

研究概要報告書

資料 — 10

(2/5)

研究題名	聴覚中枢における時間情報処理機構の解明	報告書作成者	力丸 裕
研究従事者	力丸 裕		
研究目的	<p>従来の哺乳類の聴覚生理学ではバイオソナーの分野を除けば周波数の場所表示（トノトビシティ）の研究が主であり、実際の音声、音楽、環境音といった複合音がどのように脳中枢で処理され我々が知覚しているかは十分に研究されていない。我々の聴覚系は周波数だけに頼っているわけではない。例えば、ピアノのドもヴァイオリンのドも物理的な周波数構造は異なるのに我々には同じピッチに聞こえる。これはなんらかの標準化が中枢で行われているためと考えられる。また、男性、女性、子供の音声は周波数領域が異なっているが、我々は発声者にはかかわらず、例えばどの人の「さ」も同じ「さ」と聞こえる。これもなんらかの標準化が脳中枢で行われているためと考えられる。即ち、我々の音知覚には周波数以外の情報が非常に重要な役割を果たしている。最も重要な要と考えられているのが「時間情報」である。聴覚抹消では、単純なニューロンの位相同期放電によって時間情報処理機能が説明される。しかし、実験心理学や行動学的なデータから推察すると聴覚中枢には神経系の収斂や放散によって時間情報そのもの（例えば、周期性や音と音との間隔）を処理している機構があると考えられる。これらの時間情報処理機構を解明するのが本研究の目的である。とりわけ、ピッチ感覚と複合変動音（音声や環境音など）の処理機構に焦点を絞って実験を進める。この実験により、ピッチ感覚が末梢ではなく中枢で、しかも「場所ピッチ」と「時間ピッチ」との統合によって生成されることが明示されることが予想される。また、一次聴覚野で時間的に変動する音の情景が処理されていることが判明することが予想される。これらの成果は、今迄全く未解明であった脳内のニューラル・サーキットの時間処理・時間コード機構の解明とその応用に大きく貢献すると考えられる。</p>		

## 研究内容

**実験方法と結果**

ヒトに非常に近い脳の構造を持つニホンザルの側頭部に慢性実験用のチャンバーを取付け金属電極を用いて一次聴覚野から単一ユニット記録を行った。記録中は笑気と酸素の混合ガスを用いて麻酔し、必要に応じてイソフルレンを混入して麻酔深度の安定させた。音刺激は、白色雑音バースト、トーン・バースト、トーン・バーストを時間的に対にしたものを使用した。まず、ニューロンの最適周波数を調べ、トノトピーを基に一次聴覚野の位置を推定した。さらに、全実験終了後に記録部位が一次野であったことを解剖学的に確認した。

**ピッチ感覚生成の実験：**モノラル（片耳刺激）の条件によって、場所ピッチと時間ピッチの統合が聴覚中枢で起こることを実証し、ニューロン・レベルでのピッチの生成機構を明かにするために、以下の実験を行った。具体的には、基本周波数（ $f_0$ ）を含まず高調波のみからなる、ミッシングファンダメンタル条件（図1A）と $f_0$ のみの刺激（図1C）に対する一次聴覚野の反応を単一ユニット記録で比較した。その結果、 $f_0$ に良く反応する一次聴覚野ニューロンは、連続した $f_0$ の高調波の組み合わせにも良く反応した（図2）。しかし、高調波を組み合わせずに高調波成分単独で呈示した場合には、殆ど反応しなかった（図2）。ところが、連続した高調波の組み合わせでも周波数成分が極端に高い場合には、一次聴覚野ニューロンは反応しなかった（図2B）。また、連続した $f_0$ の高調波から成る複合音を周波数間隔を変えずにシフトしたもの（図1B）に対しても、あまり反応しなかった。

**時間間隔感受性ニューロンの実験：**周波数の異なる一対の刺激音を時間間隔をあけて提示した（図3b）。二音の時間間隔を変化させ一次聴覚野のニューロンが異なる周波数の二音が一定の時間間隔で提示されたときに反応する（二つの周波数と時間間隔の組み合わせに同調）か否かを調べた。この結果、一次聴覚野ニューロンは、特定の周波数が特定の時間間隔で呈示されたときに反応した（図3a）。呈示の順番を入れ替えると反応しなかった。また、同一のニューロンが唯一の組み合わせに反応するのではなく、全く異なる周波数の組み合わせにも、全く異なる時間間隔で反応した。

**考察**

**ピッチ感覚生成：**連続した $f_0$ の高調波から成る複合音を周波数間隔を変えずにシフトしたもの（図1B）に対しては、あまり反応しないことや、連続した高調波の組み合わせでも周波数成分が極端に高い場合には、一次聴覚野ニューロンがあまり反応しない（図2B）ことから、振幅の包絡線に反応するという仮説は成り立たないようである。本結果は、心理学的実験結果と良く対応している。今後、一方の耳から奇数倍音、他方の耳から偶数倍音を与える、バイノーラル（両耳刺激）の条件（図1F）で創られるミッシングファンダメンタルにも一次聴覚野ニューロンが応答するかどうかを探求する必要がある。

**時間間隔感受性ニューロン：**一次聴覚野のニューロンがトノトピシテイーだけでなく、音の時間パターン（シークエンス）を処理する機能も持つことを示唆する（図3b）。今後、一次聴覚野ニューロンが3つ以上の連続音についても同様のシークエンス選択性を持つかどうか追究する。

説明書

(4/5)

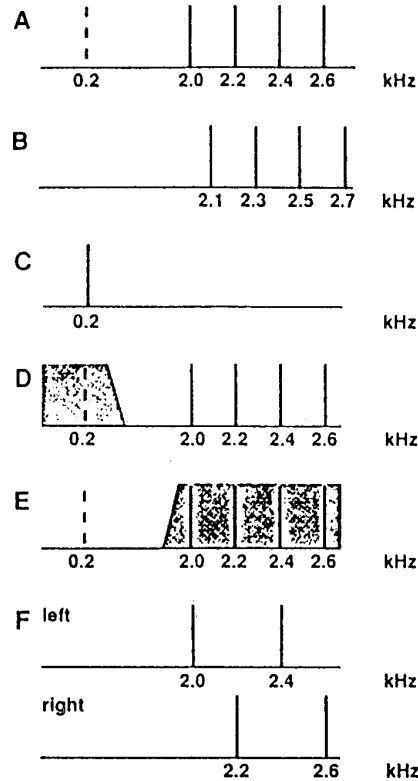


図1 合成波の模式的パワー・スペクトル。A: 2.0 + 2.2 + 2.4 + 2.6 kHz。振幅が200 Hzの周期性を持つ。200 Hzのピッチを創りだす。B: 2.1 + 2.3 + 2.5 + 2.7 kHz。振幅は200 Hzの周期性を持つが、200 Hzのピッチは生まれない。C: 200 Hzの純音。D: Aで示された音に低域雑音を加えたもの。E: Aで示された音に高域雑音を加えたもの。F: 200 Hzの奇数倍音を右耳へ、偶数倍音を左耳へ呈示。ミッシングファンダメンタルは破線で示した。最適周波数は200 Hz。

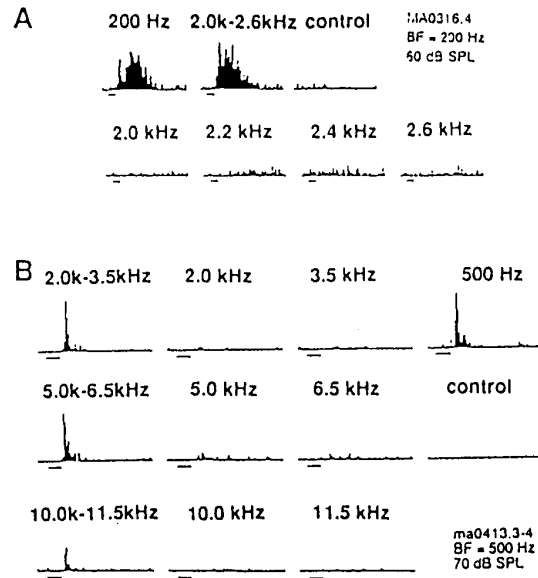


図2 ニホンザル一次聴覚野低周波ニューロンの典型的な反応を示す発火頻度図。A: (上段) 左から、200 Hz、2.0 + 2.2 + 2.4 + 2.6 kHzに対する反応。右端は対照。(下段) 左から、2.0 kHz、2.2 kHz、2.4 kHz、2.6 kHzそれぞれに対する反応。B: (上段) 左から、2.0 + 2.5 + 3.0 + 3.5 kHz、2.0 kHz、3.5 kHz、500 Hzに対する反応。(中段) 左から、5.0 + 5.5 + 6.0 + 6.5 kHz、5.0 kHz、6.5 kHzに対する反応。右端は対照。(下段) 左から、10.0 + 10.5 + 11.0 + 11.5 kHz、10.0 kHz、11.5 kHzに対する反応。最適周波数は500 Hz。

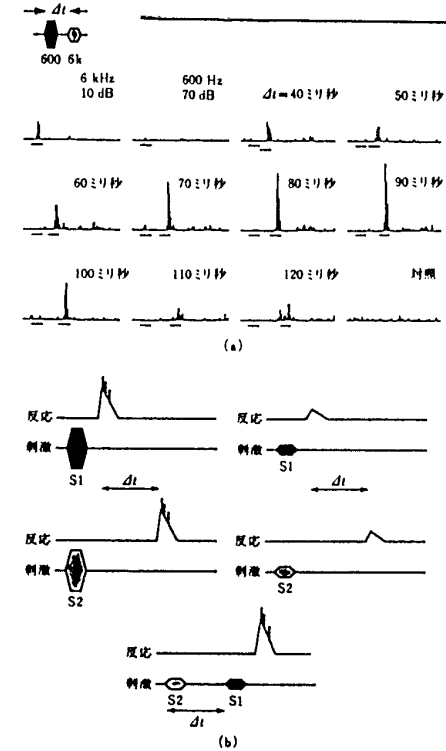


図3 ニホンザル1次聴覚野の異なる周波数の組み合わせと時間間隔に感受性のあるニューロン。(a) このニューロンは600 Hz(10 dB SPL)と6 kHz(70 dB SPL)を一定の時間間隔で組み合わせるとときに大きな反応を示す。600 Hzや6 kHz単独ではあまり反応しないが、600 Hzを先に呈示し6 kHzを後から呈示すると大きな反応が得られる。とりわけ、時間間隔が90 msのときに反応が強烈になる。(b) (a)のような異なる周波数の組み合わせと時間間隔に感受性のあるニューロンの反応機構の仮説。このニューロンは強刺激S1に対しては短い潜伏時間でスパイクを発生(左上)、刺激S2に対しては長い潜伏時間でスパイクを出す(左中)。また、弱い刺激S1に対しては短い潜伏時間で弱い電位変化のみを(右上)、弱い刺激S2に対しては長い潜伏時間で弱い電位変化のみを(右中)示す。ところが、刺激S1と刺激S2を潜伏差dtで組み合わせると、それぞれに対する弱い電位変化が重なって大きな電位変化を生み出しスパイクを発生する(下)。

注： フローチャート図，ブロック図，構成図，写真，データ表，グラフ等 研究内容の補足説明