

ネコ聴覚野の帯域雑音ユニットの 反応選択性について

新潟大学脳研究所神経生理学部門（主任：丸山直滋教授）

新沢 秀範・斎藤 勝則・工藤 雅治

古川原 誠・丸山 直滋

Response Selectivity of Band of Noise Units in the
Auditory Cortex of the Cat

Hidenori SHINZAWA, Katsunori SAITOH, Masaharu KUDOH,
Makoto FURUKAWARA and Naoshige MARUYAMA

*Department of Neurophysiology, Brain Research
Institute, Niigata University
(Director: Prof. Naoshige MARUYAMA)*

Band of noise units were scarcely selective for the center frequency, but more or less selective for the band width. In this experiment, we made quantitative analysis of band width selectivity of band of noise units.

We found continuous distribution from high to low in the band width selectivity of band of noise units. The band of noise units of low selectivity both for the center frequency and for the band width were consequently responsive to the wide variety of sounds. The extreme of the low selective one may be the general sound receiver. Moderately selective ones are considered to play a role of rough detection of the environmental sounds.

Key words: Auditory cortex, Band of noise, Band noise unit

聴覚野, 帯域雑音, 帯域雑音ユニット

丸山ら¹⁾は、ネコの鳴き声の音声学的な研究に基づいて音声合成技術を応用して刺激音を工夫し、ネコ聴覚野AIニューロンの約80%に連続反応を誘発できたと報告している。

丸山らの報告²⁾によれば、純音に連続反応を示すニューロンが約30%あるが、これらの大部分は、帯域雑音や鋸

歯状変調音などあらゆる種類の音に連続反応を示す。

純音に連続反応を示さず、帯域雑音に連続反応を示すニューロンは、全体の約45%である¹⁾。斎藤³⁾、丸山ら²⁾は、初めそれらの機能がわからないので仮に帯域雑音ユニットと呼んでいた。

丸山ら²⁾によれば、帯域雑音ユニットは一般に帯域

Reprint requests to: Hidenori SHINZAWA,
Department of Neurophysiology, Brain
Research Institute, Niigata University,
Asahimachi-Dori 1, Niigata City, 951,
JAPAN.

別刷請求先: 〒951 新潟市旭通1番町
新潟大学脳研究所神経生理学部門

新沢 秀範

雑音の中心周波数を変えても最適な帯域幅は一定であり、最適帯域幅が 50Hz 以下の Narrow 型 (N型)、50~1000Hz の Medium 型 (M型)、1000Hz 以上の Wide 型 (W型) に分類されている。

丸山ら¹⁾は、帯域雑音ユニットの性質を分析するために、AM 型帯域雑音、FM 型帯域雑音の2種類の帯域雑音を用いた。AM 型帯域雑音では振幅がランダムに変動する。FM 型帯域雑音では、周波数がランダムに変動する。この2つの帯域雑音はスペクトルはほぼ同じであるが、波形包絡は非常に異なっている。この両種の帯域雑音を用いた実験で、帯域雑音ユニットは、AM 型帯域雑音、FM 型帯域雑音のいずれにも反応するものと、AM 型帯域雑音には反応するが FM 型帯域雑音には反応しないものに分類されるという。また、AM 型帯域雑音、FM 型帯域雑音の両者に反応するものは、鋸歯状 AM 音と鋸歯状 FM 音にも反応し、最適変調周波数におけるそれぞれのスペクトル包絡は最適帯域雑音のそれとほぼ同じになるという。即ち、最適パラメータにおける AM 型帯域雑音、FM 型帯域雑音、鋸歯状 AM 音、鋸歯状 FM 音のスペクトル包絡はほぼ同じである。従って彼らは、AM 型帯域雑音、FM 型帯域雑音のいずれにも同じように反応するニューロンについては、その反応には帯域雑音という刺激音のスペクトル上の性質が関与すると考え、帯域雑音受容ニューロンと名付けている。AM 型帯域雑音には反応するが FM 型帯域雑音にはほとんど反応しないニューロンは、振幅変動に反応していると思われるので振幅変動受容ニューロンと名付けている。丸山ら⁴⁾は振幅の変動しない純粋な FM 音を作り出すのは非常に困難であることから推定すれば、自然界には振幅の変動しない純粋な FM 音は存在しないであろうという考えから、振幅変動受容ニューロンの機能は結果的に帯域雑音受容ニューロンの機能と同じではないかと述べている。

帯域雑音ユニットは帯域雑音の中心周波数に対しては選択性がかなり低い、帯域幅に対しては多少なりとも選択性があり、その程度はニューロンによってかなり異なっている。本研究では、帯域雑音ユニットの帯域幅選択性がどのような意味を持つかを調べるため、帯域幅に対する選択性を定量的に調べ検討を加えた。

実験方法

体重 1.5~4.8 Kg の猫を用い、ハロセン吸入麻酔下で手術を行った。手術創及び固定器による圧迫点には、予め、マーカイン (長時間作用性局麻剤；藤沢薬品) を

皮下注射した。気管切開を行い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。頭蓋骨側頭部に直径約 1cm の穴を開け、一次聴覚野 (AI) を露呈した。

川崎⁵⁾の用いた closed system に従い、穴の周囲の頭蓋骨に closed chamber を接着した。その後、ハロセン麻酔を中止し、股静脈よりミオブロック (三共) を持続点滴して非動化し、人工呼吸を行った。電極は、メチル青飽和 1M 酢酸カリウムを充填したガラス毛细管電極を使用した。ニューロン活動の導出は全て左の AI より行った。動物は防音室内に置き、刺激音は動物の右耳の横、約 40cm の位置に置いたスピーカーから与えた。動物の右耳のすぐ上方のマイクロホンにより音をモニターした。

刺激音として、純音、AM 型帯域雑音を用いた (図 1)。刺激音の詳細は別に発表してあるが、以下その概略を述べる。

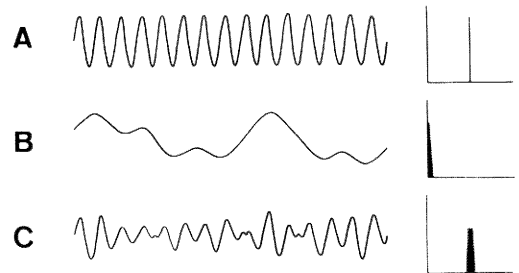


図 1 刺激音の波形とスペクトルの模式図

左：波形、右：スペクトル。A：正弦波、B：低域濾波白色雑音、C：AM 型帯域雑音。

AM 型帯域雑音は搬送波 (正弦波) を低域濾波白色雑音で振幅変調したものである。そのスペクトルは搬送波の周波数を中心に対称な側帯波成分からなっている。AM 型帯域雑音の中心周波数は搬送波の周波数に一致し、帯域幅は低域濾波器の遮断周波数の 2 倍になっている。

刺激音は通常 500 msec 持続で 1.6 秒ごとに与えた。ユニット反応は、オシロスコープで観察するほか、通常、同一刺激音を 20 回繰り返して与え、磁気テープに記録した後、PDP-12 コンピュータにより PST ヒストグラムを作って分析した。

結果

通常、ユニット活動が導出されると、まず純音、ついで帯域雑音を用いて周波数、音圧を変えて反応を調べた。

帯域雑音受容ニューロンは一般に帯域雑音の中心周波数を変えても最適帯域幅は一定であり、丸山ら¹⁾に従い、最適帯域幅が 50 Hz 幅以下の Narrow 型 (N型)、50 ~1,000 Hz 幅の Medium 型 (M型)、1,000 Hz 幅以上の Wide 型 (W型) に分類した。用いた純音の周波数、帯域雑音の中心周波数の範囲は数百 Hz ~60 KHz である。

帯域雑音受容ニューロンも振幅変動受容ニューロンも先に述べたように、おそらく同じ機能を持つものと考えられ、かつ AM 型帯域雑音にはどちらも同じように反応するので両者を区別せずに AM 型帯域雑音に対する帯域幅選択性を調べた。

1. 帯域幅を変えた場合の反応の変化の例 (1) (N 型帯域雑音ユニット)

図 2 は帯域幅選択性の低い N 型の帯域雑音ユニットの例である。AM 型帯域雑音の中心周波数を固定し、平均音圧をほぼ一定にし、帯域幅を変えたときの反応である (図 3 ~ 図 10 も同様)。最高放電頻度をもたらす AM 型帯域雑音の帯域幅 (最適帯域幅) は 22.4 Hz 幅である。22.4 Hz 幅に対する反応スパイク数を 100% とすると、180 Hz 幅、1,420 Hz 幅での反応はそれぞれ、94%、92% であり、最適帯域幅での反応との差は非常に小さい。

このように、このニューロンは最適帯域幅より帯域幅を広げても反応にはほとんど差は見られないので、帯域幅選択性の低いニューロンといえる。

図 3 は帯域幅選択性の中等度の N 型帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅 22.4 Hz 幅の反応に対して、180 Hz 幅、1,420 Hz 幅は各々、92%、69% の反応を示す。このように、このニューロンは帯域幅を広げると反応はある程度低下するので、帯域幅選択性の中等度のニューロンといえる。

図 4 は帯域幅選択性の高い N 型帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 45 または 90 Hz 幅である。180 Hz 幅で反応したのは 90 Hz 幅の 17% に低下し、710 Hz 幅に広げるとわずか 3% の反応しか示さない。このように、

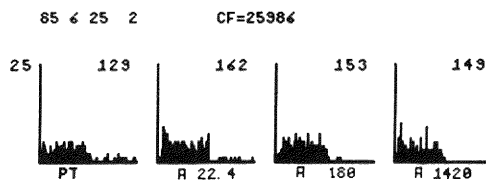


図 2 帯域幅選択性の低い N 型帯域雑音ユニットの反応 (PST ヒストグラム。刺激持続時間: 500 msec, 加算回数: 20 回, ビン幅: 10 msec, 分析時間: 1 秒。)

CF: 中心周波数 (Hz), PT: 純音, A: AM 型帯域雑音, ヒストグラムの下に数字: 帯域幅 (Hz), ヒストグラムの右上の数字: 反応スパイク数 (500 msec 持続の刺激音を 1.6 sec ごとに 20 回繰り返して与えたときの、刺激持続中のスパイク数を加算したもの。)(図 3 ~ 図 10 も同様)

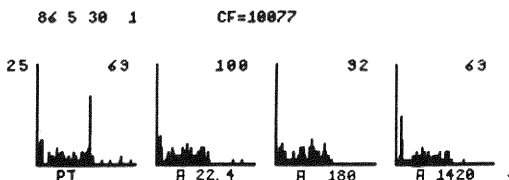


図 3 帯域幅選択性の中等度の N 型帯域雑音ユニットの反応

このニューロンは最適帯域幅より帯域幅を広げると反応は著明に低下するので、帯域幅選択性の高いニューロンといえる。

N 型の帯域雑音ユニットの中には以上示したような帯域幅選択性の低いニューロン、中等度のニューロン、高いニューロンがそれぞれ見られた。

2. 帯域幅を変えた場合の反応の変化の例 (2) (M 型帯域雑音ユニット)

図 5 は帯域幅選択性の低い M 型の帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 180 Hz 幅である。帯域幅を 180 Hz 幅から 22.4 Hz 幅に狭くしても、また、1,420 Hz 幅に広げても、反応は各々 180 Hz 幅の 93%、84%

86 7 22 4 PT&RB CF=14336

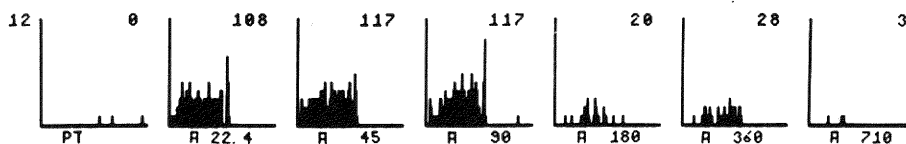


図 4 帯域幅選択性の高い N 型帯域雑音ユニットの反応

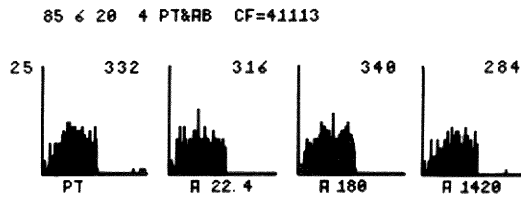


図 5 帯域幅選択性の低いM型帯域雑音ユニットの反応

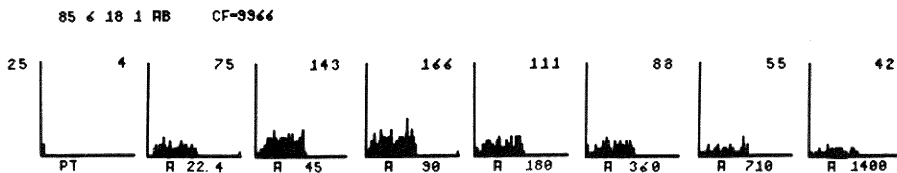


図 6 帯域幅選択性の中等度のM型帯域雑音ユニットの反応

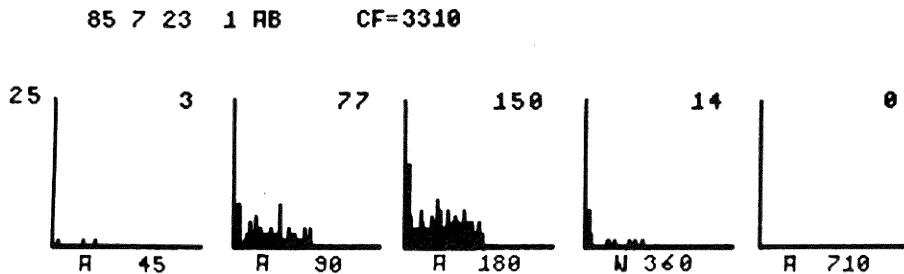


図 7 帯域幅選択性の高いM型帯域雑音ユニットの反応

と、あまり 180 Hz 幅の反応と変わらない。

図 6 は帯域幅選択性の中等度のM型帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 90 Hz 幅である。帯域幅を 90 Hz 幅から 22.4 Hz 幅に狭くすると反応は 90 Hz 幅の45%に低下し、1,420 Hz 幅に広げると25%に低下する。

図 7 は帯域幅選択性の高いM型帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 180 Hz 幅である。180 Hz 幅から 45 Hz 幅に狭くすると反応は 180 Hz 幅の 2%に低下する。また、180 Hz 幅の倍の 360 Hz 幅に広げただけで反応は 9%に低下し、さらに 710 Hz 幅に広げると反応は見られなくなる。

M型の帯域雑音ユニットにも、以上示したように帯域幅選択性の低いニューロン、中等度のニューロン、高いニューロンが見られた。

3. 帯域幅を変えた場合の反応の変化の例 (3) (W 型帯域雑音ユニット)

図 8 は帯域幅選択性の低いW型の帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 1,420 Hz 幅である。帯域幅を 180 Hz 幅、22.4 Hz 幅に狭くしても、反応は各々 1,420 Hz 幅の89%、81%と、1,420 Hz 幅の反応と余り大きな差はない。

図 9 は帯域幅選択性の中等度のW型帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 1,420 Hz 幅である。22.4 Hz 幅、180 Hz 幅の反応は、各々 1,420 Hz 幅の 6%、76%である。

図10 は帯域幅選択性の高いW型帯域雑音ユニットの例である。最適帯域幅は 2,800 Hz 幅である。180 Hz 幅では 2,800 Hz 幅の14%の反応しか示さない。

W型の帯域雑音ユニットにも、帯域幅選択性の低いニューロン、中等度のニューロン、高いニューロンがそれぞれ

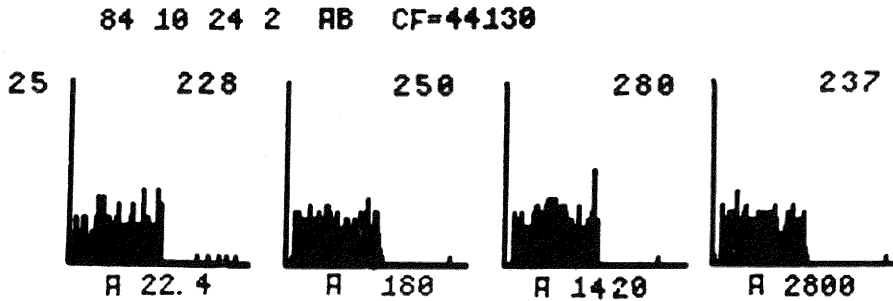


図8 帯域幅選択性の低いW型帯域雑音ユニットの反応

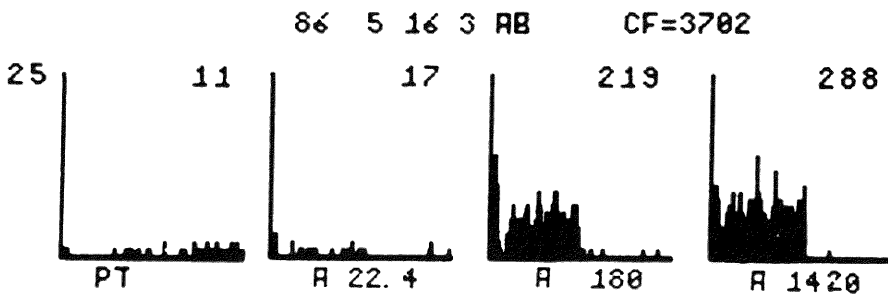


図9 帯域幅選択性の中等度のW型帯域雑音ユニットの反応

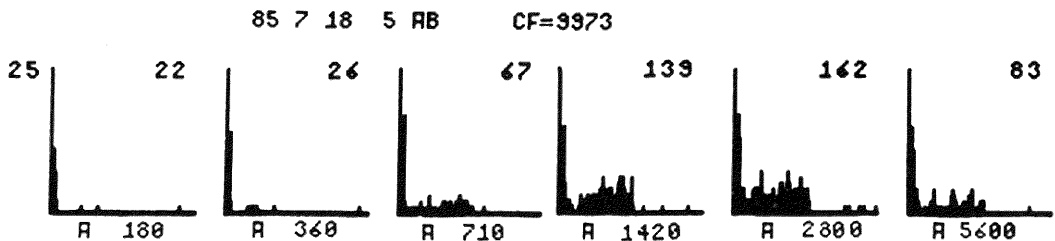


図10 帯域幅選択性の高いW型帯域雑音ユニットの反応

見られた。

4. 帯域雑音ユニットの帯域幅選択性

図11はそれぞれN型(29例), M型(40例), W型(44例)の帯域雑音ユニットの帯域幅を変えたときの反応の変化をプロットしたものである。発火頻度を直接プロットしたグラフから明らかなように, N型, M型, W型ユニットともに帯域幅を変えた場合に反応の差が小さいものも大きいものも見られる。%表現のグラフで明かなように選択性の高いものから低いものまで, その間はほぼ連続的に思われる。

考 察

序で述べたように丸山ら¹⁾は, 帯域雑音ユニットは帯域雑音の中心周波数に対しては選択性がかなり低い, 帯域幅に対しては, 多少なりとも選択性があることを報告している。本研究では, 帯域雑音ユニットの機能を探るため, 帯域雑音ユニットの帯域幅に対する選択性を定量的に調べた。

その結果, N型, M型, W型帯域雑音ユニットともに帯域幅を変えた場合に反応の差が小さいものも大きいものも見られたが, その間はほぼ連続的に移行しており帯

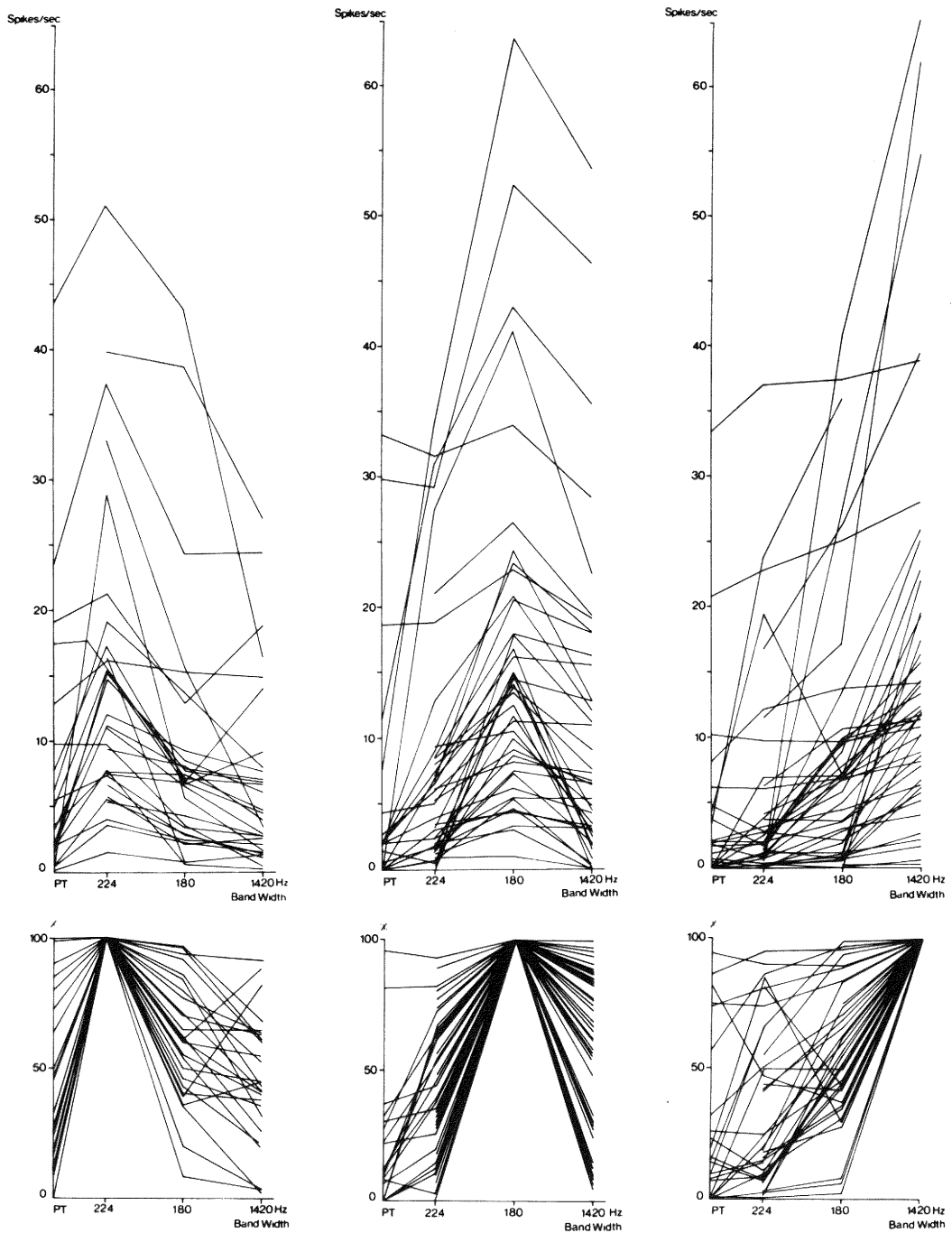


図11 帯域雑音の帯域幅に対する N 型 (左), M 型 (中), W 型 (右) ユニットの反応. 各々, 上は帯域幅 (横軸, 但し PT は純音) と反応 (縦軸: スパイク/秒) のグラフ. 下は同じデータを, N 型では 22.4Hz 幅, M 型では 180Hz 幅, W 型では 1,420Hz 幅のスパイク頻度を 100% としてプロットしてある.

域幅に対する選択性の低いニューロンと、高いニューロンの間に境界を設けることはできなかった。

帯域雑音ユニットは中心周波数に対しては選択性が低い。従って、帯域雑音ユニットのうち帯域幅に対する選択性の非常に低いニューロンは結果的にかなり多くの種類の音に反応することになる。丸山ら¹⁾は、ほとんどあらゆる音に反応するニューロンは、特定の音の弁別に関与しているのではなく、「音の存在すること」を感知していると考え、汎音感知ニューロンと名付けた。我々は今回の研究の結果、帯域雑音ユニットは帯域幅選択性の高いものから低いものまで選択性の程度が連続的であり、選択性の低いものは汎音感知ニューロンに連続的に移行するものと見なしてよいと考える。又、帯域幅に対してある程度以上の選択性を示す帯域雑音ユニットは、音の振幅、周波数などの変動を手がかりとして、環境音の大まかな弁別に関与していると考えられる。序で述べたように、これには帯域雑音受容ニューロンと振幅変動受容ニューロンが含まれる。帯域幅に対しても、中心周波数に対しても選択性の高いニューロンは特定の子音にのみ反応することになるので子音識別ニューロンと名付けられている¹⁾。

今回の研究で明らかになったように「音の存在すること」を感知するニューロンと、環境音の大まかな弁別に関与するニューロンとの間は、ほぼ連続的に移行しており、両者は共通の発生過程でできあがったものと考えられる。

要 約

帯域雑音ユニットは帯域雑音の中心周波数に対しては選択性がかなり低い。帯域幅に対しては、多少なりとも選択性がある。本研究では、帯域雑音ユニットの帯域幅選択性の意味を探るため、帯域幅選択性を定量的に調べ検討を加えた。

1) N型、M型、W型帯域雑音ユニットともに帯域幅選択性の小さいものも大きいものも見られ、その間はほぼ連続的に移行しており、その間に境界を設けることは

できなかった。

2) 帯域雑音ユニットは中心周波数に対しては選択性が低いので、帯域幅選択性の低いものは結果的にほとんどのパラメータについて低選択性となる。これらのニューロンは、汎音受容ニューロンに、連続的に移行するものと考えられる。

3) 帯域雑音ユニットで帯域幅選択性のある程度以上高いものは、音の振幅、周波数などの変動を手がかりとして、環境音の大まかな弁別に関与していると考えられる。

4) 帯域雑音ユニットで帯域幅選択性のある程度以上高いもの、低いもの、汎音受容ニューロンの3者は連続的に移行しているので共通の発生過程でできあがったものと考えられる。

稿を終えるに当たり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) 丸山直滋, 工藤雅治, 新沢秀範: 大脳聴覚野の機能, 日本臨床, 45: 1948~1963, 1987.
- 2) 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.
- 3) 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.
- 4) Maruyama, N., Saitoh, K., Kudou, M. and Shinzawa, H.: The neuronal mechanism which the consonant detector and band of noise receiver may derive from. Twelfth midwinter research meeting of association for research in otolaryngology, 1989.
- 5) 川崎 匡: 音刺激に対する猫の小脳ニューロンの反応について, 日耳鼻, 67: 1~12, 1964.

(平成2年3月2日受付)