

Title	蝸牛神経核腹側核細胞モデルの振幅変調音に対する応答特性
Author(s)	牧, 勝弘; 赤木, 正人; 廣田, 薫
Citation	日本音響学会誌, 59(1): 13-22
Issue Date	2002-12-25
Type	Journal Article
Text version	publisher
URL	http://hdl.handle.net/10119/4624
Rights	日本音響学会, 牧勝弘, 赤木正人, 廣田薫, 日本音響学会誌, 59(1), 2002, 13-22.
Description	

蝸牛神経核腹側核細胞モデルの振幅変調音に対する応答特性*

牧 勝弘^{*1,†}, 赤木正人^{*2}, 廣田 薫^{*1}

【要旨】 短音バーストに対して多様な時間応答パターンを示す蝸牛神経核腹側核 (VCN) 細胞は、音声に見られるような振幅変調に対して特徴的な応答を示す。VCN 細胞の振幅変調 (AM) 音に対する応答特性を聴覚モデルを用いて神経発火レベルで模擬し、その発生メカニズムについて検討する。モデルによる検討結果から、以下の2点が示された。(1) AM の変調周波数に対する VCN 細胞の発火の位相同期限界は、その細胞の純音に対する発火の位相固定限界と入力となる聴神経の変調周波数に対する位相同期発火限界に影響される。(2) 短音バーストに対して規則的な時間間隔で発火する chopper 型応答細胞の変調周波数に対するバンドパス型の位相同期性は、VCN 細胞の不应期に起因する。

キーワード 聴覚モデル, 脳幹, 時間応答パターン, 変調周波数伝達関数, 振幅変調

Auditory model, Brain stem, Temporal response pattern, Modulation transfer function, Amplitude modulation

1. はじめに

蝸牛神経核腹側核 (VCN) は、求心性聴覚経路において末梢の聴神経が最初に投射する神経核で、初期の聴覚系における音情報処理を考える上で重要な位置を占めている。VCN における振幅変調 (AM) 音処理は、VCN 細胞が神経投射する更に上位の中樞神経系における AM 音処理や振幅包絡が時間と共に変化する音声に対する VCN の情報処理に強く関係すると考えられ、その解明は必要不可欠である。

VCN では、短音バーストに対して規則的な時間間隔で持続的に発火する chopper 型等の様々な時間応答パターンが観察される (例えば, [1,2])。これまで、このような様々な時間応答パターンを示す VCN 細胞の AM 音に対する応答特性が明らかにされている [3-7]。例えば、短音バーストに対して chopper 型応答を示す VCN 細胞の中には、AM 音のある特定の範囲の変調周波数に対してのみ良く位相同期して発火する、すなわち、変調周波数に対する発火の位相同期性がバンドパス型を示すものが存在する。また、変調

周波数に対する VCN 細胞の発火の位相同期限界は、その細胞の時間応答パターンや特徴周波数 (CF) によって異なる。しかし、これら VCN 細胞の AM 音表現の発生メカニズムについてはほとんど明らかにされていない。

一方、VCN 細胞の AM 音表現に関してモデル化が試みられている [8,9]。しかし、従来のモデルは、VCN において観察される一部の時間応答パターンの AM 音表現のみしか対象にしておらず、AM 音に対する生理学的応答特性を定量的に模擬しているものも少ない。更に、VCN 細胞モデルの入力として聴神経の発火特性を忠実に再現したパルス列を使っているものは少なく、そのため聴神経モデルと VCN 細胞モデルの入出力関係についてはほとんど検討されていない。以上の問題点により、モデルの立場からも AM 音に対する生理学的応答の発生メカニズムについて説明はなされていない。

本論文では、聴神経の発火特性を神経パルスレベルで忠実に再現可能な末梢系モデル [10,11] と VCN における様々な時間応答パターンを模擬可能な VCN 細胞モデル [12] を用いて、VCN において観察される様々な時間応答パターンを総合的に取り扱い、その AM 音に対する応答特性をモデルにより定量的に模擬する。更に、AM 音に対する VCN 細胞モデルの入出力関係を調べ、VCN 細胞の AM 音表現の発生メカニズムについて検討する。モデルによる検討結果として、以下の二つの仮説を示す。(1) VCN 細胞の変調周波数に対する発火の位相同期限界は、その細胞の純音に対する発火の位相固定限界と入力となる聴神経の変調周波数に対する位相同期発火限界のより低い方に

* Responses to amplitude-modulated-tones from a ventral cochlear nucleus cell model, by Katuhiro Maki, Masato Akagi and Kaoru Hirota.

^{*1} 東京工業大学大学院総合理工学研究科

^{*2} 北陸先端科学技術大学院大学情報科学研究科

[†] 現在、NTT コミュニケーション科学基礎研究所人間情報研究部

(問合せ先: 牧 勝弘 〒243-0198 神奈川県厚木市森の里若宮 3-1 NTT コミュニケーション科学基礎研究所人間情報研究部)

(2001年12月14日受付, 2002年7月26日採録決定)

より決定づけられる。(2) chopper 型応答細胞の変調周波数に対するバンドパス型の位相同期性は、VCN 細胞の不応期に起因する。

2. 聴覚モデルの構成と評価、 シミュレーション条件

使用した聴覚モデルは、末梢系モデル (中耳、基底膜、外有毛細胞、内有毛細胞、聴神経モデル)、及び VCN 細胞モデルより構成される (図-1)。また、モデルのデータとの比較対象として、VCN における様々な時間応答パターンの AM 音表現が詳細に調べられているネコを実験動物とした Rhode と Greenberg による生理学的実験データ [7] を選ぶ。

2.1 末梢系モデル

VCN 細胞モデルの入力段として、聴神経の平均発火率特性や位相固定性等の生理学的応答特性を神経パルスレベルで忠実に再現可能な末梢系モデル [10, 11] を用いる。末梢系モデルにおける基底膜の長さ、可聴域等のパラメータは、すべてネコの生理学的データと整合性が良いように設定する。聴神経モデルの位相固定限界はネコの聴神経と同様約 5 kHz である [10, 11]。VCN における多くの細胞は、高自発発火率 (>17 spikes/s) の聴神経から多数の入力を受けていることから [14]、聴神経モデルの自発発火率は、20 spikes/s に設定する。

2.2 VCN 細胞モデル

VCN 細胞のモデルとしては、VCN 細胞の短音 (正弦波) パーストに対する様々な時間応答パターン、発火遅延特性及び位相固定性を、容易かつ定量的に模擬可能な VCN 細胞モデル [12] (付録参照) を使用する。

Rhode と Greenberg は、VCN 細胞の時間応答パターンとして、聴神経と類似した時間応答パターンを示す primary-like (PL) 型、PL 型の時間応答パターンに発火の切れ目が存在する PL with notch (PL_N) 型、規則正しい時間間隔で発火する 2 種類の chopper 型 (sustained-chopper: C_S, transient-chopper:

C_T)、応答の開始に単一の鋭いピークを持ち、それ以降弱い持続的な発火を示す onset-locker (O_L) 型、応答の開始に複数 (2-4) の鋭いピークを持ち、それ以降弱い持続的な発火を示す onset-chopper (O_C) 型、一時的な発火の休止後、発火が徐々に回復する pause/build (P/B) 型を取り扱っている [7]。また、C_S と C_T 型は、coefficient of variation (CV) を用いて定量的に区別される。CV は発火の規則性を表す係数で、正弦波パーストに対する数百の神経発火列データから、各時刻ごとの発火時間間隔の標準偏差を平均で割ることにより計算される [13]。CV が低いほど、より規則的な時間間隔で発火していたことを表す。Chopper 型応答細胞の中で、応答開始から 15-20 ms 間の CV の平均値 (\overline{CV}) が、0.3 以上のものが C_T 型に分類され、0.3 未満が C_S 型に分類される [2]。Blackburn と Sachs は、短音パーストに対する蝸牛神経核前腹側核細胞の応答を詳細な条件を用いて分類しているが [2]、O_L 型と O_C 型の区別は行っていない。これは、音圧レベルに依存せず、かつ定量的な基準を用いた分類が困難であるためと考えられる。このような理由から、本論文では、O_L 型は取り扱わない。また、P/B 型応答は、主に蝸牛神経核背側核にみられる応答型で [17]、本論文では VCN を対象とするため、この応答型についても取り扱わないことにする。すなわち、本論文では時間応答パターンとして PL, PL_N, C_S, C_T, O_C 型を取り扱う。

VCN 細胞は、聴神経及び蝸牛神経核 (CN) 内部の細胞から神経投射を受けている [15, 16]。聴神経からの神経投射として、VCN 細胞モデルの CF と等しい聴神経モデルの出力を与える。これは、多くの VCN 細胞は、自身の CF 付近の周波数成分を持つ刺激に対して最も強い応答を示すことから [1, 18]、VCN 細胞の CF と等しい CF を持つ聴神経からの影響が、他の CF の聴神経に比較して強いと考えられるためである。VCN 細胞モデルの CF は 8 kHz に固定する。これは、AM 音の搬送波に対するモデルの位相同期したパルスの出力を避け、変調周波数に対する出力パルスの位相同期性を正確に計算するためである。

聴神経モデルから VCN 細胞モデルへの入力数は、VCN 細胞モデルにおいて、VCN における様々な時間応答パターンを模擬するために必要な数を基に 50 とする [12]。また、この入力数 50 は聴神経 50 本分の応答に相当する。CN 内部の細胞からの神経投射は、VCN 細胞への抑制性入力の一部を形成しており [19]、その抑制性入力は、chopper 型応答における発火の規則性を減少させるということが示唆されている

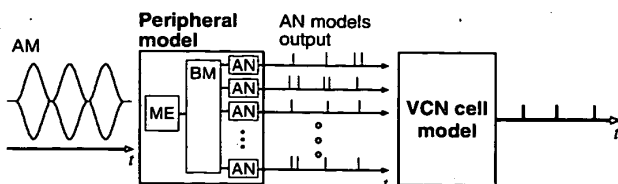


図-1 聴覚モデルの構成

末梢系モデルの最終段に位置する聴神経モデルのパルス列が、単一 VCN 細胞モデルの入力となる。ME: 中耳モデル。BM: 基底膜モデル (外有毛細胞、内有毛細胞モデルを含む)。AN: 聴神経モデル。

[20]。本 VCN 細胞モデルではモデル同士の結合は行わないが、抑制性入力に関与する chopper 型応答における発火の規則性の AM 音表現への影響は、短音バーストに対して異なる発火の規則性を示す 2 種類の C_s 及び C_r 型応答の AM 音表現を調べることで検討する。

2.3 刺 激

Rhode と Greenberg による生理学的実験 [7] で用いられた刺激と同様に、モデルへの入力刺激として、持続時間 100 ms, 変調度 100% の AM 音を使用する。生理学的実験条件と同様に、AM の搬送周波数は、VCN 細胞モデルの CF と等しくなるように設定し、変調周波数は 100 Hz きざみで 50 Hz から 2,250 Hz まで変化させる。また、AM 音の音圧レベルは、30 dB SPL から 90 dB SPL に相当する範囲に設定する。入力となる聴神経モデルのパルス列データについては、30 dB SPL から 10 dB SPL ごとに 90 dB SPL まで応答を用意する。

2.4 データ解析

Rhode と Greenberg は、AM 音に対する VCN 細胞の応答を変調周波数伝達関数 (temporal modulation transfer function: tMTF) で表し、その性質を調べている [7]。tMTF は、まず、種々の変調周波数に対する発火の同期係数 [21] を計算し、それを変調周波数の関数として表すことで得られる。同期係数とは、対象周波数に対して神経細胞がどの程度位相同期して発火したかを表す係数で、本実験の場合、変調周

波数と無関係にランダムに発火する場合 0、変調周波数に完全に位相同期して発火する場合 1 となる。AM 音に対する VCN 細胞の応答から計算される tMTF の模式図を図-2 に示す。

図-2c では、ローパス型とバンドパス型の tMTF を 2 種類示している。また、ローパス型 tMTF の丸印 (a, b) の位置における刺激時間後ヒストグラム (PSTH) を図-2a, b に示す。図-2a では、AM の変調周波数に対して同期係数 0.64 で発火しており、b では、変調周波数に対する同期発火があまり見られず、同期係数は 0.18 となっている。変調周波数に対する発火の位相同期限界を表す、同期係数が 0.1 となる変調周波数はカットオフ周波数と呼ばれ、バンドパス型 tMTF において同期係数が最大となる変調周波数は best modulation frequency (BMF) と呼ばれる [7]。

生理学的実験と同様に、モデルの出力であるパルス列から tMTF を計算し、生理学的データと比較する。シミュレーションは、サンプリング周波数 48 kHz で行い、聴神経モデル、及び VCN 細胞モデルのパルス応答も 48 kHz で記録する。

3. 聴神経モデルによる AM 音表現

AM 音に対する聴神経モデルの応答から作成した典型的な tMTF とその平均発火率を図-3 A, B にそれぞれ示し、対応する生理学的データを図-3 a, b に示す。

図-3 a より、聴神経の tMTF における同期係数は、変調周波数が 500 Hz まではほぼ一定の値を保ち、そ

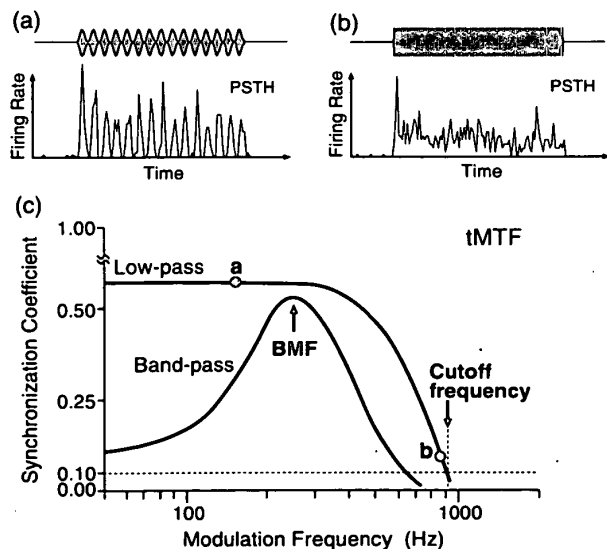


図-2 AM 音に対する VCN 細胞の応答から計算される tMTF の模式図と時間応答例

(a), (b): (c) の丸印 (a, b) の位置における刺激時間後ヒストグラム (PSTH)。PSTH のピンサイズは 1 ms。AM 音の持続時間は 100 ms。(c): VCN 細胞のローパス型とバンドパス型 tMTF の模式図。

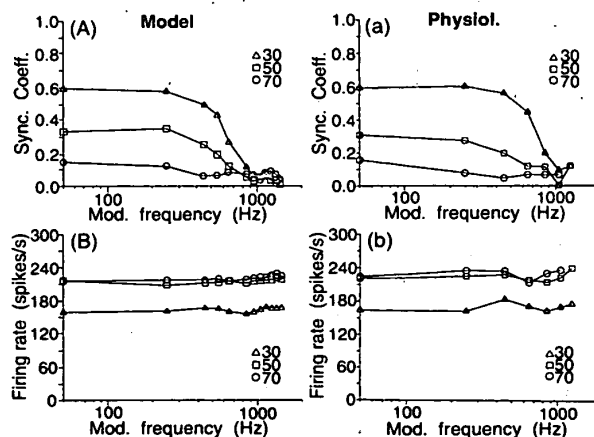


図-3 AM 音に対する聴神経及び聴神経モデルの典型的な tMTF とその平均発火率

(A), (B): 聴神経モデルの応答から作成 (CF 6 kHz, 高自発発火率)。(a), (b): 聴神経の生理学的データ [7] (CF 6 kHz, 高自発発火率)。(A), (a): tMTF。(B), (b): 上部に示すデータの平均発火率。図中の数字は音圧レベル (dB SPL) を表す。

れより高い変調周波数に対しては単調に減少している。また、音圧レベルの上昇に伴い、変調周波数に対して全体的に同期係数が減少している。このようなローパス型の tMTF は、すべての聴神経に典型的に観察される [7]。

図-3 A, B より、聴神経モデルの tMTF は、50 dB SPL において同期係数が 0.05 程度生理学的データより高くなっているが、他の音圧レベルでの同期係数や、平均発火率は生理学的データと定量的に一致している。他の CF の聴神経モデルについても同様な結果を得た。

この結果から、VCN 細胞モデルの入力段となる聴神経モデルは、聴神経の AM 音表現を模擬していると考えられる。

4. VCN 細胞モデルによる AM 音表現

VCN 細胞モデルにより短音バーストに対する VCN 細胞の様々な時間応答パターンを模擬した結果

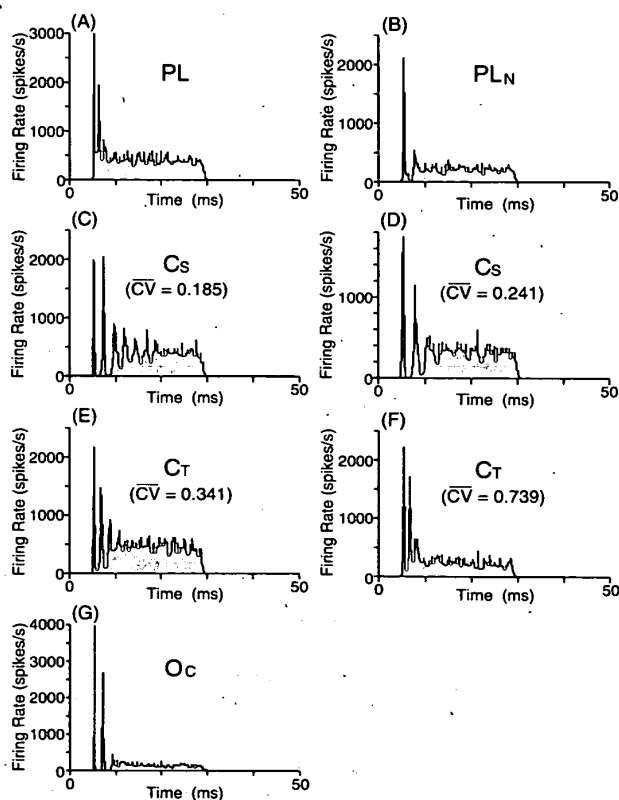


図-4 VCN 細胞モデルを用いて模擬した種々の VCN 細胞の時間応答パターン (PSTH)

(A) : PL 型。(B) : PL_N 型。(C), (D) : C_s 型。(E), (F) : C_t 型。(G) : O_c 型。CV に関しては、2.2 節参照。Chopper 型応答 (C, D, E, F) の中で、規則的な時間間隔で発火する性質は、C が最も強く、次に D, E, F と続く。応答型の CF は、すべて (A~G) 8 kHz。PSTH は、持続時間 25 ms、立ち上がり、立ち下がり 1.6 ms、周波数 8 kHz、音圧レベル 55 dB (VCN 細胞モデルの閾値を基準) の正弦波バーストを 200 回モデルに入力し、ピンサイズ 200 μs で作成

を図-4 に示す。C_s 型と C_t 型については、発火の規則性の異なる応答を 2 種類示している (2.2 節参照)。

図-4 に示す応答は、応答型の定義を満足しているだけでなく、正弦波バーストに対する発火遅延特性、位相固定性 (位相固定限界, PL, PL_N, O_c 型 : 4-5 kHz, C_s, C_t 型 : 1-3 kHz) に関しても生理学的性質を模擬している [12]。以降の AM 音に対する応答は、すべて図-4 の作成に用いた VCN 細胞モデルのパラメータ値と同じ値を用いて求める。

4.1 PL と PL_N 型

図-4 A, B に示す、PL 型及び PL_N 型応答細胞モデルの AM 音に対する応答から作成した tMTF を、それぞれ図-5 A, B に示し、対応する生理学的データを図-5 a, b に示す。

図-5 a, b より、PL と PL_N 型応答細胞の tMTF は、聴神経の tMTF より僅かにバンドパス特性を示し、音圧レベルに伴う同期係数の低下傾向が聴神経に比べて弱い。図-5 A, B より、モデルの応答はこの点に関して生理学的性質を模擬している。また、同期係数の最大値 (≈0.8) も生理学的データと定量的に一致している。しかし、モデルから求めたカットオフ周波数は、1,000 Hz 程度生理学的データのカットオフ周波数より低い。

4.2 C_s 型

図-4 C, D に示す CV の異なる 2 種類の C_s 型応答細胞モデルの tMTF を、それぞれ図-6 A, B に示す。また、モデルの模擬の対象とした 2 種類の C_s 型応答細胞の生理学的データを図-6 a, b に示す。

図-6 a に示す C_s 型応答細胞の tMTF は、低音圧レベル (30 dB SPL) でローパス型に近い弱バンドパス型、中音圧レベル (50 dB SPL) で、顕著なバンドパ

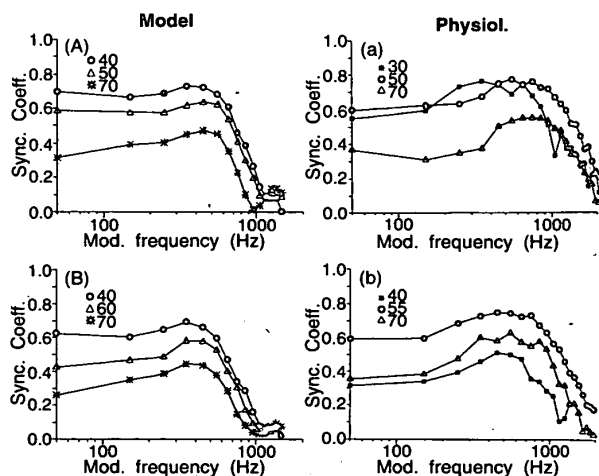


図-5 PL と PL_N 型応答細胞モデル及び細胞の tMTF (A), (B) : モデルの応答から作成。(a), (b) : 生理学的データ [7]。(A), (a) : PL 型, (B), (b) : PL_N 型。図中の数字は、音圧レベル (dB SPL) を表す。

ス型、高音圧レベルで中音圧レベルより弱いバンドパス型を示している。図-6 A より、この点に関して、短音バーストに対して平均 CV 0.185 を示す C_S 型応答細胞モデルの応答は、生理学的性質を模擬している。全音圧レベルにおいてモデルの tMTF におけるカットオフ周波数は、生理学的データより 200 Hz 程度低いが、中、高音圧レベルでのバンドパス型 tMTF における BMF (350 Hz) は、生理学的データと定量的に一致している。また、モデルと生理学的データの tMTF では対応する音圧レベルが異なっている。これは、VCN 細胞モデルの入力段となっている聴神経モデルの発火閾値と、閾値から発火が飽和するまでの音圧レベルのダイナミックレンジ等のパラメータをすべて固定し、VCN 細胞モデルの tMTF を求めているためである。よって、この対応する音圧レベルの違いは AM 音表現に関するモデルと生理学的データの差ではない。

図-6 b に示す C_S 型応答細胞の tMTF は、図-6 a のように中音圧レベルで顕著なバンドパス型になっていないが、低音圧レベルにおけるバンドパス特性が図-6 a よりわずかに強い。図-6 B より、この点に関して、短音バーストに対して平均 CV 0.241 を示す C_S 型応答細胞モデルの応答は、生理学的性質を模擬している。また、低、中音圧レベルでのモデルの tMTF における同期係数の最大値とその時の変調周波数は、生理学的データと定量的に一致している。モデルから作成した tMTF におけるカットオフ周波数に関する生理学的データとの不一致は、図-6 A-a 間と同様である。

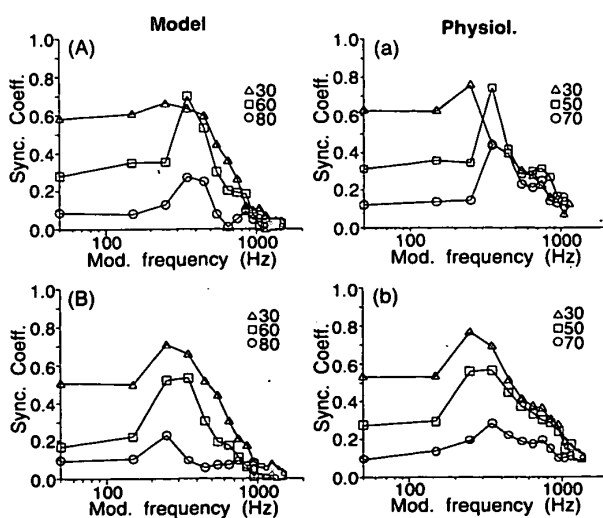


図-6 2種類の C_S 型応答細胞モデル及び細胞の tMTF (A): 図-4 C に示す、短音バーストに対して平均 CV 0.185 を示すモデルの応答から作成。(B): 図-4 D に示す、短音バーストに対して平均 CV 0.241 を示すモデルの応答から作成。(a), (b): 生理学的データ [7]。

4.3 C_T 型

図-4 E, F に示す、CV の異なる 2 種類の C_T 型応答細胞モデルの tMTF を、それぞれ図-7 A, B に示す。また、モデルの模擬の対象とした 2 種類の C_T 型応答細胞の生理学的データを図-7 a, b に示す。

図-7 a に示す C_T 型応答細胞の tMTF は、低音圧レベル (30 dB SPL) でローパス型、中音圧レベル (50 dB SPL) で弱バンドパス型、高音圧レベル (70 dB SPL) で顕著なバンドパス型を示している。図-7 A より、この点に関して、短音バーストに対して平均 CV 0.341 を示す C_T 型応答細胞モデルは、生理学的性質を模擬している。しかし、モデルから求めたカットオフ周波数は、生理学的データより 600 Hz 程度低くなっている。

図-7 b に示す C_T 型応答細胞では、高音圧レベルでローパス型を示す点が図-7 a の C_T 型応答と異なっている。図-7 B より、短音バーストに対して平均 CV 0.739 を示す C_T 型応答細胞モデルは、同様の性質を有している。

4.4 O_C 型

図-4 G に示す O_C 型応答細胞モデルの tMTF とその平均発火率を、それぞれ図-8 A, B に示し、対応する生理学的データを図-8 a, b に示す。

図-8 A, a より、 O_C 型応答細胞モデル及び細胞の同期係数は、他の応答型より高く、音圧レベルに限らず弱バンドパス型を示し、音圧レベル上昇に伴う同期係数の低下傾向が聴神経 (及び聴神経モデル) に比べて弱いという性質が一致している。しかし、PL, PL_N 型, C_S 型, 及び C_T 型応答と同様に、モデルから求

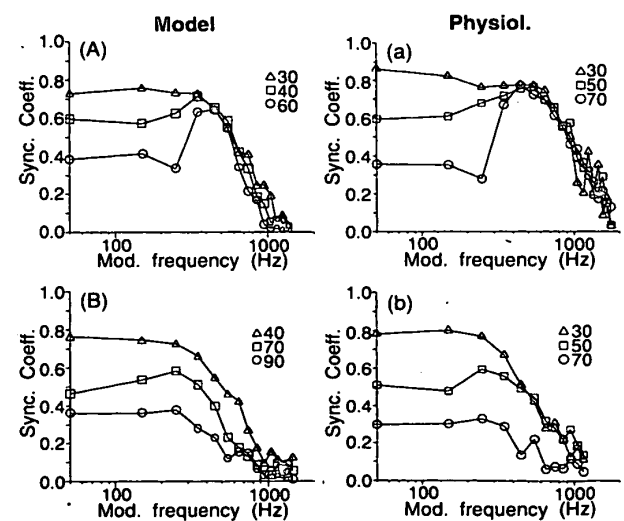


図-7 2種類の C_T 型応答細胞モデル及び細胞の tMTF (A): 図-4 E に示す、短音バーストに対し平均 CV = 0.341 を示すモデルの応答から作成。(B): 図-4 F に示す、短音バーストに対し平均 CV = 0.739 を示すモデルの応答から作成。(a), (b): 生理学的データ [7]。

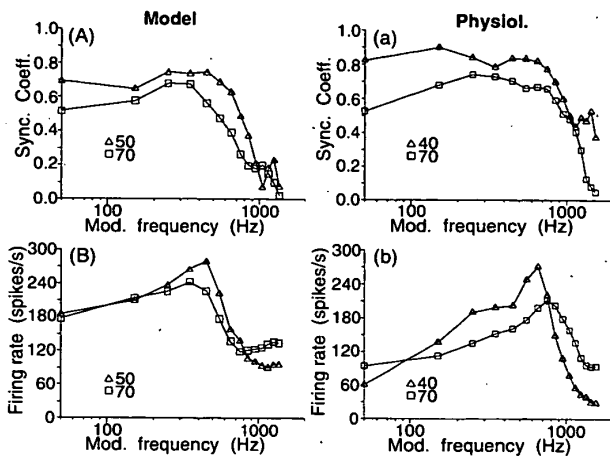


図-8 O_c 型応答細胞モデル及び細胞の tMTF とその平均発火率特性

(A), (B): モデルの応答から作成。(a), (b): 生理学的データ [7]。(A), (a): O_c 型応答細胞モデル及び細胞の tMTF。(B), (b): 上部に示すデータの平均発火率。

めたカットオフ周波数は、生理学的データより 1,000 Hz 程度低い値を示している。

図-8 b より、 O_c 型応答細胞の変調周波数に対する平均発火率は、バンドパス型を示している。このような応答特性は O_c 型応答細胞に特徴的に見られる [7]。図-8 B より、モデルの応答から求めた変調周波数に対する平均発火率もバンドパス型を示しており、モデルは、 O_c 型応答細胞の AM 音表現における発火率に関する性質についても模擬している。

5. VCN 細胞の AM 音表現の発生メカニズムに関する検討

4 章で、種々の応答型を示す VCN 細胞モデルが、対応する応答型細胞の AM 音表現を、tMTF のカットオフ周波数を除いて模擬可能なことを確認した。本章では、モデルを利用して、VCN 細胞の AM 音表現の発生メカニズムについて検討する。

5.1 聴神経の tMTF におけるカットオフ周波数

聴神経モデルの tMTF におけるカットオフ周波数と VCN 細胞モデルの tMTF との関係性を調べる。PL 型応答及び PL_N 型応答細胞の tMTF は性質が類似していることから、両応答型を PL_N 型応答 (例: 図-5 B) で代表する。 C_s 型応答細胞の tMTF はバンドパス型を多く示し (80%), C_T 型応答細胞の tMTF は C_s 型に比べローパス型の方が若干多い (53%) ことから [7], C_s 型応答細胞モデルはバンドパス型 (例: 図-6 B), C_T 型応答細胞モデルはローパス型 (例: 図-7 B) を対象として調べる。

聴神経モデルの tMTF におけるカットオフ周波数の影響を明確に調べるために、末梢系モデルの中耳モ

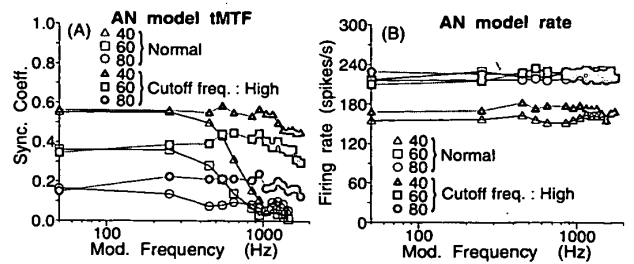


図-9 聴神経モデルの 2 種類の tMTF とその平均発火率 (A): 聴神経モデルの 2 種類の tMTF。白印: 通常の聴神経モデルの tMTF。黒印: 高いカットオフ周波数を持つ聴神経モデルの tMTF。(B): (A) のデータにおける平均発火率。

デルと基底膜モデルを削除し、聴神経モデルの tMTF における同期係数が変調周波数に対してほぼ平坦となる、すなわち、高いカットオフ周波数を持つ応答を作成する。また、この時の発火率は変化しないようにする。この tMTF の作成結果を図-9 に示す。

図-9 A において、白印がそれぞれの音圧レベルにおける通常の聴神経モデルのパルス出力から作成した tMTF、黒印が高いカットオフ周波数を持つようにした聴神経モデルの tMTF である。また、図-9 B より、両応答でカットオフ周波数は異なっても、変調周波数に対する平均発火率は変化していないことが確認できる。

高いカットオフ周波数の tMTF を持つ聴神経モデルを VCN 細胞モデルの入力段としたときの、各応答型細胞モデルの tMTF の変化を図-10 に示す。

図-10 より、高いカットオフ周波数を持つ聴神経モデルのパルス列を入力した場合、 PL_N 及び O_c 型応答では、全音圧レベルを通して、変調周波数が 700 Hz 以上で同期係数が著しく上昇していることが確認できる。この性質は C_s 及び C_T 型では弱く、そのカットオフ周波数は、 C_s 型及び C_T 型応答細胞モデル (及び細胞) の純音に対する位相固定限界 (1-3 kHz) に一致している。また、 C_s 型及び C_T 型応答間の差は見られない。

これは、 PL_N と O_c 型応答細胞の tMTF におけるカットオフ周波数は、純音に対する位相固定限界である 4-5 kHz まで上昇可能であるため、入力となる聴神経の tMTF におけるカットオフ周波数の影響を受け易く、聴神経のカットオフ周波数が高い場合には、 PL_N と O_c 型応答細胞のカットオフ周波数も高くなるということを示している。逆に、 C_s 型及び C_T 型応答細胞のカットオフ周波数は、その純音に対する位相固定限界である 1-3 kHz より高くはなり得ず、聴神経の tMTF におけるカットオフ周波数が高かったとしても、その影響が表れにくいということを示してい

蝸牛神経核腹側核細胞モデルの振幅変調音に対する応答特性

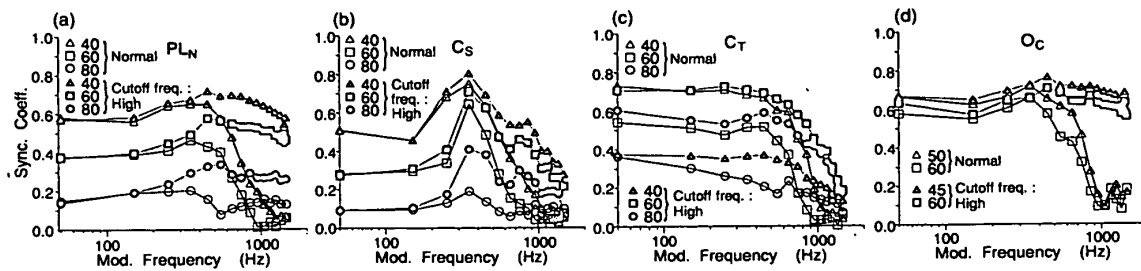


図-10 異なる2種類のtMTFを示す聴神経モデルの入力に対する各応答型細胞モデルのtMTF

白印：通常のtMTF。黒印：tMTFにおいて高いカットオフ周波数を持つ聴神経モデルのパルス入力に対するVCN細胞モデルのtMTF。(a)： PL_N 型。(b)： C_s 型。(c)： C_T 型。(d)： O_c 型。 PL_N 型、 C_s 型及び C_T 型で用いた音圧レベルは等しい。

る。

RhodeとGreenberは、高CF(>4kHz)におけるそれぞれの応答型のカットオフ周波数の平均は、 PL_N 型は1,533Hz(PLは1,300Hz)、 O_c 型は1,290Hz、 C_s は956Hz、及び C_T 型は1,158Hzと報告している[7]。また、聴神経のtMTFにおけるカットオフ周波数は、CFが高くなるにつれ単調的に高くなると報告している。 PL_N 型及び O_c 型応答のカットオフ周波数は、 C_s 型及び C_T 型応答に比較して高い。この応答型に依存したカットオフ周波数の違いは、モデルによるカットオフ周波数に関する検討結果から、VCN細胞のCFが高い場合、投射する聴神経のCFも高くなり、 PL_N 型及び O_c 型は、 C_s 及び C_T 型より聴神経の高いカットオフ周波数の影響を受けていると考えることで説明できる。

このモデルによるカットオフ周波数に関する検討結果は、4章におけるモデルと生理学的データ間のカットオフ周波数の不一致を説明するものである。図-5,6,7に示す各応答型細胞モデルのtMTFに関して、モデルから求めたカットオフ周波数が生理学的データのカットオフ周波数より低いという傾向が見られた。これは、8kHzで固定したモデルのCFは、モデルの比較対象とした各応答型細胞のCF(図-5a:18kHz, 図-5b:13.25kHz, 図-6a:18kHz, 図-6b:16.8kHz, 図-7a:10.8kHz, 図-7b:7.6kHz)に比較して多くの場合(図-7b以外)低かったため、入力となる聴神経モデルの低いカットオフ周波数の影響をVCN細胞モデルが受けた為であると言える。よって、4章におけるモデルと生理学的データ間のカットオフ周波数の不一致は、モデルと生理学的データの応答特性の差ではなかったといえる。

5.2 VCN細胞の不応期

VCN細胞の不応期のtMTFへの影響について検討する。モデルによる予備シミュレーションから、 PL_N

型と O_c 型応答細胞モデルは、モデルの不応期をモデル化しているパラメータを変化させた場合に、必ずしも PL_N 型と O_c 型にならないことが示されたので、本節では、 C_s 型と C_T 型応答細胞モデルを取り扱う。5.1節同様、 C_s 型はバンドパス型、 C_T 型はローパス型を対象とする。

VCN細胞モデル[12](付録参照)において、不応期をモデル化しているパラメータ μ_r のみを0.00125(1.25ms)から0.00245(2.45ms)まで0.0004(0.4ms)刻みで4段階に変化させる。異なる不応期を持つ C_s 型と C_T 型応答細胞モデルのtMTFの作成結果を、それぞれ図-11a~d(C_s 型)、e~h(C_T 型)に示す。

図-11a~dより、 C_s 型応答細胞モデルの不応期をモデル化しているパラメータ μ_r を1.25msから2.45msまで変化させた場合、モデルのtMTFにおけるBMFは、 μ_r の周期の変化(800Hz:1/1.25msから408Hz:1/2.45ms)と同方向に、約450Hzから250Hzに変化していることが確認できる。これは、 C_s 型応答細胞のtMTFにおけるBMFはその細胞の不応期と強い関係があることを示しており、バンドパス特性が不応期に起因する可能性を示している。しかし、カットオフ周波数には変化が見られない。一方、ローパス型の C_T 型応答細胞モデルの応答は、カットオフ周波数を含めほとんど変化が見られない(図-11e~h)。これらは、chopper型応答細胞のtMTFにおけるカットオフ周波数は、その細胞の不応期の影響を受けないということを示している。

VCN細胞のtMTFにおけるカットオフ周波数がCFに依存するのに反して、バンドパス型tMTFにおけるBMFは、CFにほとんど依存しないということが報告されている[7]。このBMFとCFとの非関連性は、モデルを用いた不応期とtMTFとの関係に関する検討結果から、細胞の不応期は細胞自身の性質の

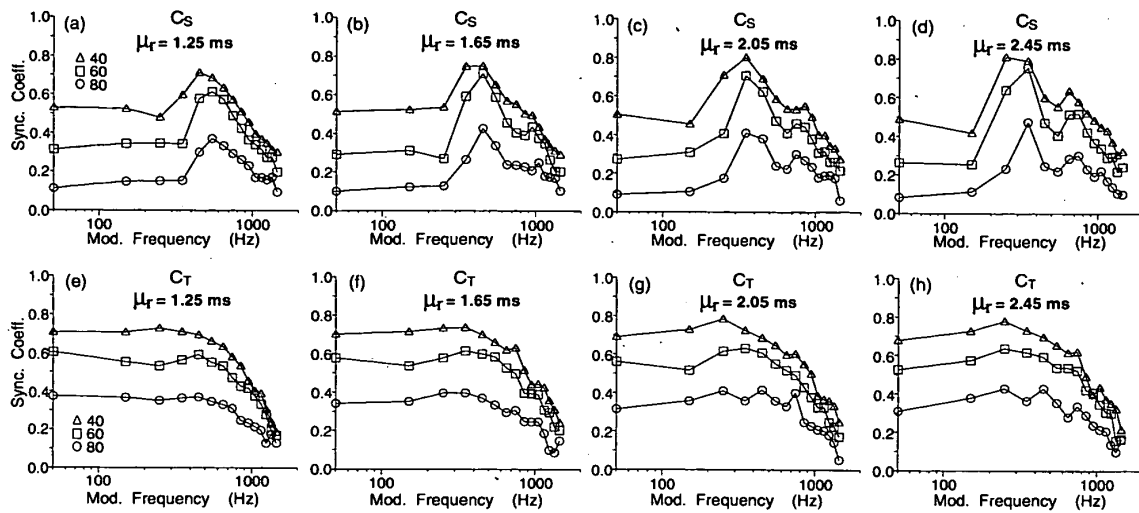


図-11 異なる不応期を持つ C_S 型と C_T 型応答細胞モデルの tMTF

(a), (b), (c), (d) : VCN 細胞モデルの不応期をモデル化しているパラメータの一つである μ_r を 1.25 ms から 2.45 ms まで変化させた場合の C_S 型応答細胞モデルの tMTF の変化。(e), (f), (g), (h) : μ_r を 1.25 ms から 2.45 ms まで変化させた場合の C_T 型応答細胞モデルの tMTF の変化。VCN 細胞モデルの不応期をモデル化しているパラメータ μ_r については [12] 及び付録参照。

ため、その分布が CF に依存しないと考えることで説明できる。

5.3 VCN 細胞応答における CV

5.2 節で、 C_S 型応答の tMTF におけるバンドパス特性は、不応期に起因することが示された。

C_S 型と C_T 型応答細胞モデルの tMTF 作成を通じたシミュレーションから、短音バーストに対するモデルの CV が低い、すなわち、短音バーストに対してより規則的な時間間隔で発火する方が、よりバンドパス特性を示すことが確認できた。この関係は、図-4 の平均 CV と図-6 及び図-7 の tMTF から確認できる。すなわち、CV が低いほど、tMTF のバンドパス特性が顕著になっている。これは、CV が低い方が、不応期ごとのより規則正しい時間間隔での発火が可能となるためであると考えられ、5.2 節の VCN 細胞の tMTF におけるバンドパス特性は、不応期により引き起こされるという検討結果を支持する結果である。

6. おわりに

末梢モデルと VCN 細胞モデルを接続し、短音バーストに対する VCN 細胞の多様な時間応答パターン、すなわち、PL、 PL_N 型、 C_S 型、 C_T 型、 O_C 型を模擬するように VCN 細胞モデルのパラメータ設定を行い、各応答型を示す VCN 細胞モデルの AM 音表現を求め、対応する生理学的特性との比較を行った。その結果、VCN 細胞モデルは各応答型細胞の AM 音表現を模擬可能であることが確認できた。

更に、聴神経モデルの tMTF におけるカットオフ

周波数、及び VCN 細胞モデルの不応期をモデル化しているパラメータを変化させ、VCN 細胞の tMTF に与える影響について検討した結果、VCN の AM 音表現の発生メカニズムに関して以下に示す仮説を得た。

(1) VCN 細胞の変調周波数に対する発火の位相同期限界は、その細胞の純音に対する発火の位相固定限界と入力となる聴神経の変調周波数に対する位相同期発火限界のより低い方により決定づけられる。そのため、純音に対する位相固定限界の高い PL_N 型と O_C 型応答細胞は、 C_S 型、 C_T 型に比較して、特に高 CF (>4 kHz) において、高いカットオフ周波数を持つ聴神経の影響を受け易く、カットオフ周波数が高くなる。

(2) Chopper 型応答細胞の tMTF におけるバンドパス特性は、VCN 細胞の不応期に起因する。CV が低い方が、不応期ごとのより規則正しい時間間隔での発火を可能とするためバンドパス特性は鋭敏になり、BMF は不応期が長いほど高くなる。

提案モデルは、VCN における振幅包絡が時間と共に変化する音声に対する情報処理機能の解明に应用可能である。

文 献

- [1] W.S. Rhode and P.H. Smith: Encoding timing and intensity in the ventral cochlear nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.*, **56**, 261-286 (1986).
- [2] 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).
- [3] R.D. Frisina R.L. Smith and S.C. Chamberlain: Differential encoding of rapid changes in sound amplitude by second-order auditory neurons. *Exp. Brain Res.*, **60**, 417-422 (1985).
- [4] R.D. Frisina, R.L. Smith and S.C. Chamberlain: Encoding of amplitude modulation in the gerbil cochlear nucleus: I. A hierarchy of enhancement. *Hear. Res.*, **44**, 99-122 (1990).
- [5] R.D. Frisina, R.L. Smith and S.C. Chamberlain: Encoding of amplitude modulation in the gerbil cochlear nucleus: II. Possible neural mechanisms. *Hear. Res.*, **44**, 123-141 (1990).
- [6] D.O. Kim and J.G. Sirianni and S.O. Chang: Responses of DCN-PVCN neurons and auditory nerve fibers in unanesthetized decerebrate cats to AM and pure tones: analysis with autocorrelation/power-spectrum. *Hear. Res.*, **45**, 95-113 (1990).
- [7] W.S. Rhode and S. Greenberg: Encoding of amplitude modulation in the cochlear nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.*, **11**, 1797-1825 (1994).
- [8] S. Ghoshal, D.O. Kim and R.B. Northrop: Amplitude-modulated tone encoding behavior of cochlear nucleus neurons: modeling study. *Hear. Res.*, **58**, 153-165 (1992).
- [9] M.J. Hewitt, R. Meddis and T.M. Shackleton: 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).
- [10] 牧 勝弘, 赤木正人: 聴覚末梢系における実時間モデルの検討. 日本音響学会聴覚研究, H-96-74 (1996).
- [11] K. Maki and M. Akagi: A functional model of the auditory peripheral system. *Proc. Int. Symp. Simulation, Visualization and Auralization for Acoustic Research and Education (ASVA)*, pp. 703-710 (1997).
- [12] 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).
- [13] E.D. Young, J.M. Robert and W.P. Shofner: Regularity and latency of units in ventral cochlear nucleus: implications for unit classification and generation of response properties. *J. Neurophysiol.*, **60**, 1-29 (1988).
- [14] M.C. Liberman: Central projections of auditory-nerve fibers of differing spontaneous rate. I. Antero-ventral cochlear nucleus. *J. Comp. Neurol.*, **313**, 240-258 (1991).
- [15] R.L. Snyder and P.A. Leake: Intrinsic connections within and between cochlear nucleus subdivisions in cat. *J. Comp. Neurol.*, **278**, 209-225 (1988).
- [16] R.L. Snyder, P.A. Leake and G.T. Hradek: Quantitative analysis of spiral ganglion projections to the cat cochlear nucleus. *J. Comp. Neurol.*, **379**, 133-149 (1997).
- [17] W.S. Rhode and P.H. Smith: Physiological studies on neurons in the dorsal cochlear nucleus of cat. *J. Neurophysiol.*, **56**, 287-307 (1986).
- [18] W.S. Rhode and S. Greenberg: Lateral suppression and inhibition in the cochlear nucleus of the cat. *J. Neurophysiol.*, **11**, 493-514 (1994).
- [19] S. Marie, E.-M. Ostapoff, C.G. Benson, D.K. Morest and S.J. Potashner: Non-cochlear projections to the ventral cochlear nucleus: Are they mainly inhibitory? in *The Mammalian Cochlear Nuclei. Organization and Function*, M.A. Merchan, J.S. Juiz, D.A. Godfrey and E. Mugnaini, Eds. (Plenum Press, New York, 1993), pp. 121-131.
- [20] C.C. Blackburn and M.B. Sachs: Effects of OFF-

BF tones on responses of chopper units in ventral cochlear nucleus. I. Regularity and temporal adaptation patterns. *J. Neurophysiol.*, **68**, 124-143 (1992).

[21] J.M. Goldberg and P.B. Brown: Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: Some physiological mechanisms of sound localization. *J. Neurophysiol.*, **32**, 613-636 (1969).

[22] J.A. White, E.D. Young and P.B. Manis: The electrotonic structure of regular-spiking neurons in the ventral cochlear nucleus may determine their response properties. *J. Neurophysiol.*, **11**, 1774-1786 (1994).

付録: 蝸牛神経核腹側核細胞モデル

本論文で使用した VCN 細胞モデル[12]の模式図を図-12 に示す。

VCN 細胞モデルへの入力は、聴神経モデルの出力である $N(\in \mathbb{Z}^+)$ 本の聴神経発火を模擬したパルス列である。 i 番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、VCN 細胞のシナプス後電位 (PSP) の値を、

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

$$t_c \sim N(\mu_c, \sigma_c^2), \quad (2)$$

により機能モデル化する。

ここで、 t_c は、VCN 細胞の位相固定性、及び発火遅延時間をモデル化したもので、平均 μ_c 、分散 σ_c^2 の正規分布で変化させる。また、発火遅延時間を平均 μ_c で、位相固定性を σ_c^2 でモデル化している。聴神経シナプスの位置が VCN 細胞の細胞体に近い場合、あるいは VCN 細胞膜の膜容量が大きい場合、位相固定性が低下することが示唆されている[1,22]。 μ_c を大きく設定するほど、膜電位生成の時間が遅れ (式(1)), VCN 細胞モデルの発火遅延時間が長くなる。 σ_c の値を大きく設定するほど、入力パルス列に位相同期した膜電位が生成されず (式(1)), VCN 細胞モデルの位相同期が低下する。 $a_i (\in \mathbb{R})$ は、 i 番目のパルス列データが入力される聴神経シナプスが VCN 細胞の膜電位変化にあたる影響量を示す係数で、興奮性シナプスの場合正、抑制性シナプスの場合負の値

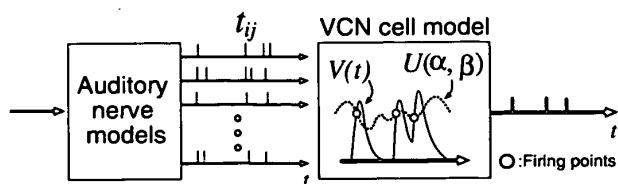


図-12 蝸牛神経核腹側核細胞モデル[12]とその入力段の模式図

VCN 細胞モデルの発火位置を白丸で表示。

を与える。VCN 細胞の PSP は、聴神経シナプスの形状が大きく、聴神経/VCN 細胞間のシナプスが VCN 細胞の細胞体に近いほど、更に、VCN 細胞自身の膜容量が大きいほど、より大きくなることが示唆されている [1,13]。 $\tau_i (\in \mathbf{R}^+)$ は、単一 PSP の時定数である。VCN 細胞の細胞体に近い聴神経シナプスの入力を想定する場合、聴神経シナプスの形状を大きく想定する場合、及び VCN 細胞の膜容量を大きく想定する場合、 τ_i により大きい値を与える。これにより、より大きい PSP ($V(t)$) を得ることが可能となる。

時刻 t における、VCN 細胞の発火 ($S(t)=1$)、不発火 ($S(t)=0$) 特性を、

$$S(t) = \begin{cases} 1 & V(t) \geq U(\alpha, \beta) \\ & \text{and } S(t') = 0 \text{ for } t' \in [t - t_r, t], \\ 0 & \text{otherwise,} \end{cases} \quad (3)$$

$$t_r \sim N(\mu_r, \sigma_r^2) \quad (4)$$

で機能モデル化する。

VCN 細胞モデルは、機能モデル化された膜電位の値 V が、一様乱数 $U(\alpha, \beta)$ で表した閾値より高く、かつ、時刻 t より以前 t_r (不応期) 内に発火していなければ発火 ($S(t)=1$) し、それ以外の条件では発火しない ($S(t)=0$)。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。シナプスの位置が VCN 細胞の細胞体に近い場合、また、VCN 細胞膜の膜容量が大きい場合には、より大きい PSP が生成され、細胞の規則発火特性が弱まることが示唆されている [2,13]。閾値 $U(\alpha, \beta)$ は、この規則発火特性をモデル化している。膜電位 $V(t)$ 、及び発火率が一定の下で、閾値の上限値 β を高く、下限値 α を低くすることで不規則な発火、上限値を低く、下限値を高くすることで規則的な発火を実現できる。

注記：“ \mathbf{Z}^+ ” は正の自然数，“ \mathbf{R} ” は実数，“ \mathbf{R}^+ ” は正の実数を表す。