

Title	聴覚末梢系の機能モデルの提案 - 聴神経の位相固定性及びスパイク生成機構のモデル化 -
Author(s)	牧, 勝弘; 赤木, 正人; 廣田, 薫
Citation	日本音響学会誌, 65(5): 239-250
Issue Date	2009
Type	Journal Article
Text version	publisher
URL	http://hdl.handle.net/10119/8175
Rights	Copyright (C)2009 日本音響学会, 牧 勝弘, 赤木 正人, 廣田 薫, 日本音響学会誌, 65(5), 2009, 239-250.
Description	

聴覚末梢系の機能モデルの提案
——聴神経の位相固定性及びスパイク生成機構のモデル化——

牧 勝 弘 赤 木 正 人 廣 田 薫

聴覚末梢系の機能モデルの提案

——聴神経の位相固定性及びスパイク生成機構のモデル化——*

牧 勝弘^{*1,*2,†} 赤木正人^{*3} 廣田 薫^{*1}

【要旨】 聴神経の発火特性を忠実に模擬可能な聴覚末梢系モデルを提案し、中枢神経系モデルの入力段としての提案モデルの有用性を示す。従来の中耳から内毛細胞までのモデルと新規に提案するパルス列を出力する聴神経モデルを統合し、末梢系モデルを構築する。また、本末梢系モデルには、モデル出力の発火率と位相同期発火レベルを独立に制御可能な仕組みを導入する。モデル出力と生理データとを比較し、トーンバースト刺激に対するネコ聴神経の広範囲の特徴周波数に渡る発火率表現及び位相固定性と、個々の聴神経の周波数応答、発火位相、発火時間間隔、発火確率、二音抑圧に関する性質を、モデルが模擬可能であることを示す。

キーワード 聴覚モデル, 末梢系, 計算機シミュレーション, 聴神経, 位相固定

Auditory model, Peripheral system, Computer simulation, Auditory nerve, Phase-locking

1. はじめに

聴覚中枢神経系（特に、蝸牛神経核）モデルに基づいた計算機シミュレーションによって、その生理応答メカニズムの解明に迫るためには（例えば、[1, 2]）、その入力段として聴覚末梢系モデルが必要である。中枢神経系モデルの入力段として用いる末梢系モデルとしては、以下の4条件を満たすことが望ましい。

(1) 末梢系モデルの出力として、聴神経の神経スパイク列を模したパルス列を出力できる。この理由は、中枢神経系モデルを構成する神経細胞モデルの多くが、入力形式としてパルス列を採用しているためである（例えば、[1, 2]）。また、中枢神経系モデルへの入力として、末梢系モデルの出力が妥当であると主張するためには、聴神経の生理データの処理と同様に、パルス列に対してデータ処理を行い、生理データと比較評価しなければならない。

(2) 発火率や位相固定性（音刺激、あるいは基底膜振動のある特定の位相に同期して発火する性質）のレ

ベルが異なる聴神経のデータや、異なる動物種から得られた聴神経のデータを模擬する際に、末梢系モデルのパラメータ値の設定が容易である。中枢神経系モデルへの入力として要求される応答特性を、いかに速く、簡単に実現できるかということが入力段の末梢系モデルには求められる。

(3) 広範囲の特徴周波数（characteristic frequency: CF）に渡る聴神経の応答を模擬するように末梢系モデルのパラメータ値が設定されている。これは、中枢神経系の神経細胞モデルの受容野をカバーする入力を得るために必要な条件である。

(4) 基底膜、外毛細胞、内毛細胞、聴神経の性質が反映される、聴神経の様々な発火特性を、末梢系モデルが模擬できるということが示されている。これは、末梢系モデルを構成する各部分モデルが、整合度良く統合されているか確認するために必要な条件である。

これまで、末梢系モデルは多数報告され、末梢系の生理メカニズムの解明等に寄与してきた[3–15]。しかし、従来のモデルは、必ずしも中枢神経系モデルの入力段としての使用を想定して構築されたものではないため、上記の4条件をすべて満たすものはほとんどなく、中枢神経系の入力段としての使用には適していない。従来モデル[3–9]は、条件(1)を満たしていない、すなわち、出力がパルス列ではない。また、従来の多くの末梢系モデルでは、刺激周波数（あるいはCF）上昇に伴う聴神経の位相固定性の消失をモデル化するために、基底膜モデルの後段に低域通過型のフィルタ（有限インパルス応答（FIR）、又は無限インパルス応答（IIR）

* Functional model of auditory peripheral system: Modeling phase-locking properties and spike generation processes of auditory nerves, 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} 日本電信電話(株)NTTコミュニケーション科学基礎研究所

^{*3} 北陸先端科学技術大学院大学情報科学研究科

[†] 現在、日本電信電話(株)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 e-mail: maki@avg.br1.ntt.co.jp)

(2008年10月9日受付, 2009年1月7日採録決定)

フィルタ)を使用している。この低域通過型フィルタの使用によって聴神経の位相固定性は模擬することができるが、同時に信号の振幅値を変えてしまうため、それと関係性の強いモデルの発火率にまで影響を与えてしまう。このため、モデルのパラメータ値の設定が煩雑化し、パラメータ値を短時間で簡単に設定することが難しい(条件(2)不適合)。また、実際の聴神経発火では位相固定レベルが変わっても、発火率が大きく変わることはないため[16]、生理学的応答特性とも符合しない。更に、このことが原因で、将来、複雑な周波数成分を持つ刺激(例えば音声)に対する聴神経の発火率と位相特性を同時に模擬することができない可能性もある。

そこで、本研究では、上記の4条件を満たす、中枢神経系モデルの入力段に適した聴覚末梢系モデルを構築することを目的とする。まず、基底膜、外有毛細胞、内毛細胞の性質を模擬するために、GiguèreとWoodlandにより統合されたモデル[7]を使用する。低域通過型フィルタ(FIR, 又はIIRフィルタ)を用いずに、聴神経の位相固定性をモデル化するため、かつ、モデルのパラメータ値の設定を容易にするため、モデルの発火率とは独立に位相固定レベルを制御可能な方法を提案し、上記のモデルの後段に付加する。また、併せて、パルス列を出力する聴神経モデルを提案する。これらのモデルを接続することで末梢系モデルを構築し、ネコ聴神経の生理データを模擬するように、広範囲のCFに渡って末梢系モデルのパラメータ値の設定を行う。本末梢系モデルが聴神経の発火率と位相固定レベルをほぼ独立に制御できることを確認した後、モデルの評価として、聴神経の基本的な発火特性である発火率表現と位相固定性に対し、モデルの模擬可能性を試験する。更に、モデルの応用として、個々の聴神経の様々な発火特性、すなわち、周波数応答特性、発火位相分布、発火時間間隔分布、発火確率分布、二音発火率抑圧、二音同期抑圧について、モデルによる模擬を行う。

2. 聴覚末梢系モデルの構成

聴覚末梢系モデルは、GiguèreとWoodlandにより統合された、中耳、基底膜、外有毛細胞、内毛細胞モデル(順応特性のモデル)[7]と、本研究で新たに提案する、内毛細胞モデル(位相固定性のモデル)、及び聴神経モデルにより構成される。最終的な末梢系モデルの出力は、聴神経モデルから出力されるパルス列である(図-1参照)。分布定数回路で記述されている基底膜モデルの各分路の番号を n で表すと、それぞれの位置(各分路 n)での基底膜の速度が、 n 番目の内

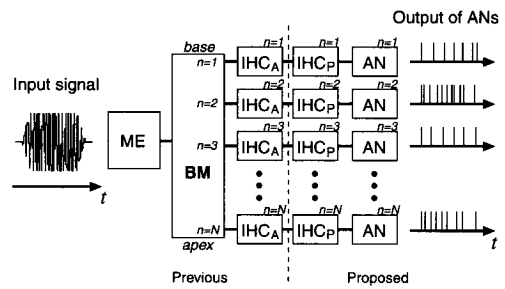


図-1 聴覚末梢系モデルの構成

ME: 中耳モデル。BM: 基底膜モデル(外有毛細胞モデルを含む)、IHC_A: 内毛細胞モデル(順応特性のモデル)。IHC_P: 内毛細胞モデル(位相固定性のモデル)。AN: 聴神経モデル。中耳、基底膜、内毛細胞モデル(順応特性のモデル)は、従来モデル[7]を使用する。内毛細胞モデル(位相固定性のモデル)、及び聴神経モデルは、本研究で新たに提案する。モデルの最終的な出力は、聴神経モデルの出力であるパルス列である。

有毛細胞モデルの入力となる[7]。 n 番目の内毛細胞モデルの出力が、これに接続されている n 番目の聴神経モデルの入力となる。

2.1 中耳、基底膜、外有毛細胞モデル

中耳は、音信号の1-3kHz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。また、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[17]。これらの性質を模擬するためGiguèreとWoodlandのモデル[7]を使用した。このモデルに採用されている基底膜モデルは、蝸牛の物理構造に基づいてモデル化されているため、少数のパラメータ(例えば、対象とする動物種の基底膜の長さ、幅、及び最小/最大振動周波数)で比較的簡単に動物種に合わせた全基底膜上での振動特性を模擬することができる。このモデルは機能モデルであると言い難いが、上記の利点があるため採用する。また、このモデルにおける、中耳、基底膜、及び外有毛細胞モデルは、分布定数回路で表現されているため、網目解析を用いて定式化を行い、ラプラス変換及び双線形変換を用いて離散化し、計算機上に実装した[18]。

基底膜モデルの出力例として、トーンバースト刺激(周波数4.8kHz、長さ25ms、立ち上がり/立ち下がり1.6ms、90dB)に対する、特徴共振周波数4.8kHzの位置(4.8kHzの音刺激に対して最も大きく振動する位置)での基底膜の速度を図-2に示す。モデルへの入力刺激が、トーンバーストのため、図-2に示す基底膜モデルの出力は、入力刺激と同様の時間波形を示している(入力刺激波形の図示は割愛)。図-2に示す基底膜モデルの出力が、この基底膜の位置に接続されている内毛細胞モデルの入力となる[7](図-1参照)。

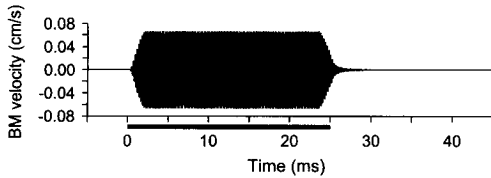


図-2 基底膜モデルの出力例

基底膜の特徴共振周波数が 4.8 kHz の位置での応答。入力刺激は、4.8 kHz のトーンバースト (長さ 25 ms, 立ち上がり/立ち下がり 1.6 ms, 90 dB)。バーは音の呈示区間を示す。

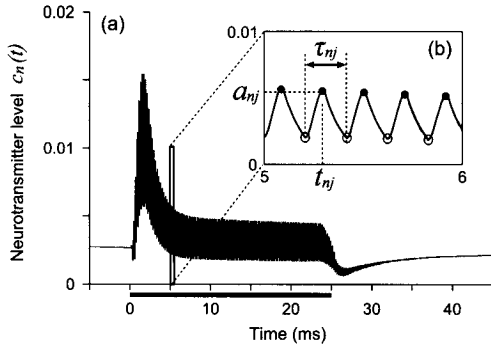


図-3 Meddis の内毛細胞モデル [19, 20] による順応特性の模擬例

入力は、図-2 に示した基底膜モデルの出力。実線の四角で囲まれた領域を (b) に拡大して表示。(b) の図中における記号については後述 (本文参照)。黒丸は極大点、白丸は極小点を表す。バーは音刺激の呈示区間を示す (図-2 参照)。

2.2 内毛細胞モデル

聴神経発火に現れる内毛細胞の性質としては、主に順応特性 (応答開始に強く反応する性質) と刺激周波数上昇に伴う位相固定性の消失が挙げられる [17]。

2.2.1 順応特性のモデル化

内毛細胞の順応特性については、Meddis のモデル [19, 20] がよく模擬できることが示されているため [21]、このモデルをそのまま使用した (従来モデル [7] に含まれる)。Meddis の内毛細胞モデル [19, 20] は、一階の連立常微分方程式で記述されている。本研究では、これを、オイラー法に基づいて数値計算することで計算機上に実装した。図-2 に示す基底膜モデルの出力を、Meddis の内毛細胞モデルに入力した場合の、モデルの出力を図-3 に示す。Meddis の内毛細胞モデルの出力は、内毛細胞-聴神経シナプス間に放出される神経伝達物質のレベル $c_n(t)$ である [19, 20]。ここで、 n は、Meddis の内毛細胞モデルが接続されている基底膜モデルの分路の番号を表している (図-1 参照)。Meddis の内毛細胞モデルは、応答開始に強い反応 (順応特性) を示している (図-3)。

2.2.2 位相固定性のモデル化

聴神経は、刺激周波数 (あるいは CF) の上昇と共に位相固定性が消失する。本研究では、この性質を、低域通過フィルタ (FIR, 又は IIR フィルタ) を用いずに模擬する方法を提案する。低域通過フィルタを使って信号の交流成分を減衰させる代わりに、信号の位相情報に揺らぎを加えることで位相固定性の消失をモデル化する。こうすることで、モデルの発火率と関係性の強い信号の振幅値に影響を与えずに、聴神経の位相固定性をモデル化することを狙う。まず、信号の位相情報に揺らぎを加えるために、連続信号の持っている情報を離散情報で表現する。

内毛細胞の順応特性を模擬した信号は、神経伝達物質質量のレベル $c_n(t)$ である (図-3)。まず、連続信号である $c_n(t)$ から、極大点 (図-3(b) 黒丸), 及び極小点 (図-3(b) 白丸) を抽出する。入力信号がたとえ複雑な信号であっても基底膜モデルを通過することで、CF 近傍をキャリアとし、振幅包絡が滑らかに変化する正弦振動に近づくため、信号の山と谷を検出する簡単なアルゴリズムで容易に $c_n(t)$ から極大点、極小点を抽出することができる。次に、シミュレーション開始時から j 番目の極大点の振幅値 a_{nj} , その時間 t_{nj} , 及び極大点に隣接する極小点間の時間間隔 τ_{nj} を計算する (式 (1))。

$$\{a_{nj}, t_{nj}, \tau_{nj}\} \quad (j = 1, 2, 3 \dots J_n - 1), \quad (1)$$

ここで、 J_n は、シミュレーション終了時までの、極大点の総数を表している。これらの離散化されたパラメータ $a_{nj}, t_{nj}, \tau_{nj}$ は、神経伝達物質質量のレベル $c_n(t)$ のそれぞれ、振幅情報、位相情報、周波数 (周期) 情報を表している。 $c_n(t)$ の信号は、連続値から離散値 ($a_{nj}, t_{nj}, \tau_{nj}$) に置き換えられたが、 $c_n(t)$ そのものの情報は、ほぼ式 (1) によって表現されている。

次に、聴神経の位相固定性をモデル化するために、 t_j (式 (1)) で表現されている位相情報に、揺らぎを加える (式 (2), (3), (4))。 n は、略記している。

$$\hat{t}_j = t_j + N(0, f(\tau_j)s(a_j)), \quad (j = 1, 2, 3 \dots J - 1), \quad (2)$$

$$f(\tau_j) = \tau_j(\omega_1\tau_j^{-\omega_2} + \omega_3), \quad (3)$$

$$s(a_j) = 1 + r_1e^{-r_2a_j}, \quad (4)$$

ここで、 $N(0, f(\tau_j)s(a_j))$ は平均 0, 分散 $f(\tau_j)s(a_j)$ に従う正規分布を表している。 $f(\tau_j)$ は、聴神経の入力周波数増加に伴う位相固定性の消失をモデル化している。 $\omega_1, \omega_2, \omega_3$ は、正の定数である。 τ_j が小さくなるほど、すなわち入力周波数が大きくなるほど、この

関数の値は大きくなり、位相がずれる。 $s(a_j)$ は、聴神経の入力音圧減少に伴う位相固定性の消失をモデル化している。 r_1 及び r_2 は、正の定数である。 a_j が小さくなるほど、すなわち入力音圧が小さくなるほど、この関数の値は大きくなり、位相がずれる。位相固定性に関しては、音圧レベルよりも周波数の影響の方が大きいので、 $s(a_j)$ の項は省略することもできる。内毛細胞モデルの最終的な出力は、式 (5) で与えられる。これを基に、聴神経モデルの膜電位を生成することで (後述) 聴神経の位相固定性が模擬可能となる。

$$\{a_j, \hat{t}_j, \tau_j\} \quad (j = 1, 2, 3 \dots J-1), \quad (5)$$

2.3 聴神経モデル

内毛細胞-聴神経間シナプスに神経伝達物質が放出されると、聴神経の膜電位が上昇する (シナプス後電位)。この電位は時間と共に減衰するが、電位があるレベルを超えると聴神経は神経スパイクを発生する。しかし、聴神経は、一度発火すると一定期間発火できない不応期 (約 1 ms) を持っている [17]。このような聴神経の神経パルス発生現象に対する最も単純なモデルは、シナプス後電位の生成を時間と共に上昇後減衰する関数を使ってモデル化し、それが一定レベル以上になった場合にパルスを出し、ただし不応期の間はパルスを出さないというものである。

本研究では、このモデルに沿って、聴神経シナプス後電位の生成を、時間経過と共に上昇後減衰する単純な関数 “ te^{-t} ” を使ってモデル化する。 n 番目の内毛細胞モデルから n 番目の聴神経モデルへの入力は、 $\{a_j, \hat{t}_j, \tau_j\}$ ($j = 1, 2, 3 \dots J-1$) である (式 (5))。 n は略記している。そこで、時刻 \hat{t}_j におけるシナプス後電位をそのときの振幅値 a_j に比例させた $a_j(t - \hat{t}_j)e^{-(t - \hat{t}_j)}$ で表すと、時刻 t でのシナプス後電位の値は、その総和として式 (6) で表される。

$$V(t) = \sum_{\{j|\hat{t}_j+h(\tau_j)<t\}} c a_j [t - \hat{t}_j - h(\tau_j)] e^{-(t - \hat{t}_j - h(\tau_j))T(\tau_j)}, \quad (6)$$

$$h(\tau_j) = h_1 + h_2 \tau_j, \quad (7)$$

$$T(\tau_j) = T_1 e^{-T_2 \tau_j}, \quad (8)$$

ここで、 c は正の定数、 $h(\tau_j)$ は、聴神経発火の位相遅延を補正するためのもので、 h_1 及び h_2 は定数である。 $h(\tau_j)$ の値が大きくなるほど、内毛細胞からの出力は遅れて聴神経モデルに入力される。 $T(\tau_j)$ は、聴神経モデルの周波数選択性を補正するための関数で、 T_1 及び T_2 は正の定数である。 τ_j の値が大きくなる (入

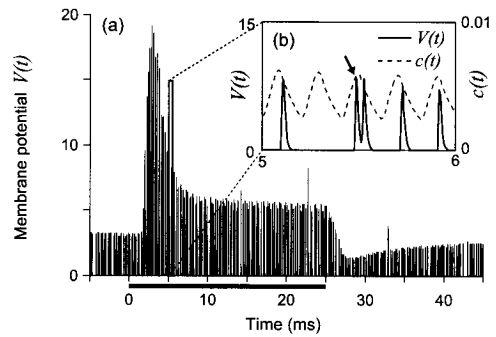


図4 聴神経モデルのシナプス後電位の生成例
実線の四角で囲まれた領域を (b) に拡大して表示。入力 $c(t)$ は、式 (5) で与えられる、内毛細胞モデルの最終的な出力である式 (5) で与えられる情報。拡大図における点線は、図-3(b) と同じ。聴神経モデルの CF は、4.8 kHz。バーは音刺激の呈示区間を示す (図-2 参照)。

力周波数が低くなる) ほど、この関数値は小さくなる。すなわち、刺激周波数に応じてシナプス後電位の減衰時間を早くすることで、聴神経の周波数応答における、発火率の周波数軸に対する全体的な傾きを制御することを狙っている。なお、生理データとの詳細な比較が必要ない場合には、 $T(\tau_j)$ 、 $h(\tau_j)$ の項は省略することもできる。

内毛細胞モデルの最終的な出力である $\{a_j, \hat{t}_j, \tau_j\}$ ($j = 1, 2, 3 \dots J-1$) (式 (5)) を聴神経モデルに入力した場合の、シナプス後電位の生成結果の一例を図-4 に示す。図-4(b) から、聴神経モデルのシナプス後電位のピーク (実線) は、Meddis の内毛細胞モデルの神経伝達物質量のレベル $c(t)$ のピーク (点線) に対してずれていることが確認できる (矢印)。これは、2.2.2 項において位相固定性をモデル化した結果である。このずれ幅を制御することにより、聴神経の位相固定性の模擬を行う。

聴神経のパルス発生モデル化については、シナプス後電位 ($V(t)$) が閾値以上の時発火 ($S(t) = 1$)、ただし不応期の間は発火しない ($S(t) = 0$) とした (式 (9), (10))。

$$S(t) = \begin{cases} 1 & V(t) \geq U(\alpha, \beta) \\ & \text{and } S(t') = 0 \text{ for } t' \in [t - t_r, t] \\ 0 & \text{otherwise,} \end{cases} \quad (9)$$

$$t_r \sim N(\mu_r, \sigma_r^2), \quad (10)$$

ここで、 t_r は不応期をモデル化したものである。実際の聴神経発火では、不応期が微小に変動すると考え、 t_r を、平均 μ_r 、分散 σ_r^2 の正規分布でモデル化した。 $U(\alpha, \beta)$ は、発火の閾値をモデル化したものである。実

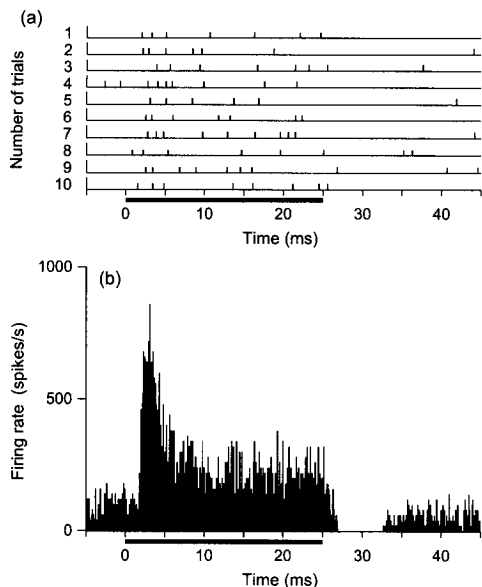


図-5 聴神経モデルの出力

(a) 音刺激を繰り返し表示した場合の聴神経モデルの出力。各試行の縦線は発火時刻を表す。(b) モデルの応答を 300 回加算平均した刺激時間後 (PST) ヒストグラム。PST ヒストグラムは時間ビン幅 200 μ s で作成。入力、図-4 で用いた入力と同じ。聴神経モデルの CF は 4.8 kHz。バーは音刺激の呈示区間を示す (図-2 参照)。

際の聴神経では、音圧レベルや周波数などの条件が同じであっても、必ず同じパターンで発火するわけではない。また、刺激の周波数が低い場合でも、刺激の周期ごとに必ず発火するわけではない。そこで、閾値を α から β まで一様乱数で変化させて、聴神経の確率的な発火をモデル化することを狙った。

図-4 の場合と同様に、内毛細胞モデルの出力である $\{a_j, t_j, \tau_j\}$ ($j = 1, 2, 3 \dots J-1$) (式 (5)) を、聴神経モデルに入力したときの、聴神経モデルの最終的な出力を図-5(a) に示す。聴神経モデルは、生理実験で計測される聴神経発火と同様にパルス列を出力している。また、同じ刺激であっても同じ時刻に発火していない。更に、聴神経モデルは、Meddis の内毛細胞モデルの順応特性 (図-3) をパルス頻度で表現できている (図-5(b))。

3. パラメータ値の設定及び計算機シミュレーションの方法

中耳モデルの音響伝達特性、及び基底膜モデルにおける基底膜の長さ、反応周波数帯域等のパラメータ値は、Lutman と Martin [22], Greenwood [23], 及び Echteler ら [24] のデータを基に、ネコの特性に近づくように設定した。内毛細胞モデル (順応特性のモデル) は、Meddis ら [25] のパラメータ値をほぼそのまま

表-1 聴覚末梢系モデルのパラメータ値。括弧内は低自発発火率の聴神経応答を模擬するためのパラメータ値。中耳モデルにおいて表記されていないパラメータ値は、Lutman と Martin [22] において用いられているパラメータ値と同じ。パラメータの意味については、中耳から内毛細胞モデル (Meddis) までは、Giguère と Woodland [7] を参照、それ以外は本文参照。

Middle ear model	
$R_{al} = 100 \Omega$	$r = 30$
$C_{st} = 0.2 \mu F$	
Basilar membrane model	
$F = 456.0 \text{ Hz}$	$a = 0.84 \text{ cm}^{-1}$
$k = 0.85$	$N = 192$
$f_1 = 57,000 \text{ Hz}$	$f_N = 100 \text{ Hz}$
$l_{bm} = 2.5 \text{ cm}$	$\rho_w = 0.05 \text{ g/cm}^3$
$A(x) = 0.024e^{-0.8x} \text{ cm}^2$	$b(x) = 0.008e^{0.615x} \text{ cm}$
$M_n = 0.015 \text{ g/cm}^2$	$Q_n = 2$
Outer Hair cell model	
$G = 0.99$	$d_{1/2} = 5.75 \times 10^{-6} \text{ cm}$
Inner hair cell model	
(Adaptation model: Meddis [19, 20])	
$p = 1,000.0 (50.0) \text{ s}$	$A = 2.0$
$B = 300.0$	$g = 6,400.0$
$y = 5.05$	$l = 2,500$
$r = 6,580.0$	$x = 52.0$
$m = 1.0$	
(Phase-locking model: Proposed)	
$\omega_1 = 1.0 \times 10^{-7}$	$\omega_2 = 1.69$
$\omega_3 = 0.092$	
$r_1 = 0.0$	$r_2 = 0.0$
$T_1 = 1.0 \times 10^5 (4.0 \times 10^5) \text{ s}^{-1}$	$T_2 = 200.0 \text{ s}^{-1}$
(Auditory nerve model: Proposed)	
$\alpha = 1.15 (0.30)$	$\beta = 100.0 (5.0)$
$h_1 = 0.0 \text{ s}$	$h_2 = 0.0 \text{ s}$
$\mu_r = 0.0008 \text{ s}$	$\sigma_r = 7.5 \times 10^{-5} \text{ s}$
$c = 5.0 \times 10^4$	

採用した。本研究で新たに提案した内毛細胞モデル (位相固定性のモデル)、及び聴神経モデルのパラメータについては、ネコの聴神経の発火特性 (例、図-8, 図-9) を模擬するように、試行錯誤的に適切なパラメータ値を手動で決定した。使用したモデルのパラメータ値を表-1 にまとめる。

4.3 節では、動物種や聴神経の性質に合わせて表-1 のパラメータの一部を変更した。本末梢系モデルは、位相固定性を $\omega_1, \omega_2, \omega_3$ で、発火率を α, β で、位相遅延特性を h_1, h_2 で、それぞれ独立に制御できるように機能モデル化している (2.2.2 項, 2.3 節, 4.1 節参照)。モデルのパラメータ値の設定は、初めに、発火

率を α , β を用いて生理データに合わせて調整し, 次に位相固定性, 位相遅延特性という順番で調整するという方法で行った (これらのパラメータとモデル出力との関係は, 2.2.2 項, 2.3 節, 4.1 節を参照)。その他のパラメータ値 (T_1 , T_2 , μ_r , σ_r , c) の調整は, 生理データの模擬をより高精度にするために行った (r_1 , r_2 は用いなかった)。

モデルの計算機シミュレーションにおいて使用した刺激 (入力) は, 比較対象の生理データが得られた実験で使用された刺激と同じものを用いた。また, モデルの出力 (パルス列) に対しては, すべて, 比較対象の生理データと同じデータ処理 (例えば, 各種ヒストグラムの作成) を施した。シミュレーションはサンプリング周波数 48 kHz で行った。2.2.2 項 (位相固定性のモデル化) において, 無音区間での極大点, 極小点の分析が可能のように, シミュレーションで使用した刺激の無音区間には 0 dB SPL のピンクノイズを付加した。

4. 結 果

4.1 パラメータ依存性

本研究で新たに提案した位相固定性の機能モデル (2.2.2 項) の有効性を検証するために, 本末梢系モデル出力の位相固定レベルを, 発火率と独立に制御できるかどうかを調べた。また, 併せて, モデルの発火率を位相固定レベルと独立に制御できるのかも調べた。

聴神経の位相固定性を模擬するために導入した揺らぎ量 $N(0, f(\tau_j)s(\tau_j))$ における主なパラメータ (関数 $f(\tau_j)$ (式 (3)), 及び聴神経モデルの発火閾値の下限値であるパラメータ α (式 (9)) を変化させたときの位相固定レベル, 及び発火率の変化を図-6 に示す。

図-6 において, 縦軸の同期指数は, 発火の位相固定レベルを表す指標で, 0 から 1 の値をとり, この値が大きいくほど入力刺激の位相によく同期して発火していたということを表す [16]。 $f(\tau_j)$ のみを変化させた場合, 同期指数のみが変化し, 発火率はほとんど影響を受けていない (図-6(a))。逆に, α のみを変化させた場合, 同期指数はほぼ一定で, 発火率のみが変化している (図-6(b))。また, 同期指数, 発火率の変化はそれぞれのパラメータ値の変化に対してはほぼ線形に変化している。この性質は, モデルの出力特性を生理データに合わせる際に有効である。以上の結果より, モデル出力の位相固定レベルと発火率は, それぞれ独立したモデルのパラメータで, ほぼ独立に制御できることが分かった。

関数 $f(\tau_j)$ (式 (3)) は, パラメータを三つ (ω_1 , ω_2 , ω_3) 含んでいるため, 更にその位相固定性への影響を

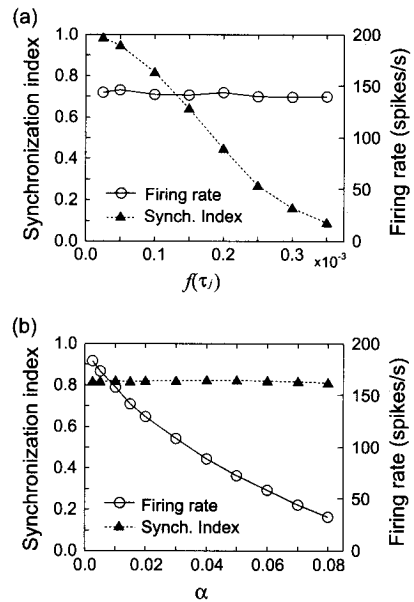


図-6 モデルのパラメータ値の位相固定性, 及び発火率への影響

(a) α (式 (9)) を固定, $f(\tau_j)$ (式 (3)) のみ変化。(b) $f(\tau_j)$ を固定, α のみ変化。縦軸の同期指数は発火の位相固定レベルを表す指標 [16]。入力刺激は, 1 kHz, 400 ms, 64 dB SPL のトーンバースト。

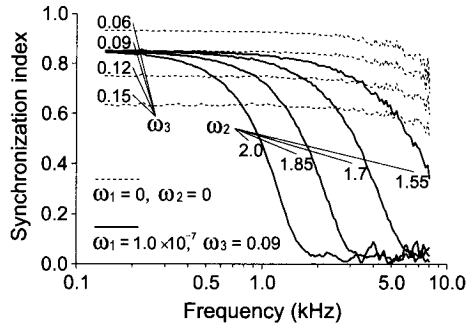


図-7 パラメータ ω_2 , ω_3 の位相固定性への影響

点線は, ω_1 , ω_2 の値を固定し, ω_3 の値を変化させた場合の, モデルの同期指数の変化を表している。実線は, ω_1 , ω_3 の値を固定し, ω_2 の値を変化させた場合のモデルの同期指数の変化を表している。縦軸の同期指数は発火の位相固定レベルを表す指標 [16]。入力刺激は, 1 kHz, 400 ms, 64 dB SPL のトーンバースト。各パラメータについては, 式 (3) を参照。

調べた。 ω_2 , ω_3 を, 他のパラメータを固定して, それぞれ変化させたときの同期指数の変化を図-7 に示す。 ω_1 (及び ω_2) を 0 にした場合, 同期指数は周波数によらずほぼ平坦な特性を示している (図-7 点線)。この状態で, ω_3 を変化させた場合, 周波数に依存した変化はなく, 値が大きくなるにつれ同期指数が全体的に低下している。次に, ω_1 , ω_3 の値を固定し, ω_2 の値を変化させた場合, ω_2 の値が大きくなるほど同期指数

が減少し始める周波数が低くなっている (図-7 実線)。 ω_1 のみを変化させた場合は、今回使用したパラメータ値の付近では、同期指数の変化が ω_2 を変化させた場合と類似しているため省略した。以上の結果は、聴神経の周波数上昇に伴う同期指数の低下を、二つのパラメータを使って効率的に制御できることを示している。

4.2 モデルの基本的な応答特性

本末梢系モデルの出力するパルス列の生理学的な妥当性を評価するため、また、広範囲の CF に渡るモデルのパラメータ値設定の妥当性を評価するために、聴神経発火の基本的な特徴量である発火率と位相固定性に対して、モデルによる模擬を行った (「はじめに」条件 (1), (3) 参照)。

4.2.1 発火率表現

低及び高自発発火率を示すネコ聴神経のトーンバースト刺激 (400 ms, 1.5 kHz) に対する発火率表現を、本末梢系モデルにより模擬した結果を図-8 に示す。図-8 において、上段、下段はそれぞれ、低及び高自発発火率のモデル及び聴神経の応答を表している。

図-8 に示す低及び高自発発火率の聴神経応答では、音圧レベルの上昇に伴い、反応する聴神経の CF の範囲が広がっている。しかし、高音圧レベル (77 dB) における高自発発火率の聴神経応答では、CF が 1 kHz から 4 kHz の範囲で発火率がほぼ飽和しているが (図-8

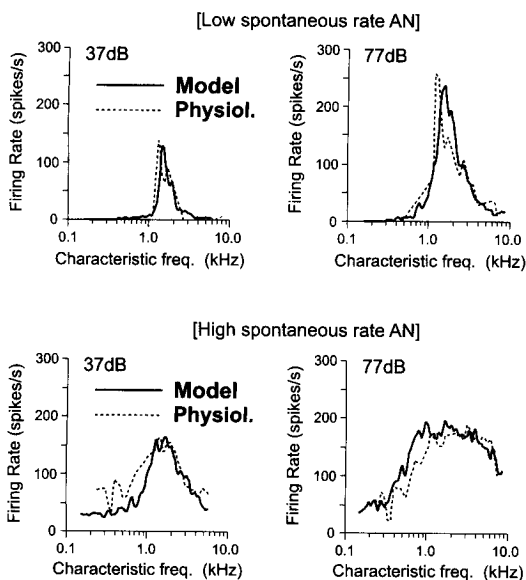


図-8 1.5 kHz のトーンバースト刺激に対するネコ聴神経の発火率表現に対するモデルの模擬結果 (Model): モデルの応答, (Physiol.): 生理データ [26]。各図は、0.125 オクターブごとに、0.25 オクターブの幅で移動平均を取った結果。上段、下段はそれぞれ、低及び高自発発火率のモデル及び聴神経の応答を示す。図中の数字は音圧 (dB SPL) を表す。

下段右点線)、低自発発火率の聴神経応答ではそのような発火率の飽和は見られない (図-8 上段右点線)。これは、低自発発火率の聴神経は、高自発発火率の聴神経に比べて、刺激の音圧レベルを発火率で表現する際のダイナミックレンジが広いということを表している。モデルは、これらの聴神経の発火率表現に関する性質を模擬できている (図-8 実線)。低自発発火率、及び高自発発火率の聴神経の応答特性は大きく異なるが (図-8 上段、下段)、三つのパラメータ値 (α , β , T_1) の変更で、それらの応答特性を模擬することができた (表-1 参照)。図-8 実線で示したモデルの応答は、図-8 点線で示した聴神経のデータと同様に、広範囲の CF に渡る多数の聴神経モデルの出力 ($N > 100$) から算出されている。よって、この結果は、広範囲の CF に渡る多数の聴神経モデルのパラメータ値が、生理データに合わせて適切に設定されていたということを表している。聴神経モデルのパラメータ値は、それぞれの CF で生理データを模擬するように変えているわけではなく、すべての聴神経モデルで固定のパラメータ値を用いている点は注目すべきである (表-1 参照)。以上の結果から、トーンバースト刺激に対するネコ聴神経の広範囲の CF に渡る発火率表現を、適切なモデルのパラメータ値設定により (CF によらず固定)、本末梢系モデルが模擬できることが分かった。

4.2.2 位相固定性

ネコ聴神経の位相固定性を、本末梢系モデルにより模擬した結果を図-9 に示す。図-9 (Physiol.) に示す生理データには、様々な CF を持つ聴神経の応答が含まれている。モデルでは、入力刺激の周波数を聴神経モデルの CF と等しく設定し、多数の CF の聴神経モデルの結果を図-9 (Model) に表示した。

モデルは、生理データにおける 1 kHz からの同期指数の減少傾向を定量的に模擬できている (図-9 × 印)。モデルのデータと生理データ (最小自乗近似曲線) との差 (絶対値) は、平均 0.0068, 標準偏差 0.0098 であった (5 kHz まで)。以上の結果から、広範囲の CF に渡る聴神経の位相固定性を、適切なモデルのパラメータ値設定により (CF によらず固定, 表-1 参照)、本末梢系モデルが模擬できることが分かった。また、この結果は、2.2.2 項における位相固定性のモデル化 (式 (2)) の有効性も同時に示している (図-7 も参照)。

4.3 聴神経の様々な発火特性への応用

基底膜、外有毛細胞、内有毛細胞、聴神経の性質が反映される聴神経の様々な発火特性、すなわち、聴神経の周波数応答特性、発火位相分布、発火時間間隔分布、発火確率分布、二音発火率抑圧、二音同期抑圧について、モデルによる模擬を行った (「はじめに」条件

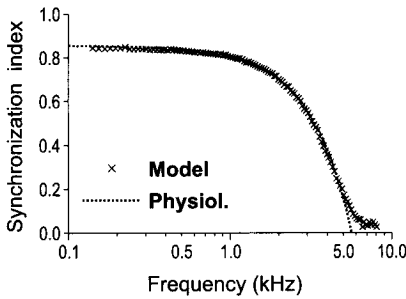


図-9 ネコ聴神経の位相固定性に対するモデルによる模擬結果

縦軸の同期指数は発火の位相固定レベルを表す指標 [16]。生理データ (点線) は, Blackburn と Sachs が最小自乗近似した結果 [27] を表示 (Synch. index = $0.86-0.04 f-0.02 f^2$, f : kHz)。聴神経の位相固定性は, 約 1 kHz から減少し始め, 5 kHz ではほぼ消失する。刺激の音圧レベルは, Johnson による生理実験 [16] では 80 dB SPL まで用いられている。モデルでは, 入力刺激の音圧レベルは 80 dB SPL とした。

(4) 参照。それぞれの発火特性の発生機序については, [17] 等を参照)。これらの模擬に関しては, 生理データによって動物種が異なり, かつ個々の聴神経で発火率などが異なるため, モデルの応答を計算するために用いるパラメータ値は, 個々の聴神経の生理データを模擬するように一部変更した。紙面の都合上, 変更したすべてのパラメータについてそのモデル出力への影響を記述することができないため, 変更したパラメータ値のみを図-10~15の説明文に示した (太字は提案モデルのパラメータ。表-1 参照)。図-10~15の説明文中の離散化された基底膜モデルの位置 n は, 聴神経モデルの CF を求め, その CF に接続されている内毛細胞及び基底膜の位置を求めることで算出した。

4.3.1 周波数応答特性

トーンバースト刺激に対して, 単一聴神経は, 音圧レベルの上昇と共に自身の CF 以外の広い範囲の刺激周波数に反応するようになる。この性質は, 音圧レベル一定で, 聴神経の発火率を周波数の関数として表した, 等強度関数によって表される。

図-10 は, リスザル単一聴神経 (CF 1,700 Hz) の等強度関数を, モデルにより模擬した結果を示している。モデルは, 聴神経の音圧レベル上昇に伴う反応周波数の広がりを模擬できている。また, この傾向は, 高域よりも低域周波数領域のほうが顕著であるという生理データの傾向もモデルは模擬できている。

4.3.2 発火位相分布

単一周波数の音刺激に対して, 聴神経発火の起こった刺激の位相をヒストグラムで表すと, 周期ヒストグラムが作成できる。この周期ヒストグラムからは, 刺激周期のどの位相で発火していたかということが分かる。

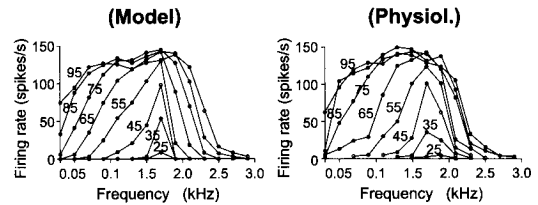


図-10 リスザル単一聴神経 (CF 1,700 Hz) の等強度関数をモデルにより模擬した結果

(Model): モデルの応答。(Physiol.): 生理データ [28]。図中の数字は音圧レベルを表している。モデルの CF は生理データと同じ 1,700 Hz。等強度関数は, 刺激の音圧レベル一定で聴神経の発火率を刺激周波数の関数として表したものである。両図では, 様々な音圧レベルで得られた等強度関数を重ね書きしている。パラメータ値: $n = 135$, $\rho_w = 0.5$, $p = 12,000$, $B = 1,300$, $g = 7,000.0$, $y = 12.6$, $x = 100.0$, $T1 = 2.3 \times 10^5$, $T2 = 150.0$, $\alpha = 2.8$, $\beta = 35.0$ 。

図-11(a) は, リスザル単一聴神経 (CF 1,100 Hz) の周期ヒストグラムを, モデルにより模擬した結果を示している。聴神経の周期ヒストグラムでは (図-11(a) 下段), 刺激周波数が低い方が, 特定の位相に発火が集中する傾向が強い (位相固定レベルが高い, あるいは同期指数が高い)。また, ヒストグラムのピークは, 刺激周波数が高くなるにつれ右の方に移動している, 言い換えれば, 発火する位相が遅れている。モデルは, これら聴神経の発火位相に関する特徴を模擬できている (図-11(a) 上段)。図-11(b) は, 図-11(a) のデータにおける発火数を表しているが, モデルは, 生理データの発火位相だけでなく発火数分布も模擬できている。

4.3.3 発火時間間隔分布

図-11(a) に示した周期ヒストグラムから分かるように, 刺激周波数が低い場合には, 聴神経は入力刺激の特定の位相に良く同期して発火する。しかし, このような位相同期発火は, 刺激の周期ごとに必ず起こるわけではなく, 数周期に一回といった確率で起こる。この性質は, 隣り合う発火の時間間隔を計算し, それをヒストグラムとして表したスパイク間-間隔 (inter-spike interval: ISI) ヒストグラムを分析することで捉えることができる。

図-12(a) は, リスザル単一聴神経 (CF 1,100 Hz) のスパイク間-間隔ヒストグラムと, それに対するモデルによる模擬結果を示している。図-12(a) に示す聴神経の応答では, 刺激周期 (周波数) に依存した規則的な時間間隔での発火が見られる (複数の山のピークの間隔が刺激周期にほぼ一致している)。また, この聴神経が高頻度で発火できる刺激周波数 (1,000 Hz) では, ヒストグラムの分布が, 短い発火時間間隔の方に偏っているが (周期ごとに発火し易い), この聴神経が低頻度でしか発火できない帯域幅上限付近の周波数

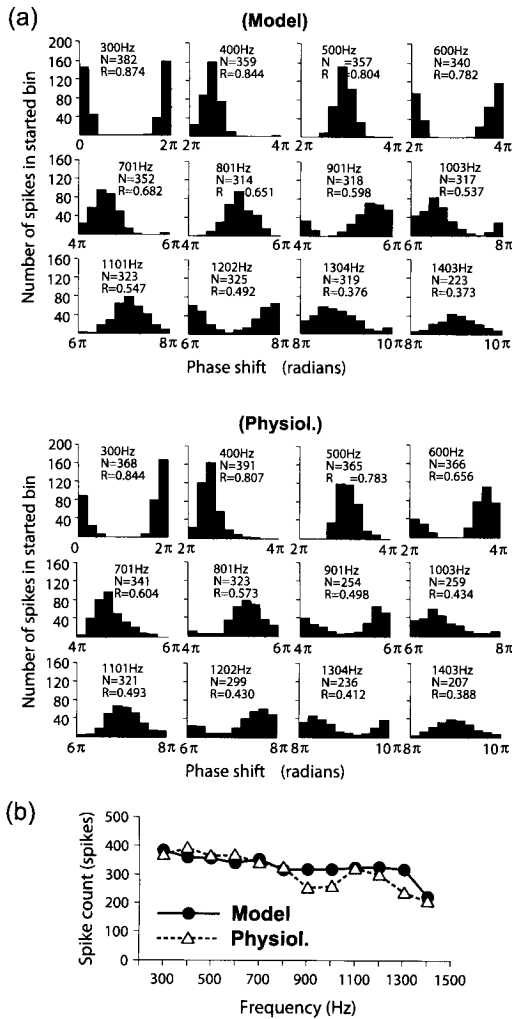


図-11 リスザル単一聴神経 (CF 1,100 Hz) の周期ヒストグラムに対するモデルによる模擬結果 (a)。(Model)：モデルの応答。(Physiol.)：生理データ [29]。各周期ヒストグラムを作成するために基準とした最初の位相を横軸左端点に表示。各図の上部に刺激周波数を表示。N は図中の総発火数を表し、刺激周波数の関数として (b) に表示。R は同期指数。モデルの CF は生理データと同じ 1,100 Hz。パラメータ値： $n = 150$, $p = 2,000.0$, $\omega_1 = 1.35 \times 10^{-4}$, $\omega_2 = 1.0$, $\omega_3 = 0.035$, $\tau_2 = 310.0$, $\alpha = 3.0$, $\beta = 60.0$, $h_1 = 0.0025$, $h_2 = -0.3$ 。

(1,600 Hz) では、そのような偏りはない。モデルは、これらの発火時間間隔に関する聴神経の特徴を模擬できている。図-12(b) は、図-12(a) に示すデータの発火数を示している。モデルは、聴神経の発火時間時間間隔に関する性質だけでなく、発火数についても聴神経のデータを模擬できている。

4.3.4 発火確率分布

図-12(a) に示したように、聴神経の発火は、刺激周波数が低い場合でも刺激の周期ごとに必ず発火するわ

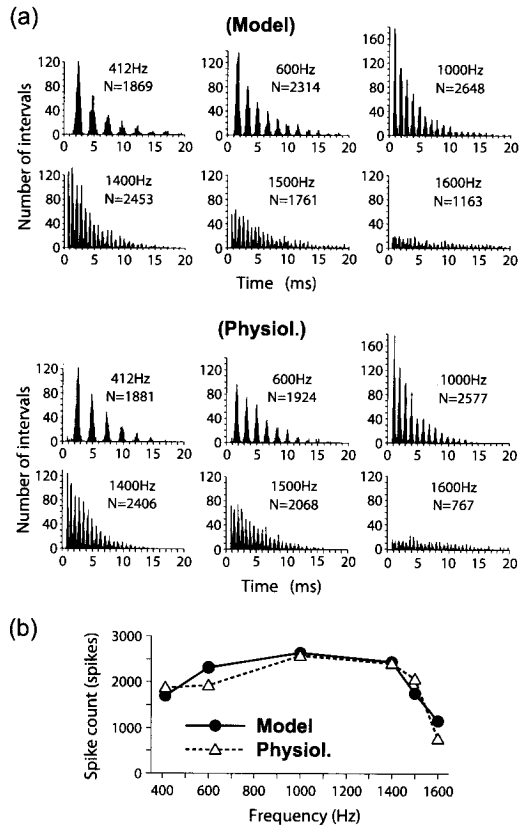


図-12 リスザル単一聴神経 (CF 1,100 Hz) のスパイク間隔ヒストグラムに対するモデルによる模擬結果 (a)。(Model)：モデルの応答。(Physiol.)：生理データ [30]。刺激の音圧レベルは両図とも 80 dB。刺激周波数を各図の上部に表示、刺激の持続時間は 1 s。ヒストグラムの時間ピンの幅は 100 μ s。N は総発火数を表し、刺激周波数の関数として (b) に表示。モデルの CF は生理データと同じ 1,100 Hz。モデル、生理データともに、刺激周波数の倍数成分に発火が集中している。パラメータ値： $n = 150$, $p = 11,000.0$, $\tau_1 = 82,000.0$, $\tau_2 = 140.0$, $\alpha = 0.7$, $\beta = 78.0$ 。

けではない。また、一度発火すると一定期間 (約 1 ms) 全く発火できない期間が存在する (不応期)。このような聴神経発火の性質は、発火確率を時間の関数として表したハザード関数で表される。

図-13 は、スナネズミ聴神経 (CF 4,300 Hz) のハザード関数を、モデルにより模擬した結果を示している。図-13 (Physiol.) に示す聴神経の発火確率は、不応期 (約 1 ms) 後、急速に上昇し、その後は時間経過と共にゆっくりと上昇している。図-13 (Model) に示すモデルの応答は、聴神経のハザード関数を発火確率 0.1 程度の差の範囲内で模擬できている。なお、モデルから求めたハザード関数が、生理データよりもばらついているが (特に、15 ms 後)、これは、この関数を計算するために使用したデータ量 (総発火数) に違いがある

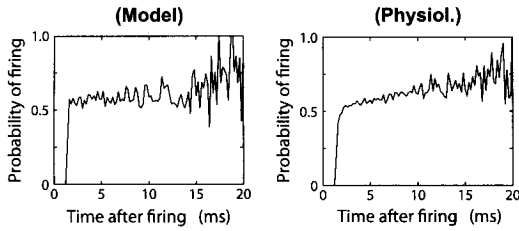


図-13 スナネズミ単一聴神経 (CF 4,300 Hz) のハザード関数に対するモデルによる模擬結果 (Model) : モデルの応答。(Physiol.) : 生理データ [31]。モデルのハザード関数は、生理データと同様に、スパイク間-間隔ヒストグラムから計算した [31]。ハザード関数は、聴神経の発火確率を時間の関数として表したものである。モデルの CF は生理データと同じ 4,300 Hz。刺激周波数は、両図とも 4,300 Hz。パラメータ値 : $n = 98$, $p = 50,000.0$, $\alpha = 0.01$, $\beta = 250.0$, $\mu_r = 0.0015$, $\sigma_r = 45.0 \times 10^{-5}$ 。

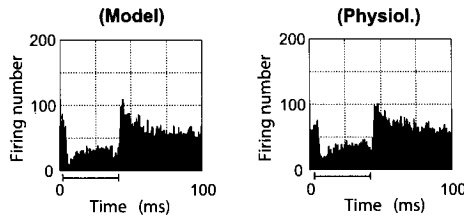


図-14 ネコ単一聴神経 (CF 4.8 kHz) の二音発火率抑圧現象に対するモデルによる模擬結果 (Model) : モデルの応答。(Physiol.) : 生理データ [32]。両図とも、第一音 (4.8 kHz, 40 dB) に対する応答が、第二音 (5.8 kHz, 30 dB) の呈示 (バーの位置) で抑圧されている (二音発火率抑圧 [32])。両図とも、応答を PST ヒストグラムで表示。モデルの CF は生理データと同じ CF 4.8 kHz。パラメータ値 : $n = 93$, $M = 0.00015$, $Q = 4.0$, $d_{1/2} = 0.0115 \times 10^{-6}$, $p = 130,000.0$, $B = 600.0$, $g = 2,800.0$, $x = 32.0$, $\alpha = 4.3$, $\beta = 20.0$ 。

ため、応答特性の差ではない。生理データの総発火数は、52,065 spikes で、モデルのそれは 22,886 spikes であった。

4.3.5 二音発火率抑圧

二つの音刺激の周波数と音圧レベルをうまく組み合わせると、一番目の音刺激に対する聴神経の応答が、二番目の音刺激により抑圧されるという現象が起こる [32] (二音発火率抑圧)。

図-14 は、ネコ聴神経の二音発火率抑圧現象を、モデルにより模擬した結果を示している。図-14 (Physiol.) に示す生理データでは、4.8 kHz トーンバースト刺激に対する聴神経の応答が、その刺激中に呈示された 5.8 kHz トーンバースト刺激により抑圧されている (バーの位置に注目)。図-14 (Model) に示すモデルの応答は、この聴神経の二音発火率抑圧現象を模擬できている。

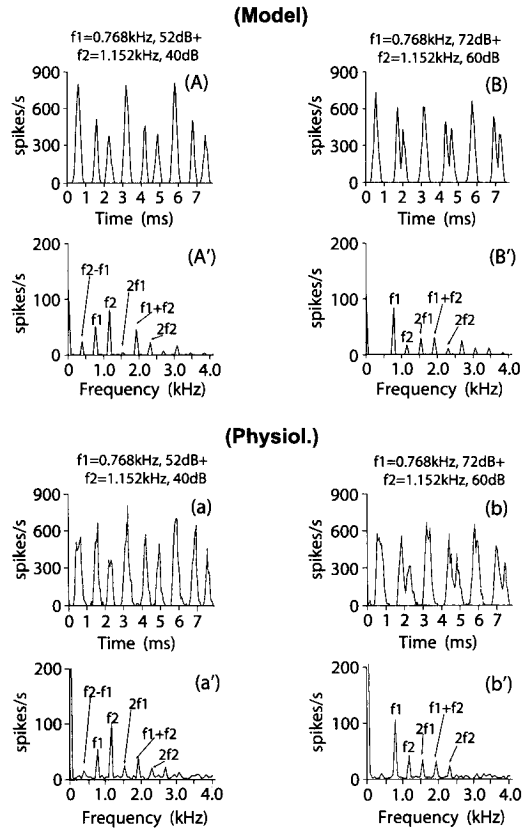


図-15 ネコ単一聴神経 (CF 1,240 Hz) の二音同期抑圧及び結合音生成現象に対するモデルによる模擬結果 (Model) : モデルの応答。(Physiol.) : 生理データ [33]。(A), (a) : 0.768 kHz (f_1) と 1.152 kHz (f_2) のトーンバースト刺激をそれぞれ、52 dB, 40 dB の音圧レベルで同時に呈示した場合の周期ヒストグラムを表示 (周期は、7.8125 ms)。(B), (b) : 二音 (f_1, f_2) の音圧レベルを、それぞれ 20 dB 上昇させた場合。(A'), (B'), (a'), (b') : 上図のフーリエ解析の結果。モデルの CF は生理データと同じ 1,240 Hz。モデル、及び生理データともに、音圧レベルが 20 dB 上がると (右図)、発火の主要な同期成分であった f_2 が抑制され、 f_1 成分が顕著になっている (二音同期抑圧 [33])。パラメータ値 : $n = 146$, $Q = 1.0$, $d_{1/2} = 0.0288 \times 10^{-6}$, $p = 5,000.0$, $\tau_2 = 50.0$, $\alpha = 0.3$, $\beta = 85.0$ 。

4.3.6 二音同期抑圧及び結合音生成

二音 (f_1, f_2) を組み合わせさせた刺激の音圧レベルを変化させると、一方の周波数に対する聴神経発火の位相同期レベルが抑圧されるという現象が起こる [33] (二音同期抑圧)。また、二音同時に呈示することで、その組み合わせ周波数 (例えば、 $f_1 + f_2$) に同期した発火が見られるようになる [33] (結合音生成)。ネコ聴神経のこれらの性質を、モデルにより模擬した結果を図-15 に示す。

図-15 (Physiol.) において、二音の音圧レベルが低い場合には、聴神経発火に含まれる最もレベルの高い

位相同期成分は f_2 である。(図-15(a'))。これは、図-15(a) に示す周期ヒストグラムの山の数が 9 個であることから分かる ($1,000/f_2 = 7.8125/9$)。しかし、二音の音圧レベルが 20 dB 高くなると、 f_2 の周波数成分は抑圧され、 f_1 の成分が突出している (図-15(b')), 図-15(b) において山の数は 6 個)。また、両音圧レベルで、 f_1 と f_2 の組み合わせ成分である、 $f_1 + f_2$ や、 $f_2 - f_1$ に同期した発火が見られる (図-15(a'), (b'))。図-15 (Model) に示すモデルの応答は、以上の二音同期抑圧及び結合音生成現象を模擬できている。

5. 考 察

本研究では、モデル出力の位相固定レベルを発火率とは独立に制御可能なモデル化法 (位相固定のモデル) と、パルス列を出力する聴神経モデルを提案し、従来のモデルと組み合わせることにより末梢系モデルを構築した。これまで、聴覚末梢系モデルは多数報告されているが (「はじめに」参照)、モデルの評価法はモデルを使用する目的によって様々であるため、モデル間でモデルの優位性を単純に比較することは難しい。本論文の目的は、中枢神経系モデルの入力段としての使用に適した「はじめに」で述べた四つの条件を満足する末梢系モデルを構築することであった。

条件 (1) に関して、本研究ではパルス列を出力する聴神経モデルを提案し (2.3 節)、モデルの出力 (パルス列) を生理データと比較することで、中枢神経系モデルへの入力としてのモデル出力の生理学的妥当性を示した (4.2 節)。条件 (2) に関して、新たに提案したモデル化法 (2.2.2 項) により、末梢系モデルの位相固定性を、発火率とは独立に二つ (最大三つ) のパラメータを使って制御できることを示した (4.1 節, 図-7)。従来モデルの中で、最も条件の満足度が高い Zhang らのモデル [13] では、位相固定レベルを制御するために必要なパラメータ数は七つである。また、本モデルの発火率に関しても、位相固定レベルとは独立に、主の一つのパラメータで値を制御できることを示した (4.1 節, 図-6)。よって、本モデルは、従来モデルと比較して、個々の聴神経で異なる発火率や位相固定レベルに対してモデルのパラメータ値の設定が容易になったと言える。条件 (3) に関して、4.2 節では、表-1 に示したパラメータ値 (CF によらず固定) を使って、広範囲の CF に渡るネコ聴神経の発火率、及び位相固定性をモデルが精度良く模擬できることを示した。条件 (4) に関して、4.3 節では、モデルの応用として、聴神経の様々な発火特性を、本モデルが模擬できることを示した。

4.3 節に示したモデルによる生理データの模擬に関し

て、必ずしも本研究で新しく提案した部分モデル (2.2.2 項, 2.3 節) によって、生理データの模擬が成功したとは言えない項目もあるが (4.3.1 項, 4.3.5 項)、末梢系の統合モデルとして、各部分モデルの接続が良好に行われた結果であると捉えることはできる。また、全の項目で定量的な評価は行っていないが、各図において定性的に比較する限りでは、中枢神経系モデルの入力としては十分な精度のパルス列が得られたと考える。

従来の末梢系モデルにおいて、本末梢系モデルのようにパルス列を出力し、かつ、モデルの評価として、聴神経の数多くの発火特性について、モデルの出力と生理データとを実際に比較している例は少ない。中枢神経系モデルの入力として聴神経発火を模擬したパルス列を得るという観点では、パルス列を出力し、それに対して評価を行っている本モデルは、従来モデルよりも有用である。しかし、聴神経に関する性質は本論文で扱った限りではないため、今後は、中枢神経系モデルの入力として必要な聴神経の性質について、逐次本末梢系モデルの評価が必要になってくるものと考えられる。

6. おわりに

本論文では、個々の聴神経で異なる発火率や位相固定レベルに対してモデルのパラメータ値の設定が容易な末梢系モデルを提案し、広範囲の CF に渡る聴神経の応答を模擬するようにパラメータ値の設定を行った。加えて、本論文では、本末梢系モデルが、聴神経の様々な発火特性を神経パルスのレベルで模擬可能であるということを示すことができた。

本モデルは、聴神経の発火率や位相固定性に対してパラメータ値の設定が容易なため、中枢神経系モデルへの様々な条件の入力を簡便に得る目的に適している。特に、複雑な時間-周波数構造を持つ音声に対する聴神経の応答を模擬する際には、発火率や位相固定レベルの制御が容易な本モデルは有効である。また、広範囲の CF に渡る聴神経の応答を模擬できるため、中枢神経系ニューロンの受容野をカバーする入力を得ることができる。このことは、今後中枢神経系モデルの大規模な計算機シミュレーションを行う際に有効である。今後、本末梢系モデルから得られるパルス列を中枢神経系モデルの入力として使用することで、中枢神経系ニューロンの生理応答メカニズムの解明に迫っていくことができると考える。

文 献

- [1] M.J. Hewitt and R. Meddis, "A computer model of amplitude-modulation sensitivity of single units in the inferior colliculus," *J. Acoust. Soc. Am.*, 95, 2145-2159 (1994).

- [2] 牧 勝弘, 赤木正人, 廣田 薫, “蝸牛神経核背側核細胞の周波数応答特性に関する神経回路モデルの提案—トーンバースト刺激に対する応答—,” 音響学会誌, 60, 3–11 (2004).
- [3] L. Deng, C.D. Geisler and S. Greenberg, “A composite model of the auditory periphery for the processing of speech,” *J. Phonet.*, 16, 93–108 (1988).
- [4] S. Seneff, “A joint synchrony/mean-rate model of auditory speech processing,” *J. Phonet.*, 16, 55–76 (1988).
- [5] K.L. Payton, “Vowel processing by a model of the auditory periphery: a comparison to eighth-nerve responses,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 83, 145–162 (1988).
- [6] J.M. Kates, “A time-domain digital cochlear model,” *IEEE Trans. Signal Process.*, 39, 2573–2592 (1991).
- [7] 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).
- [8] R. Schoonhoven, J. Keijzer, H. Versnel and V.F. Prijs, “A dual filter model describing single-fiber responses to clicks in the normal and noise-damaged cochlea,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 95, 2104–2121 (1994).
- [9] R. Meddis, L.P. O’Mard and E.A. Lopez-Poveda, “A computational algorithm for computing nonlinear auditory frequency selectivity,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 109, 2852–2861 (2001).
- [10] R. Ross, “A functional model of the hair cell-primary fiber complex,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 99, 2221–2238 (1996).
- [11] L.H. Carney, “A model for the responses of low-frequency auditory-nerve fibers in cat,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 93, 401–417 (1993).
- [12] A. Robert and J.L. Eriksson, “A composite model of the auditory periphery for simulating responses to complex sounds,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 106, 1852–1864 (1999).
- [13] X. Zhang, M.G. Heinz, I.C. Bruce and L.H. Carney, “A phenomenological model for the responses of auditory-nerve fibers: I. Nonlinear tuning with compression and suppression,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 109, 648–670 (2001).
- [14] Q. Tan and L.H. Carney, “A phenomenological model of the responses of auditory-nerve fibers. II. Nonlinear tuning with a frequency glide,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 114, 2007–2020 (2003).
- [15] S.D. Holmes, C.J. Sumner, L.P. O’Mard and R. Meddis, “The temporal representation of speech in a nonlinear model of the guinea pig cochlea,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 116, 3534–3545 (2004).
- [16] 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).
- [17] J.O. ビクルス, 聴覚生理学, 谷口郁雄監訳 (二瓶社, 大阪, 1995), 2–4 章.
- [18] K. Maki, “A functional model of the auditory peripheral system,” Master’s thesis, Japan Advanced Institute of Science and Technology, <http://hdl.handle.net/10119/1034> (1997).
- [19] R. Meddis, “Simulation of mechanical to neural transduction in the auditory receptor,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 79, 702–711 (1986).
- [20] R. Meddis, “Simulation of auditory-neural transduction: Further studies,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 83, 1056–1063 (1988).
- [21] M.J. Hewitt and R. Meddis, “An evaluation of eight computer models of mammalian inner hair-cell function,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 90, 904–917 (1991).
- [22] M.E. Lutman and A.M. Martin, “Development of an electroacoustic analogue model of the middle ear and acoustic reflex,” *J. Sound. Vib.*, 64, 133–157 (1979).
- [23] D.D. Greenwood, “A cochlear frequency-position function for several species—29 years later,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 87, 2592–2605 (1990).
- [24] S.M. Echterler, R.R. Fay and A.N. Popper, “Structure of the mammalian cochlea,” in *The Comparative Hearing: Mammals*, R.R. Fay and A.N. Popper, Eds. (Springer-Verlag, New York, 1994), Chap. 6.
- [25] R. Meddis, M.J. Hewitt and T.M. Shackleton, “Implementation details of a computational model of the inner hair-cell/auditory-nerve synapse,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 87, 1813–1816 (1990).
- [26] W.P. Shofner and M.B. Sachs, “Representation of a low-frequency tone in the discharge rate of populations of auditory nerve fibers,” *Hear. Res.*, 21, 91–95 (1986).
- [27] 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).
- [28] J.E. Rose, J.E. Hind, D.J. Anderson and J.F. Brugge, “Some effects of stimulus intensity on response of auditory nerve fibers in the squirrel monkey,” *J. Neurophysiol.*, 34, 685–699 (1971).
- [29] D.J. Anderson, J.E. Rose, J.E. Hind and J.F. Brugge, “Temporal position of discharges in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus: Frequency and intensity effects,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 49, 1131–1139 (1971).
- [30] J.E. Rose, J.F. Brugge, D.J. Anderson and J.E. Hind, “Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey,” *J. Neurophysiol.*, 30, 769–793 (1967).
- [31] L.A. Westerman and R.L. Smith, “Conservation of adapting components in auditory-nerve responses,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 81, 680–691 (1987).
- [32] N.Y.-S. Kiang and M.B. Sachs, “Effect of acoustic stimuli on spontaneous spike discharges in auditory nerve fibers,” *Physiologist*, 8, 208 (1965).
- [33] M.B. Sachs and E.D. Young, “Effects of nonlinearities on speech encoding in the auditory nerve,” *J. Acoust. Soc. Am.*, 68, 858–875 (1980).