

Title	初期聴覚系における神経発火の時間-周波数応答パターン (<小特集>末梢聴覚機能解析の動向)
Author(s)	牧, 勝弘; 伊藤, 一仁; 赤木, 正人
Citation	日本音響学会誌, 59(1): 52-58
Issue Date	2002-12-25
Type	Journal Article
Text version	publisher
URL	http://hdl.handle.net/10119/4623
Rights	日本音響学会, 牧勝弘, 伊藤一仁, 赤木正人, 日本音響学会誌, 59(1), 2002, 52-58.
Description	

小特集—末梢聴覚機能解析の動向—

初期聴覚系における神経発火の時間-周波数応答パターン*

牧 勝 弘 (NTT コミュニケーション科学基礎研究所)**。

伊 藤 一 仁・赤 木 正 人 (北陸先端科学技術大学院大学情報科学研究科)***

43.64.Bt

1. はじめに

初期聴覚系は周波数分析器とよく言われるが、基底膜での周波数分析の後、聴神経での発火パルス数(頻度)に現れる音の強度情報のみならず、パルスの位置(間隔)に現れる音の時間情報(temporal information)をも聴覚中枢に送っている。

本稿では、初期聴覚系における神経発火の頻度-時間情報の発生・伝達メカニズムについて、生理機能の入出力関係をモデル化し、生理データを忠実に模擬した機能モデルを用いた研究について紹介する。生理学・心理学において実体を用いて実験できない場合、入出力関係を精巧に再現した機能モデルを用いて計算機上でシミュレーションを行い、これを基に議論を行うことは、様々な知見を得るために有効な手段となる。

紹介する話題は、

1. 初期聴覚系の各部分(基底膜, 有毛細胞, 聴神経, 蝸牛神経核)における神経発火の頻度-時間情報を模擬するモデルの紹介: スペクトル構造の保存, 基本周波数に同期した時間構造の保存(2~6章, 担当: 牧),
2. 蝸牛神経核における神経発火の時間情報を補正する機構の考察: 位相同期・周期同調の先鋭化について(7章, 担当: 伊藤)

である。

2. 初期聴覚系における音情報伝達

初期聴覚系における音情報の伝達経路の模式図を図-1に示す。外耳(external ear)に入った音情報は、鼓膜を振動させ、その振動は耳小骨(中耳: middle ear)を伝わり、前庭窓を介して、蝸牛内の基底膜(BM)及び基底膜上の外有毛細胞(OHC), 内有毛細胞(IHC)を振動させる。振動により内有毛細胞が活動すると、内有毛細胞-聴神経シナプス間に神経伝達物質が放出される。このことにより聴神経(AN)が反応し、神経発火パルスを出力する。更に、聴神経が活動することで、聴神経の投射先である蝸牛神経核(CN)細胞が発火する[1]。

3. 外耳, 中耳, 基底膜, 外有毛細胞モデル

外耳, 中耳は、音信号の1~3 kHzの周波数成分をよく通す帯域通過フィルタの機能を持っている。基底膜, 外有毛細胞は、音圧レベル依存の帯域幅と中心周波数を持った帯域通過フィルタの並びであると捉えられる[2,3]。このようなフィルタの性質をモデル化した基底膜振動系のモデルは、多数報告されている[2-5]。外耳から外有毛細胞までのモデルの出力例として、合成母音/ε/に対する基底膜振動系モデル[4]の出力を図-2に示す。合成母音/ε/の基本周波数は128 Hz, 第1, 2, 3ホルマントはそれぞれ, 512 Hz, 1,792 Hz, 2,432 Hzである。

図-2より、入力音圧レベルが50 dB SPLの場合(図-2b)は、第1, 2, 3ホルマントに相当する部分(矢印)で基底膜振動の振幅が高くなっており、合成母音のスペクトルの特徴が観察できる。しかし、音圧レベルが80 dB SPLになると(図-2c), 各場所での周波数選択性が広がるため、第2, 3ホルマントの周波数構造がほとんど観察できなくなっている。このように、図-2b, c

* Time-frequency response patterns of nerve firings in primary stage of auditory system.

** Katuhiro Maki (NTT Communication Science Laboratories, Atsugi, 243-0198) e-mail: maki@avg.brl.ntt.co.jp

*** Kazuhito Ito and Masato Akagi (School of Information Science, JAIST, Ishikawa, 923-1292) e-mail: keith@jaist.ac.jp, akagi@jaist.ac.jp

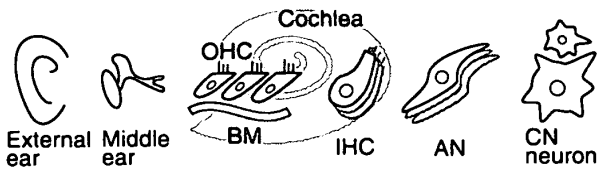


図-1 初期聴覚系における音情報の流れ

外耳から蝸牛神経核に向かって音情報が伝達される。Cochlea：蝸牛。BM：基底膜。OHC：外有毛細胞。IHC：内有毛細胞。AN：聴神経。CN：蝸牛神経核。内有毛細胞，外有毛細胞は，蝸牛内の基底膜上に位置している[1]。

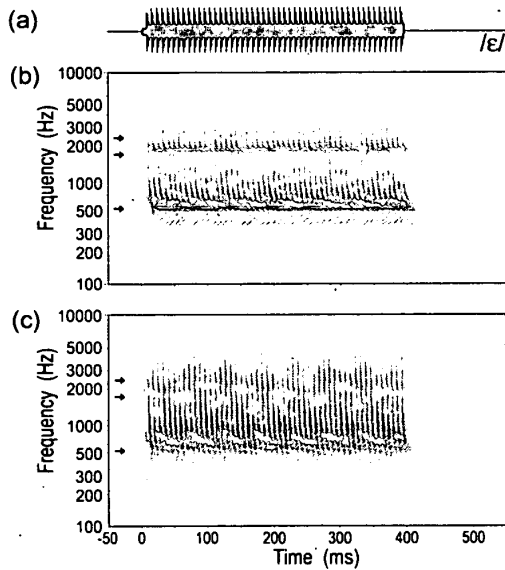


図-2 基底膜振動系モデルの出力例

(a)：入力刺激，合成母音/ε/の時間波形。(b)，(c)：合成母音/ε/に対する基底膜振動系モデル[4]の出力。基底膜の変位を最大値で正規化して，濃淡で表示。縦軸は，基底膜の最も強く振動する周波数と位置との関係を基に，基底膜の位置を周波数に変換して表示。入力音圧レベル，(b)：50 dB SPL，(c)：80 dB SPL。

のデータを出力する基底膜振動系のモデルは，外有毛細胞に由来する，音圧レベル上昇に伴う周波数選択性の広帯域化[1]をモデル化できている。また，図-2より，基底膜振動の時間応答特性が観察される。すなわち，音圧レベルに依存せず，図-2 a に示す入力信号の時間波形の振幅包絡に対応した周期（基本周波数，128 Hz）で，基底膜が振動しているのが分かる（図-2 b, c における縦縞）。基底膜の出力では，音圧レベル上昇に伴い入力信号のスペクトル情報は失われるが，時間応答の中に基本周波数等の周波数情報が残されている。

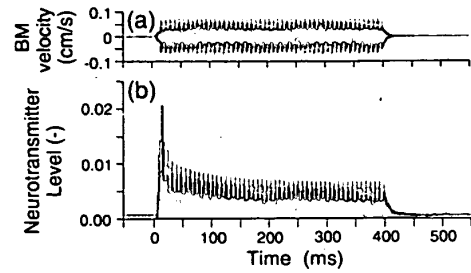


図-3 内有毛細胞モデルの入出力結果の一例

(a)：内有毛細胞モデルの入力である，図-2 c の 512 Hz の位置における基底膜モデルの出力。(b)：内有毛細胞モデル[6]の出力。

4. 内有毛細胞モデル

内有毛細胞の基礎的性質として，内有毛細胞-聴神経シナプス間への神経伝達物質の放出特性が知られている[1]。この性質は，音刺激に対して聴神経が応答開始に（ ~ 20 ms）高周波度で発火する性質を決定づけている。この内有毛細胞-聴神経シナプス間における神経伝達物質質量の変化を機能的に模擬したモデル[6,7]の入出力関係の一例[6]を図-3 に示す。

図-3 b より，内有毛細胞-聴神経シナプス間における神経伝達物質質量は，応答の立ち上がりで放出量が多いことが確認できる。

5. 聴神経モデル

聴神経モデルとしては，図-3 b に示す有毛細胞モデルの出力から，一様乱数やポアソン分布を用いてスパイクを生成する方法[8,9]や，聴神経の発火様式を機能的にモデル化する方法[10]などが提案されている。このような手法を用いて得られた，聴神経モデル[10]の合成母音/ε/（図-2 a と同じ）に対する応答例を図-4 に示す。図-4 では，約 200 本分（200 Hz-10 kHz 間を対数軸で等間隔）の聴神経の応答を再現している。

図-4 a より，50 dB SPL では，基底膜振動と同様にホルマント周波数（矢印）付近で発火頻度が高くなっているが，80 dB SPL では，スペクトルの特徴がほとんど見えない。これは，基底膜モデルの周波数選択性が広帯域になるのに加えて（図-2 c），聴神経モデルの発火頻度が飽和するためである。また，音圧レベルが高い場合（80 dB SPL）に，応答開始付近（0 \sim 20 ms）の発火数が著しく上昇している。これは，内有毛細胞モデ

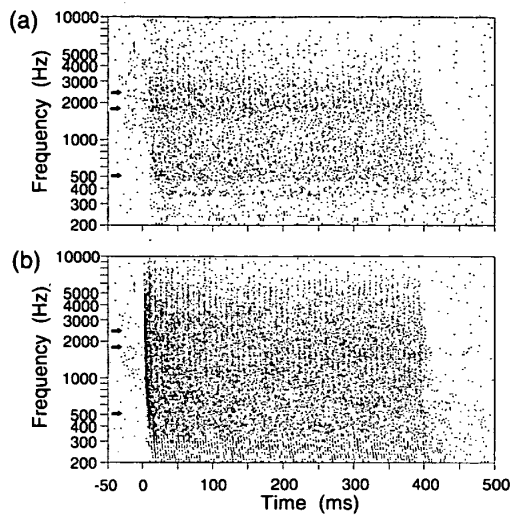


図-4 聴神経モデル群の合成母音/ε/に対する発火パターン
入力刺激は、図-2 a と同じ合成母音/ε/。図中の矢印で、合成母音のホルマント周波数を表示。入力音圧レベル、(a) : 50 dB SPL, (b) : 80 dB SPL。

ルの出力特性 (図-3 b) が反映されたものである。聴神経モデルは、内有毛細胞モデルの出力の振幅が高い時刻 (応答開始付近) に発火頻度が高くなるようにモデル化されている [10]。こうしたモデルの出力の特徴は、実際の聴神経発火でも典型的に見られる [1]。

図-4 では、図-2 でも見られた母音/ε/の基本周波数 (128 Hz) の周期で発火 (縦縞) しているのが確認できる。このように、聴神経は入力信号の低い周波数成分 (約 5 kHz まで) に位相同期して発火する性質がある [11] (位相同期性については 7 章参照)。聴神経は、総発火数で入力刺激の強度を符号化するだけでなく、入力刺激の位相と同期して発火することにより、発火列の中に時間情報も含め、上位の神経核に伝えることが分かる。

6. 蝸牛神経核モデル

蝸牛神経核モデルとしては、Hodgkin-Huxley 型のモデル [12] や単一神経細胞の発火機構を機能的に模擬したモデル [10, 13, 14] 等が用いられている。ここでは、蝸牛神経核細胞モデル [10, 14] を紹介する。

6.1 単一蝸牛神経核細胞モデル

単一蝸牛神経核細胞モデルとその入力段の模式図を図-5 に示す。

単一蝸牛神経核細胞モデルへの入力は、 N 本の聴神経発火列を模擬したパルス列である。 i 番

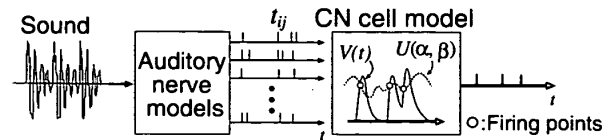


図-5 単一蝸牛神経核細胞モデルとその入力段の模式図
単一蝸牛神経核細胞モデルの発火位置を白丸で表示。 t_{ij} , $V(t)$, $U(\alpha, \beta)$ については本文参照。

目のパルス列データにおける j 番目のパルスを、 t_{ij} で表す。時刻 t における、単一蝸牛神経核細胞のシナプス後電位 (PSP) の値を、

$$V(t) = \sum_{i=1}^N \sum_{\{j | t_{ij} + t_c < t\}} a_i t e^{-(t-t_c-t_{ij})/\tau_i} \quad (1)$$

により機能的にモデル化する。ここで、 t_c は、神経細胞の時間発火特性をモデル化したもので、神経細胞の発火遅延時間を正規分布の平均 μ_c で、位相固定性を分散 σ_c^2 でモデル化している ($t_c \sim N(\mu_c, \sigma_c^2)$)。 a_i は、 i 番目のパルス列データが入力される聴神経細胞群のシナプスが単一蝸牛神経核細胞の膜電位変化にあたる影響量を示す指数で、興奮性シナプスの場合正、抑制性シナプスの場合負の値を与える。

単一蝸牛神経核細胞モデルは、膜電位の値 $V(t)$ が、一様乱数 $U(\alpha, \beta)$ でモデル化した閾値より高く、かつ、時刻 t より以前の不応期 (t_r) 内に発火していなければ発火 (出力 $S(t)=1$) し、それ以外の条件では発火しない (出力 $S(t)=0$)。不応期 (t_r) は、平均 μ_r 、分散 σ_r^2 の正規分布でモデル化する ($t_r \sim N(\mu_r, \sigma_r^2)$)。

6.2 生理学的応答の模擬結果

図-6e~h は、蝸牛神経核前腹側核において観察される正弦波バーストに対する 4 種類の代表的な時間応答パターンである [15]。一次神経型 (primary-like) は聴神経と類似した応答を示すタイプ、オンセット (onset) 型は応答開始のみ応答するタイプ、primary-like-with-notch 型は応答開始後に発火のノッチが存在するタイプ、チョッパ (chopper) 型は規則正しい時間間隔で発火するタイプである。適切なパラメータを選択した、モデルによる模擬結果を図-6 a~d に示す [10, 14]。

図-6 より、モデルは、それぞれの時間応答パターンの特徴を模擬できている。

図-6 h に示すようなチョッパ型応答細胞は、音圧レベルが高い場合、図-4 b に示すような母

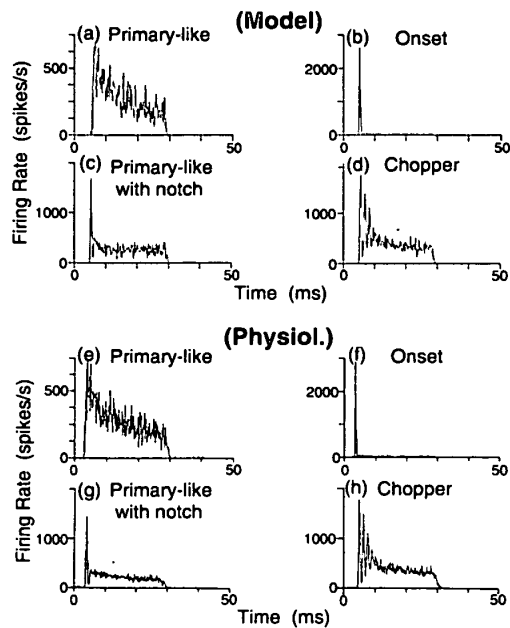


図-6 蝸牛神経核腹側核細胞モデルの時間応答パターンと生理学的データ
(Model)：モデルの出力パルス列から計算[10,14]。
(Physiol)：生理学的データ[15]。刺激は、25 ms の正弦波バースト。

音のスペクトル表現を維持していない聴神経から多くの入力を受けているにもかかわらず、図-4 a に示すような母音のスペクトルの特徴を保持した発火パターンを示すことが報告されている[16]。モデルは、入出力関係を詳細に調べることが可能なため、生理現象として知られているが発生メカニズムが不明な場合に、その発生メカニズムを解明するために有効に利用できる。チョッパ型応答細胞モデルを用いた計算機シミュレーションにより、音圧レベルに依存しないチョッパ型応答細胞の母音のスペクトル表現は、蝸牛神経核前腹側核で一般的に見られる側方抑制と、図-2 で示した音圧レベルに依存した基底膜の非線形的な周波数選択性が重要な働きをしていることが示唆された[10]。モデルにおいて側方抑制を組み込んだチョッパ型応答細胞モデル群(約200個分)の合成母音/ ϵ /に対する発火パターンを図-7 に示す。チョッパ型応答細胞モデル群の入力は、図-4 b に示す発火特性をもった聴神経モデル群のパルス列である。

図-7 より、モデルへの入力は図-4 b に示すようにスペクトルの特徴をほとんど持っていないが、チョッパ型応答細胞モデル群の出力は、再びホルマントの特徴が観察されるようになってい

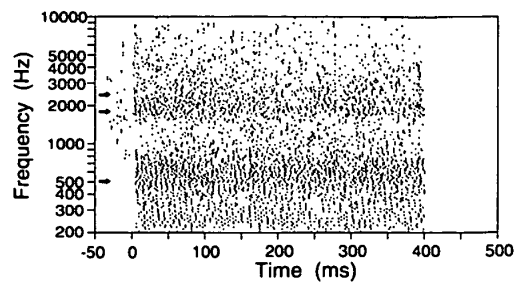


図-7 高音圧レベルの合成母音/ ϵ /に対する蝸牛神経核チョッパ型応答細胞モデル群の発火パターン
入力刺激は、図-2、図-4 で用いた刺激と同じ合成母音/ ϵ /。図中の矢印で、合成母音ホルマント周波数を表示。入力音圧レベルは、80 dB SPL。

る。

図-6, 7 に示すような性質を持った神経スパイクが、蝸牛神経核の神経投射先である上オリブ複合体や外側毛帯核に送られる。

7. 時間情報を伝える神経細胞のモデル

7.1 スパイク間隔としての情報

音源方向定位に関する心理物理実験によると、ヒトは数十マイクロ秒オーダの両耳間時間差(ITD)の違いを弁別するとの報告もあり、神経系における時間情報伝達の精度の高さが推測できる[19]。聴覚経路における時間情報の伝達には様々なパターンが在るが、この節ではスパイクの時間間隔(ISI)を取り上げる。規則的なISIは、ITDによる音源方向定位や音楽音高などのピッチ知覚に活用されていると考えられる[1,17,18]。ISIの規則性は、位相同期性(synchronization)と周期同調性(entrainment)により表せられ、どちらもその度合いを0~1の指数として定量的に比較することが出来る。正弦波バースト刺激の場合を例にとると、位相同期指数は、正弦波のある特定の位相角に完全に同期して発火する場合1、位相に関係なくランダムに発火する場合0となる[11]。周期同調指数は、正弦波の各周期ごとに毎回必ず(その周期内に)発火すれば1となり、幾つかの周期で発火がスキップすると値が1より小さくなっていく。二つの指数の違いは、位相同期指数は正弦波の各周期のどの位相角(場所)で発火したかが重要で、周期同調指数は、一周期以内であれば発火した位相角は関係なく、正弦波の各周期ごとにどのくらいの頻度で発火したかが重要となる点である。

7.2 位相固定特性の改善

Johnson (1980) [11]の生理学的な観測によれば、1 kHz 以下の特徴周波数を持つ聴神経線維の位相同期指数は 0.7~0.9 程度である。これは高い数値だが、特定の位相角を中心とするスパイクの時間的な分布で見ると、CF によっては数百マイクロ秒オーダの変位（時間のずれ）を伴う。これは、知覚が達成する時間的な精密さ [19] に比べるとまだ大きい。一方、Joris ら (1994) [20]によれば、聴神経線維からの信号を受ける前腹側蝸牛神経核 (AVCN) の幾つかのタイプの神経細胞は、低い周波数帯域の刺激に対し、聴神経よりも高い位相同期性を持つことが示された (図-8)。0.9 以上の指数は、スパイクの時間的な変位をより小さく抑えることができる。

聴神経の周期同調性は 300 Hz 付近の低い周波数帯域において 0.8 程度の指数を示し、周波数が高くなるに連れて値は単調に下がる。一方、AVCN の神経細胞は 700 Hz までの周波数帯域において 1.0 に近い値を維持し、全周期に確実に

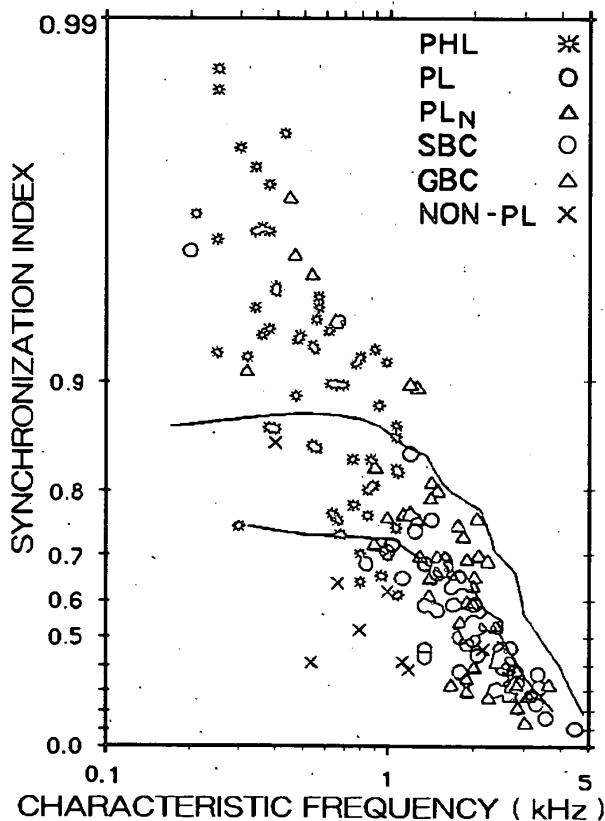


図-8 聴神経 (AN), 及び AVCN の神経細胞の位相同期性
実線で囲まれた部分は聴神経 (AN) の特性の範囲を示す。Joris *et al.* 1994 [20]より。

スパイクを出力する傾向がある (図-9)。これら AVCN の神経細胞は、聴神経からの時間的な情報を改善、或は補正するように働く。これを実現する原理として、Joris らは複数の聴神経からの入力を受ける一致検出機構の存在を提案している [20]。

7.3 数理モデルによる検討

ISI の規則性を高めるための入力系列と一致検出機構との関係を、数理モデルによって定量的に分析できる。 n 個の入力端末の接続を受け、少なくとも k 個の入力信号の時間的一致を検出する機構を持つモデル細胞から、周期同調指数を 1.0 にするための n と k の関係を考察する。ただし、出力系列の変動が、1 次神経型 (primary-like) の特性を模擬した入力系列の統計的な特性と一致検出の処理過程のみを反映するように、単一 VCN 細胞モデル (図-5) の閾値を一定とする。例えば $k=2$ の場合、幾つかの n の値に対してモデル細胞の出力系列の周期同調性を調べたシミュレーション結果が図-10にある。図は、 n の値が十分に大きいとき、モデル細胞の出力系列の周期同調指数が 1.0 に近づくことを示している。この結果は、入力系列の周期同調性が低い状況では、一致検出に必要な入力信号の数 k よりも、細胞に接続する入力端末数 n が十分に多くなければ、出力系列に高い値の周期同調性を与えられない可能性を示唆する [21]。また、紙面の都合で割愛するが、端末数 n の増加は位相同期性を向上させる可能性もある。

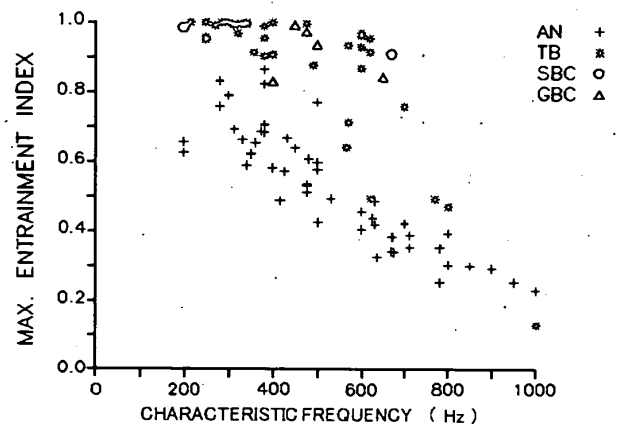


図-9 聴神経 (AN) “+”, 及び AVCN の神経細胞の周期同調性
Joris *et al.* 1994 [20]より。

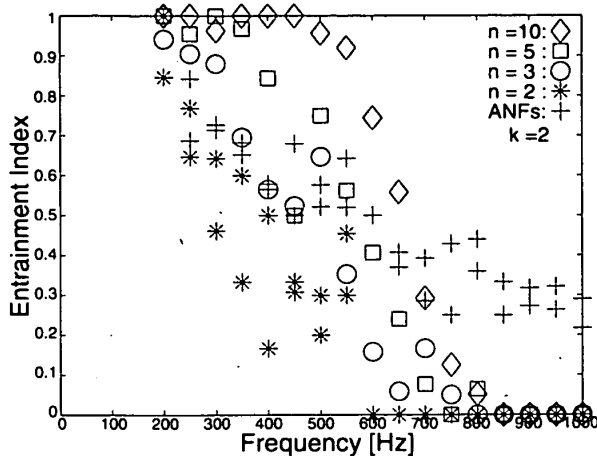


図-10 $k=2$ のモデル細胞の周期同調性

横軸は周波数、縦軸は周期同調指数。入力系列“+”は1次神経型を模擬する。 n には2,3,5,10を与えた。 $n=2$ の出力系列の値“*”は入力系列よりも低い。十分な数の n を取れば($n=10$:“◇”), 出力系列の値は1.0に近づき、生理学的データとの整合が良い。

7.4 解剖学的知見との整合性

ITDの検出回路の存在が指摘される上オリブ内側核(MSO)[18]は、AVCNの球形叢状細胞(SBC: spherical bushy cell)から投射を受ける。先のJorisらの生理学的データの多くはSBCからのものと推測されている[20]。聴神経から単一のSBCへの投射には複数のタイプのシナプス末端があるが[1,22], 顕著なものはHeldの終末と呼ばれる巨大なシナプス末端である。その大きさ故に、SBCの出力の特性はこれらの終末からの入力に大きく影響されるとの見方が一般的であり[23-26], 更にRyugoとSento(1996)は、単一のSBC上に存在するHeldの終末の数は高々二つであると報告している[27]。これらの知見から得られるSBCの構造は、二つの主要な入力末端の接続を受ける神経細胞である。ところが、モデルからの結論は、1次神経型の入力信号を受ける限り、細胞に二つの末端の接続のみでは、生理データに見られる程の周期同調性が得られないことを示す。入出力間の統計的な性質のみを表す単純なモデルと、実際の神経細胞との論理的な整合にはまだ多くの検討が必要だが、仮にモデルが妥当だとすれば、巨大な終末以外のより小さな末端の集団からの入力の貢献も考えられる。

8. おわりに

本稿では、初期聴覚系の生理機能をモデル化

し、生理データを忠実に模擬することにより、神経発火の頻度-時間情報の発生・伝達メカニズムを検討した研究を紹介した。また、これらのモデルを用いて、時間情報先鋭化の機構の考察を行った。

初期聴覚系に関する生理データは中枢に比べて豊富にあり、精巧なモデル化も可能である。これらのモデルを統合すれば、6あるいは7章に例を示したように、これらモデルの出力を入力として、上位レベルでの機構の予測などの議論が可能となる。

文 献

- [1] J.O. ピクルス: 聴覚生理学, 谷口郁雄監訳 (二瓶社, 大阪, 1995).
- [2] 赤木正人: 聴覚フィルタとそのモデル. 信学会誌, 77, 948-956 (1994).
- [3] 赤木正人: 聴覚特性を考慮した波形分析. 音響学会誌, 54, 575-581 (1998).
- [4] C. Giguère and P.C. Woodland: A computational model of the auditory periphery for speech and hearing research. I. Ascending path. *J. Acoust. Soc. Am.*, 95, 331-342 (1994).
- [5] R. Meddis, L.P. O'Mard and E. Lopez-Poveda: A computational algorithm for computing nonlinear auditory frequency selectivity. *J. Acoust. Soc. Am.*, 109, 2852-2861 (2001).
- [6] R. Meddis: Simulation of mechanical to neural transduction in the auditory receptor. *J. Acoust. Soc. Am.*, 79, 702-711 (1986).
- [7] C.J. Sumner, E.A. Lopez-Poveda, L. O'Mard and R. Meddis: A revised model of the inner-hair cell and auditory-nerve complex. *J. Acoust. Soc. Am.*, 111, 2178-2188 (2002).
- [8] A. Robert and J.L. Eriksson: A composite model of the auditory periphery for simulating responses to complex sounds. *J. Acoust. Soc. Am.*, 840, 586-590 (1998).
- [9] M.I. Miller and J. Wang: A new stochastic model for auditory-nerve discharge. *J. Acoust. Soc. Am.*, 94, 2093-9107 (1993).
- [10] 牧 勝弘: 電気生理学的応答特性に基づいた聴覚末梢系および中枢神経系モデルに関する研究. 平成11年度東京工業大学学位論文 (1999).
- [11] D.H. Johnson: The relationship between spike rate and synchrony in responses of auditory-nerve fibers to single tones. *J. Acoust. Soc. Am.*, 68, 1115-1122 (1980).
- [12] A.L. Hodgkin and A.F. Huxley: A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.*, 117, 500-544 (1952).
- [13] M.J. Hewitt and R. Meddis: A computer model of a cochlear-nucleus stellate cell: Responses to amplitude-modulated and pure-tone stimuli. *J. Acoust. Soc. Am.*, 91, 2096-2109 (1992).
- [14] 牧 勝弘, 赤木正人, 廣田 薫: 蝸牛神経核細胞の機能モデルの提案: 前腹側核細胞の応答特性. 音響学会誌, 56, 457-466 (2000).
- [15] C.C. Blackburn and M.B. Sachs: Classification of

- unit types in the anteroventral cochlear nucleus: PST histograms and regularity analysis. *J. Neurophysiol.*, **62**, 1303-1329 (1989).
- [16] C.C. Blackburn and M.B. Sachs: The representation of the steady-state vowel sound /ε/ in the discharge patterns of cat anteroventral cochlear nucleus neuron. *J. Neurophysiol.*, **63**, 1191-1212 (1990).
- [17] B.C.J. ムーア: 聴覚心理学概論, 大串健吾監訳 (誠信書房, 東京, 1997).
- [18] L.A. Jeffress: A place theory of sound localization. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **41**, 35-39 (1948).
- [19] A.W. Mills: On the minimum audible angle. *J. Acoust. Soc. Am.*, **30**, 237-246 (1958).
- [20] P.X. Joris, L.H. Carney, P.H. Smith and T.C.T. Yin: Enhancement of neural synchronization in the anteroventral cochlear nucleus. I. Responses to tones at the characteristic frequency. *J. Neurophysiol.*, **71**, 1022-1036 (1994).
- [21] 伊藤一仁, 赤木正人: Entrainment 特性に基づく SBC 細胞の位相情報伝達について. 音講論集, 2-9-11 (2002.3).
- [22] N.B. Cant and D.K. Morest: The bushy cells in the anteroventral cochlear nucleus of the cat. A study with the electron microscope. *J. Neuroscience*, **4**, 1925-1945 (1979).
- [23] N.B. Cant: The cochlear nucleus: Neuronal types and their synaptic organization. in *The Mammalian Auditory Pathway: Neuroanatomy* (Springer, New York, 1992).
- [24] J.S. Rothman, E.D. Young and P.B. Manis: Convergence of auditory nerve fibers onto bushy cells in the ventral cochlear nucleus: Implications of a computational model. *J. Neurophysiol.*, **70**, 2562-2583 (1993).
- [25] E.D. Young: Cochlear nucleus. in *Synaptic Organization of the Brain*, 4th ed. (Oxford Press, Ohio, 1998).
- [26] D.K. Ryugo: The auditory nerve: Peripheral innervation, cell body morphology, and central projections. in *The Mammalian Auditory Pathway: Neuroanatomy* (Springer, New York, 1992).
- [27] D.K. Ryugo and S. Sento: Auditory nerve terminals and cochlear nucleus neurons: Endbulbs of Held and spherical bushy cells. in *Advances in Speech, Hearing, and Language Processing*, Vol. 3 (JAI Press, London, 1996).