

原

著

猫皮質聴ニューロンの鋸歯状 AM 音に 対する波形包絡選択性

新潟大学脳研究所神経生理学部門（主任：丸山直滋教授）

古川原 誠

Wave Envelope Selectivity of Cat Auditory Cortex
for Saw-Tooth Amplitude Modulated Tone

Makoto FURUKAWARA

Department of Neurophysiology, Brain

Research Institute, Niigata University

(Director: Prof. Naoshige MARUYAMA)

In the auditory cortex AI of the cat, the neurons responsive to the band of noise (75%) were also responsive to the saw-tooth amplitude modulated (AM) tones. Each neuron has the best band width for the band of noise and the best modulation frequency for the saw-tooth AM tone. A saw-tooth AM tone with a fast rising and slow falling envelope (FR) has the same spectrum as that with a slow rising and fast falling envelope (SR). Some of these neurons responded to both FR and SR with the similar response pattern but some others responded differently to these two stimuli, i.e. the latter were wave envelope selective and the former were not. The response was phase-locked to the modulating saw-tooth at low modulation frequencies.

1) Wave envelope selectivity did not change, when either center frequency or modulation frequency was changed. High correlation was found between the best modulation frequency and the best band width.

2) By the wave envelope selectivity, neurons were classified into 3 groups: neurons selective to FR, selective to SR, and equally selective to FR and SR. There were many neurons in the group selective to FR and the group equally selective to FR and SR. There were fewer neurons in the group selective to SR than other groups. And there was no neuron selective to SR with the best modulation frequency higher than

Reprint requests to: Makoto FURUKAWARA,
Department of Neurophysiology, Brain Research
Institute, Niigata University, Asahimachi-dori 1,
Niigata City, 951, JAPAN.

別刷請求先：〒951 新潟市旭町通1番町
新潟大学脳研究所神経生理学部門

古川原 誠

100 Hz.

3) As the modulation frequency was increased, the phase lock effect decreased. The response of these neurons was triggered by the phase of envelope where the amplitude was rapidly changed. The latency of the response from the triggering phase was a characteristic constant in each neuron.

Key words: auditory cortex, saw-tooth AM tone, wave envelope selectivity, phase locked response
聴覚皮質, 鋸歯状 AM 音, 波形包絡選択性, 位相同期反応

序

勝木ら¹⁾²⁾は聴覚伝導路の中継核ニューロンの応答野を調べ蝸牛神経核から下丘までの経路を経て周波数分析が完成し, より上位である内側膝状体, 及び皮質の聴ニューロンでは応答野は広くなり, 周波数分解能が低くなっていることを報告している. 更に Neff³⁾⁴⁾⁵⁾らによる一連の皮質除去実験の結果をみると, 音の高低, 強弱, 音源の方向検知の単純な弁別学習は両側の聴覚野が除去された後でも可能であった. しかしこれらの学習も音の高低, 強弱を組み合わせたパターン弁別や音が鳴り終えてから正しい音源に向かうことを許される遅延反応課題の学習は障害を受けている. これらのことは皮質で周波数弁別, 強弱弁別を単純に行っているのではなく, より高次の処理がなされていることを示している. 丸山⁶⁾⁷⁾, 工藤ら⁸⁾は無麻酔猫一次聴覚野のニューロンの反応を調べ合成ホルモントや, 合成母音に対してのみ選択的に反応するニューロンを発見しホルモント識別ニューロン, 母音識別ニューロンと命名している. これらは複雑な音情報を皮質が処理していることの証拠と言える. しかし, これらの識別ニューロンの一次聴覚野に占める割合は小さく10%程度しか見いだされていない. その他約15%のニューロンは現在著者らが刺激として用いている刺激音に対して無反応である. 残りの約75%のニューロンは純音や帯域雑音に反応を示すものであり丸山⁹⁾¹⁰⁾, 斎藤ら¹¹⁾¹²⁾¹³⁾はそれらのユニットを純音ユニット, 帯域雑音ユニットと呼び, その特性を調べている. それらのユニットの多くは広い応答野を持ち, 勝木らの報告しているものと対応していると思われる. この多数を占めるユニットがどのような役割を果たしているのかについて, 丸山ら¹⁴⁾¹⁵⁾はこれらのユニットが一部のパラメータに関し刺激選択性を低めることによって識別ニューロンの機能を補うものとなっているとして受容ニューロンと命名している. 帯域雑音に対し応答する受容ニューロンの多く

は波形包絡変化が規則的な鋸歯状 AM 音にもよく反応する. 鋸歯状 AM 音は変調波形の違いにより, 早い振幅増大の後ゆっくり減衰する (以下 FR と略記する) 鋸歯状 AM 音と, ゆっくり振幅増大した後早く減衰する (以下 SR と略記する) 鋸歯状 AM 音を作る事ができる. この2つは異なる波形包絡であるにも関わらずスペクトルは全く同一になる. SR と FR, 2種類の波形包絡の刺激音に対し猫一次聴覚野のニューロンは同じ程度の反応を示すものも多いが, 異なる反応を示すもの, 即ち波形包絡選択性を示すニューロンも多く見つかった. 本論文では FR に対する反応と SR に対する反応の相違を中心周波数, 変調周波数を変化させて受容ニューロンの反応パターンを詳細に調べた. それらのデータから, 一次聴覚野ニューロンがどのような情報処理メカニズムを持っているかを検討する.

実験方法

体重 2.0kg 以上の成熟猫を使用した. ハロセン麻酔下で動物の気管を切開し気管カニューレを挿入し, 股静脈に静脈カテーテルを挿入した. 固定器に固定する際の圧迫点及び手術創には長時間持続性の局所麻酔剤マールインを皮下に注射した. 頭蓋を露出し左側一次聴覚領 (AI) の真上の頭蓋骨に直径約 1cm の穴を開けた. 脳硬膜を切り開き, 川崎¹⁶⁾が開発したクローズドシステムを用いた. 実験開始前に麻酔を中止しミオブロック (0.16mg/kg・hr) を持続点滴注入し非動化し人工呼吸を施した. ユニットのメチル青飽和の 1M 酢酸カリウムを充填したガラス毛细管電極を用い, 細胞外誘導した. 動物は防音室内に置き, 刺激音は動物の右耳より約 40cm の位置においたスピーカから提示した. 動物の右耳の直上にマイクロホン (1/2 または 1/4 インチコンデンサ型 B & K 製) をおき常に刺激音の音圧, 波形, スペクトルをモニターした. 刺激音は主に純音, AM 型帯域雑音, 鋸歯状 AM 音を用いた. 同一刺激音を一定の間隔で20~

50回繰り返し提示した。多くの場合0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回または、1秒持続の刺激音を2.6秒間隔で20回繰り返し提示した。その反応は刺激音の開始を示すトリガ、刺激音とともに磁気テープに記録し、ミニコンピュータまたはパーソナルコンピュータ¹⁷⁾で分析した。図1は用いた刺激音の波形とスペクトルである。刺激音は斎藤¹⁸⁾の方法に従い電氣的に合成した。鋸歯状AM音は搬送波を変調度100%で振幅変調するが変調波形によって早く振幅が増大しゆっくり減衰する

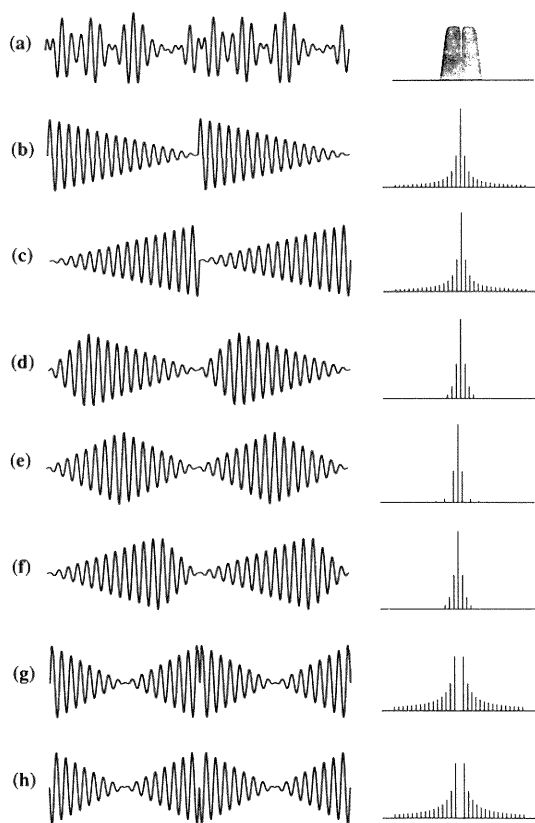


図1 刺激音の波形及びスペクトルの模式図

左: 波形。 右: スペクトル

(a): AM型帯域雑音。

(b): 鋸歯状AM音FR。

(c): 鋸歯状AM音SR。

(d): 三角波AM音1:3。

(e): 三角波AM音2:2。

(f): 三角波AM音3:1。

(g): 鋸歯状AM音(FR波形で無限大変調)。

(h): 鋸歯状AM音(SR波形で無限大変調)。

FR, ゆっくり振幅が増大し早く減衰するSRを用い、その振幅変化は、急激に振幅変化する部分とゆっくり振幅変化する部分の時間的な比が1:25になるよう作成した。一部のユニットではあるが、三角波AM音も必要に応じ試みた。三角波の増大相と減衰相の時間比率は1:3, 2:2, 3:1の3種である。1:3と3:1の三角波AM音も波形包絡は異なるが同一スペクトルである。その他FR, SRの変調波形で搬送波を平衡変調し、搬送波成分を持たない鋸歯状AM音(ここでは無限大変調と呼ぶ)を刺激に用いた結果も一部に使用している。この刺激音ではFRでもSRでも変調後の波形は同じになる。

なお中心周波数は○○○○Hz, 鋸歯状AM音の変調周波数は×××Hz ピッチ(Hz-p), 帯域雑音の帯域幅は△△△Hz 幅(Hz-w)の様に表現する。

結 果

一つのユニットで用意された全ての刺激パラメータに対する応答を記録する事は不可能である。そのためユニット活動が導出されると、まずそれぞれのユニットの最適刺激条件を探し、その反応を記録した。次に検討が必要な刺激音のパラメータを変化させ、反応を記録した。

(1) 刺激音の中心周波数と波形包絡選択性

図2は3ユニットについて異なる中心周波数で波形包絡選択性を調べたものである。85-07-09-02(図2-a)は中心周波数3122Hzと4200Hzで変調周波数25Hzピッチの鋸歯状AM音の反応を見た。いずれの中心周波数においてもFRに連続反応を示しSRには反応を示してない。85-10-29-01(図2-b)は中心周波数10739Hzと32812Hzで変調周波数22Hzピッチの鋸歯状AM音に対する反応を見たがFRに対して強く反応し、SRに対してもFRほどではないが反応している。88-04-19-02(図2-c)は中心周波数7098Hz, 10971Hzでの反応をみた。SRと三角波に連続反応を示しFRには殆ど反応していない。三角波に対する反応も振幅がゆっくり増大する3:1が最もよく、振幅が早く増大する三角波ほど反応が弱かった。図2ではFRとSRに対して異なる反応を示しているものを主に挙げたが、FRとSRと同程度の反応を示すものも多くみられた。

一般に中心周波数を変えても波形包絡選択性が変わることは無かった。

(2) 刺激音の変調周波数と波形包絡選択性

図3は4ユニットについて最適な中心周波数と音圧条件下で、FRとSRに対する反応が変調周波数を変

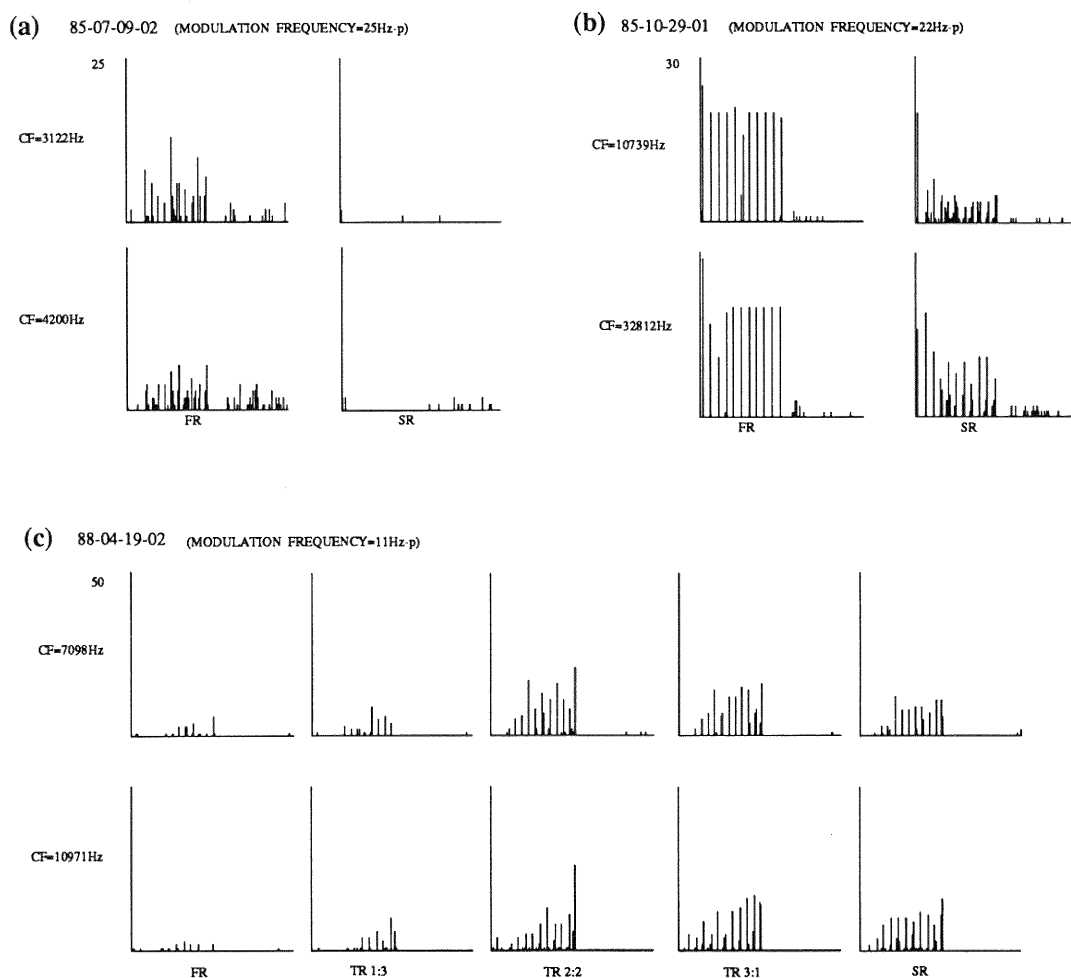


図 2 異なる中心周波数での鋸歯状 AM 音に対する反応

PST ヒストグラム

(a), (b): 0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返し提示.

(c): 1.0秒持続の刺激音を2.6秒間隔で20回繰り返し提示.

いずれの PST ヒストグラムも100ビンで, a, bはビン幅10ミリ秒, 分析時間は1秒, cはビン幅20ミリ秒, 分析時間2秒, 左端から中央までが刺激期間を表している. 20回の繰り返し刺激に対する反応を加算して表示した.

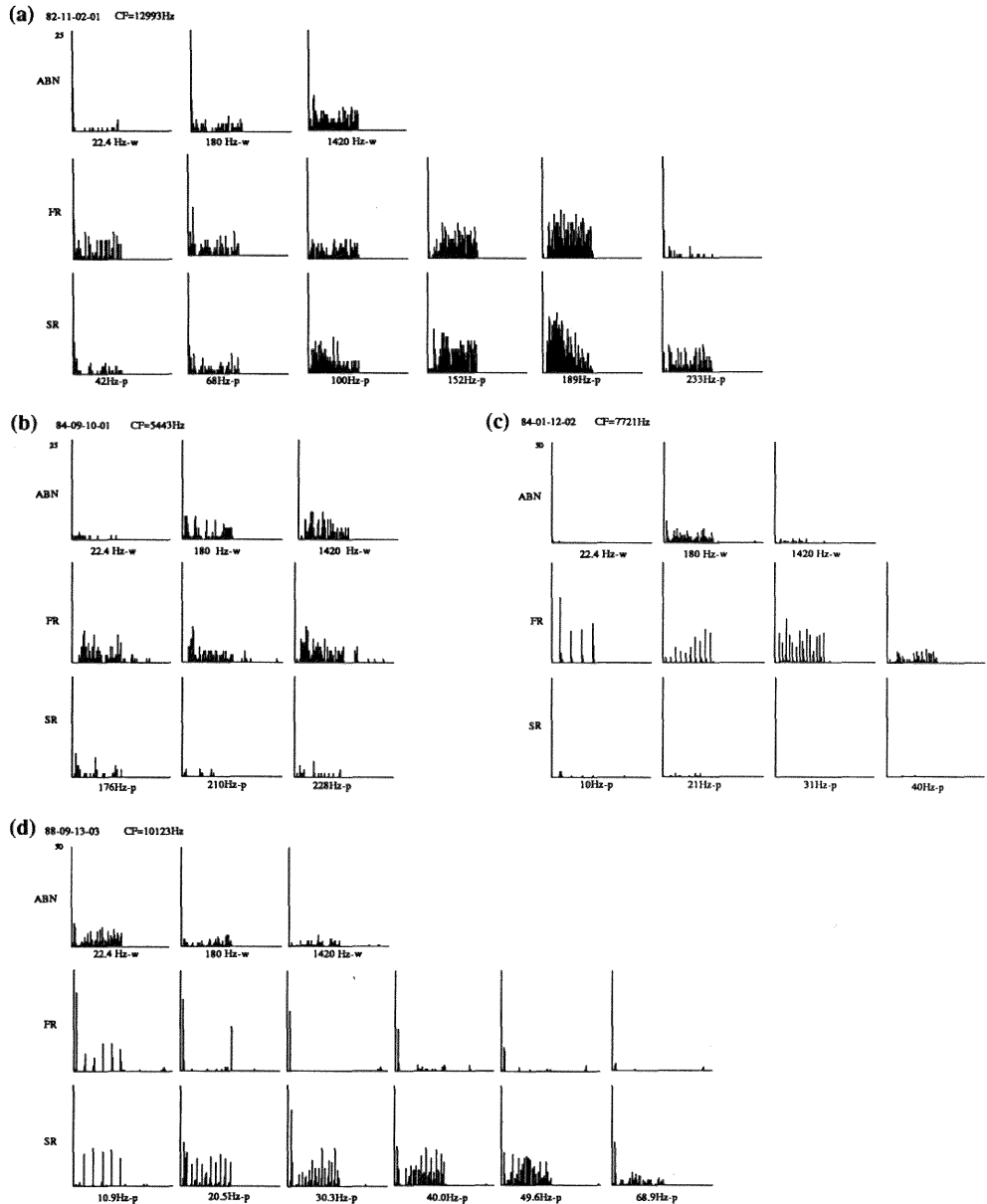


図 3 異なる変調周波数の鋸歯状 AM 音に対する反応と帯域雑音に対する反応

PST ヒストグラム

(a)~(d): 0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返し提示.

ビン数100ビン, ビン幅10ミリ秒, 分析時間は1秒, 左端から中央までが刺激期間を表している.

20回の繰り返し刺激に対する反応を加算して表示した.

各図の上段: AM 型帯域雑音 (ABN と略) に対する反応.

ヒストグラム下の数値は帯域幅.

中段: FR 包絡に対する反応.

下段: SR 包絡に対する反応.

ヒストグラム下の数値は FR と SR の変調周波数.

えることによりどの様に変化するかを調べたものである。各図の最上段には比較の為、AM 型帯域雑音に対する反応を図示した。82-11-02-01 (図 3-a) のユニットは帯域雑音の最適幅は 1420Hz 幅で鋸歯状 AM 音の最適変調周波数は 189Hz ピッチであるがどの変調周波数でも FR と SR の両者に反応している。84-09-10-01 (図 3-b) は帯域雑音の最適幅は 1420Hz 幅で鋸歯状 AM 音でも変調周波数 200Hz ピッチ付近でよく反応するが、SR にはほとんど反応していない。84-01-12-02 (図 3-c) は帯域雑音の最適幅は 180Hz 幅で鋸歯状 AM 音 FR に対する最適変調周波数は 31Hz ピッチであった。変調周波数を変えても SR に対してはほとんど反応せず、FR の最適変調周波数 31Hz ピッチでも全く反応していない。即ちこれは波形包絡選択性の非常に高

いユニットである。88-09-13-03 (図 3-d) は帯域雑音の最適幅は 22.4Hz 幅で鋸歯状 AM 音の最適変調周波数は 49.6Hz ピッチで SR によく反応するユニットであった。

一般に変調周波数を変えても波形包絡選択性が変わることは無かった。

図 4 (90-09-14-02) は長時間安定した記録が得られたユニットであった。3 カ所の中心周波数 (1954Hz, 7382Hz, 25412Hz) での AM 型帯域雑音 (図 4-a) と鋸歯状 AM 音 (図 4-b) に対する反応曲線である。図の a, b とも縦軸は10秒あたりのスパイク数を示している。図 4-a は3種の中心周波数で、帯域幅を変えた場合の反応の変化を示した。図 4-b は同じ3カ所の中心周波数で、鋸歯状 AM 音の変調周波数を変えた場合の

90-09-14-02

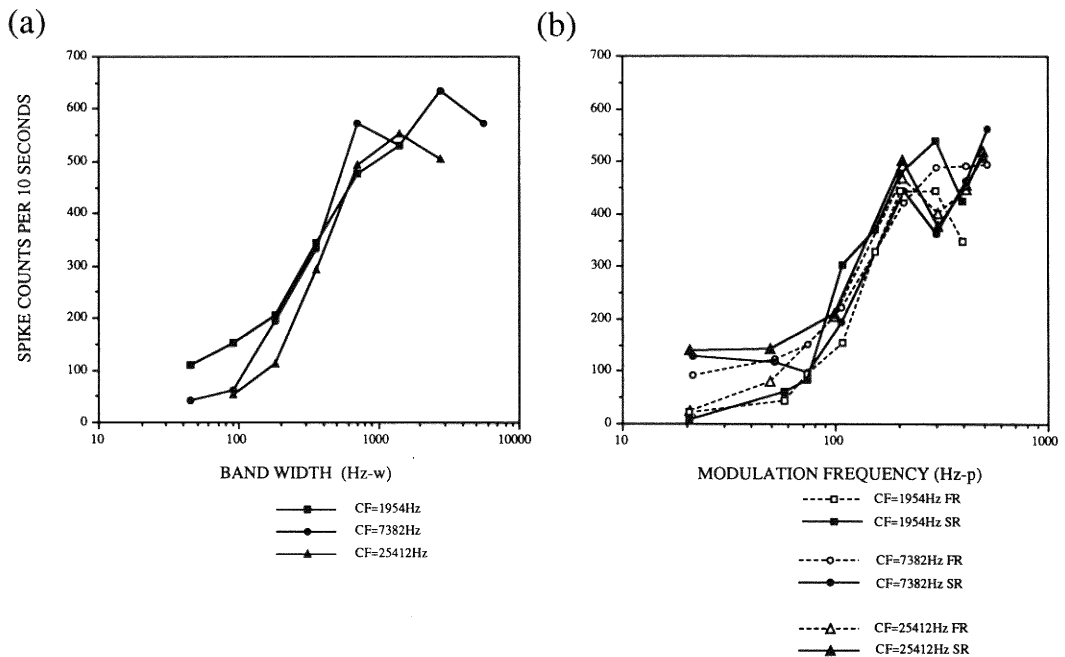


図 4 帯域雑音と鋸歯状 AM 音に対する反応曲線

1954Hz, 7382Hz, 25412Hz の各中心周波数で記録したもの。
縦軸: 10秒当りのスパイク数。

(a) AM 型帯域雑音の帯域幅を変えた場合の反応変化。

AM 型帯域雑音の帯域幅を変えて0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返し提示。

横軸: 帯域雑音の帯域幅。

(b) 鋸歯状 AM 音の変調周波数を変えた場合の反応変化。

鋸歯状 AM 音の変調周波数を変えて0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返し提示。

横軸: 鋸歯状 AM 音の変調周波数。

反応変化を示した。この例では中心周波数に関わらず帯域雑音の最適幅及び鋸歯状 AM 音の最適変調周波数が同じであること、更に波形包絡選択性も中心周波数、変調周波数に無関係である事が示されている。これは調べた全ての例に普遍的に言える事である。

(3) 鋸歯状 AM 音の最適変調周波数と帯域雑音の最適帯域幅の関係

図 3 に示したユニットの最適変調周波数と最適帯域幅をみると、82-11-02-01 (図 3-a) は最適変調周波数 189Hz ピッチで帯域雑音の最適帯域幅は 1420Hz 幅である。84-09-10-01 (図 3-b) は約 200Hz ピッチが最適変調周波数で帯域雑音の最適帯域幅は 1420Hz 幅である。84-01-12-02 (図 3-c) は最適変調周波数 31Hz ピッチ、最適帯域幅は 180Hz 幅、88-09-13-03 (図 3-d) は最適変調周波数 40Hz ピッチ、最適帯域幅は 22.4Hz 幅である。一般に最適変調周波数が高いユニットは最適帯域幅も広く、最適変調周波数が低いユニットは最適帯域幅が狭い。図 5 は鋸歯状 AM 音の最適変調周波数と帯域雑音の最適帯域幅の両者を求めることの出来たユニットについてプロットしたものである。縦軸に最適変調周波数を横軸に最適帯域幅をとり 1 点が 1 ユニットの示している。但し、鋸歯状 AM 音は無限大変調、FR、SR 包絡の刺激音いずれを用いても最適な波形包絡であれば最適変調周波数と最適帯域幅との関係に大きな差は見られなかったため同一図上に区別せずプロットした。最適変調周波数と最適帯域幅の間には強い正の相関関係が見られた。なお、どの例でも最適変調周波数の鋸歯状

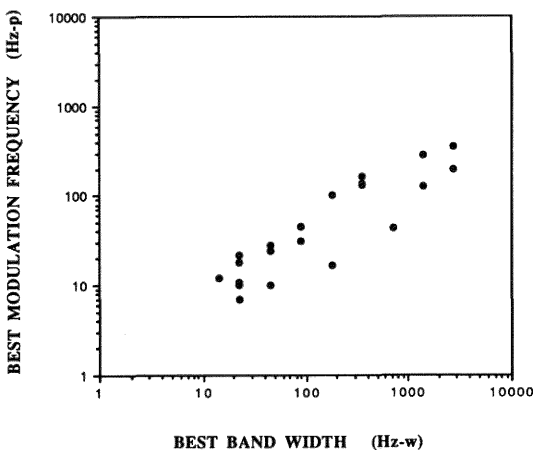


図 5 最適帯域幅と最適変調周波数との相関
横軸：帯域雑音刺激に対する最適帯域幅。
縦軸：鋸歯状 AM 音に対する最適変調周波数。

AM 音と最適幅の帯域雑音のスペクトル包絡はほぼ同じになる。

(4) 波形包絡選択性と最適変調周波数の関係

波形包絡の異なる鋸歯状 AM 音に対する反応を多くのユニットで見ると FR によりよく反応するもの、SR によりよく反応するもの、両者に同程度のものなどいろいろ見られた。このような波形包絡選択性を定量的に比較するため最適変調周波数での FR、SR 両者に対する反応数から $(FR - SR) / (FR + SR)$ の式で反応の強さに関して正規化した反応の差を求めた。この値が +1 に近ければ FR に対してよりよく反応し、-1 に近ければ SR によりよく反応していることになる。図 6 は縦軸に最適変調周波数、横軸にこの正規化した反応の差をとって各ユニットの値をプロットしたものである。これらの点の集まりは明瞭なものではないが 2 カ所にギャップが見られ、FR 優位、SR 優位、両者に同程度反応するものと 3 つのグループに分けられる。FR 優位と両者に同程度反応するグループのユニット数は比較的多く、色々な最適変調周波数のユニットがみられる。しかし左端の SR に対する反応が優位なユニットのグループはユニット数が他のグループに比べ少なく、最適変調周波数が 100Hz を越えているユニットは見られなかった。

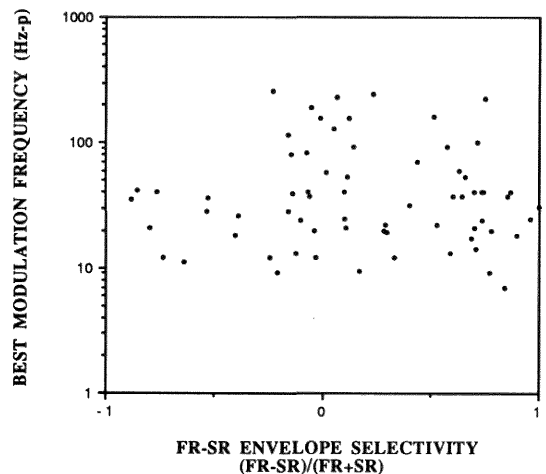


図 6 波形包絡選択性と最適変調周波数との相関

横軸：波形包絡選択性

以下の式によって算出した。

$(FR \text{ に対するスパイク数} - SR \text{ に対するスパイク数}) / (FR \text{ に対するスパイク数} + SR \text{ に対するスパイク数})$
但し、スパイク数は最適変調周波数の刺激で得られたもの。

縦軸：鋸歯状 AM 音の最適変調周波数。

(5) 刺激音の包絡波形に対する位相同期

一部のユニットでは鋸歯状 AM 音の変調周波数に同期したトリガパルスを記録し、ペリオドヒストグラムを作成した。ヒストグラムは左端から右端までで変調波の1周期を100ビンに分けて表し、各位相でのニューロンの発火数を柱の高さで表している。図7-bは1周期の変調波形包絡の対応部分を示したものである。FR, SRいずれも急速に振幅が変動する部分をペリオドヒストグラムの左端に来るよう設定した。即ち100ビンの内、左端の第1から第4ビンまでが波形包絡変化の大きい部分になる。最適中心周波数と最適音圧の条件下で、変調周波数を変化させてFRとSRの鋸歯状AM音に対する反応を記録した。PSTヒストグラムと並べてペリオドヒストグラムを図示した。ペリオドヒストグラムにより1周期中の発火している位相、及び位相同期の強さを検討した。刺激開始直後の反応は安定していない事が多く、刺激開始から約50ミリ秒の時間が経過すると反応は

ほぼ定常状態になる。そのためペリオドヒストグラムの分析には、毎回の刺激開始から50ミリ秒以降でかつ1変調周期を経過した時点から刺激期間中の反応をデータとして用いている。

イ) PSTヒストグラムとペリオドヒストグラムで見た反応のパターン

図7-a (90-07-17-01) はSRによりよく反応するユニットで最適変調周波数が50Hzピッチであり、FRに対しても連続反応を示している。ペリオドヒストグラムを見るとSRでは変調周波数が低い刺激音に対しては明らかな位相同期が見られるが、変調周波数が高くなるにつれ同期はくずれ、最適変調周波数ではかろうじて同期反応が見られる程度である。同期位相は変調周波数が高くなると次第に遅れ、44.7Hzピッチと50Hzピッチでは遅れすぎて見かけ上ヒストグラム前半に回り込んでいる。FRではどの変調周波数でも位相同期は殆ど見られない。

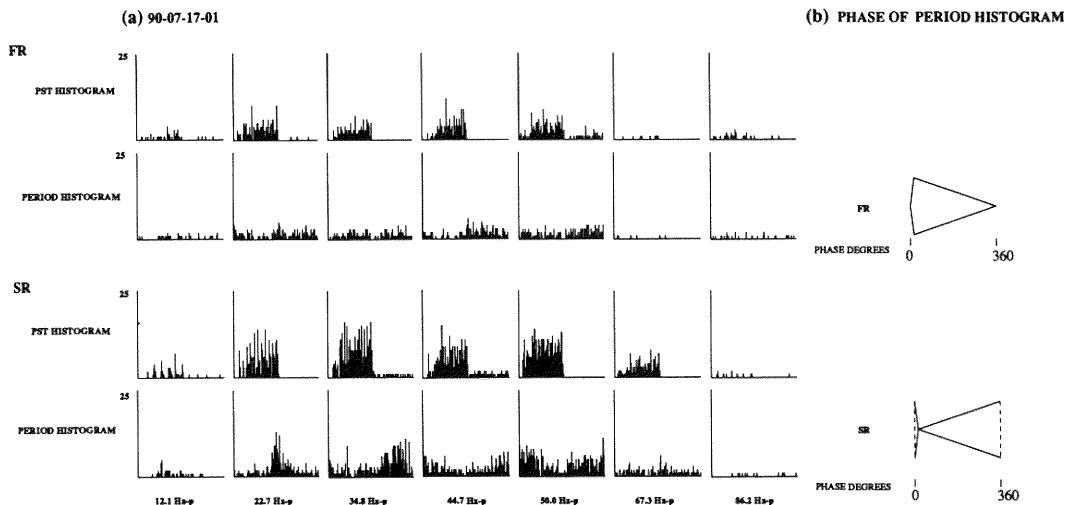


図7 ペリオドヒストグラムで見た鋸歯状 AM 音に対する反応

(a) 異なる変調周波数での鋸歯状 AM 音に対する反応
0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返し提示。

FR 包絡に対する反応

上段: PST ヒストグラム

下段: ペリオドヒストグラム

SR 包絡に対する反応

上段: PST ヒストグラム

下段: ペリオドヒストグラム

PST ヒストグラム: ビン数100, ビン幅10ミリ秒, 分析時間1秒。

(b) ペリオドヒストグラムの横軸と刺激音の波形包絡の関係

ペリオドヒストグラムはすべて100ビンで横軸はそれぞれの刺激音の変調周期、1周期の長さである。

(図7, 8, 9 全てに共通。)

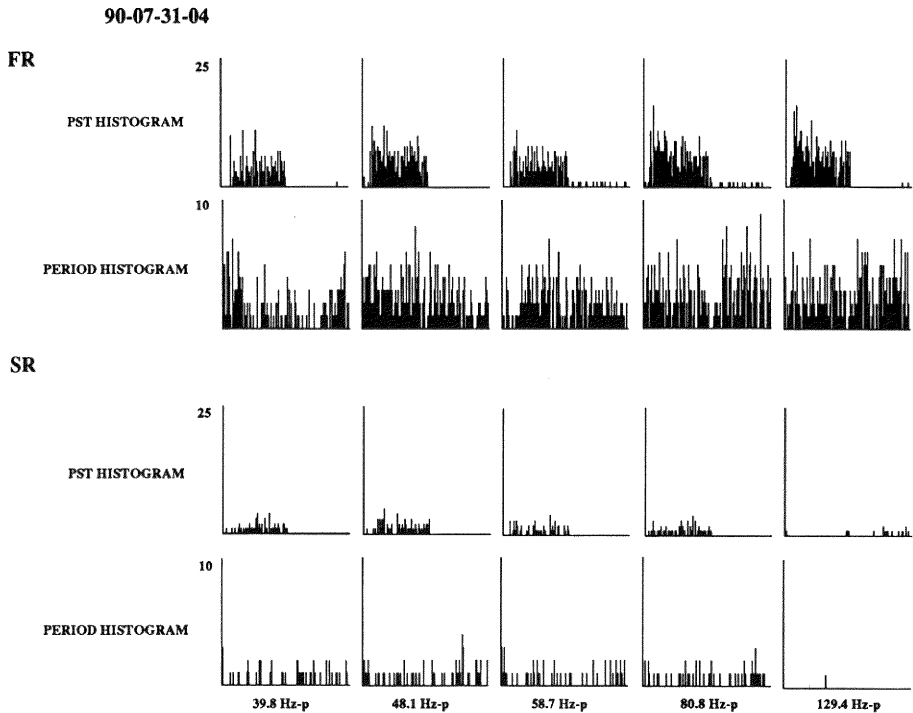


図 8 ペリオドヒストグラムで見た鋸歯状 AM 音に対する反応

異なる変調周波数での鋸歯状 AM 音に対する反応。
0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返し提示。

FR 包絡に対する反応

上段: PST ヒストグラム

下段: ペリオドヒストグラム

SR 包絡に対する反応

上段: PST ヒストグラム

下段: ペリオドヒストグラム

PST ヒストグラム: ビン数100, ビン幅10ミリ秒, 分析時間1秒。

ペリオドヒストグラム: 図 7b 参照

図 8 (90-07-31-04) は FR に対してよく反応し SR には殆ど反応を示さないユニットであった。80.8Hz ピッチが最適変調周波数であるがペリオドヒストグラムを見ると 39.8Hz ピッチの変調周波数で位相同期がわずかに見られ、それ以上高い変調周波数になると位相同期は見られない。

図 9 (90-10-02-01) は FR, SR いずれにもよく反応する波形包絡選択性の低いユニットである。低い変調周波数の刺激音から高い変調周波数の刺激音に至るまで連続反応を示している。ペリオドヒストグラムを見ると, FR, SR 共に低い変調周波数から比較的高い変調周波数まで位相同期しており 100Hz ピッチを越えてもはっきりと位相同期が見られ, FR では 180Hz ピッチの変

調周波数でも明らかに特定位相で反応している。変調周波数が高くなると次第に同期位相が遅れるが 78.2Hz ピッチ以上で1周期以上の遅れとなってもなお明確な位相同期が見られる。

ロ) ペリオドヒストグラムの定量的検討

ペリオドヒストグラムから定量的な検討のため, 平均発火位相角, 平均発火位相時間と同期の強さを算出した。ユニットの平均発火位相角を求め, 位相同期の強さを計算するには Rhode ら¹⁹⁾の方法にならい次の式の様にして求めた。

但し, C_i は i 番目のビンのスパイク発火数

N はビンの総数を表す (ここでは 100)

$i=1, 2, \dots, N$

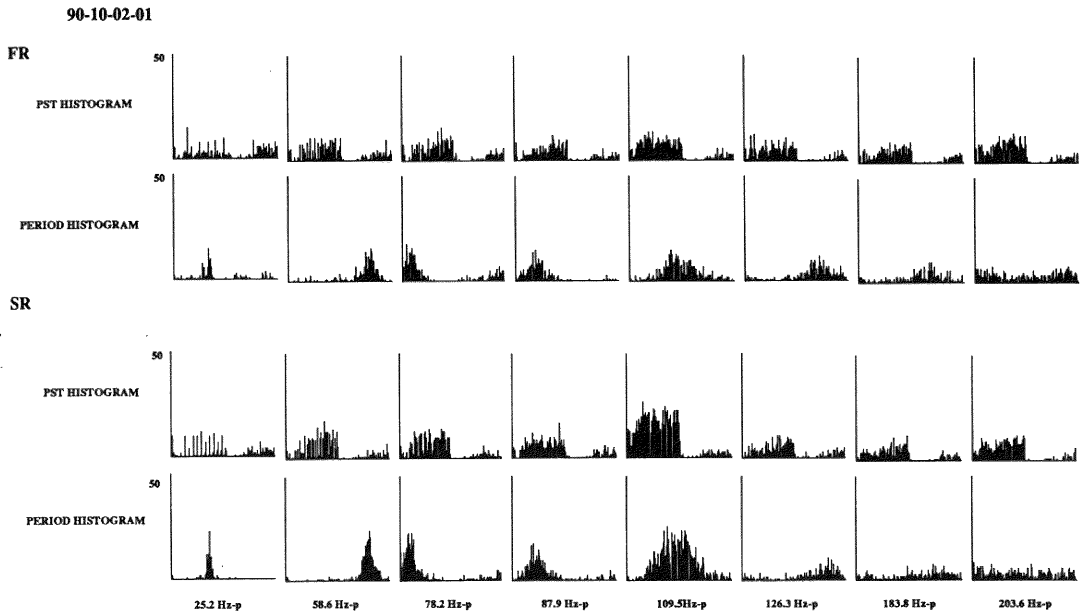


図 9 ベリオドヒストグラムで見た鋸歯状 AM 音に対する反応

異なる変調周波数での鋸歯状 AM 音に対する反応。

0.5秒持続の刺激音を1.6秒間隔で20回繰り返して提示。

FR 包絡に対する反応

上段: PST ヒストグラム

下段: ベリオドヒストグラム

SR 包絡に対する反応

上段: PST ヒストグラム

下段: ベリオドヒストグラム

PST ヒストグラム: ビン数100, ビン幅10ミリ秒, 分析時間1秒。

ベリオドヒストグラム: 図 7 b 参照。

$$\text{発火総数} = \text{SUM} = C_1 + C_2 + \dots + C_{N-1} + C_N$$

$$\text{位相角 (ラジアン)} = \text{RAD}_i = 2 \times \pi \times i / N$$

$$X = \{C_1 \times \cos(\text{RAD}_1) + C_2 \times \cos(\text{RAD}_2) + \dots + C_N \times \cos(\text{RAD}_N)\} / \text{SUM}$$

$$Y = \{C_1 \times \sin(\text{RAD}_1) + C_2 \times \sin(\text{RAD}_2) + \dots + C_N \times \sin(\text{RAD}_N)\} / \text{SUM}$$

$$\text{平均発火位相角} = \text{ARCTAN}(Y/X)$$

$$\text{位相同期の強さ} = \text{SQRT}(X^2 + Y^2)$$

上の式のようにベリオドヒストグラムのビンの位置が示す位相角と1ビンの発火数から一旦X, Y座標値に変換し平均した後, 逆正接関数でベクトルの位相角を求め平均発火位相角とした。その時のベクトルの絶対値の大きさを位相同期の強さを表す指標として用いた。これは全くランダムな発火であれば, ベリオドヒストグラムで表されるベクトルは相殺されて絶対値は0に近くなり, 単一位相のみで発火していれば1になる。但し, 例えばス

パイク数が全試行中ただ1である時, 常に位相同期の強さが1になってしまう。即ちスパイク数が少ない場合は同期の強さを表す指標として不適当になるのでそのような例は検討の対象から外した。

① 位相同期の強さについて

図10は横軸に変調周波数, 縦軸に各変調周波数での位相同期の強さをとりグラフにプロットしたものである。反応数が少ないものについては図示していない。ユニット 90-07-17-01 (図 10-a) と 90-10-02-01 (図 10-d) は変調周波数が高くなるにつれ, ほぼ単調に同期が弱くなる。前者 90-07-17-01 の位相同期は SR の 10Hz ピッチ以下で最も強く, 同期の強さの指数は 0.9 であった。一方最も強い反応は 50Hz ピッチで見られ, 同期の強さの指数は 0.25 である。一般に反応の強さと同期の強さは一致するわけではない。90-07-31-04 (図 10-b) も全体に同期は弱いに変調周波数が高くなると同期はま

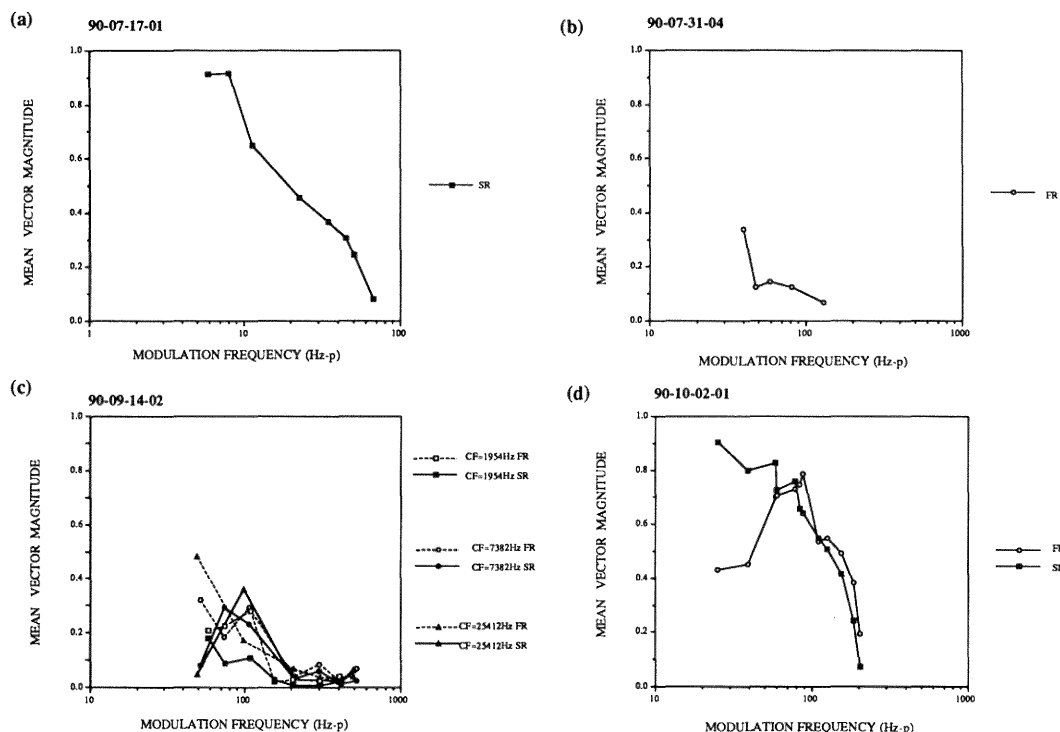


図10 位相同期の強さと変調周波数の関係

縦軸: ペリオドヒストグラムの位相角と各位相角でのスパイク数からベクトル平均を求めた際のベクトルの絶対値。

横軸: 鋸歯状 AM 音の変調周波数。

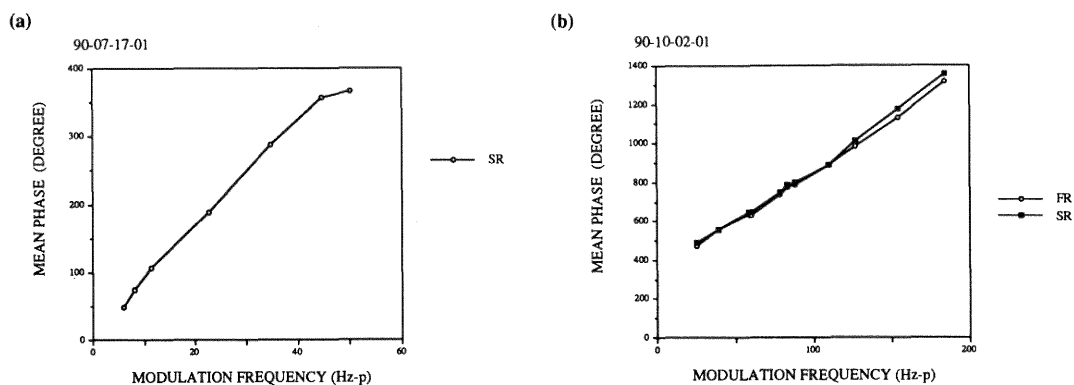


図11 平均発火位相角と変調周波数の関係

縦軸: ペリオドヒストグラムの位相角と各位相角でのスパイク数からベクトル平均で求めた平均位相角度。

横軸: 鋸歯状 AM 音の変調周波数。

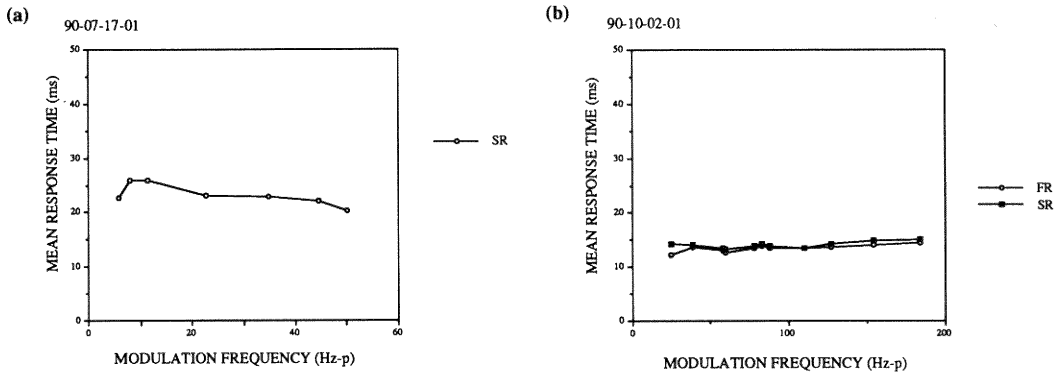


図12 平均発火位相時間と変調周波数の関係

縦軸：平均発火位相角にそれぞれの変調周期を乗じた時間。

横軸：鋸歯状 AM 音の変調周波数。

すまず弱くなる。90-09-14-02 (図 10-c) はペリオドヒストグラムを示さなかったが、全体に同期が弱く、特に 100Hz ピッチを越すと同期は殆ど見られなくなる。

② 平均発火位相角について

図11はユニット 90-07-17-01 の SR に対する反応 (図 11-a) と 90-10-02-01 (図 11-b) については位相同期が充分強く、平均発火位相角の検討が充分意味を持つと考えられるので、横軸に変調周波数、縦軸に平均発火位相角をとりプロットした。両ユニット共に変調周波数の増加につれ直線的に平均発火位相角が遅れていく。360度を越えているものは1周期前の刺激に対して発火しているものである。他の同期の弱いユニットについて平均発火位相角を求めるのは多少問題はあるが、同じく変調周波数の増加に伴い直線的な発火位相の遅れを示していた。

③ 平均発火位相時間について

図12は平均発火位相角に変調波1周期の時間を乗ずる事により平均発火位相時間を求めたものである。これについても上記と同じ理由から 90-07-17-01 と 90-10-02-01 のユニットについてのみプロットした。平均発火位相時間は 90-07-17-01 では変調周波数が高くなるにつれてわずかに短くなっているがほぼ一定で21~26ミリ秒の範囲である。90-10-02-01 は一定した平均発火位相時間を示し約14ミリ秒である。他の同期の弱いユニットで求めた平均発火位相時間は 90-07-31-04 では24~28ミリ秒で一定しており、90-09-14-02 はどの中心周波数でも約20ミリ秒ではば一定であった。

考 察

猫聴覚領ニューロンの反応を純音と帯域雑音によって調べた斎藤¹³⁾の研究によると、第一次聴覚領ニューロンの内25パーセントが純音に最もよく連続反応を示し、45パーセントが帯域雑音に最もよく連続反応を示していた。前者を純音ユニット、後者を帯域雑音ユニットと命名した。これらのユニットは中心周波数と音圧を変えて反応を見ると広い範囲にわたって連続反応しており、刺激音の最適帯域幅は中心周波数を変えても、音圧を変えても変わることが無かった、と報告している。図 4-a に示したユニット 90-09-14-02 の帯域雑音に対する反応は斎藤の結果と一致している。更に図 4-b に見られる様に鋸歯状 AM 音に対する反応曲線も帯域雑音に対する反応曲線に酷似している。中心周波数を変えて見た場合の最適変調周波数は変わらない。帯域雑音の反応曲線 (図 4-a) と鋸歯状 AM 音の反応曲線 (図 4-b) はこのユニットがスペクトルの広い刺激音に対してより良い反応をするという性質を共に示している。図 5 に見られる様に各々のユニットで鋸歯状 AM 音に対する反応と帯域雑音に対する反応をみると最適変調周波数と最適帯域幅には強い正の相関がある。中心周波数を変えてもその関係が変化することは無いことから鋸歯状 AM 音と帯域雑音の刺激としての共通する性質があることを示している。その共通する性質とは両刺激音のスペクトル包絡が似通っていることであると考えられる。即ちスペクトル包絡に依存する選択性を示していると考えられる。しかし図 2 や図 3 に見られる様に、スペクトルの同一な鋸歯状 AM 音の FR と SR に対し反応の異なっ

ているユニットがあり、単にスペクトル包絡のみで最適刺激条件が決まるわけでは無い。これら波形包絡選択性を示すユニットは中心周波数を変えて鋸歯状 AM 音に対する反応を見ても、FR と SR に対する波形包絡選択性は変わらず、変調周波数を変えてもやはり波形包絡選択性は変わらなかった。

丸山ら²⁰⁾は中心周波数選択性が極度に高く、その他の特性からも下位ニューロンの性質をほぼそのまま反映していると思われる猫一次聴覚野ニューロンを見出した。その想定された下位ニューロンは狭い興奮野とそれを囲む抑制野を持ち、刺激が時間的に変化して適当な速度で興奮野と抑制野を出入りすることによって連続反応を示すと考えられた。スペクトル包絡に依存する反応も見かけ上のものであり、時間的変動の検出を下位ニューロンが行った結果であると結論している。また帯域雑音受容ニューロン、振幅変動受容ニューロン、子音識別ニューロン等の区別は下位ニューロンからの収束の仕方によるのではないかと述べている。図 4 に見られる様に中心周波数を変えて刺激しても最適帯域幅や最適変調周波数は変化しないという性質も厳密に規定されたシナプス収束によるものであろう。

Blakemore ら²¹⁾は幼弱期の猫に縦縞、あるいは横縞のみを一定期間見せた後、成長した猫の皮質視覚野の細胞の大部分は幼弱期に体験した縞模様と一致する最適方位を示したと報告している。同時期に Hirsch ら²²⁾も小猫にゴグルをかけさせて同様の結果を得ている。これは視覚野の細胞の反応が生後の環境により変化することを示している。このことは聴覚野においても充分可能性があり、猫の聴覚野にどのような種類の音に対して反応するユニットが多くあるかを調べることにより、逆に環境音の中のどの様な音はその動物にとって意味を持っているかが推測出来る。図 6 に見られる様に SR に対してよく反応するユニットは数が少なく、最適変調周波数が低いものに限られていた。このことは自然音には SR の様なゆっくり振幅が増大し急速に減衰する音があり存在しないためと考えられる。特に 100Hz ピッチ以上を変調周波数とする SR のような音が環境に存在しないため弁別する能力を獲得するチャンスが無かったと考えられる。逆に FR に対して良く反応するユニットは数も多く、数 Hz ピッチから 100Hz ピッチ以上の最適変調周波数のものまであった。このことは環境音に FR の様に急速に振幅が増大する音が SR の様な音より多いことによるものと考えられる。例えば、多くの母音及び母音型の音、物のぶつかる衝撃音、虫の鳴き声の

様な擦り合わせたり、打ち合せたりすることにより振動するものの発生する音などはすべて FR と同じ波形包絡をもっていると考えられる。図 3-b に示したユニット 84-09-10-01 は 200Hz ピッチ以上の変調周波数で FR に対して良く反応し、SR にはほとんど反応していない。猫のニャーという母音型鳴き声のピッチ周波数は概ね 170 Hz ピッチぐらいであり、このユニットは他にも反応する音があるが猫の母音型鳴き声にも良く反応する受容ニューロンと言える。また、FR にも SR にも等しく反応するユニットは FR, SR それぞれに選択性を持つユニットよりも更に広い範囲の環境音を受容している筈で波形包絡の様な時間領域の性質にはほぼ無関係となりスペクトル領域の性質との対応が一層良くなっていると考えられる。

猫聴覚野の母音やホルマントの識別を担っているのは、丸山⁶⁾⁷⁾、工藤⁸⁾らによればホルマント識別ニューロンや母音識別ニューロンである。丸山は¹⁵⁾、これらニューロンを選択性に従って表 1 の様に分類した。これらの内、受容ニューロンは刺激選択性が低く広い範囲の音を残さず受け容れる役目を担っており、高い選択性を持つ識別ニューロンが特定の性質を持つ音を認識しているとしている。この識別ニューロンと受容ニューロンの役割には大きな重なり合いが有り、その動物にとって重要度の高い音に対しては識別ニューロンも受容ニューロンも発火し、それ程でない音に対しては受容ニューロン群がそれぞれの持っているある程度の選択性に従って種々の音に対応する発火分布パターンを皮質内に引き起こしていると考えられる。

ペリオドヒストグラムから得られた、平均発火位相時間は各ユニット固有の値を示し、変調周波数に関わらずほぼ一定であった。平均発火位相時間が変調周波数を変

表 1 猫聴覚野ニューロンの分類 (丸山¹⁵⁾より)

無選択性ニューロン	汎音受容ニューロン
低選択性ニューロン	振幅変動受容ニューロン
	帯域雑音受容ニューロン
	純音受容ニューロン
高選択性ニューロン	子音識別ニューロン
	ホルマント識別ニューロン
	母音感受性ホルマント識別ニューロン
	母音識別ニューロン リズムカルクリック識別ニューロン

えてもほぼ一定している事は発火を引き起こす原因となる部分が位相の先頭部即ち、0度の付近に発火の原因がありその点から一定潜時をおいて発火しているため、変調周波数を変えても平均発火位相時間が変化しなかったと考えられる。ペリオドヒストグラムの第1ピンから第4ピンまでがFRでもSRでも振幅変化の最も急速な部分であり包絡の急激な変化が発火の引金になっていると考えられる。先に挙げた4つのユニットの内3ユニットの平均発火位相時間は20ミリ秒を越えている。しかし90-10-02-01のユニットは約14ミリ秒と短い平均発火位相時間を示していた。ちなみにReesら²³⁾が正弦波AM音を用いて得られたラット下丘の反応から筆者が平均発火位相時間を概算した所、概ね10~15ミリ秒であった。平均発火位相時間は発火の引金となっている位相からの潜時を表しておりAIに到達する聴覚経路の違いを示している可能性がある。この潜時とユニットの性質の関係については今後更に検討が必要であろう。

先に述べた丸山ら²⁰⁾の下位ニューロンはIPSP-EPSPシーケンスにより発火しているものと考えられている。そのニューロンは非常に限局した周波数応答野を持ち、最適変調周波数の鋸歯状AM音刺激に対しても強い同期を示し、波形包絡選択性も高いものであろう。それらの下位ニューロンからの情報がいくつかのニューロンを介してAIに到達する。その間に発火のタイミングはゆらぎ、位相同期は低い変調周波数では見られても変調周波数が高くなるにつれ弱くなって行くであろう。位相同期の強さはこの間に介在するニューロンの数とシナプス結合の強さによって変わるものであろう。下位ニューロンからのシナプス収束は波形包絡選択性の同じものだけが収束すれば選択性の高いユニットとなり、異なる波形包絡選択性を持つものも収束すれば波形包絡選択性が低く、見かけ上スペクトル包絡依存性のユニットとなろう。更に広い範囲の下位ニューロンから収束を受けていれば汎音受容ニューロンの様な性質を持つものが形成されてゆくであろう。そしてこれらの選択性やその刺激に対して発火するニューロン群の大きさや範囲などは環境音の学習により形成されてゆくものと言えよう。

本研究は、新潟大学脳研究所神経生理学部門、丸山直滋、斎藤勝則、工藤雅治との共同研究である。

稿を終るに当たり、御指導、御校閲を賜った恩師丸山直滋教授に深甚なる謝意を表するとともに、研究に対し御助言、御協力を頂いた丸山昇治助教授、並びにご指導頂いた斎藤勝則先生、工藤雅治先生、

実験に御協力下さった田村尚末、多賀信義両技官に深く感謝致します。

参 考 文 献

- 1) Katsuki, Y., Sumi, T., Uchiyama, H. and Watanabe, T.: Electrical response of auditory neuron in cat to sound stimulation. *J. Neurophysiol.*, **21**: 569~588, 1958.
- 2) Katsuki, Y., Watanabe, T. and Maruyama, N.: Activity of auditory neurons in upper levels of brain of cat. *J. Neurophysiol.*, **22**: 343~359, 1959.
- 3) Diamond, I.T. and Neff, W.D.: Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns. *J. Neurophysiol.*, **20**: 300~315, 1957.
- 4) Goldberg, J.M. and Neff, W.D.: Frequency discrimination after bilateral ablation of cortical auditory areas. *J. Neurophysiol.*, **24**: 119~128, 1961.
- 5) Neff, W.D., Diamond, I.T. and Casseday, J.H.: Behavioral studies of auditory discrimination: central nervous system. *Handbook of sensory physiology (V2 Auditory system)* 307~400 Springer Verlag, 1975.
- 6) Maruyama, N., Saitoh, K. and Kudoh, M.: Unit responses of the cat's auditory cortex to synthesized formants. *Proceedings of the Japan Academy*. 55(B), 8: 413~417, 1979.
- 7) 丸山直滋: 猫聴覚野(皮質)におけるホルマントの受容. *神経研究の進歩*, **25**: 926~934, 1981.
- 8) 工藤雅治: ネコ聴覚領のホルマント識別ニューロンについて. *新潟医学会雑誌*, **96**: 311~326, 1982.
- 9) 丸山直滋, 斎藤勝則: 猫聴覚領ニューロンの連続型反応. *日本音響学会. 音声研究会資料S78-25. 聴覚研究会資料H53-1*. 185~188, 1978.
- 10) Maruyama, N. and Saitoh, K.: Sustained response of the auditory cortical neurons in cat. *J. Acoustic. Soc. Jpn (E)* **2**, 2 (1981).
- 11) 斎藤勝則, 工藤雅治, 丸山直滋, 及川 誠: 猫聴覚領ニューロンの複合音に対する反応. *日本音響学会. 音声研究会資料S80-24. 聴覚研究会資料H72-1*. 189~195, 1980.
- 12) Saitoh, K., Kudoh, M., Oikawa, M. and Maruyama, N.: Response of the auditory cortical

- neurons to complex sounds. *J. Acoustic. Soc. Jpn* (E) 2, 2 (1981).
- 13) 斎藤勝則: 猫聴覚領の純音ユニット及び帯域雑音ユニットについて. *新潟医学会雑誌*, **95**: 515~531, 1981.
- 14) 丸山直滋, 工藤雅治, 斎藤勝則: 言語音の認知機構. *日本音響学会誌*, **44**: 230~237, 1988.
- 15) 丸山直滋: 言語音と環境音の識別機序. *日本生理学雑誌*, **52**: 135~146, 1990.
- 16) 川崎 匡: 音刺激に対する猫小脳ニューロンの反応について. *日本耳鼻咽喉科学会会報*, **67**: 1~12, 1964.
- 17) 古川原誠: パーソナルコンピュータを用いたインパルスデータ収集分析システム. *日本生理学雑誌*, **52**: 385~392, 1990.
- 18) 斎藤勝則, 多賀信義, 工藤雅治, 丸山直滋: 大脳聴覚領の研究のための刺激音の合成について. *新潟医学会雑誌*, **94**: 817~824, 1980.
- 19) Rhode, W.S. and Soni, V.: Neural Unit Data Analysis System. *Journal of Cybernetics*. 5, 1: 107~120, 1975.
- 20) Maruyama, N., Saitoh, K. Kudoh, M. and Shinzawa, H.: The neuronal mechanism which the consonant detector and the band of noise receiver may derive from. Abstracts of the 12th midwinter research meeting. Association for research in otolaryngology. 96~97, 1989.
- 21) Blakemore, C. and Cooper, G.F.: Development of the Brain depends on the Visual Environment. *Nature.*, **228**: 477~478, 1970.
- 22) Hirsch, H.V. and Spinelli, D.N.: Visual experience modifies distribution of horizontally and vertically oriented receptive fields in cats. *Science.*, **168**: 869~871, 1970.
- 23) Rees, A. and Møller, A.R.: Response of neurons in the inferior colliculus of the rat to AM and FM tones. *Hearing Research*, **10**: 301~330, 1983.

(平成3年1月19日受付)