下丘神经元对双声刺激的前掩蔽效应. *科学通报*, 2003,48(14):1530~1534
- [3] Oxenham AJ. Forward masking: adaptation or integration? *J Acoust Soc Am*, 2001,109:732~741
- [4] Frisina RD. Subcortical neural coding mechanisms for auditory temporal processing. *Hear Res*, 2001,158:1~27
- [5] Covey E, Kauer JA, Casseday JH. Whole-cell patch-clamp recording reveals subthreshold sound-evoked postsynaptic currents in the inferior colliculus of awake bats. *J Neurosci*, 1996,16:3009~3018
- [6] Oxenham AJ, Plack CK. Effects of masker frequency and duration in forward masking: further evidence for the influence of peripheral nonlinearity. *Hear Res*, 2000,150(1-2):258~266
- [7] Schlauch RS, Lanthier N, Neve J. Forward-masked intensity discrimination: duration effects and spectral effects. *J Acoust Soc Am*, 1997,102:461~467
- [8] Brosch M, Schreiner CE. Time course of forward masking tuning curves in cat primary auditory cortex. *J Neurophysiol*, 1997,77:923~943
- [9] Litovsky RY, Yin TCT. Physiological studies of the precedence effect in the inferior colliculus of cat. II. neural mechanisms. *J Neurophysiol*, 1998,80:1302~1316
- [10] Finlayson PG. Post-stimulatory suppression, facilitation and tuning for delays shape responses of inferior colliculus neurons to sequential pure tones. *Hear Res*, 1999,131(1-2):177~194
- [11] Faure PA, Fremouw T, Casseday JH, Covey E. Temporal masking reveals properties of sound-evoked inhibition in duration-tuned neurons of the inferior colliculus. *J Neurosci*, 2003,23(7):3052~3065
- [12] 栾瑞红, Jen PHS, 孙心德. GABA 能抑制调制大棕蝠下丘神经元时间编码模式. *生物物理学报*, 2002,18(4):399~403
- [13] Casseday JH, Ehrlich D, Covey E. Neural measurement of sound duration: control by excitatory-inhibitory interactions in the inferior colliculus. *J Neurophysiol*, 2000,84:1475~1487
- [14] Yang L, Pollak GD, Resler C. GABAergic circuits sharpen tuning curves and modify response properties in the mus-

- tache bat inferior colliculus. *J Neurophysiol*, 1992,68: 1760~1774
- [15] Fuzessery ZM, Hall JC. Role of GABA in shaping frequency tuning and creating FM sweep selectivity in the inferior colliculus. *J Neurophysiol*, 1996,76:1059~1073
- [16] Wu SH, Ma CL, Kelly JB. Contribution of AMPA, NMDA, and GABA_A receptors to temporal pattern of postsynaptic responses in the inferior colliculus of the rat. *J Neurosci*, 2004,24(19):4625~4634
- [17] Sivaramakrishnan SS, Sterbing-D'Angelo SJ, Filipovic B, D'Angelo WR, Oliver DL, Kuwada S. GABA_A synapses shape neuronal responses to sound intensity in the inferior colliculus. *J Neurosci*, 2004,24(21):5031~5034
- [18] Galazyuk AV, Llano D, Feng AS. Temporal dynamics of acoustic stimuli enhance amplitude tuning of inferior colliculus neurons. *J Neurophysiol*, 2000,83:128~138
- [19] Xia YF, Qi ZH, Shen JX. Neural representation of sound duration in the inferior colliculus of the mouse. *Acta Otolaryngol*, 2000,120:638~643
- [20] Geissler DB, Ehret G. Time-critical integration of formants for perception of communication calls in mice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002,99(13):9021~9025

SELECTIVE INHIBITION OF WEAK FORWARD MASKER WITH DIFFERENT DURATIONS ON THE ACOUSTICAL RESPONSES OF THE INFERIOR COLLICULAR NEURONS IN MOUSE

MEI Hui-xian, GUO Yu-ping, WU Fei-jian, CHEN Qi-cai

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

Abstract: To study the effects of forward masker sound with different durations on neuronal firing and rate-intensity function (RIF) of inferior colliculus (IC) neurons, a tone relative to 5 dB above minimum threshold (re MT+5 dB) at the characteristic frequency (CF) of recording neurons was used as forward masker sound under free field stimulation. The masker durations were 40, 60, 80, 100 ms respectively. 154 neurons were recorded and 104 neurons were examined under different masker durations. We found that there were three types of inhibition period of neuronal firing, i.e., early-inhibition (41%), late-inhibition (9%) and whole-inhibition (50%). The inhibition period of 72 (72%) neurons remained constant whereas that of a minority of the neurons (28%) altered when masker duration was changed. Among the 28 neurons, most of them tended to transform the late-inhibition into the early-inhibition or the whole-inhibition. Moreover, the RIFs of 54 (58.06%) neurons changed as the masker duration increasing. Most monotonic RIFs were converted to saturated, and saturated to nonmonotonic RIFs. However, this transformation was not as regular as masker duration increasing. Our results suggest that the inhibitory influences of forward masking upon temporal and intensity domains of the acoustical responses of the IC neurons are not proportionate. The inhibitory input induced by forward masker with diverse durations might differentially modulate the response properties of IC neurons.

Key Word: Masker duration; Forward masking; Selective inhibition; IC neurons