

Title	外有毛細胞も出るの機能に着目した非線形蝸牛モデルの入出力特性の検討
Author(s)	村上, 泰樹
Citation	
Issue Date	2007-03
Type	Thesis or Dissertation
Text version	author
URL	http://hdl.handle.net/10119/3622
Rights	
Description	Supervisor: 鶴木 祐史, 情報科学研究科, 修士

修 士 論 文

外有毛細胞モデルの機能に着目した非線形蝸牛モデルの入出力特性の検討

北陸先端科学技術大学院大学
情報科学研究科情報処理学専攻

村上泰樹

2007 年 3 月

修 士 論 文

外有毛細胞モデルの機能に着目した非線形蝸牛モデルの入出力特性の検討

指導教官 鵜木祐史 准教授

審査委員主査 鵜木祐史 准教授

審査委員 赤木正人 教授

審査委員 党建武 教授

北陸先端科学技術大学院大学
情報科学研究科情報処理学専攻

510102 村上泰樹

提出年月: 2007 年 2 月

概 要

蝸牛の基底膜は入力信号の音圧レベルに対して非線形な応答を示すことが生理学実験および心理学実験より明らかになっている。入出力特性は入力信号に対する出力信号の特性をいう。蝸牛の基底膜の入出力特性は低い音圧レベルや高い音圧レベルで線形な特性だが、中程度で圧縮的な特性を見せる。基底膜の非線形な入出力特性は外有毛細胞の働きによって起こると考えられている。本論文は外有毛細胞の機能として外有毛細胞の伸縮運動により生じる力について検討した。外有毛細胞の伸縮運動は外有毛細胞の不動毛束の傾きによって生じるため、まず従来提案されているモデルを用いて基底膜の傾きによって生じる不動毛束の傾きに付いて考察を行った。次に不動毛束の傾きによって生じる外有毛細胞の伸縮運動について考察を行った。考察の結果、外有毛細胞により生じる力は不動毛束の傾きを入力とする機械チャンネルの非線形な開閉確率に依存することが分かった。これらの検討より、外有毛細胞の伸縮運動を模擬する外有毛細胞モデルを組み込んだ非線形蝸牛モデルを提案し、外有毛細胞の伸縮運動が基底膜モデルの振動に与える影響を検討した。シミュレーションから得られた非線形な入出力関数は生理学実験や心理学実験より得られた入出力関数と等しかった。その結果より、基底膜モデルの入出力特性は(1) 低い音圧レベルで線形なのは外有毛細胞の伸縮運動が線形的であるため、(2) 中程度の音圧レベルで圧縮的なのは外有毛細胞の伸縮運動が圧縮的になったため、(3) 高い音圧レベルで外有毛細胞の伸縮運動が飽和し基底膜へ働く力はリンパ液による力が支配的になったため、これらにより非線形な特性を示したことが示唆された。また、外有毛細胞の伸縮運動の非線形性は外有毛細胞の機械チャンネルの開閉確率の非線形性にあることも示唆された。

目次

第1章 序論	1
1.1 はじめに	1
1.2 背景	2
1.2.1 聴覚末梢系の生理学的特徴	2
1.2.2 蝸牛の圧縮特性	4
1.2.3 蝸牛モデル	6
1.3 目的	7
1.4 論文の構成	8
1.5 生理学用語の英名と和名の対応	8
第2章 Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデル	10
2.1 モデルの特徴	10
2.2 モデルの構成	11
2.2.1 外耳モデル	11
2.2.2 中耳モデル	12
2.2.3 基底膜とリンパ液モデル	13
2.2.4 外有毛細胞モデル	15
2.3 数値計算方法	16
2.4 モデルの実装	18
2.5 本論文の目的に対する問題点	21
第3章 提案モデル	23
3.1 提案モデルの全体像	23
3.2 蓋膜と不動毛束モデルの考察	24
3.2.1 従来提案されている蓋膜モデル	24
3.2.2 考察	24
3.3 外有毛細胞モデルの提案	25
3.3.1 モデルの構成	25
3.3.2 計算機シミュレーション	30
3.3.3 結果と考察	31

第 4 章 結論	38
4.1 本論文のまとめ	38
4.2 今後の課題	39
謝辞	41

目 次

1.1	蝸牛とコルチ器の断面図	3
1.2	圧縮特性の模式図	5
2.1	Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルの構成	11
2.2	外耳の電気回路モデル	11
2.3	中耳の電気回路モデル	13
2.4	蝸牛の電気回路モデル	14
2.5	実装した Giguère と Woodland モデルの基底膜の振動速度の振幅	19
2.6	Giguère と Woodland モデルから外有毛細胞モデルを外し，周波数領域解法を用いて求めた基底膜モデルの振動速度の振幅	20
3.1	提案モデルの概要図	23
3.2	Zwislocki の蓋膜と不動毛束モデル	25
3.3	Zwislocki モデルの不動毛束の振幅と位相	26
3.4	外有毛細胞の伸縮運動によって生じるフィードバック系	28
3.5	不動毛束の傾きに対する外有毛細胞が生じる圧力	29
3.6	提案モデルの基底膜の振動速度の振幅	32
3.7	基底膜振動の入出力関数 (125 Hz)	33
3.8	基底膜振動の入出力関数 (250 Hz)	34
3.9	基底膜振動の入出力関数 (500 Hz)	34
3.10	基底膜振動の入出力関数 (1000 Hz)	35
3.11	基底膜振動の入出力関数 (2000 Hz)	35
3.12	基底膜振動の入出力関数 (3000 Hz)	36
3.13	基底膜振動の入出力関数 (4000 Hz)	36
3.14	基底膜振動の入出力関数 (6000 Hz)	37

表 目 次

1.1	生理学用語の英名と和名の対応	9
2.1	Giguère と Woodland モデルのパラメータの値	22
3.1	提案した外有毛細胞モデルのパラメータの値	31
3.2	周波数ごとの基底膜の入出力関数の傾き (dB/dB)	33

第1章 序論

1.1 はじめに

我々は言葉を用いて思いを伝え、言葉を話すことが出来ない動物も泣き声で思いを伝える。このように音を用いて我々は他者とのコミュニケーションを行う。それ以外にも我々は音を聞くことで感動を得ることがある。また、音を通じて周囲の環境を把握する。このように音には多様な情報が含まれていることが分かる。そして、我々はどのようにそれらの情報を得ているのか疑問に思う。

これまでに生理学的実験や心理学的実験より脳内の情報処理の結果から音を認知していることが分かっている。しかし、脳内での音情報の処理に一つの障害がある。脳は電気信号を用いた情報処理を行うが、外界での音は空気の圧力波である。したがって、情報表現の不一致が生じる。このような異なる情報表現を橋渡しするのが聴覚末梢系の働きである。

聴覚末梢系は外耳、中耳および蝸牛から構成される。外耳は外界に存在する音を効率よく集める。中耳は効率よく蝸牛へ音波を入力する。音波が蝸牛へ入力されると蝸牛内の基底膜が振動する。基底膜の振動に応じて感覚細胞が電気信号を脳へ送る。基底膜の振動が大きいほど感覚細胞はより多くの電気信号を脳へ送る。これにより我々は音の大きさを聞き分けることが出来る。また、基底膜は音波の周波数に応じて振動の位置を変える。これにより我々は音の高さを聞き分けることが出来る。このように基底膜の振動は音を聴くための非常に基本的な処理を行っている。

基底膜の振動は生理学的実験や心理学的実験から調べられてきた。その結果、さまざまな非線形性が観測されてきた。その中に入力信号の大きさに対する非線形な応答がある。入出力特性は入力信号に対する出力の特性をいう。基底膜は小さな入力信号と大きな入力信号での入出力特性に比べ、中程度の入力信号での入出力特性はなだらかである。この特性により非常に小さな音から大きな音まで聴くことが可能になる。中程度の入力信号はおよそ 30 db SPL から 80 db SPL である。音声など日常的に聴いている音の多くはこの範囲にある。したがって、入力信号に対する非線形な入出力特性は音に含まれる多様な情報を得るために欠かせない。また、その他の非線形性を聴覚系は積極的に用いている可能性も否定できない。

非線形な入出力特性は小さな音から大きな音まで聴くために必要である。その原因は生理学的実験や心理学的実験から基底膜の上にある外有毛細胞の働きであることが示されている。そして、どのように外有毛細胞の働きがこの入出力特性を起こすのか疑問に思う。

しかし、計測手法の問題から蝸牛内での外有毛細胞の働きを観測することは非常に困難である。その一方で蝸牛外の外有毛細胞の特性は電気生理学の実験から多くの知見が得られている。蝸牛内で基底膜の機械的特性と外有毛細胞の電気生理的特性はお互いに影響を及ぼしあっているが、現在は基底膜に関する機械的知見と外有毛細胞に関する電気生理学の知見との間に溝がある。

この知見の溝に対して計算機モデルを用いて橋渡しを行うことが可能である。基底膜に関する機械的な知見と外有毛細胞に関する電気生理学的な知見は多く得られているため、それぞれの機能に着目したモデル化は可能である。これらの機能に着目した計算機モデルを用いることで基底膜に関する機械的な知見と外有毛細胞に関する電気生理学的な知見の間の関係を示す。また、心理学的実験から得られる初歩的なマスキング現象と生理学の実験から得られる基底膜の振動の一部が一致するので心理学的実験から得られた知見と外有毛細胞に関する知見の間の関係も示せる。これにより、生理学的視点と心理学的視点からどのように音に含まれる情報を得ているのかその一端を理解することが出来る。

本論文は外有毛細胞の計算機モデルを用いて、小さな音圧レベルから大きな音圧レベルまで聴くことを可能にしている基底膜の非線形な入出力特性がどのようにして起こるのか明らかにすることを試みる。

1.2 背景

1.2.1 聴覚末梢系の生理学的特徴

外耳

外耳 [29] は耳介、耳介の付け根にある耳甲介および鼓膜へと通じる外耳道からなる。

外耳の機能は2つ考えられている。まず、共振により鼓膜での音圧を増幅する機能である。ヒトの鼓膜は2.5 kHzで入力信号に比べ音圧が15-20 dB増幅する。耳甲介と外耳道を組み合わせた働きにより2.5 kHzで増幅のピークが得られ、また耳甲介の働きにより5.5 kHzで増幅のピークが得られる。これらの働きが相対的に働くことで2 kHzから7 kHzの帯域で音圧が増幅する。次に、音源定位を助ける機能が考えられている。共振により生じる音圧の増幅の周波数特性は音波の入射角度により異なる。この情報を垂直方向の音源定位に用いていると考えられている。

中耳

中耳 [29] は鼓膜、耳小骨および中耳腔で構成される。耳小骨は3つの骨のことを言う。鼓膜のほうからツチ骨、キヌタ骨およびアブミ骨と呼ばれる。ツチ骨とキヌタ骨は固く結合されている。音圧により生じた鼓膜の変位はツチ骨、キヌタ骨を通じてアブミ骨を変位させる。アブミ骨は蝸牛の表面にある卵円窓に接合している。

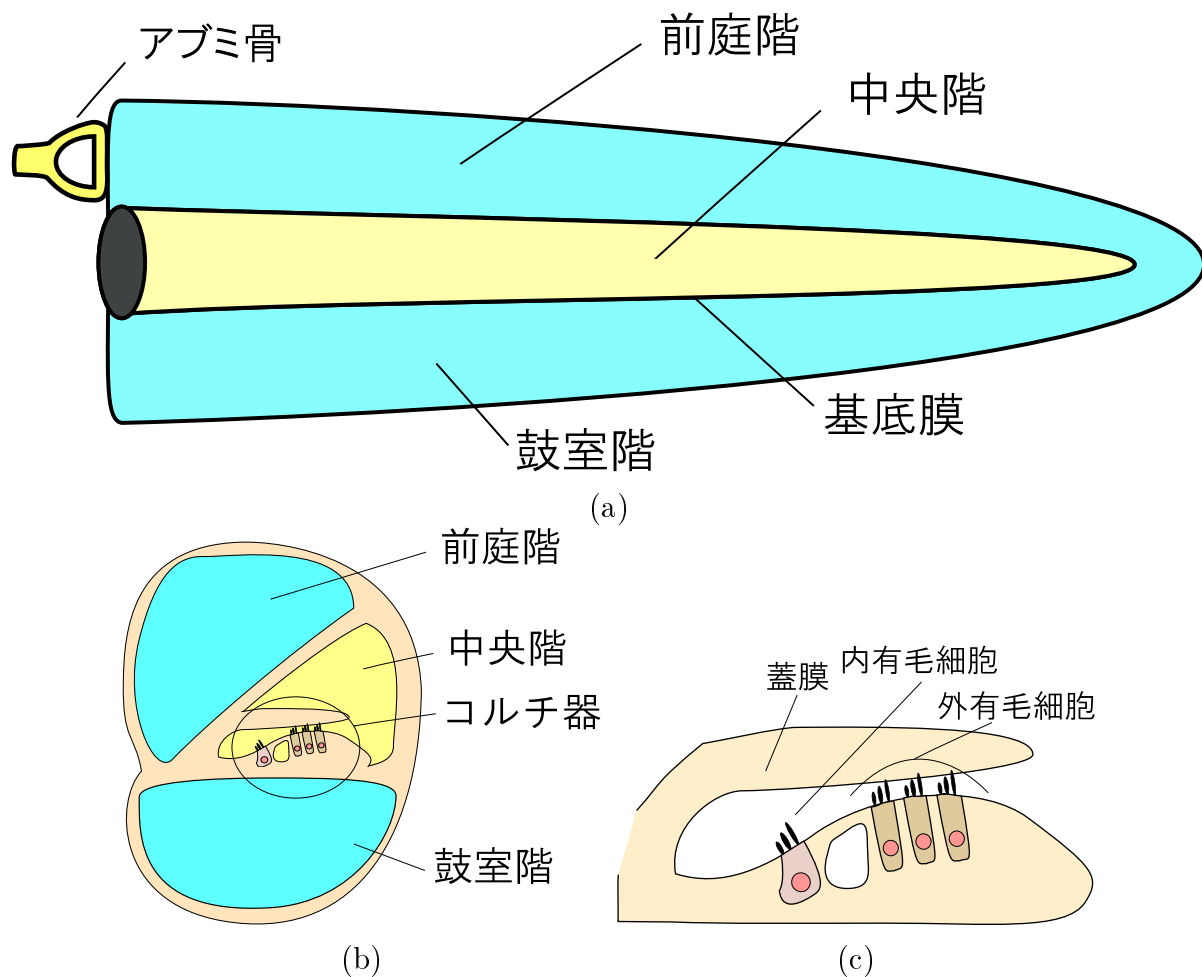


図 1.1: (a) 蝸牛管の長さ方向の断面図, (b) 蝸牛管の横断方向への断面図, (c) コルチ器の断面図.

中耳の機能は主に外耳と蝸牛の間の音響インピーダンスを整合する働きである．空気は音響インピーダンスが低く，蝸牛内のリンパ液は音響インピーダンスが高い．したがって，音響インピーダンスの整合を行わなければ，蝸牛の前で音波は反射する．

中耳による音響インピーダンス整合は3つの原理で行われている．(1) 鼓膜の面積は蝸牛のアブミ骨接合部の面積よりも広い．そのため，鼓膜の圧力よりも高い圧力がアブミ骨接合部へ加わる．この働きがインピーダンス整合の要因として最も大きい．(2) キヌタ骨の腕はツチ骨よりも短い．そのため，鼓膜とアブミ骨の間でこの作用が働き，鼓膜に比べアブミ骨での力は増幅し速度は減少する．(3) 鼓膜が円錐形であるため，膜が前後に動くとき変形効果が生じ，ツチ骨の腕は鼓膜ほど変位しない．これもこの作用であり，力を増幅し速度を減少させる．

蝸牛

蝸牛の構造はカタツムリの殻のように管がらせん状に巻かれている [29], [30]. その管の中は図 1.1(a) に示すとおり、管の長さ方向へ三つのリンパ液に満ちた空間に分かれている。それぞれ前庭階、中央階、そして鼓室階と呼ばれる。前庭階と鼓室階は蝸牛先端部にある蝸牛孔でつながっており同じ外リンパ液に満ちている。一方、中央階は内リンパ液に満ちている。基底膜は中央階と鼓室階を隔てる膜である。

蝸牛への入力の中耳のアブミ骨とそれにつながる蝸牛の卵円窓の振動によって行われる。アブミ骨の振動により蝸牛へ音波が入力されたとき、基底膜は振動を起こす。この振動は基底膜の基部から先端部へ進行波として起こる。進行波の振幅は蝸牛基部から徐々に大きくなり、ある基底膜上の位置で最大になる急激に小さくなる。進行波の振幅が最大になる位置は音波の周波数により決まる。音波の周波数が高いほど基部で進行波の振幅は最大になり、低いほど先端部で振幅が最大になる。これは基底膜の柔らかさが位置ごとに異なるために共振周波数が位置ごとに異なるためである。

過去 30 年にわたり、基底膜の振動は調べられてきた [30]. 蝸牛を管とその中を縦方向に分ける 2 つの膜で構成されていると考え、基底膜は線形に振動するはずである。しかし、基底膜は 4 つの非線形な振動を起こす [29]. それぞれ (1) 音圧レベルに対する圧縮的な応答、(2) 音刺激に対する基底膜の位置を直流的に変位させる、(3) 一方の振動が他方の振動を抑圧させる 2 音抑圧、(4) 複合音において音に含まれていない周波数で振動する混合歪みである。これらの非線形性は生体で観測されるが、死体で観測されない。

コルチ器

基底膜上に図 1.1(b) に示すとおりコルチ器が存在する [29]. コルチ器の中に感覚細胞である有毛細胞がある。有毛細胞は基底膜の振動に応じて刺激される。この刺激に応じて有毛細胞は聴神経へ伝達物質を放出し、これにより聴神経が発火する。聴神経の発火が神経情報である。基底膜は周波数ごとに共振の位置が異なるため、音波は周波数ごとに神経情報へ分解される。

有毛細胞は形態学的、生理学的な特徴から 2 つに分類される。一つは内有毛細胞で求心性の聴神経とほとんどシナプス結合される。もう一つは外有毛細胞で求心性の聴神経とはあまりシナプス結合されず、遠心性の聴神経とシナプス結合する。内有毛細胞は物理情報を神経情報へ変換する役割を果たすが、外有毛細胞はほとんどその役目を果たさない。

1.2.2 蝸牛の圧縮特性

本論文は基底膜の非線形性の中で音圧レベルの増加に対する圧縮的な増加に着目する。圧縮特性と同様な現象が心理学的な実験 [27], [31] で報告されている。文献 [6] は生理学的な実験結果と心理学的な実験結果の両方について体系的にまとめている。圧縮特性は実験対象および音の周波数により程度は異なるが、その傾向は図 1.2 の実線に示すとおりであ

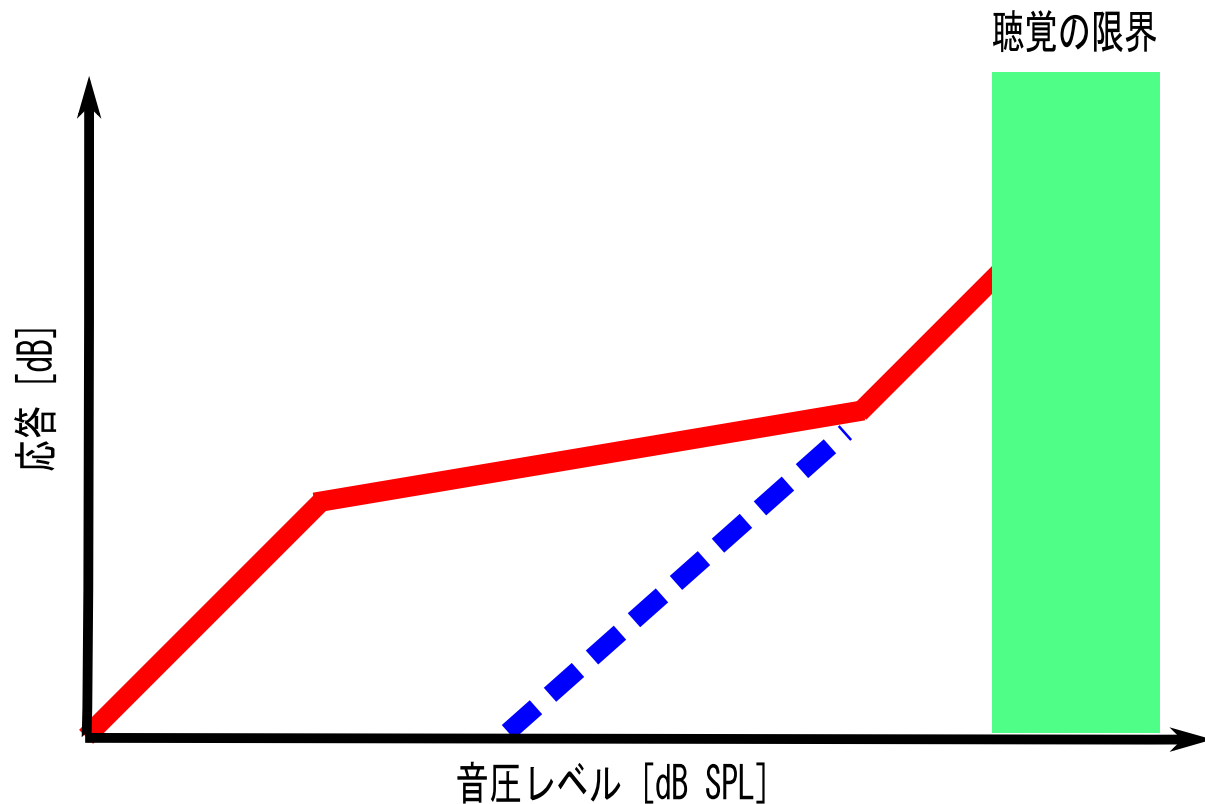


図 1.2: 圧縮特性の模式図. 実線：外有毛細胞が存在する場合，破線：外有毛細胞が存在しない場合

る．非常に低い音圧と非常に高い音圧で傾きが 1 dB/dB だが，中程度の音圧レベルではその傾きは 0.2-0.3 dB/dB 程度であると言われている．心理学的な実験で圧縮特性は上方へのマスキングの拡がり (upward spread of masking) や聴覚フィルタの形状 [27], [31] から分かる．

圧縮特性があることで我々はレベルの小さな音から大きな音まで聴くことが出来る．圧縮特性を失ったために生じる聴覚障害に，音圧レベルの小さな音は聞こえないがある音圧レベル以上になると急に音が聞こえ，高いレベルで健常者と変わらない聴力を持つ障害がある．これは補充現象と呼ばれる [25]．

圧縮特性が起こる原因は図 1.1(c) に示すコルチ器の外有毛細胞にあることが示されている．それは外有毛細胞に対して働く耳毒性の薬物を投与すると，基底膜の圧縮特性や心理学的な測定で見られる圧縮特性は低下するためである．また，外有毛細胞は細胞体の膜電位に応じて伸縮運動を起こす [4]．この伸縮運動が消失すると蝸牛の入出力特性が線形になることが報告されている [10]．圧縮特性の低下は図 1.2 中の破線のように現れる．

圧縮特性の原因は外有毛細胞であることは分かっているが，生理学的実験で外有毛細胞がどのように働くことで圧縮特性を起こすのかは明らかになっていない．生理学的実験を困難にする理由として (1) 生体の蝸牛でしか非線形性が観測されない，(2) 外有毛細胞が

小さい, (3) 外有毛細胞がコルチ器内で蓋膜と基底膜にはさまれているため, (4) 基底膜の振動によって外有毛細胞も振動するためなどが挙げられる.

1.2.3 蝸牛モデル

生理学的な実験や心理学的な実験によって聴覚系の機能を調べることが出来ない場合, 調べたい機能に着目したモデルを計算機上でシミュレーションすることで, その機能について新たな知見を得ることができる.

従来, 心理学的な実験から得られた圧縮特性について説明可能なモデル [27] が提案されている. また, 生理学的な実験から得られた圧縮特性について説明可能なモデル [24] が提案され, 後に心理学的な実験から得られた圧縮特性についても説明可能であることが示されている [21]. しかし, これらのモデルは圧縮特性を説明しているが, 蝸牛処理の機能モデルであるので, 内部の詳細な機能として外有毛細胞の働きを調べることが出来ない.

一で内部の詳細な機能として基底膜を質量, ダッシュポッドおよびバネの物理的な振動モデルで記述した生理学的モデルがある. これは基底膜へ働く圧力 V_{bm} により生じる基底膜の変位 d_n とすると運動方程式は

$$L \cdot \ddot{d}_n + R \cdot \dot{d}_n + K \cdot d_n = V_{bm} \quad (1.1)$$

である. ただし, $\dot{}$ は時間による一階微分, L は基底膜の質量, R は基底膜の抵抗, K は基底膜のスティフネスである. 基底膜へ働く圧力 V_{bm} に対して基底膜の変位 d_n は線形である. 生理学的な蝸牛モデルはこの基底膜の運動方程式を基にしてモデル化される. 蝸牛モデルは蝸牛の全体的な機構に着目したモデル (macro mechanical model) と基底膜上のある位置の機構に着目したモデル (micro mechanical model) に分けられる. 蝸牛の全体的な機構に着目したモデルを用いて, 基底膜モデルの非線形な入出力特性を説明するモデルは Giguère と Woodland らのモデル [15] と Lim らのモデル [19] がある. 蝸牛の局所的な機構に着目したモデルを用いて, 基底膜モデルの非線形な入出力特性を説明するモデルは Harte らのモデル [17] と Chadwick のモデル [9] がある.

Giguère と Woodland [15] は外耳, 中耳および蝸牛までを 1 次元の電気回路でモデル化した. 外有毛細胞モデルが基底膜モデルへ与える圧力 V_{ohc} は可変電圧源で表され, その値は基底膜の速度 $\dot{d}_n$ に比例する. 外有毛細胞モデルにより生じる圧力は基底膜モデルへフィードバックし基底膜モデルの抵抗は減少する. フィードバック量は基底膜モデルの変位 d_n が大きくなると飽和し, 外有毛細胞モデルにより生じる圧力が起こす基底膜モデルの抵抗の減少は少なくなる. 基底膜モデルの変位 d_n が十分大きくなると, 基底膜モデルの抵抗の減少はほとんどなくなる. これにより基底膜の非線形な入出力特性が得られる. Lim ら [19] は蝸牛を 3 次元でモデル化した. リンパ液と基底膜の運動方程式を WKB 法を用いて解いた. 外有毛細胞モデルが基底膜モデルへ与える圧力 V_{ohc} は音圧レベルに対して飽和的である. このように外有毛細胞モデルは基底膜モデルへフィードフォワードする. 基底膜へかかる圧力は入力音圧レベルが小さいと外有毛細胞により生じる圧力が支配

的で、音圧レベルが高いとリンパ液により生じる圧力が支配的になる．これにより基底膜モデルの非線形な入出力特性が得られる (文献 [19], 図 7). Harte ら [17] は基底膜の運動を van del Pol 方程式で表した．van del Pol 方程式は

$$\ddot{d}_n + (\gamma d_n^2 - \mu) \dot{d}_n + \omega_0 d_n = V \quad (1.2)$$

と与えられる．ただし、 V は前庭階と鼓室階の圧力差である．式 1.2 の左辺第 2 項にある減衰は $(\gamma d_n^2 - \mu)$ である．小さな基底膜モデルの変位で基底膜モデルの減衰項は小さくなり、大きな基底膜モデルの変位で基底膜モデルの減衰項は大きくなる．基底膜モデルの入出力特性は高い音圧レベルでの線形性を示さないが、圧縮的な入出力特性を示す (文献 [17], 図 7).

以上のモデルは外有毛細胞モデルの働きによって基底膜モデルの非線形な入出力特性を説明するが、外有毛細胞モデルの生理学的な特徴について考慮されていない．従って、どのように外有毛細胞が基底膜の非線形な入出力特性を生み出すのか調べることが出来ない．

Chadwick[9] は外有毛細胞の生理学的な特徴を考慮した局所的機構の蝸牛モデルを提案した．基底膜の上にある蓋膜を基底膜モデルと同様に質量、ダッシュポッドおよびバネの物理的な振動モデルでモデル化した．この蓋膜モデルを基底膜モデルの上に連結し、蝸牛の局所的な機構として蓋膜モデルと基底膜モデルの連結振動系で表した．外有毛細胞モデルは細胞体の伸縮運動をモデル化しており、蓋膜モデルの変位に対して外有毛細胞により生じる力は飽和的である．外有毛細胞モデルにより生じた力は蓋膜モデルと基底膜モデルへ働く．得られた微分方程式を multi scale asymptotics を用いて解くと基底膜モデルの非線形な入出力特性が得られる (文献 [9], 図 3). 外有毛細胞モデルにより生じる力の位相は蓋膜モデルの変位の位相に対して 90 度進んでいる．その生理学的な意味は分かっていない．

1.3 目的

本論文の目的は音圧レベルに対する基底膜の非線形な入出力特性が外有毛細胞のどのような働きで起こるのか調べることである．背景で生理学的手法を用いて蝸牛の応答を観測することは困難であることを述べ、その解決方法として計算機モデルを用いる方法を紹介した．目的達成のため、本論文では外有毛細胞の機能について生理学的に説明可能な計算機モデルを提案する．

本論文は外有毛細胞の機能として細胞体の伸縮運動に着目した．細胞体の伸縮運動は外有毛細胞先端の不動毛束の傾きによって生じる．機能をモデル化するために入力と出力について検討する．外有毛細胞への入力として不動毛束モデルの傾き、外有毛細胞の出力として伸縮運動により生じる力について検討した．

まず、外有毛細胞への入力を検討する．外有毛細胞への入力は単に基底膜の振動に依存したものではなく、蓋膜を通してなされる．そのため、従来提案されている蓋膜モデルに

ついて定量的な考察を行う．外有毛細胞への入力がどのようなタイミングおよび量であるのか知見を得る．

次に入力を受けた外有毛細胞がどのような働きをするのか調べるために，細胞体の伸縮運動に着目した外有毛細胞モデルを提案する．この外有毛細胞モデルを従来提案されている蝸牛モデルに組み込みシミュレーションを行う．シミュレーションより得られた基底膜モデルの入出力特性を生理学の実験や心理学の実験から得られた入出力特性と比較する．

以上を行うことで外有毛細胞の伸縮運動により生じた圧力が基底膜へ働くことで得られる基底膜の非線形な入出力特性について示唆を与える．

1.4 論文の構成

- **第2章**

提案モデルの基となる Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルについて紹介する．そして，数値計算法を示し，計算機上に実装する．

- **第3章**

Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルに含まれる外有毛細胞モデルを生理学的に説明可能な外有毛細胞モデルと取り替える．まず，外有毛細胞への入力を検討するために，従来提案されている蓋膜モデルについて考察を行う．次に，有毛細胞の伸縮運動を模擬するモデルを提案する．このモデルを Giguère と Woodland の蝸牛モデルに組み込み，シミュレーションを行う．シミュレーションは第2章で述べた方法で行う．シミュレーションの結果と生理学的な実験や心理学的な実験の結果と比較を行い，提案モデルの評価を行う．

- **第4章**

提案モデルのシミュレーションから得られた知見と今後に残された課題を述べる．

1.5 生理学用語の英名と和名の対応

本論文で利用する生理学用語の英名に和名を対応させた表を表 1.1 に示す．

表 1.1: 生理学用語の英名と和名の対応

英名	和名
auditory canal	外耳道
basilar membrane	基底膜
best frequency	最適周波数
characteristic frequency	特徴周波数
cochlea	蝸牛
concha	耳甲介
inner hair cell	内有毛細胞
lymph fluid	リンパ液
middle ear	中耳
organ of Corti	コルチ器
outer ear	外耳
outer hair cell	外有毛細胞
pinna	耳介
scale media	中央階
scale tympani	鼓室階
scale vestibuli	前庭階
stereocilia	不動毛
tectrial membrane	蓋膜

第2章 Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデル

本章では Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデル [15] について紹介する。

2.1 モデルの特徴

Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルの特徴は以下の示すとおりである。

- 生理学的なモデルである。
蝸牛の処理機能モデルではなく、基底膜モデルはインダクタ、抵抗およびキャパシタが直列に接続された電気回路で表される。これは機械モデルとしては質量、バネおよびダンパの振動系である。また、外有毛細胞は可変電圧源である。可変電圧源の値は機械モデルでは圧力である。そのため、外有毛細胞モデルへの入力および内部処理を生理学的な特徴に基づきモデル化することで外有毛細胞がどのように基底膜の振動へ働くか説明可能になる。
- 系が安定である。
本論文は外有毛細胞モデルをフィードバック系としてモデル化するため、系は不安定になりやすい。アブミ骨の振動によって生じるリンパ液の流れを流体力学的にモデル化した蝸牛モデルが提案されている [7], [19]。この蝸牛モデルは空間的に連続なので数値計算が複雑になり、容易に発散する。Giguère と Woodland のモデルはリンパ液が機能的にモデル化されており、蝸牛モデルは電気回路で記述されているためリンパ液を流体力学的にモデル化するよりも容易に数値計算が可能になる。
- 実験結果とシミュレーション結果の比較が容易である。
生理学的実験や心理学的実験は鼓膜面に音圧を加え、中耳を伝わった蝸牛の応答から入出力関数を得ている。Giguère と Woodland のモデルは外耳、中耳、蝸牛および内有毛細胞モデルまでが連続的に接続されているため実験から得られた結果と比較が容易である。

以上より、本論文は Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルを用いた。

2.2 モデルの構成

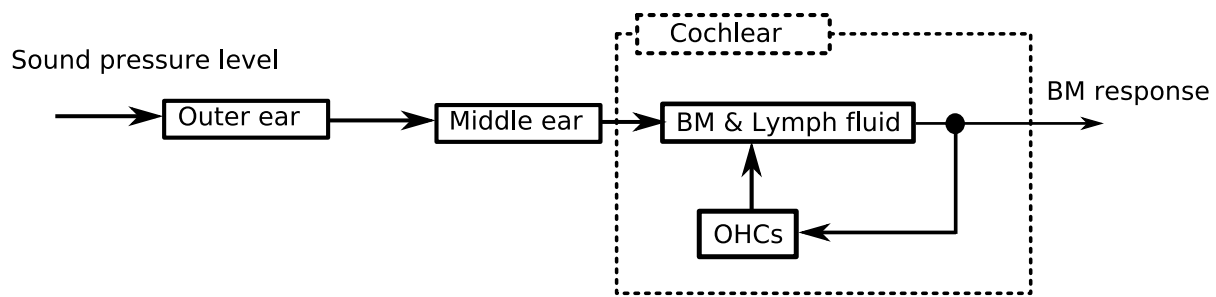


図 2.1: Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルの構成. BM: Basilar membrane, OHCs: Outer hair cells

Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルは外耳モデル，中耳モデル，基底膜とリンパ液モデル，外有毛細胞モデル，および内有毛細胞モデルの 5 つのモデルから構成される．外耳，中耳，および蝸牛モデルは電気回路で表される．これらが順にカスケード接続される．

2.2.1 外耳モデル

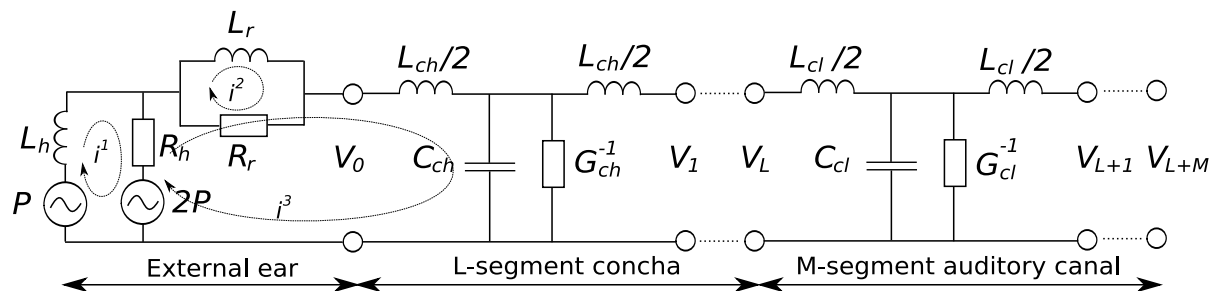


図 2.2: 外耳の電気回路モデル．図中の external ear は聴覚系よりも外側の意味であって外耳ではない．

1.2.1 節で述べたとおり，外耳は耳介，耳甲介および外耳道から構成される．その機能として，(1) 入力信号の音圧レベルを増加させること，(2) 音圧レベルの増加は音の入射角度ごとに異なるため音源定位の助けを行うことを上げた．音の入射角度ごとに生じる音圧レベルの変化は耳介の複雑な形状や上体や頭部などにより生じる回折により生じる．そのため，Giguère と Woodland の外耳モデルはこれらの複雑な構造を剛球体と仮定している．外耳モデルを図 2.2 に示す．到来する音波に対する障害（上体と頭部）は半径 a_s の剛球体を用いて表される．聴覚系の開始部は球体表面の小さな開口部として表される．開口部 a_{ch} は耳介の付け根にある耳甲介の半径として表される．図 2.2 中に 2 つの電圧源

$P(t)$, $2P(t)$ が外耳の電気回路モデルを同位相で駆動する． $P(t)$ は自由音波の音圧を表す．これらの電圧源はインダクタ L_h および抵抗 R_h を用いて上体と頭部による回折をモデル化する．

$$L_h = \frac{0.5\rho_a}{\pi a_s}, R_h = \frac{\rho_a c}{\pi a_s^2} \quad (2.1)$$

ρ_a は空気の密度および c は音速を表す． L_r と R_r が剛球体の開口部の音響的放射インピーダンスに対する等価回路を形成する．これは質量がないピストンによる負荷が耳甲介の入り口に位置し，外耳道へエネルギーを送る．これは以下のように与えられる．

$$L_r = \frac{0.7\rho_a}{\pi a_{ch}}, R_r = \frac{\rho_a c}{\pi a_{ch}^2} \quad (2.2)$$

電圧 V_0 は耳甲介の入り口での音圧レベルである．

耳甲介は半径 a_{ch} と長さ l_{ch} の円筒形の音響共振器として近似され，図 2.2 に示すとおり L 個の区間に分けて表される．それぞれの区間での音響質量と音響コンプライアンスは

$$L_{ch} = \frac{\rho_a}{\pi a_{ch}^2} \Delta x_{ch}, C_{ch} = \frac{\pi a_{ch}^2}{\rho_a c} \Delta x_{ch} \quad (2.3)$$

である． $\Delta x_{ch} = l_{ch}/L$ はそれぞれの区間の長さを表す．様々な機構により，また周波数に依存するためエネルギーの損失の扱いは難しい．容易な近似として，減衰機構はそれぞれの区間で短絡コンダクタンス G_{ch} によって表される．

$$G_{ch} = \frac{2\alpha_{ch}}{Z_{ch}} \Delta x \quad (2.4)$$

α_{ch} は長さあたりの伝播する音波の減衰定数， $Z_{ch} = \sqrt{L_{ch}/C_{ch}}$ はそれぞれの分路のインピーダンスである．

外耳道は不規則的な形状の音響的導波管であり，その長さは 2600 Hz 近傍の音に影響を与える（文献 [29]，図 2.2）．約 8000 Hz を超えたあたりで外耳道の形状は半径 a_{cl} および長さ l_{cl} のまっすぐな円筒管として近似される．これは M 個の区間に分けてモデル化され，耳甲介モデルに似た電気回路モデルで表される．それぞれの区間での音響質量，音響コンプライアンスおよび音響コンダクタンスは

$$L_{cl} = \frac{\rho_a}{\pi a_{cl}^2} \Delta x_{cl}, C_{cl} = \frac{\pi a_{cl}^2}{\rho_a c} \Delta x_{cl}, G_{cl} = \frac{2\alpha_{cl}}{Z_{cl}} \Delta x_{cl} \quad (2.5)$$

$\Delta x_{cl} = l_{cl}/M$ は各区間の長さ， α_{cl} は長さごとの外耳道の減衰定数および $Z_{cl} = \sqrt{L_{cl}/C_{cl}}$ はそれぞれの分路のインピーダンスである．電圧 $V_{L+M}(t)$ は鼓膜での音圧レベルと同様である．

2.2.2 中耳モデル

音波は外耳で集音され中耳の鼓膜を振動させる．中耳は音波を蝸牛へ入力する働きを持つ．蝸牛内はリンパ液に満ちている．空気はリンパ液よりも機械インピーダンスが低い．

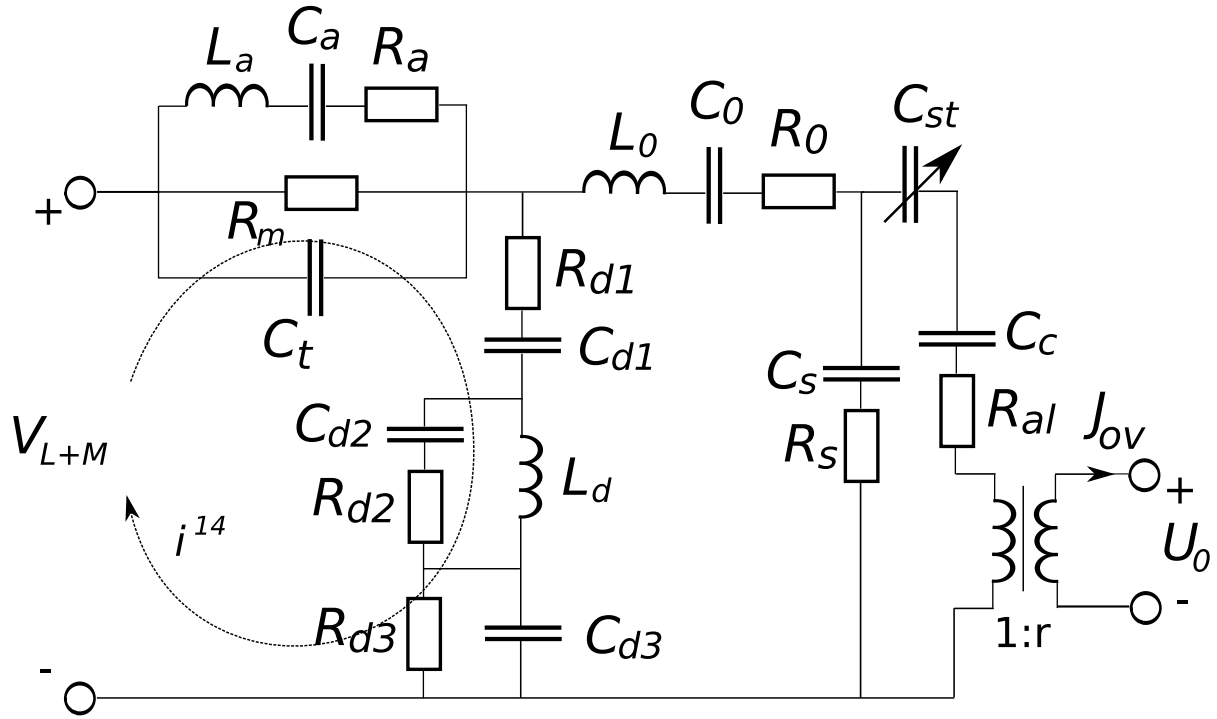


図 2.3: 中耳の電気回路モデル

中耳が存在しないと、空気を伝播する音波は蝸牛へ入力されるときはねかえされる．中耳は機械的なインピーダンス整合器として考えることができる．

Giguère と Woodland の中耳モデルはアブミ骨筋の作用に合うよう，Lutman と Martin の中耳モデル [23] を改変した．アブミ骨筋は中耳のインピーダンス整合に大きな働きを持つ．中耳モデルを図 2.3 に示す．中耳の主要な機能は音響的なインピーダンス整合である．この機能は図中の変圧器の変圧比 $1:r$ によって鼓膜から卵円窓までの音響的な伝達比として表される．変圧器によってアブミ骨にかかる圧力 U_0 は鼓膜面の圧力 V_{L+M} より大きくなる．これは 1.2.1 節で説明した原理を機能的にモデル化したものである．これにより，他の外耳や蝸牛の電気回路モデルとカスケード接続が可能になった．電流 $J_{ov}(t)$ はアブミ骨の体積速度を表す．抵抗 R_{al} は卵円窓の音響インピーダンスに合うように付加された．また，時変なキャパシタ C_{st} はアブミ骨筋反射の応答に対するアブミ骨のサスペンションとして表される．

2.2.3 基底膜とリンパ液モデル

音波は中耳を伝播し，前庭窓の振動を通じて蝸牛に入力される．基底膜は基部から先端部へ進行波となって振動する．蝸牛モデルは図 2.4 の電気回路で表される．アブミ骨に接する前庭窓の体積速度は電流 $J_{ov}(t)$ で表される．蝸牛は音波に含まれる周波数ごとに基底膜が空間的に異なった位置で共振を起こす，そのために基底膜の垂直方向への振動モデル

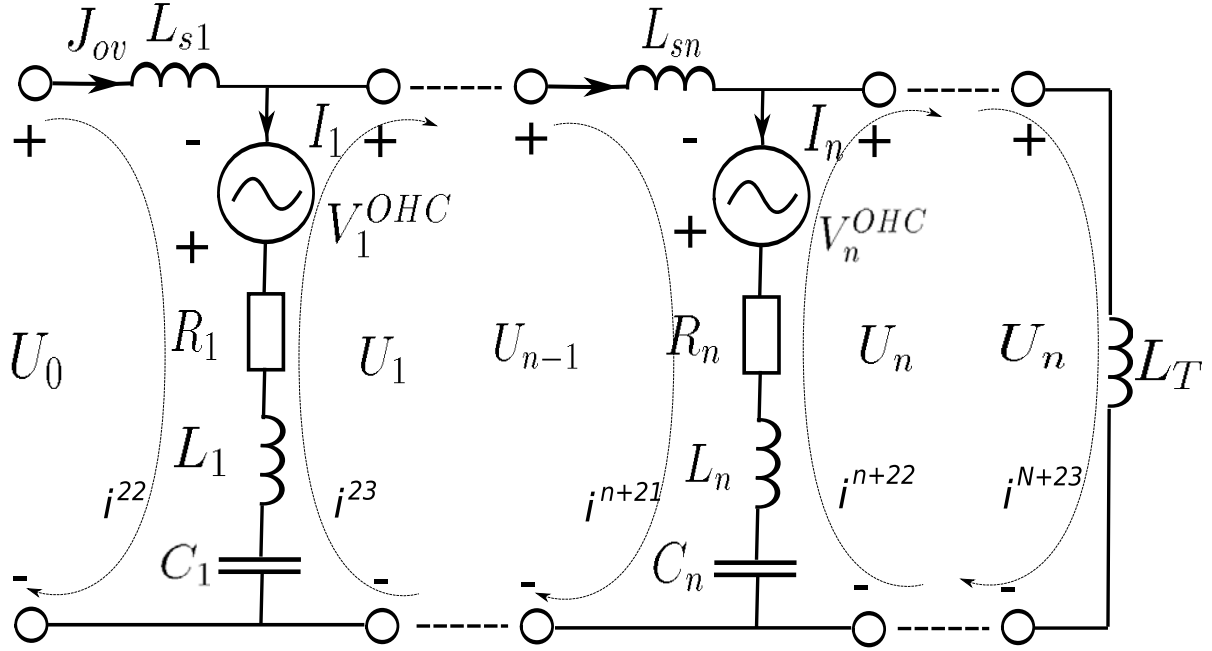


図 2.4: 蝸牛の電気回路モデル

が含まれる．基底膜の垂直方向への振動モデルはインダクタ L_n , 抵抗 R_n , キャパシタ C_n が直列結合された回路である．これは特徴周波数 f_n で共振を起こす共振回路である．電気回路中の要素は物理的に質量，ダッシュポッド，およびバネに相当し，その値は単位面積あたりの値である．基底膜が 1 次元的に N セグメントに分割されることから，蝸牛モデルは長さ方向へ 1 次元的に N セグメントに分割される．電圧 $U_n(t)$ は前庭階と鼓室階の圧力差を表し，電流 $I_n(t)$ は基底膜の各セグメントでの体積速度を表す．

特徴周波数 f_n はアブミ骨からの距離 x_n の関数として Greenwood の関数 [16] で表される．Greenwood の関数は式 (2.6) に示すとおりである．

$$f_n = A_g (10^{a_g(l_{BM}-x_n)} - k_g) \quad [\text{Hz}] \quad (2.6)$$

ただし， A_g, a_g, k_g は定数で生物の種類により値が異なる． l_{BM} は基底膜の長さである．式 (2.6) より，特徴周波数 f_n の関数として表されるアブミ骨からの距離 x_n は

$$x_n = l_{bm} - \frac{1}{a_g} \log \left(\frac{f_n}{A_g} + k_g \right) \quad [\text{cm}] \quad (2.7)$$

である．これより，各セグメントの長さは

$$\Delta x = \frac{(1/a_g) \log [(f_1 + A_g \cdot k_g) / (f_N + A_g \cdot k_g)]}{N - 1} \quad [\text{cm}] \quad (2.8)$$

である． f_1 は最大可聴周波数， f_N は最小可聴周波数である．

インダクタ L_{sn} はリンパ液の音響質量を表す．音響質量は

$$L_{sn} = \frac{2\rho_w \Delta x}{A(x_n)} \quad (2.9)$$

で計算される． ρ_w はリンパ液の密度と $A(x_n)$ はそれぞれの階の断面積の平均である．

インダクタ L_n , キャパシタ C_n , 抵抗 R_n は基底膜の質量, 抵抗, コンプライアンスを表す．

$$L_n = \frac{M_n}{b(x_n)\Delta x}, \quad C_n = \frac{1}{4\pi^2 f_n^2 L_n}, \quad R_n = Q_n^{-1} \sqrt{L_n C_n} \quad (2.10)$$

M_n は基底膜の単位面積当たりの質量, $b(x)$ は位置の関数としての基底膜の断面積, および Q_n は共振回路の Q 値である．

電気回路の先端にあるインダクタ L_T は蝸牛孔でのリンパ液の音響質量である．

$$L_T = \int_{x_N+\Delta x}^L \frac{2\rho_w}{A(x)} dx \quad (2.11)$$

2.2.4 外有毛細胞モデル

Giguère と Woodland は外有毛細胞が基底膜振動に対して力を与える役割を持つと考え, そのメカニズムが2つの段階を経ていると仮定した．(1) コルチ器の変位が外有毛細胞の受容体電流を非線形な周波数依存で変換し, (2) 外有毛細胞により生じる力は受容体電流に依存する．これにより外有毛細胞により生じる力はコルチ器を通じてフィードバック系を形成する．このフィードバックは基底膜の特徴周波数周囲で最も効果的であり, その影響は基底膜振動の減衰を減少させる．これは基底膜振動の圧縮特性を再現するために必要とされる．

外有毛細胞モデルは基底膜モデルへ圧力をフィードバックする．これは図 2.4 中の可変電圧源で表される．可変電圧源は高い振幅になると飽和する．

$$V_n^{ohc}(t) = GR_n \left(\frac{d_{1/2}}{d_{1/2} + |d_n(t)|} \right) I_n(t) \quad (2.12)$$

$0 < G \leq 1$ はゲイン, $d_n(t)$ は基底膜の変位, $d_{1/2}$ は定数である． $d_{1/2}$ は基底膜の変位が非線形になるように, 飽和する基底膜の変位に対して半分の値が設定される．外有毛細胞モデルにより生じる圧力 V_n^{ohc} は基底膜モデルの体積速度 I_n に比例することから, 減衰を減少させている．

基底膜の垂直方向への振動モデルに前庭階と鼓室階の圧力差 $U_n(t)$ と外有毛細胞により

生じる力 V_n^{ohc} がかかる。したがって、

$$U_n(t) + V_n^{ohc} = R_n I(t) + L_n \frac{dI(t)}{dt} + \frac{1}{C_n} \int_{-\infty}^t I_n(t) dt \quad (2.13)$$

$$U_n(t) = R_n \left[1 - G \left(\frac{d_{1/2}}{d_{1/2} + |d_n(t)|} \right) \right] I(t) + L_n \frac{dI(t)}{dt} + \frac{1}{C_n} \int_{-\infty}^t I_n(t) dt \quad (2.14)$$

これより、基底膜の変位に応じて減衰項の大きさが変わっていることが分かる。基底膜の変位が小さいと減衰は小さく、変位が大きいと減衰は基底膜の減衰と等しくなる。

基底膜振動の速度 $v_n(t)$ と変位 $d_n(t)$ は

$$v_n(t) = \frac{I_n(t)}{b(x_n) \Delta x} \quad (2.15)$$

$$d_n(t) = \frac{C_n V_{cn}(t)}{b(x_n) \Delta x} \quad (2.16)$$

である。 V_{cn} は C_n で生じる電圧降下である。

2.3 数値計算方法

数値計算は図 2.2 の外耳モデル、図 2.3 の中耳モデルと図 2.4 の蝸牛モデルの電気回路に閉路電流法 [1] を用いて閉路方程式を導き出した。閉路方程式をラプラス変換し、この式を双一次変換 [2] を用いて z 変換することで閉路方程式の離散化を行った。この方法は文献 [3] で用いられている方法である。

閉路電流法により求めた閉路方程式を求める。外耳モデルは図 2.2 より基本閉路が $2(L + M) + 3$ 個あり、中耳モデルは図 2.3 より基本閉路が 7 個あり、蝸牛モデルは図 2.4 より基本閉路が $N + 1$ 個ある。文献 [15] より外耳の耳甲介の区間数 $L = 2$ 、外耳道の区間数 $M = 4$ とすると、外耳モデルの閉路電流を $i^1 - i^{14}$ 、中耳モデルの閉路電流を $i^{14} - i^{21}$ 、蝸牛モデルの閉路電流を $i^{22} - i^{N+22}$ とする。これより、電流のベクトルは

$$\mathbf{i} = \begin{bmatrix} i^1 \\ \vdots \\ i^{N+22} \end{bmatrix} \quad (2.17)$$

とする。これより、閉路方程式は

$$\mathbf{e} = \mathbf{A}_2 \frac{d\mathbf{i}}{dt} + \mathbf{A}_1 \mathbf{i} + \mathbf{A}_0 \int_0^t \mathbf{i} dt \quad (2.18)$$

$\mathbf{A}_2$ はインダクタンスの行列, $\mathbf{A}_1$ はレジスタンスの行列, $\mathbf{A}_0$ は容量性サセプタンス ($1/C$) の行列を表す. また, 電圧のベクトル $\mathbf{e}$ を音波の音圧レベルに相当する電圧のベクトル $\mathbf{e}_P$ と外有毛細胞モデルの可変電圧源のベクトル $\mathbf{e}_{ohc}$ に分ける.

$$\mathbf{e} = \mathbf{e}_P + \mathbf{e}_{ohc} \quad (2.19)$$

$$\mathbf{e}_P = \begin{bmatrix} -P \\ 0 \\ 2P \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{e}_{ohc} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ V_1^{ohc} \\ V_2^{ohc} - V_1^{ohc} \\ \vdots \\ -V_N^{ohc} \end{bmatrix} \quad (2.20)$$

これを用いて, 式 (2.18) を書き換える.

$$\mathbf{e}_P + \mathbf{e}_{ohc} = \mathbf{A}_2 \frac{d\mathbf{i}}{dt} + \mathbf{A}_1 \mathbf{i} + \mathbf{A}_0 \int_0^t \mathbf{i} dt \quad (2.21)$$

式 (2.21) をラプラス変換すると

$$\mathbf{E}_P(s) + \mathbf{E}_{ohc}(s) = \left(s\mathbf{A}_2 + \mathbf{A}_1 + \frac{1}{s}\mathbf{A}_0 \right) \mathbf{I}(s) \quad (2.22)$$

と書ける. これを双一次変換を用いて, s 平面から z 平面へ写像を行う. 双一次変換は

$$s = \frac{2}{\tau} \frac{1 - z^{-1}}{1 + z^{-1}} = \alpha \frac{1 - z^{-1}}{1 + z^{-1}} \quad (2.23)$$

である. 但し, τ はサンプリング時間である. これより, 式 (2.22) の z 変換は

$$\begin{aligned} & \alpha (1 - z^{-2}) \mathbf{E}_P(z) + \alpha (1 - z^{-2}) \mathbf{E}_{ohc}(z) = \\ & \left[(-\alpha^2 \mathbf{A}_2 + \alpha \mathbf{A}_1 - \mathbf{A}_0) z^{-2} + (2\alpha^2 \mathbf{A}_2 - 2\mathbf{A}_0) z^{-1} + (\alpha^2 \mathbf{A}_2 + \alpha \mathbf{A}_1 + \mathbf{A}_0) \right] \mathbf{I}(z) \end{aligned} \quad (2.24)$$

ここで以下のように定義する.

$$\mathbf{B}_2 = -\alpha^2 \mathbf{A}_2 + \alpha \mathbf{A}_1 - \mathbf{A}_0 \quad (2.25)$$

$$\mathbf{B}_1 = 2\alpha^2 \mathbf{A}_2 - 2\mathbf{A}_0 \quad (2.26)$$

$$\mathbf{B}_0 = \alpha^2 \mathbf{A}_2 + \alpha \mathbf{A}_1 + \mathbf{A}_0 \quad (2.27)$$

これを用いて, 式 (2.24) を書き換える.

$$\mathbf{I}(z) = \mathbf{B}_0^{-1} (\mathbf{B}_1 z^{-1} + \mathbf{B}_2 z^{-2}) \mathbf{I}(z) + \alpha (1 - z^{-2}) \mathbf{E}_P(z) + \alpha (1 - z^{-2}) \mathbf{E}_{ohc}(z) \quad (2.28)$$

これに逆 z 変換を行うと

$$\begin{aligned} \mathbf{i}(n) = & \mathbf{B}_0^{-1} (\mathbf{B}_1 \mathbf{i}(n-1) + \mathbf{B}_2 \mathbf{i}(n-2)) \\ & + \alpha (\mathbf{e}_P(n) - \mathbf{e}_P(n-2)) \\ & + \alpha (\mathbf{e}_{ohc}(n) - \mathbf{e}_{ohc}(n-2)) \end{aligned} \quad (2.29)$$

また、式 (2.12) の外有毛細胞モデルで基底膜振動の変位 $d_n(t)$ を用いている． $\mathbf{d} = \int_0^t \mathbf{i} dt$ とすると、式 (2.22) は

$$\mathbf{E}_P(s) + \mathbf{E}_{ohc}(s) = (s^2 \mathbf{A}_2 + s \mathbf{A}_1 + \mathbf{A}_0) \mathbf{D}(s) \quad (2.30)$$

と書き換えることが出来る．これに先ほどのように双一次変換を行い、 s 平面から z 平面に写像を行うと

$$\mathbf{D}(z) = \mathbf{B}_0^{-1} (\mathbf{B}_1 z^{-1} + \mathbf{B}_2 z^{-2}) \mathbf{D}(z) + (1 + z^{-1})^2 (\mathbf{E}_P(z) + \mathbf{E}_{ohc}(z)) \quad (2.31)$$

となる．これを逆 z 変換する．

$$\begin{aligned} \mathbf{d}(n) = & \mathbf{B}_0^{-1} (\mathbf{B}_1 \mathbf{d}(n-1) + \mathbf{B}_2 \mathbf{d}(n-2)) \\ & + \mathbf{e}_P(n) + 2\mathbf{e}_P(n-1) + \mathbf{e}_P(n-2) \\ & + \mathbf{e}_{ohc}(n) + 2\mathbf{e}_{ohc}(n-1) + \mathbf{e}_{ohc}(n-2) \end{aligned} \quad (2.32)$$

しかし、時刻 $t = 0$ で式 (2.12) の外有毛細胞モデルによって生じる圧力を計算することが出来ない．したがって $\mathbf{e}_{ohc}$ の初期値を決めることが出来ない．ここで外有毛細胞により生じる力が1サンプル時間遅れるとすると、式 (2.29) と式 (2.32) は

$$\begin{aligned} \mathbf{i}(n) = & \mathbf{B}_0^{-1} (\mathbf{B}_1 \mathbf{i}(n-1) + \mathbf{B}_2 \mathbf{i}(n-2)) \\ & + \alpha (\mathbf{e}_P(n) - \mathbf{e}_P(n-2)) + \alpha (\mathbf{e}_{ohc}(n-1) - \mathbf{e}_{ohc}(n-3)) \end{aligned} \quad (2.33)$$

$$\begin{aligned} \mathbf{d}(n) = & \mathbf{B}_0^{-1} (\mathbf{B}_1 \mathbf{d}(n-1) + \mathbf{B}_2 \mathbf{d}(n-2)) \\ & + \mathbf{e}_P(n) + 2\mathbf{e}_P(n-1) + \mathbf{e}_P(n-2) \\ & + \mathbf{e}_{ohc}(n-1) + 2\mathbf{e}_{ohc}(n-2) + \mathbf{e}_{ohc}(n-3) \end{aligned} \quad (2.34)$$

となる．これにより、 $\mathbf{e}_{ohc}$ の初期値を決めなくてよい．式 (2.33) と式 (2.34) から求められる $\mathbf{i}(n)$ と $\mathbf{d}(n)$ を用いて、式 (2.15) から基底膜振動の速度 $v_n(n)$ および式 (2.16) から変位 $d_n(n)$ を求めることが出来る．

2.4 モデルの実装

外耳、中耳および基底膜モデルの実装を評価するために文献 [15] と同様なシミュレーションを行う．評価は 1000 Hz の純音を入力したときの基底膜振動の速度の振幅で行う．

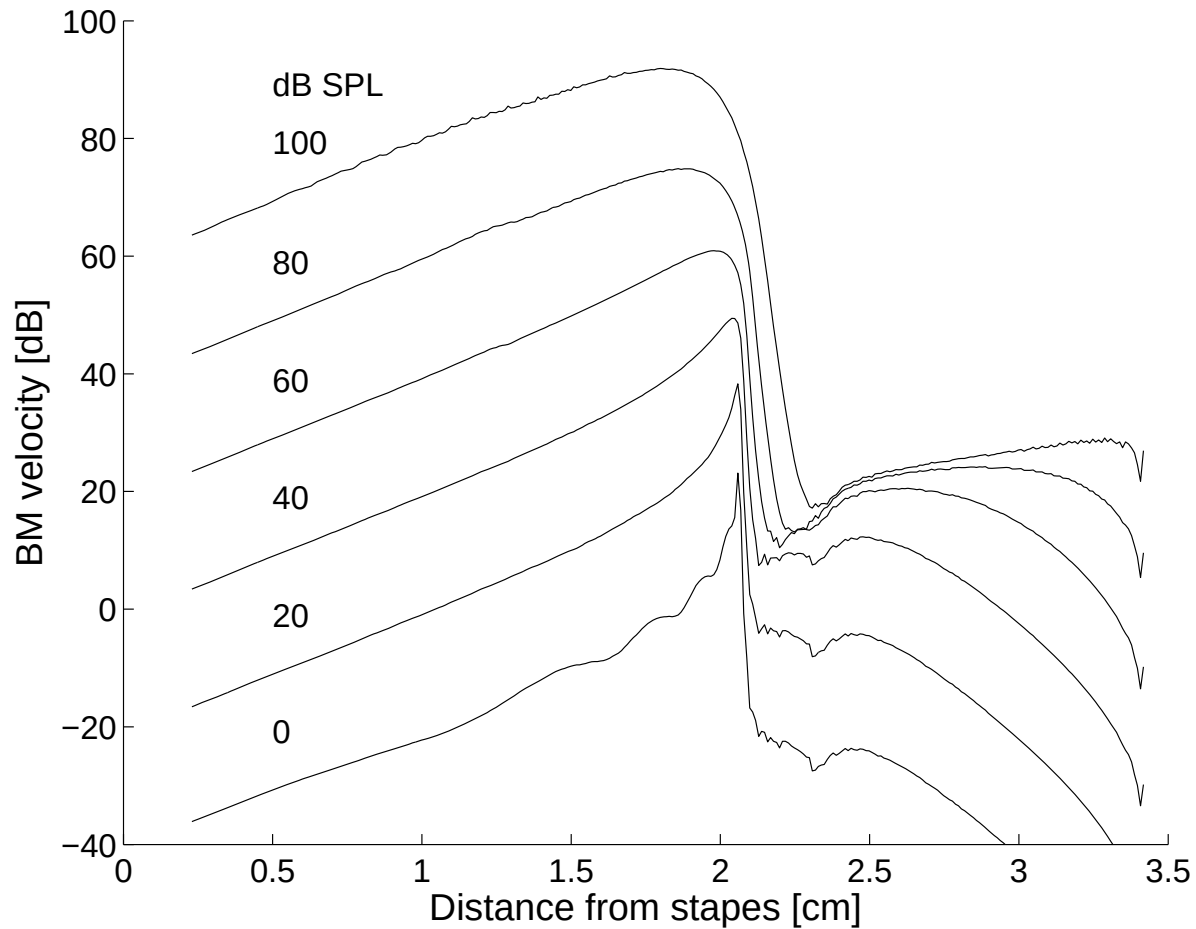


図 2.5: 実装した Giguère と Woodland モデルの基底膜の振動速度の振幅. 横軸はアブミ骨からの距離. (文献 [15], 図 14) を再描画した.

シミュレーションに用いたモデルのパラメータの値は表 2.1 に示すとおりである. パラメータの値はヒトの特性に適合するように選ばれている. サンプル周波数は 480 kHz である. これは 2 つの理由でこの値を選んだ. (1) 双一次変換で生じる歪み [2] が生じないように最大周波数 f_1 よりも十分に大きい, (2) 式 (2.29) と式 (2.32) に見られる外有毛細胞モデルにより生じる力が遅延しすぎないためである.

シミュレーションは PC/AT 互換機 (Intel 社 Pentium4 3 GHz), オペレーティングシステムは GNU/Linux, および数値計算ソフトは MathWorks 社 MATLAB7 を用いて行った.

実装したモデルの基底膜振動の速度の振幅を図 2.5 に示す. 基底膜モデルの速度の振幅はアブミ骨から約 2 cm 離れたところで最大になっている. 音圧レベルが上がるにつれて振幅は大きくなる. 振幅が最大になった位置よりも蝸牛基部で振幅は音圧レベルの増加に対して線形に増加するが, 振幅が最大になった位置近傍で振幅は音圧レベルに対して圧縮的に増加している様子が分かる. 振幅が最大になる位置は音圧レベルの増加に対して蝸牛基部へ移動している. 振幅曲線の山は音圧レベルの増加に対して鋭いものから幅広いもの

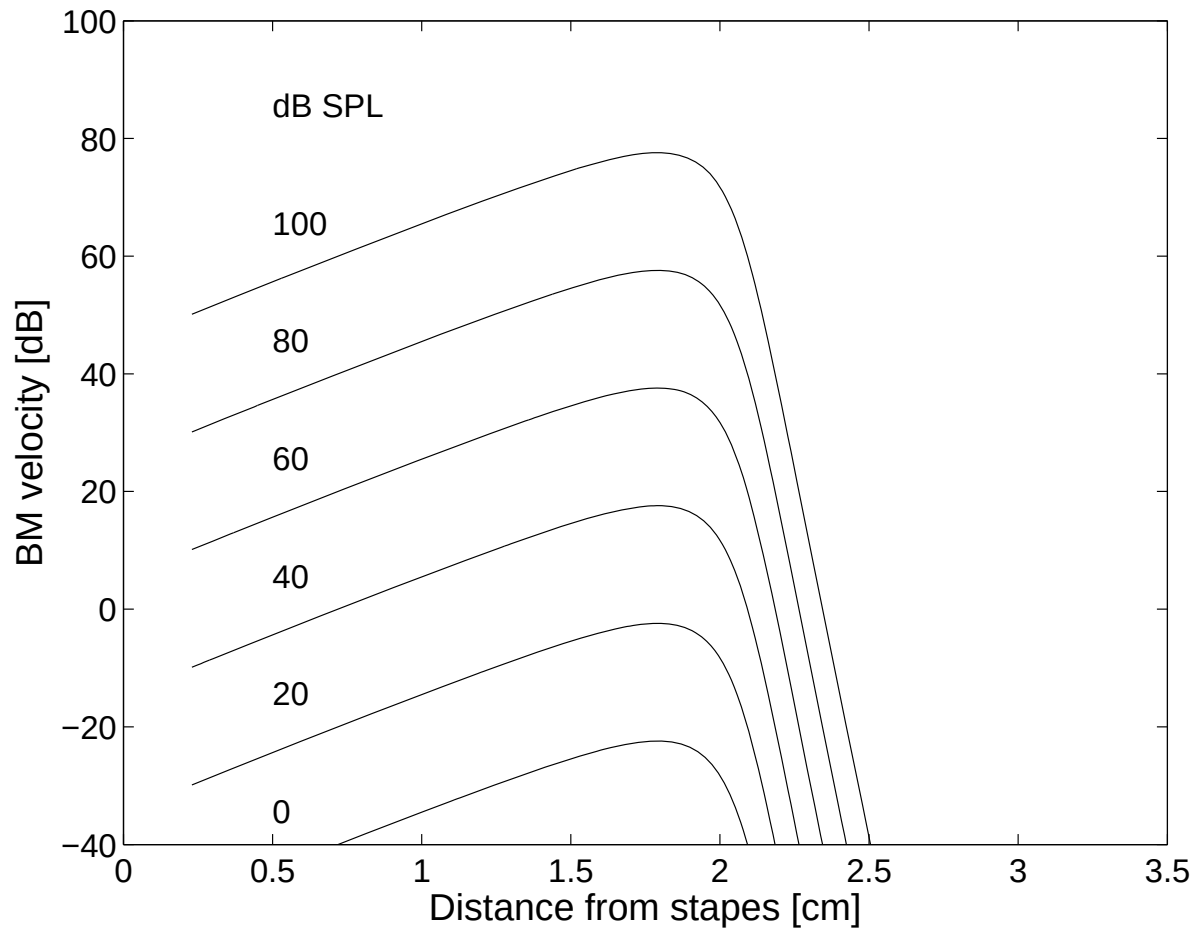


図 2.6: Giguère と Woodland モデルから外有毛細胞モデルを外し，周波数領域解法を用いて求めた基底膜モデルの振動速度の振幅横軸はアブミ骨からの距離。

に変化している．これらの特徴は文献 [15] の図 14 と同様である．しかし，振幅が最大になった位置よりも蝸牛先端部でそれぞれの振幅が異なる．実装したモデルは蝸牛先端部で各セグメントの共振周波数で振動している．これに対して，文献 [15] の図 14 は蝸牛先端部で振幅はほぼゼロである．式 2.18 の閉路方程式は外有毛細胞モデルを外すと線形になる．これに入力信号が純音であるとき，回路方程式の解法として一般的に用いられている周波数領域解法 [1] から定常解を求めることができる．図 2.6 より，周波数領域解法により求めた基底膜モデルの振動速度の振幅は蝸牛先端部でゼロになる．したがって，実装モデルは時間領域で式 2.18 の閉路方程式の解法を求めたために誤差が生じたと考える．この誤差は基底膜の最大振幅に対して最大 50 dB 程度であり，本研究はモデルの評価に最大振幅を用いるため許容できる．

以上より，Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルは適切に実装された．

2.5 本論文の目的に対する問題点

Giguère と Woodland のモデルは 2.1 節に示した特徴の通り、基底膜の振動に対する外有毛細胞の働きを検討するのに適したモデルである。外有毛細胞モデルの働きが基底膜の非線形な入出力特性を生み出している。しかし、外有毛細胞モデル (式 (2.12)) は生理学的な特徴について考慮されていない。この外有毛細胞モデルは基底膜の非線形な入出力特性を説明するために機能的にモデル化したものである。どのように外有毛細胞が基底膜の非線形な入出力特性に影響を及ぼすか検討できない。外有毛細胞モデル (式 (2.12)) は生理学的な特徴を考慮したモデルと入れ替えることで入出力特性に及ぼす影響を検討できる。そのために外有毛細胞の生理学的な特徴を考慮したモデルを 3 章で提案する。提案した外有毛細胞モデルを式 (2.12) の外有毛細胞モデルと入れ替え、シミュレーションを行う。これにより、どのように外有毛細胞が基底膜の非線形な入出力特性に影響を及ぼすか検討を行う。

表 2.1: Giguère と Woodland の聴覚末梢系モデルに用いられたパラメータの値. Greenwood 関数の係数の値は文献 [16] の値を参照した. ここに表記されていない中耳モデルのパラメータの値は文献 [23] の値を用いた.

Outer ear:

名前	値	意味
ρ_a	$1.14 \times 10^{-3} \text{ g/cm}^3$	空気の密度
a_s	25.0 cm	剛球体 (上体と頭部) の半径
c	$3.50 \times 10^4 \text{ cm/s}$	音速
L	2	耳甲介モデルの区間数
a_{ch}	1.0 cm	耳甲介の半径
l_{ch}	0.9 cm	耳甲介の長さ
α_{ch}	0.01 cm^{-1}	耳甲介での減衰定数
M	4	外耳道モデルの区間数
a_{cl}	0.35 cm	外耳道の半径
l_{cl}	2.85 cm	外耳道の長さ
α_{cl}	0.35 cm^{-1}	外耳道での減衰定数

Middle ear:

名前	値	意味
R_{al}	100 Ω	アブミ骨輪状靱帯の音響質量
r	30	中耳の伝達比
C_{st}	$\infty \text{ } \mu\text{F}$	アブミ骨筋のコンプライアンス

Basilar membrane:

名前	値	意味
ρ_w	1.0 g/cm^3	リンパ液の密度
N	320	基底膜モデルの区間数
A	$0.03e^{-0.6x_n} \text{ cm}^2$	前庭階および鼓室階の断面積
b	$0.015e^{0.3x_n} \text{ cm}$	基底膜の幅
M_n	0.015 g/cm^2	基底膜の単位面積あたりの質量
l_{bm}	3.5 cm	基底膜の長さ
f_N	20 Hz	最小可聴周波数
f_1	15000 Hz	最大可聴周波数
Q_n	2	基底膜の振動の Q 値
A_g	165.4	Greenwood の関数の係数 (式 (2.6))
a_g	0.6	Greenwood の関数の係数 (式 (2.6))
k_g	1	Greenwood の関数の係数 (式 (2.6))

Outer hair cells:

名前	値	意味
G	0.99	外有毛細胞モデルのゲイン
$d_{1/2}$	5.75^{-6} cm	基底膜モデルの変位に対する外有毛細胞モデルが飽和する位置

第3章 提案モデル

3.1 提案モデルの全体像

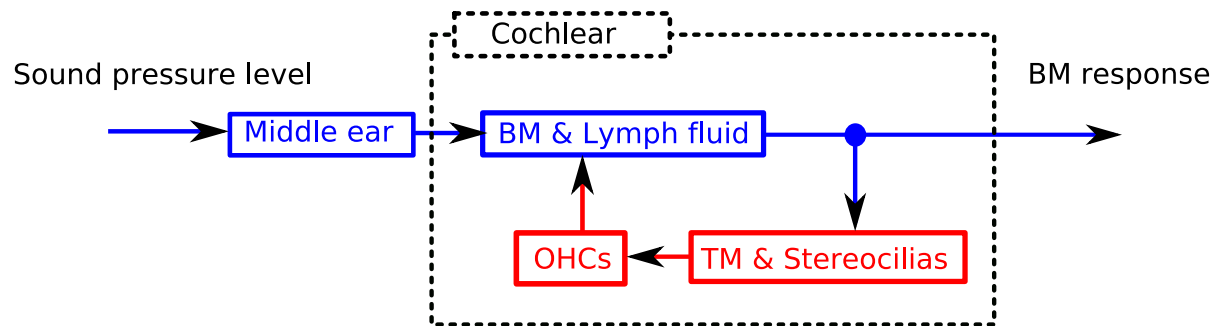


図 3.1: 提案モデルの概要図. 中耳モデルおよびリンパ液と基底膜のモデルは Giguère と Woodland のモデルを用いた. 本論文は蓋膜モデルを考察しおよび外有毛細胞モデルを提案する. BM:Basilar membrane, OHCs: Outer hair cells

本論文で提案するモデルの概要を図 3.1 に示す. 入力音波の音圧を用い, 出力は基底膜の応答である. 生理学的実験と心理学的実験で入力音圧レベルは鼓膜面の音圧レベルである. したがって, 提案モデルはシミュレーションと実験の条件をそろえるために入力を中間耳に加える. そのため, 外耳モデルは Giguère と Woodland のモデルから取り外した. 中耳モデルおよび蝸牛のリンパ液と基底膜の振動モデルは Giguère と Woodland のモデルを用いた.

従来提案されている蝸牛モデルは外有毛細胞モデルにより生じる力が基底膜の応答から大きさを求められ, その力をフィードバックさせている [15], [9]. しかし, 基底膜によって生じた振動は基底膜上の蓋膜も振動させる. 外有毛細胞は基底膜だけでなく刺激されるのではなく, 蓋膜の振動からも刺激されるものと考えられる. 本論文では外有毛細胞だけでなく, 蓋膜のモデル化についても検討する.

音圧は中耳モデルに入力され基底膜を振動させる. 図 1.1(c) より, 基底膜の上に外有毛細胞と蓋膜がある. 外有毛細胞の先端部にある不動毛束が蓋膜と繋がっている. そのため, 基底膜の振動は不動毛束を通して蓋膜を振動させる. このモデルは 3.2 節で考察する.

外有毛細胞モデルは基底膜モデルと蓋膜モデルの運動によって生じた不動毛束の傾きを入力とする. 外有毛細胞モデルは不動毛束の傾きに応じて力を生じさせる. この力は図 2.4 の可変電圧源として表され, 基底膜モデルへフィードバックする. 外有毛細胞モデルは 3.3 節で提案する.

3.2 蓋膜と不動毛束モデルの考察

図3.1中の蓋膜と不動毛束モデルについて考察を行う。

3.2.1 従来提案されている蓋膜モデル

蓋膜は基底膜と同様に蝸牛管に沿った一枚の膜であり、コルチ器を覆いかぶさるように存在する。蓋膜は外有毛細胞先端部にある不動毛がささっている。基底膜の振動が不動毛を通して伝わることで蓋膜を振動する。蓋膜と基底膜の相対的な運動が不動毛束を傾かせる。不動毛束の傾きは外有毛細胞への刺激である。不動毛束の傾きが大きいほど、外有毛細胞への刺激量が大きい。そのため、蓋膜は外有毛細胞への刺激の(1)量および(2)タイミングを決める。従来提案されているモデルからこれらについて考察を行う。

これまでに蓋膜モデルはいくつか提案されている[5], [8], [32]。Zwislockiのモデル[32]は蓋膜の放射面上の振動および不動毛束のリンパ縁およびラセン隆起方向への振動を1次元的にモデル化した。機械モデルとその等価回路モデルを図3.2に示す。モデルへの入力 V_R は網状板の振動速度である。網状板は外有毛細胞の細胞体と中央階を隔てる膜であり、十分堅いため基底膜と同期して振動すると考える。蓋膜の質量は M_{tm} 、抵抗は R_{tm} 、そしてステイフネスは C_{tm} で表される。不動毛束の抵抗は R_{cilia} 、そしてステイフネスは C_{cilia} で表される。等価電気回路で網状板の振動速度 V_R は電流 I_{s1} で表される。等価回路モデルの電流 i_1 と i_2 は不動毛束の速度と蓋膜の速度を表す。不動毛束と蓋膜のパラメータの値はスナネズミを用いた生理学的実験によって得られた。特徴周波数は2 kHz近傍である。不動毛束の抵抗 R_{cilia} はリンパ液との摩擦によって生じる抵抗が支配的であると考え、そこから計算した。蓋膜の抵抗 R_{tm} を調べることが出来なかったため、理論的な力学的特性が実験から得られた結果に合うように決めた。 $C_{cilia} = 0.35 \times 10^{-8}$ cm⁴/dyne, $C_{tm} = 0.7 \times 10^{-7}$ cm⁴/dyne, $M_{tm} = 0.55$ g/cm³, $R_{cilia} = 1.4 \times 10^3$ dynesec/cm⁴, $R_{tm} = 9.0 \times 10^3$ dynesec/cm⁴である。

3.2.2 考察

図3.3はZwislockiの蓋膜と不動毛束のモデルから計算した周波数ごとの不動毛束の振幅と位相である。不動毛束の振幅は網状板の振動に対して相対的な大きさである。

不動毛束の振幅は周波数が4 kHz近傍で最大になる。これは特徴周波数(CF=2 kHz)よりも高い周波数である。また、振幅の大きさは特徴周波数で基底膜の振幅の大きさと等しく、最大で基底膜より1.5倍大きくなるになる。Caiらのモデル[8]は蓋膜の振動が2次元的な円運動であることを示し、特徴周波数が11 kHz以上で不動毛束の振幅は基底膜の6倍程度になることを示した。図3.3は蓋膜を1次元モデルで近似しているためにその振幅は小さくなったと考える。

不動毛束の位相は基底膜が鼓室階に変位しているときを基準にして計算される。位相が0度のとき、不動毛束は毛の長いほうへ傾く。また、位相が-180度のとき、不動毛束は毛

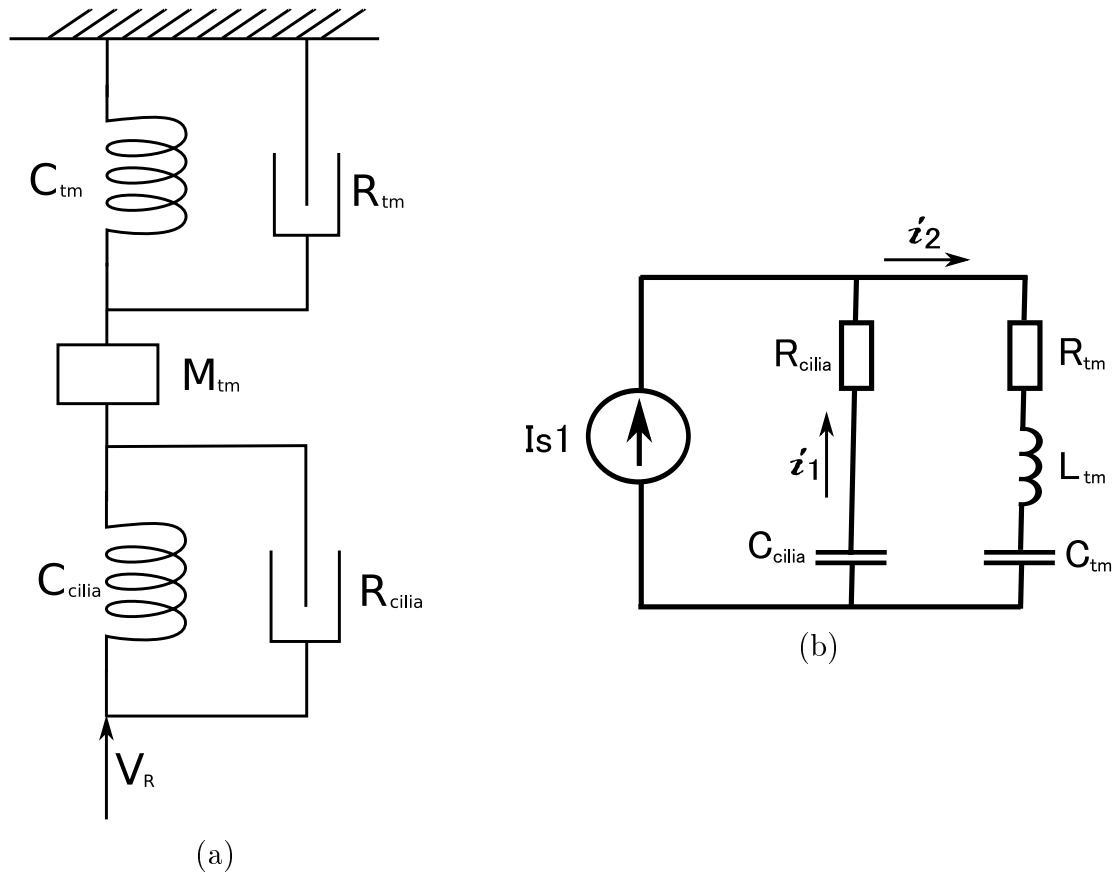


図 3.2: Zwislocki の蓋膜と不動毛束モデル. (a) 機械モデル. (b) 等価回路モデル.

の短いほうへ傾いている．位相は特徴周波数近傍で-90度を示し，特徴周波数から離れるにしたがって位相は-180度に近づく．位相が-90度するとき，不動毛束は毛の長いほう方へ傾き，そのとき基底膜の変位はなく，基底膜は鼓室階に変位しようとしている．これは不動毛束が基底膜の変位よりも90度遅れていることを示す．基底膜の速度は基底膜の変位を一階微分したものであるので，調和振動では変位に対して速度は90度進む．特徴周波数近傍で不動毛束の振動は基底膜の速度に対して180度遅れ，逆位相になる．

3.3 外有毛細胞モデルの提案

前節で外有毛細胞への入力について定性的な考察を行った．本節は図 3.1 中の外有毛細胞モデルを提案する．

3.3.1 モデルの構成

本節は不動毛束の傾きによって生じる外有毛細胞の伸縮運動に着目したモデル化を行う．

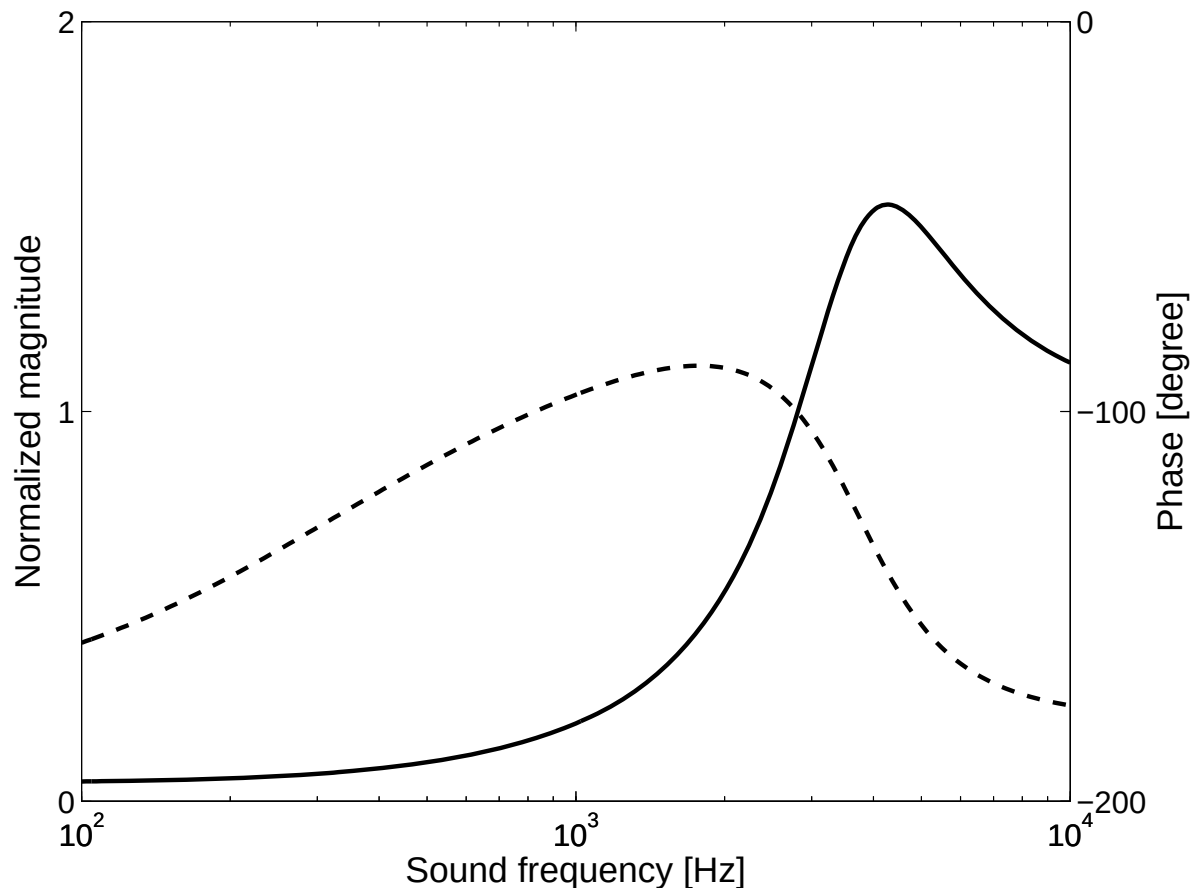


図 3.3: Zwislocki モデルの不動毛束の振幅と位相. 実線が振幅, 破線が位相を表す. (文献 [32], 図 6.9) の再描画

外有毛細胞は細胞体の膜電位の変化によって細胞体が伸縮を起こす [4]. 外有毛細胞の静止膜電位は-70 mV 程度であるが, 膜電位が浅くなると細胞体は縮み, 膜電位が深くなると細胞体は伸びる ([4], 図 7). 膜電位に対する細胞体の伸縮は非線形である. 静止膜電位近傍で伸縮は線形だが, 膜電位が静止膜電位から離れると伸縮は飽和する傾向を示す. 線形な伸縮は膜電位が約-150 mV から 50 mV の間である. また, 膜電位が約-200 mV 以下もしくは約 150 mV 以上で伸縮は飽和する.

膜電位の変化は外有毛細胞先端部の不動毛束の傾きによっておこる [29]. 膜電位の変化は細胞内のイオン濃度の変化によって生じる. 不動毛の先端部に機械的チャンネルが存在する. この機械的チャンネルは開閉確率によってイオンの通過量が変化する. 機械チャンネルの開閉確率は不動毛束が長いほうへ傾くと増加し, 不動毛束が短いほうへ傾くと減少する. 不動毛束は中央階に面しており, 中央階の電位は 80 mV である. 外有毛細胞の電位は-70 mV なので外有毛細胞に陽イオンが流入する. 不動毛束が長いほうへ傾きくことで機械チャンネルの開閉量が増すと陽イオンの流入が増し膜電位が浅くなる. また, 不動毛束が短いほうへ傾きくことで機械チャンネルの開閉量が減ると陽イオンの流入量が減り膜電位

が深くなる．したがって、不動毛束が長いほうへ傾くと外有毛細胞の細胞体は縮み、不動毛束が短いほうへ傾くと外有毛細胞の細胞体は伸びる．

不動毛束の傾き θ^{cilia} に対する機械チャネルの開閉率 $G(\theta^{cilia})$ は式 (3.1) 2 次の Boltzmann 関数で近似される [22]．

$$G(\theta^{cilia}) = \frac{1}{1 + K_2(1 + K_1)} \quad (3.1)$$

$$K_1 = \exp(a_1(\theta_1 - \theta^{cilia})) \quad (3.2)$$

$$K_2 = \exp(a_2(\theta_2 - \theta^{cilia})) \quad (3.3)$$

$a_1, a_2, \theta_1, \theta_2$ は定数である． $\theta^{cilia} > 0$ のとき不動毛束は長いほうへの傾きを表し、 $\theta^{cilia} < 0$ のとき不動毛束は短いほうへの傾きを表す．この機械チャネルの開閉率によって細胞内へ流入するイオンの流入量が決まる．

基底膜の運動に外有毛細胞の伸縮運動は大きく寄与していると考えられる．外有毛細胞の伸縮運動は基底膜の振動によって起こり、その伸縮運動によって生じた力が基底膜へ働く．したがって、図 3.4 に示す、基底膜と外有毛細胞はフィードバック系を形成する [28]．フィードバック系には 5 つの段階がある．

まず基底膜の振動により外有毛細胞の位置が変位し、不動毛束を通じて蓋膜が振動を起こす．蓋膜と基底膜の働きにより、不動毛束が傾く (図 3.4 中の 1)．2 つ目に、不動毛束の変位によって、不動毛の先端にあるチャネルの開閉確率が変化し陽イオンの流入量に変化する (図 3.4 中の 2)．チャネルの開閉確率はさきほどの式 (3.1) で近似される．3 つ目に、陽イオンの流入量の変化が起こり、細胞内のイオン濃度が変わることで膜電位の変化が生じる (図 3.4 中の 3)．外有毛細胞の等価回路モデル [22] より、このフィードバック系で考えられる膜電位の変化量は 30 mV 程度である．4 つ目に、膜電位に応じて細胞体は長さを変える (図 3.4 中の 4)．膜電位の変化量は静止膜電位から 80 mV 程度はなれたところまで線形であるので、膜電位の変化量が 30 mV 程度で生じた細胞体の長さの変化は線形的な特性とみなせる．最後に、細胞体の長さに応じて圧力が生じる (図 3.4 中の 5)．この圧力は不動毛束と蓋膜を通じて基底膜へかかると考えられる．不動毛が 2 度程度傾くと伸縮運動は飽和し、また不動毛の長さは傾きにより生じる変位より十分大きいので、線形性であると考えられる．

以上より、不動毛束の傾きが起こす外有毛細胞の細胞体の伸縮運動により生じる力は、不動毛束先端にある式 (3.1) の機械チャネルの開閉確率に従うと考えられる．外有毛細胞によって生じる基底膜への圧力 V_n^{OHC} は

$$V_n^{OHC} = V_n^{OHCmax} \cdot \Phi(\theta_n^{cilia}) \quad (3.4)$$

$$\Phi(\theta_n^{cilia}) = -\frac{G(\theta_n^{cilia}) - G(0)}{1 - G(\theta_n^{cilia})} \quad (3.5)$$

とする． V_n^{OHCmax} は最大圧力で、 $\Phi(\theta_n^{cilia})$ は正規化された圧力を表す．図 3.5 に不動毛束の傾きに対する外有毛細胞により生じる圧力を示す．提案した外有毛細胞モデル (式 (3.4))

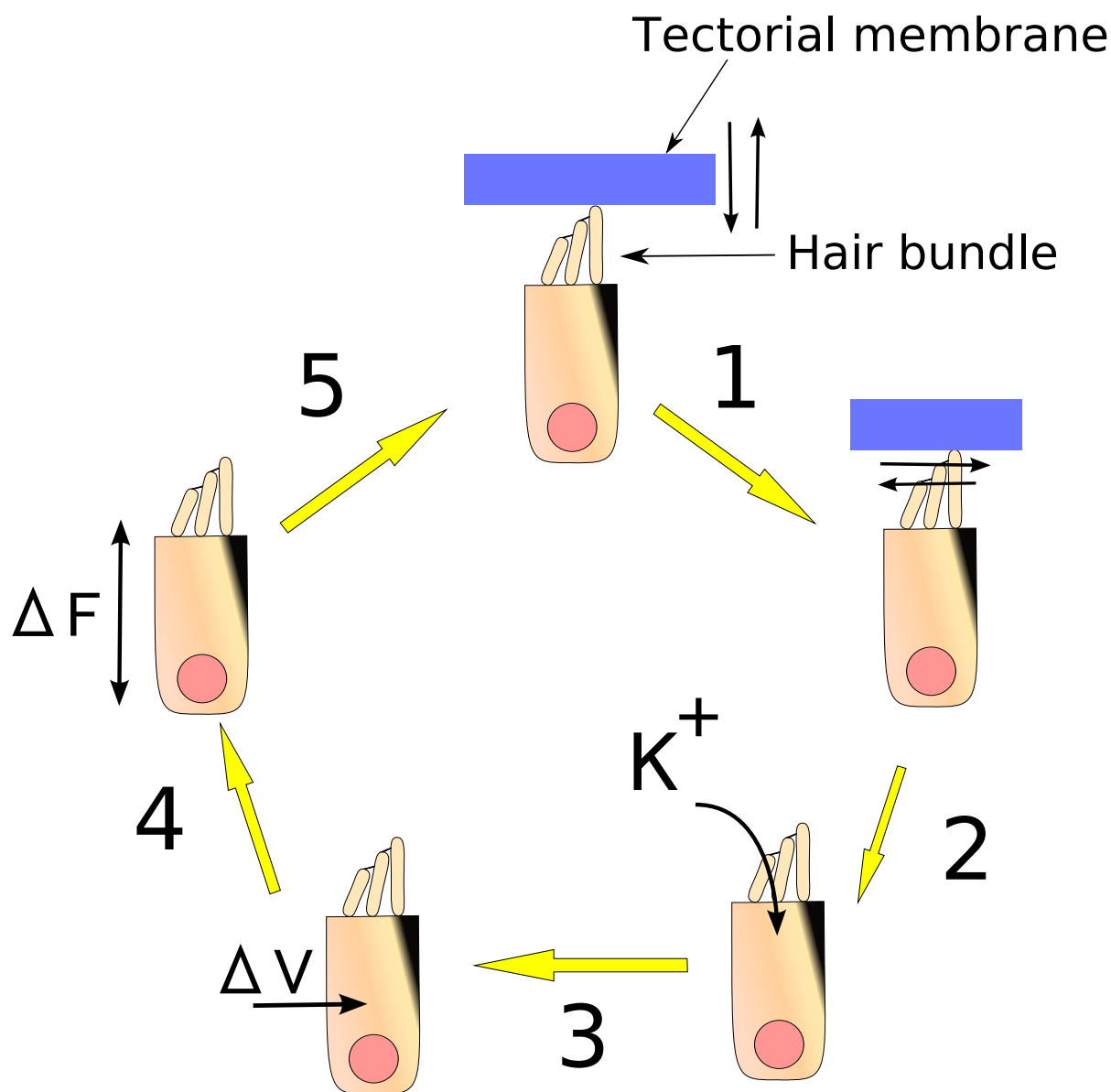


図 3.4: 外有毛細胞の伸縮運動によって生じるフィードバック系. 1. 蓋膜の働きにより不動毛束が傾く. 2. 外有毛細胞先端部にある機械的チャネルの開閉確率が変化し, 陽イオンの流入量が変化する. 3. 細胞内のイオン濃度が変化し, 膜電位が変位する. 4. 膜電位依存性の伸縮運動を起こす. 5. 伸縮運動によって生じる圧力が蓋膜を通じて基底膜へ働く.

を Giguère と Woodland の外有毛細胞モデル (2.12) と取り替える. 添え字の n は図 2.4 の電気回路の分路番号である.

3.2.2 節で不動毛束の傾き θ_n^{cilia} について蓋膜モデルを用いて考察を行った. その結果, 特徴周波数近傍で不動毛束は基底膜の速度 v_n の逆位相で振動することが分かった. した

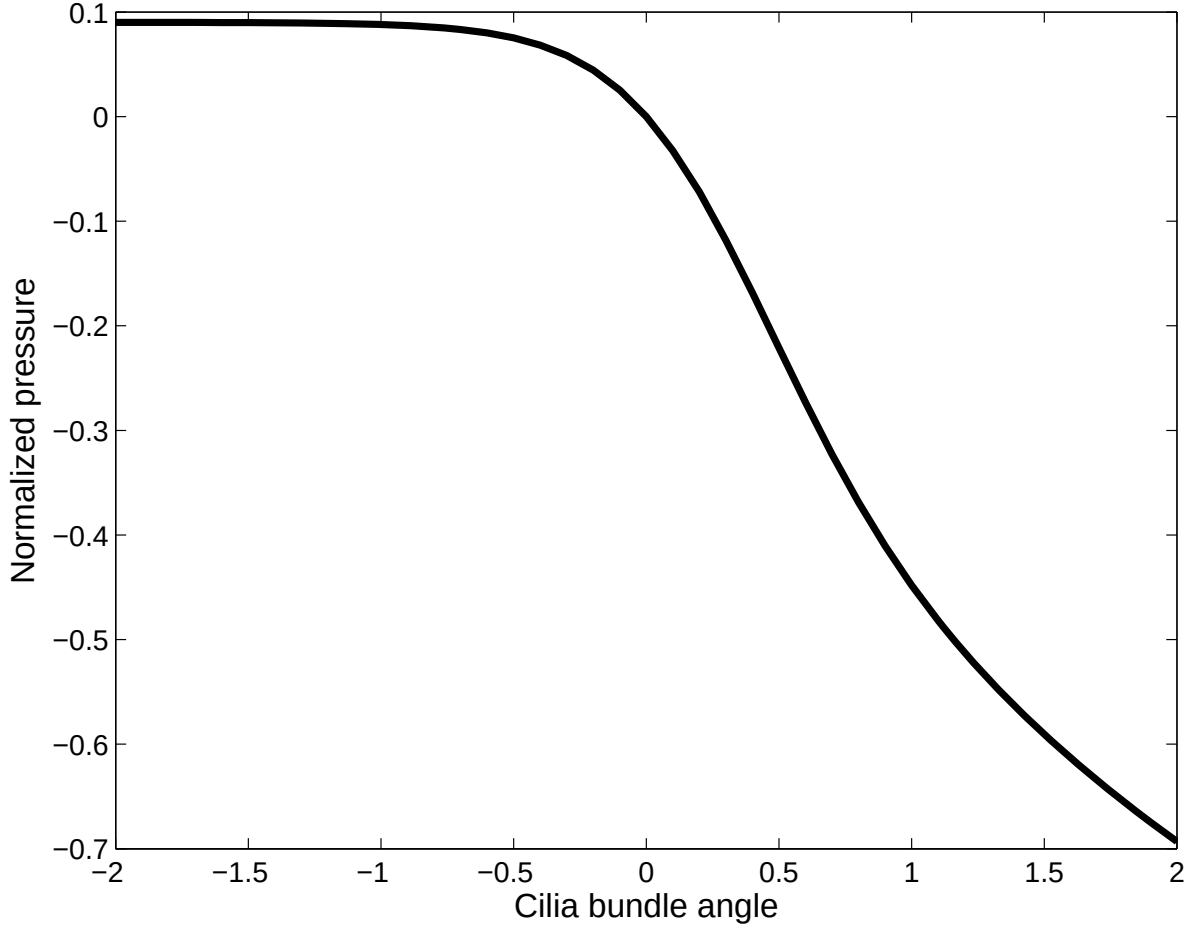


図 3.5: 不動毛束の傾きに対する外有毛細胞が生じる力. 式 (3.1) の 2 次の Boltzmann 関数の係数は表 3.3.2 に示す. 符号が正のときは圧力が前庭階側に働き, 負のときは圧力が鼓室階側に働く. 外有毛細胞により生じた圧力は不動毛束が毛の長いほうへ傾いたとき ($\theta_n^{cilia} > 0$) で細胞体は縮むので前庭階へ働き, 不動毛束が毛の短いほうへ傾いたとき ($\theta_n^{cilia} < 0$) で細胞体は伸びるので鼓室階へ働く.

がって, 不動毛束の傾き θ_n^{cilia} は

$$\theta_n^{cilia} = -K_{bm} \cdot v_n \quad (3.6)$$

とした. K_{bm} は比例定数である. これにより生じる外有毛細胞の圧力 (式 (3.4)) は基底膜の速度と同位相である. この結果は Giguère と Woodland の蝸牛モデルに含まれる外有毛細胞モデルにより生じる圧力と同様である. また, 生理実験からも外有毛細胞によって生じる力が基底膜の振動速度と同位相であることが示唆されている [26].

最大圧力 V_n^{OHCmax} は

$$V_n^{OHCmax} = \gamma \cdot b(x_n) \Delta x \frac{r}{a_\Phi \cdot K_{BM}} \quad (3.7)$$

とする． $0 < \gamma < 1$ はゲイン係数である． $\gamma = 1$ のとき基底膜運動の減衰がゼロになり， $\gamma = 0$ のとき外有毛細胞運動は基底膜運動に働かなくなる．

3.3.2 計算機シミュレーション

Giguère と Woodland の聴覚末梢モデルに含まれる外有毛細胞モデル (式 (3.4)) を提案した外有毛細胞モデル (式 (2.12)) と取り替えるて数値計算を行う．

生理学的な実験や心理学的な実験で音刺激は鼓膜面に直接加えられるため，外耳モデルを取り外してシミュレーションを行った．

数値計算法は 2.3 節で紹介した方法と同様に回路方程式を枝電流法を用いて求め，双一次変換を用いて回路方程式を離散化する．提案モデルは外耳モデルを取り外しているため，回路方程式が 2.3 節と異なる．中耳モデルへ音圧 P を入力として加えているため，中耳モデルの端子電圧 $V_{L+M} = P$ とする．式 (2.18) の回路方程式の電圧ベクトル $\mathbf{e}$ は

$$\mathbf{e} = \mathbf{e}_P + \mathbf{e}_{ohc} \quad (3.8)$$

$$\mathbf{e}_P = \begin{bmatrix} P \\ 0 \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}, \quad \mathbf{e}_{ohc} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ V_1^{ohc} \\ V_2^{ohc} - V_1^{ohc} \\ \vdots \\ -V_N^{ohc} \end{bmatrix} \quad (3.9)$$

とする．また，電流のベクトルは

$$\mathbf{i} = \begin{bmatrix} i^{14} \\ \vdots \\ i^{N+22} \end{bmatrix} \quad (3.10)$$

とする．インダクタンスの行列 $\mathbf{A}_2$ ，レジスタンスの行列 $\mathbf{A}_1$ および容量性サセプタンス ($1/C$) の行列 $\mathbf{A}_0$ も同様である．以上の回路方程式を用いる．回路方程式の離散化は 2.3 節と同様である．

中耳および蝸牛のパラメータの値，サンプリング周波数および使用した計算機の環境は 2.4 節と同様である．外有毛細胞モデルのパラメータの値は表 3.3.2 に示す．

入出力関数は基底膜の応答包絡から 2 つの評価方法で求めた．1 つ目は，包絡で最も大きい振幅を出力とする方法である．これは，心理実験では包絡が最大になる位置を中心に純音を聞いていると考えたからである．2 つ目は，特徴周波数の位置を決めて，その位置での振幅を出力とする方法である．これは，生理実験では基底膜上の 1 点で振動を観測しているためである．特徴周波数の位置は 0 dB SPL のときの共振の位置とした．

表 3.1: 提案した外有毛細胞モデルのパラメータの値. 2 次の Boltzmann 関数の係数 $a_1, a_2, \theta_1, \theta_2$ の値は文献 [22] と [13] を参考にした.

名前	値	意味
G	0.99	外有毛細胞モデルのゲイン
K_{bm}	250	基底膜の速度に対する不動毛束の傾きの比例定数
a_1	3.25 degree^{-1}	2 次の Boltzmann 関数の係数 (式 (3.1))
a_2	0.8 degree^{-1}	2 次の Boltzmann 関数の係数 (式 (3.1))
θ_1	0.48 degree	2 次の Boltzmann 関数の係数 (式 (3.1))
θ_2	0.41 degree	2 次の Boltzmann 関数の係数 (式 (3.1))

3.3.3 結果と考察

入力に 1000 kHz の正弦波を加えたときの、基底膜の振動速度の振幅を図 3.6 に示す. 先に図 2.5 に示した Giguère と Woodland のモデルの出力結果と同様の結果が得られた. 蝸牛基部から徐々に基底膜の振動速度の振幅は大きくなり、基部から約 2 cm 離れた位置に応答の頂点が見られる. 頂点から蝸牛先端部へ向かって急峻に応答は小さくなる. また、基底膜の振動速度の頂点の位置は、音圧レベルが上がるにつれて蝸牛基部へ移動している. 音圧レベルが 40 dB SPL のときに 1.5 cm あたりで現れる頂点は数値計算法の条件により異なる. したがって、数値計算上の誤差であると考える. また、蝸牛先端部で図 2.5 と同様な誤差がみられる. この誤差は提案モデルのほうが大きい. これは Giguère と Woodland のモデルの外有毛細胞モデルは基底膜の振動速度が大きくなるにつれて外有毛細胞モデルによって生じる力が減少するのに対して、提案モデルは基底膜の振動速度が大きくなるにつれて外有毛細胞モデルによって生じる力が飽和するため、外有毛細胞による影響が誤差の大きさとして現れたと考える.

入出力関数は 125, 250, 500, 1000, 2000, 3000, 4000, 6000Hz のときの基底膜の振動速度から求めた. それぞれの入出力関数は図 3.7-図 3.14 に示す. 入出力関数は非線形な特性を示している. 低い音圧レベルでは線形である. これは 3.5 の外有毛細胞により生じる力が線形であるためだと考える. 音圧レベルが 20 dB SPL から 30 dB SPL のときにグラフの屈曲点が見え、傾きが 1 dB/dB 未満になり圧縮特性を示す. 音圧レベルが高くなると再び線形になる. 高い音圧レベルでは、外有毛細胞の働きのないときと出力の大きさが等しい. これは基底膜へかかる圧力が外有毛細胞により生じる力よりもリンパ液によって生じる圧力のほうが支配的になったためだと考える. また、入出力関数の低い音圧レベルの線形な領域で出力は 30 dB 増幅した. 生理学的実験や心理学的実験 [6] の結果から得られた入出力関数では 40 dB の増幅がみられている. モデルの出力は生理実験や心理実験と比べて 10 dB 低い. また、出力の求め方により圧縮特性に違いが現れた. これは図 3.6 より、音圧レベルが増加すると基底膜の振動速度の振幅が最大になる位置は蝸牛基部へ移動

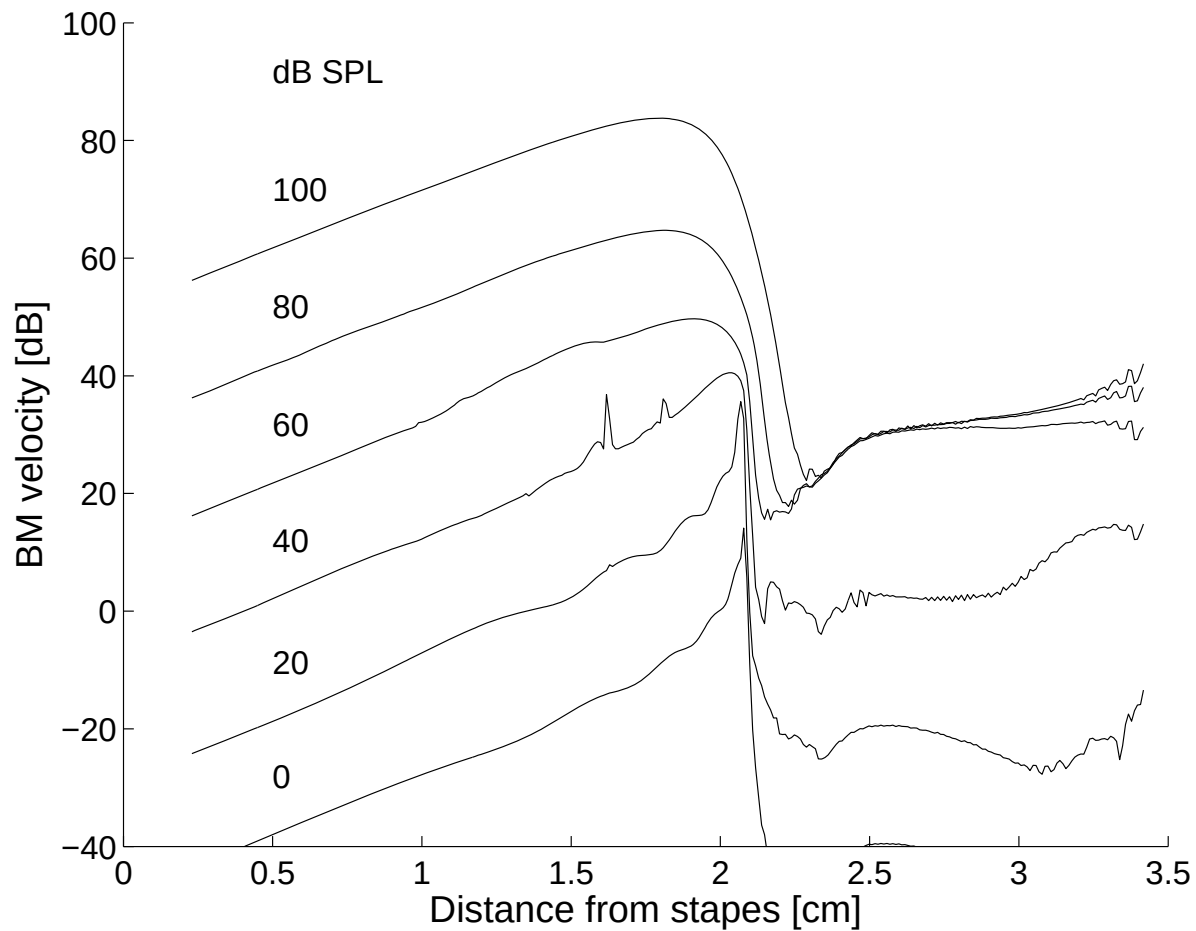


図 3.6: 提案モデルの基底膜の振動速度の振幅. 横軸はアブミ骨からの距離. 入力周波数は 1000Hz. 入力音圧はグラフ上に記述された数値.

するためである. 出力の求め方による圧縮特性の変化の大きさが周波数が高くなるほど少なくなったのは, 高い周波数では基底膜の振動速度の振幅の山の幅が狭いため, 音圧レベルの増加にともなう基底膜応答の蝸牛基部への移動量が少ないためである.

圧縮の割合を評価するために, 入出力関数の傾きは 30 dB SPL から 80 dB SPL の間で計算した. 入出力関数の傾きを表 3.2 に示す. モデルを用いて基底膜の応答包絡の頂点から得た出力は心理実験の結果 [27],[31] とほぼ等しい. 特徴周波数の位置から得た出力の傾きと生理実験の結果から得られたものを比較する. 生理実験では 0.2 dB/dB[6] なので, モデルから得られた全体的に生理実験よりも傾きが大きい. Giguère らのモデルから得た傾きは生理学的な実験や心理学的な実験から得た出力の傾きと比較して大きい.

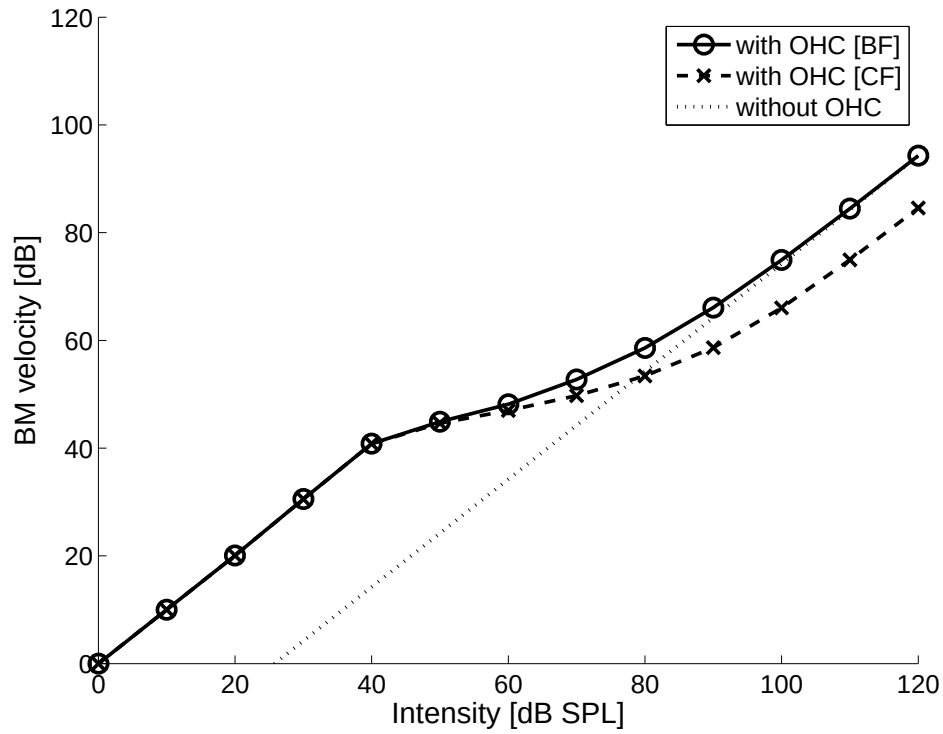


図 3.7: 基底膜振動の入出力関数 (125 Hz). 外横軸は音圧レベル. 縦軸は相対的な基底膜の振動速度. 基底膜振動の出力は包絡応答で最も大きい振幅 (BF) と特徴周波数の位置の振幅 (CF).

表 3.2: 周波数ごとの基底膜の入出力関数の傾き (dB/dB). 傾きは 30 dB SPL と 80 dB SPL の間から計算. 基底膜振動の出力は包絡応答で最も大きい振幅 (BF) と特徴周波数の位置の振幅 (CF).

Hz	125	250	500	1000	2000	3000	4000	6000
Patterson ら [27]	-	0.61	0.51	0.43	0.39	0.38	0.37	0.37
Unoki ら [31]	0.91	0.52	0.43	0.32	0.32	-	0.33	0.32
Giguère らのモデル	0.62	0.60	0.61	0.58	0.56	0.60	0.61	0.68
提案モデル (BF)	0.56	0.36	0.42	0.41	0.33	0.33	0.36	0.38
提案モデル (CF)	0.48	0.20	0.29	0.24	0.27	0.23	0.28	0.33

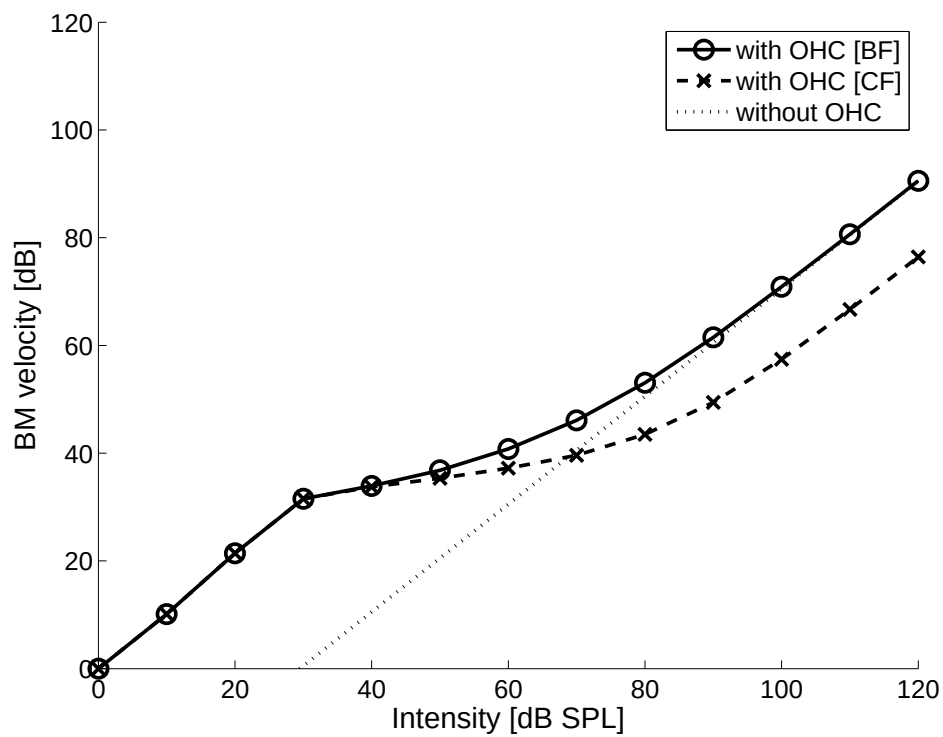


図 3.8: 基底膜振動の入出力関数 (250 Hz).

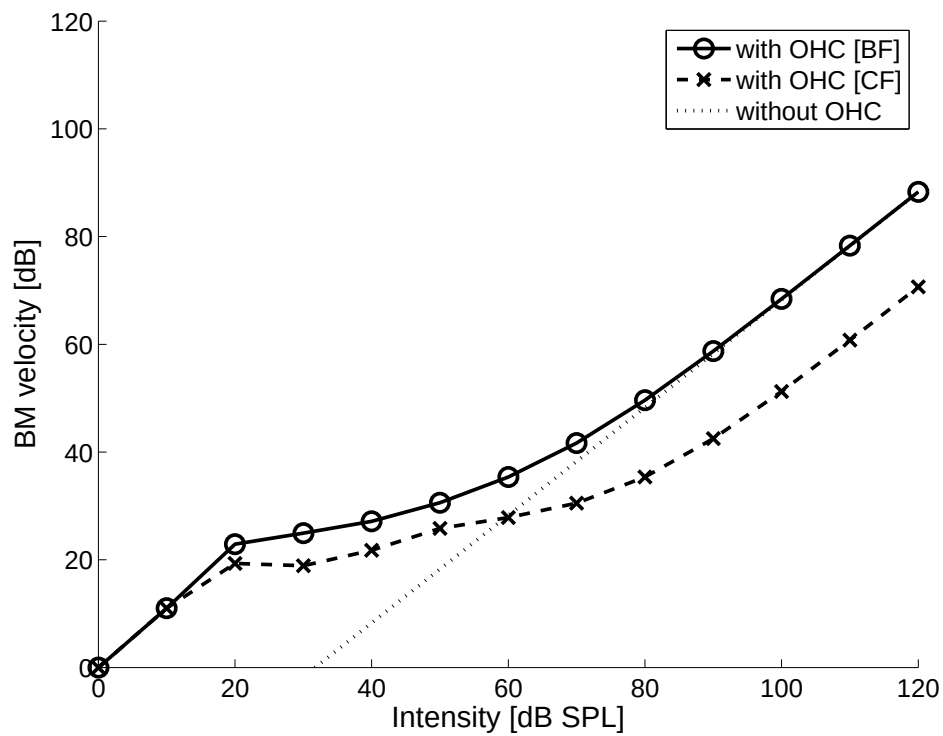


図 3.9: 基底膜振動の入出力関数 (500 Hz).

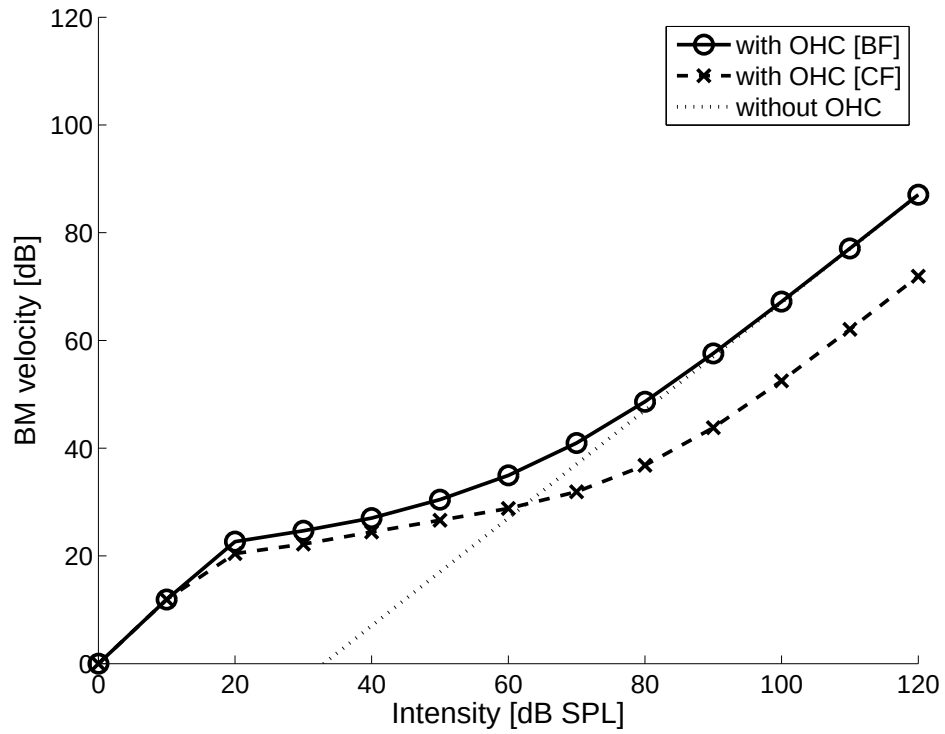


図 3.10: 基底膜振動の入出力関数 (1000 Hz).

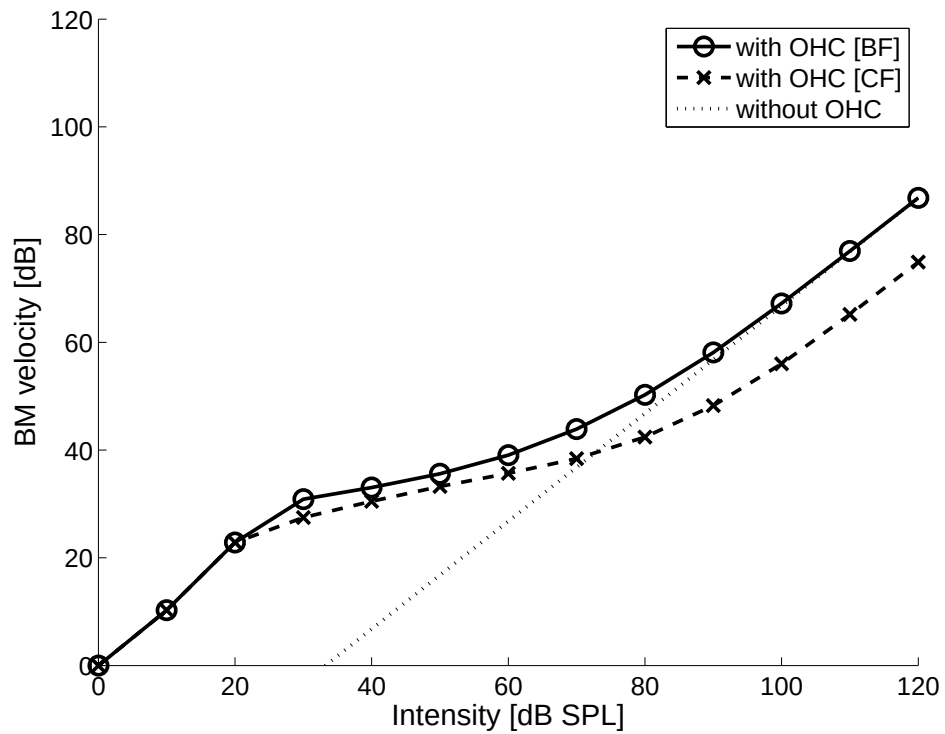


図 3.11: 基底膜振動の入出力関数 (2000 Hz).

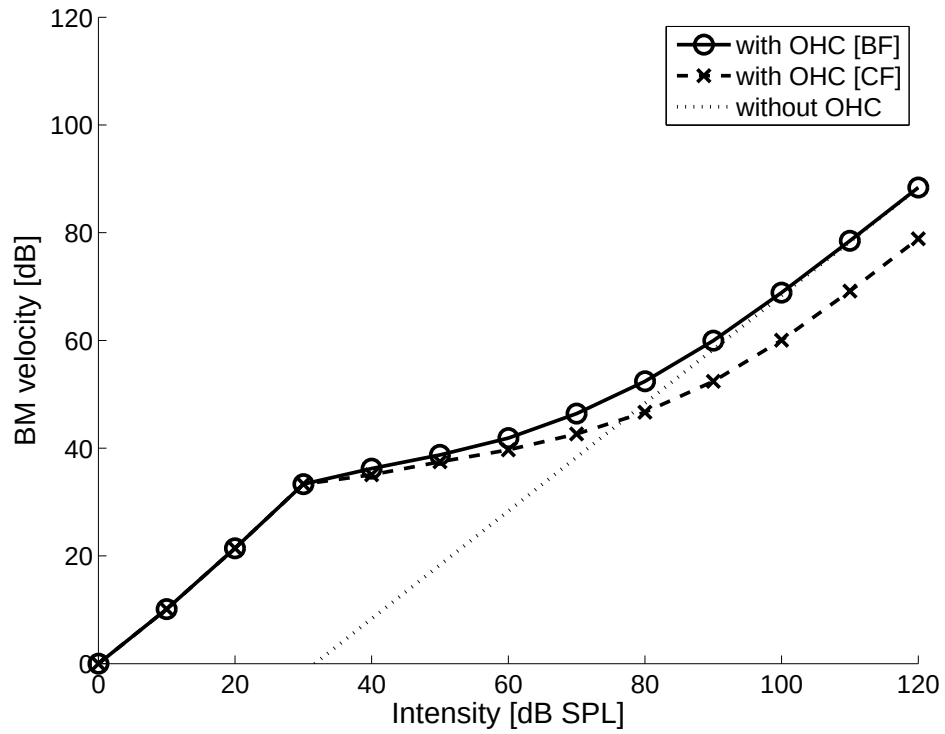


図 3.12: 基底膜振動の入出力関数 (3000 Hz).

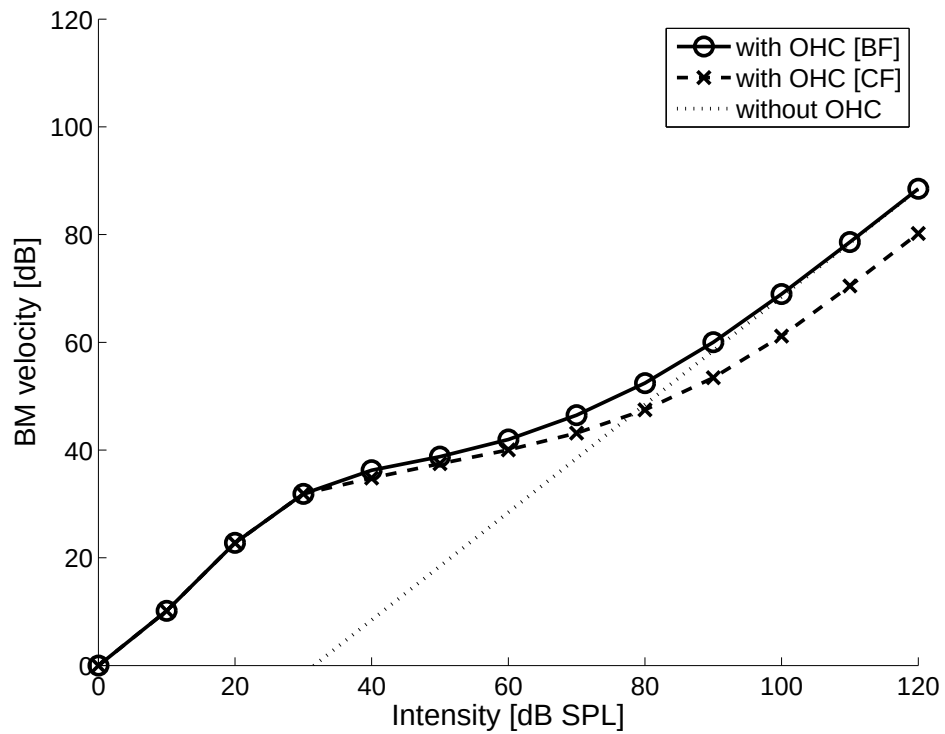


図 3.13: 基底膜振動の入出力関数 (4000 Hz).

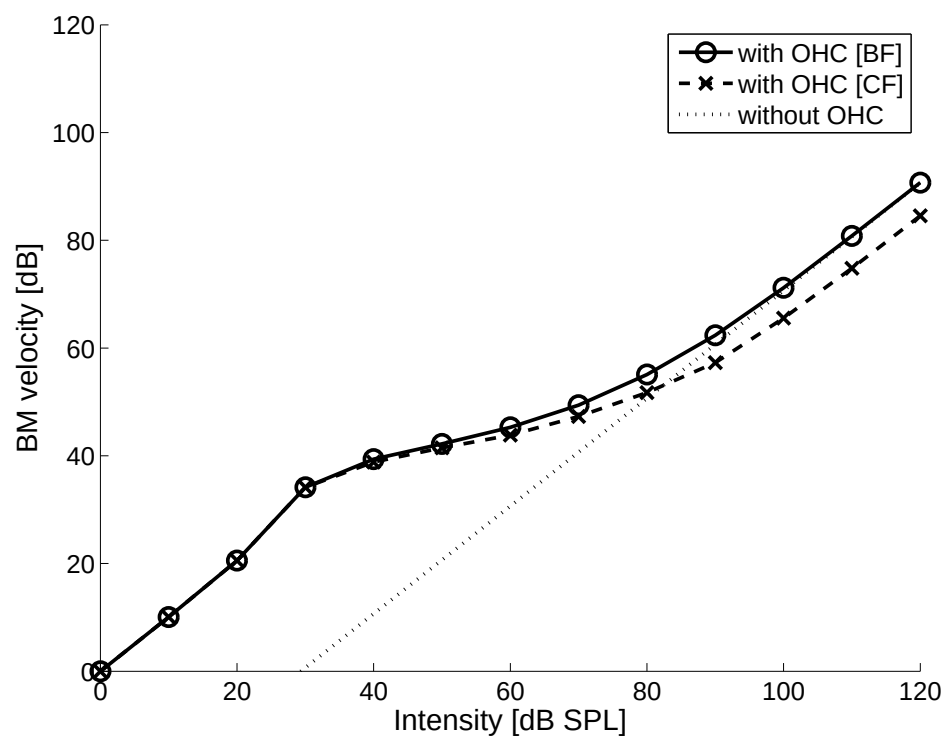


図 3.14: 基底膜振動の入出力関数 (6000 Hz).

第4章 結論

4.1 本論文のまとめ

本論文は音圧レベルに対する基底膜の圧縮特性を起こすメカニズムについて生理学的特徴を考慮した外有毛細胞モデルを用いて検討した。生理学的実験を行うことが実験手法上困難であるので外有毛細胞の計算機モデルを提案した。

まず、外有毛細胞への入力タイミングについて考察を行った。外有毛細胞への入力は外有毛細胞先端の不動毛束の傾きであり、不動毛束は蓋膜と連結していることから、蓋膜と不動毛束モデルを用いて考察を行った。その結果、特徴周波数近傍で外有毛細胞への入力は基底膜の変位に対して90度の遅れていることが分かった。

次に、入力を受けた外有毛細胞がどのような働きをするのかを示すために外有毛細胞のモデル化について検討した。外有毛細胞により生じる力として不動毛束の傾きによって生じる細胞体の伸縮運動に着目した。伸縮運動により生じる力は不動毛束先端の機械的チャネルの開閉確率に依存していると考え、そのモデル化を行った。機械的なチャネルの開閉確率は不動毛束の傾きに対して飽和的な特性を持つ。外有毛細胞モデルにより生じた力は基底膜モデルの速度に対して同位相で基底膜モデルへ働いた。これは従来モデルで提案されていることと同様であった。提案した外有毛細胞モデルによって生じた基底膜の振動は圧縮的であり、心理学的な実験や生理学的な実験から得られた非線形関数を模擬可能であることを示した。

以上を通じて、音圧レベルごとに

- 低い音圧レベル
外毛細胞の伸縮運動によって基底膜へ力が働き基底膜の振動を増幅させる。
- 中程度の音圧レベル
外有毛細胞の不動毛束の機械チャネルが飽和し基底膜へ働く力が飽和する。これにより基底膜は圧縮的な振動を見せる。
- 高い音圧レベル
外有毛細胞により生じる圧力が完全に飽和し、また基底膜へ働く力はリンパ液によって生じる力が支配的になる。

が起こり、これらにより蝸牛の非線形な入出力特性を説明できることを示した。

4.2 今後の課題

今後の課題として以下の6つについて議論するべきだと考える。

1. 蓋膜モデルの実装

3.2節で蓋膜と不動毛束モデルを定性的に考察を行ったが、定量的な評価を行うために提案モデル内に実装する必要がある。Zwislockiの蓋膜と不動毛束モデルは提案モデルと同様に1次元モデルであり、電気回路で表されているので容易に行えると考ええる。

2. 生理学的実験への適合

提案モデルの中耳および蝸牛のパラメータの値はヒトに対して適合したものを用いた。実験動物に対して適合するパラメータの値を求め、シミュレーションを行いたいと考える。

3. 心理物理実験への適合文献[21]は心理物理実験で行われたマスキング実験と同等なシミュレーションを蝸牛の処理モデル上で行った。モデルから得られた入出力特性は心理物理実験から得れた結果と等しかった。提案モデルも同様なシミュレーションを行うことで蝸牛内の各機能を説明することが可能になると考える。

4. そのほかの非線形現象の説明

文献[24]の蝸牛の処理モデルでは、本論文で紹介した音圧レベルに対する非線形な入出力関数以外にも、(1) 2音抑圧および、(2) 混合歪みといった非線形性についても模擬している。今後の提案モデルでもこれらの非線形性についても説明していきたいと考える。

5. 外有毛細胞により生じる力

本論文は外有毛細胞により生じる力として伸縮運動に着目した。そのほかに不動毛束により生じる力が主に基底膜へ働くという報告[14]もある。外有毛細胞による働きを調べるために、提案モデルにおいても不動毛束により生じる力について考慮すべきであると考ええる。

6. 外有毛細胞の伸縮運動

外有毛細胞の細胞体は細胞膜の電位容量により低帯域通過フィルタを形成することが示唆された[18]。高い周波数で外有毛細胞の伸縮運動はその時定数により基底膜の振動に追従することが出来ない。これに対して、生理学的実験や計算機モデルを用いて高い周波数でも外有毛細胞が伸縮運動を起こすことが示唆されている[12]。本論文はこの知見に従い、外有毛細胞モデルを提案している。しかし、遅い時定数をもつ外有毛細胞の運動でも速い基底膜の振動を増幅することが可能なモデル[20]が提案されている。このことから、圧縮特性を説明するために外有毛細胞の運動が基底膜の振動に追従出来なくても良い可能性もあることから、外有毛細胞の伸縮運動の時定数についても考慮していきたいと考える。

以上について議論することにより，基底膜の振動に対する外有毛細胞の働きについてより深い示唆が可能になると期待される．

謝辞

本研究を遂行するに当たり，終始御指導と御鞭撻を賜りました鶴木祐史 准教授に深く感謝いたします。

また，日ごろから貴重な御助言と御指導を賜りました赤木正人 教授に感謝いたします。研究室生活の中で御助言と激励を賜りました音情報処理学講座の皆様並びに諸先輩方に感謝いたします。

最後に，このような機会を与えてくださいました両親に心より感謝いたします。

参考文献

- [1] 大野克郎, 西哲生, “電気回路 (1), ” オーム社出版局, 1999
- [2] 城戸健一, “デジタル信号処理入門, ” 丸善, 1985.
- [3] 牧 勝弘, “聴覚末梢系における機能モデルに関する基礎的研究,” 北陸先端科学技術大学院大学修士論文, March, 1997.
- [4] Ashmore, J. F. “A fast motile response in guinea-pig outer hair cells: The cellular basis of the cochlear amplifier,” J. Physiol. 388, 323-347, July, 1987.
- [5] Allen, J. B., “Cochlear micromechanics—a physical model of transduction,” J. Acoust. Soc. Am., 68, 1660-1670, December, 1980.
- [6] Bacon, S. P., Fay, R. R., and Popper, A. N. *Compression, From Cochlea to Cochlear Implants*, Springer, New York, 2004.
- [7] de Boer, E., “Mechanics of the cochlea: modelling efforts,” in *The Cochlea*, edited by Dallos, P., Popper, A. N., Fay, R. R., Springer, New York, 1996.
- [8] Cai, H., Shoelson, B., and Chadwick, R. S., “ Evidence of tectorial membrane radial motion in a propagating mode of a complex cochlear model, ”Proc. Natl. Acad. Sci. U S A , 101, 6243-6248, April, 2004
- [9] Chadwick, R. S., “Compression, gain, and nonlinear distortion in an active cochlear model with subpartitions,” Proc. Natl. Acad. Sci. U S A, 95, 15321-15326, December, 1998.
- [10] Cheatham, M. A., Huynh, K. H., Gao, J., Zuo, J., and Dallos, P., “Cochlear function in Prestin knockout mice,” J. Physiol., 560, 821-30, November, 2004.
- [11] Dallos, P., “Active cochlear,” J. Neurosci., 12, 4575-4585, December, 1992.
- [12] Dallos, P., and Evans, B. N., “High-Frequency motility of Outer hair cells and the cochlear amplifier,” science, 267, 2006-2009, March, 1995.
- [13] Dalloso, P., “Organ of Corti kinematics,” J. Assoc. Res. Otolaryngol., 4, 416-421, September, 2003.

- [14] Fettiplace, R., Hackney, C. M., "The sensory and motor roles of auditory hair cells," Nat. Rev. Neurosci., 7, 19-29, January, 2006.
- [15] Giguère, C., and Woodland, P. C., "A computational model of the auditory periphery for speech and hearing research. I. Ascending path," J. Acoust. Soc. Am., 95, 331-342, January, 1994.
- [16] Greenwood, D. D., "A cochlear frequency-position function for several animal species - 29 year later," J. Acoust. Soc. Am., 87, 2592-2605, June, 1990.
- [17] Harte, J. M., Elliott, S. J., and Rice, H. J., "A comparison of various nonlinear models of cochlear compression," J. Acoust. Soc. Am., 117, 3777-3786, June, 2005.
- [18] Housley, G., and Ashmore, J. F., "Tonic currents of outer hair cells isolated from the guinea-pig cochlea," J. Physiol., 448, 73-98, March, 1992.
- [19] Lim, K. M., and Steele C. R., "A three-dimensional nonlinear active cochlear model analyzed by the WKB-numeric method," Hear. Res., 170, 190-205, August, 2002.
- [20] Lu, T. K., Zhak, S., Dallos, P., and Sarpeshkar, R., "Fast cochlear amplification with slow outer hair cells", Hear. Res., 214, 45-67, 2006.
- [21] Lopez-Poveda, E. A., and Meddis, R., "A human nonlinear cochlear filterbank," J. Acoust. Soc. Am., 110, 3107-3118, December, 2001.
- [22] Lukashkin, A.N., Russell, I. J., "A descriptive model of the receptor potential nonlinearities generated by the hair cell mechanoelectrical transducer," J. Acoust. Soc. Am., 103, 973-80, February, 1998.
- [23] Lutman, M. E., and Martin, A. M., "Development of an electroacoustic analogue model of the middle ear and acoustic reflex," J. Sound Vib., 64, 133-157, May, 1979.
- [24] Meddis, R., O'Mard, L. P., and Lopez-Poveda, E. A., "A computational algorithm for computing nonlinear auditory frequency selectivity," J. Acoust. Soc. Am., 109, 2852-2861, June, 2001.
- [25] Moore, B. C. J., *An Introduction to the Psychology of Hearing, Fifth Edition*, Academic Press, London, 2003.
- [26] Nilsen, K. E., and Russell, I. J., "Timing of cochlear feedback: spatial and temporal representation of a tone across the basilar membrane." Nat. Neurosci., 2, 642-648, July, 1999.

- [27] Patterson, R. D., Unoki, M., and Irino, T., “Extending the domain of center frequencies for the compressive gammachirp auditory filter,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 114, 1529-1542, September, 2003.
- [28] Patuzzi, R., “Cochlear Micromechanics and Macromechanics,” in *The Cochlea*, edited by Dallos, P., Popper, A. N., Fay, R. R., Springer, New York, 1996.
- [29] Pickles, J. O., *An Introduction to the Physiology of Hearing, Second Edition*, Academic Press, London, 1988.
- [30] Robles, L., and Ruggero M. A., “Mechanics of the mammalian cochlea,” *Physiol. Rev.*, 81, 1305-1352, July, 2001.
- [31] Unoki, M., Ito, K., Ishimoto, Y. and Tan, C. T., “Estimate of auditory filter shape using notched-noise masking for various signal frequencies,” *Acoust. Sci. & Tech.* 27, 1-11, January, 2006.
- [32] Zwislocki, J. J., *Auditory sound transmission, an autobiographical perspective*, L. Erlbaum, New Jersey, 2002.