

Title	聴覚生理モデルを用いた音源方向定位に関する基礎的研究
Author(s)	伊藤, 一仁
Citation	
Issue Date	1998-03
Type	Thesis or Dissertation
Text version	author
URL	http://hdl.handle.net/10119/1133
Rights	
Description	Supervisor:赤木 正人, 情報科学研究科, 修士

修士論文

聴覚生理モデルを用いた 音源方向定位に関する基礎的研究

指導教官 赤木 正人 助教授

北陸先端科学技術大学院大学
情報科学研究科情報処理学専攻

伊藤 一仁

1998年2月13日

要旨

本稿では、聴覚の両耳間時間差に基づく音源方向定位のための計算機モデルを提案する。本モデルでは、神経発火やシナプス伝達などの、生体内で行なわれる情報伝達のパターンを、生理学的知見に基づいて計算機上に表現し、時間差検出回路に適用した。その結果、一般的に知られている両耳間相互相関に基づく時間差検出回路モデル単独では、たった一对のインパルス刺激に対してでさえ、回路全体に幅広い興奮が起こり、正確な時間差が一意的に決まらないことが分かった。

そこで、より時間差検出の精度を向上すると共に、計算機上で効率良く実現するために、単独の検出回路からの出力に対し、多段の閾値電位による選別と、抑制性の働きを設定した。特に、刺激の単位周期内で、正しい時間差を示す細胞が比較的早く発火する傾向があることから、それ以外の細胞の興奮の伝達を抑制することによってモデルの時間差検出の能力を向上させることができた。

目次

1	序論	1
2	聴覚生理	3
2.1	音源方向定位について	3
2.2	聴覚機構について	4
2.3	聴覚末梢系モデル	6
2.4	時間情報	6
3	相互相関による時間差の検出	8
3.1	音波の伝搬による左右差	8
3.2	Jeffress モデル	9
3.3	相互相関モデルの改善	10
3.3.1	Jeffress モデルの検証	10
3.3.2	インパルス信号の表現	12
3.3.3	位相多義性	14
3.4	相互相関モデルの問題点	16
4	生体内部の情報伝達	18
4.1	信号の冗長性	18
4.2	活動電位モデル	19
4.3	シナプス伝達モデル	22
4.4	膜電位の加重	23
4.5	発火閾値モデル	24

5	時間差検出機構	29
5.1	末梢系モデル	29
5.2	蝸牛神経核モデル	29
5.3	上オリーブ内側核モデル	30
5.4	ITD の検出	34
5.4.1	閾値による選別	34
5.4.2	選別から統合へ	36
5.4.3	発火タイミング	39
5.4.4	抑制性シナプス後電位	41
5.4.5	相互抑制モデル	42
5.5	シミュレーションの結果	43
6	結論	49
	謝辞	51

第 1 章

序論

近年の聴覚研究の急速な進展により、聴覚に関する我々の従来の常識が見直されてきている。例えば、聴覚は、単に音を聞くためだけの器官ではなく、生物が獲物を捕捉したり外敵などの危険を察知したり、生きていくために必要な外界の総合的な状況を把握するための情景分析機能のひとつとして、視覚や嗅覚や触覚など、その他の感覚器官と相互に補完し合いながら働く情報処理システムの一部であると考えられるようになってきている。解剖学・生理学の分野での聴覚研究は、そのような聴覚のメカニズムを次々と明らかにし、それらの研究対象もいよいよ聴覚末梢系から中枢系へと移行し始めている。このような背景のもと、聴覚機構のモデル化の研究は聴覚の情報処理機構の解明を進めていくためにも非常に重要であり、末梢系の働きを理解する上でモデルが果たしてきた役割の様に、中枢系のモデル化の研究もまた今後の課題となっている。そして、このような生物の持つ能力は今なお工学的な分野に対する手本として、その機能の解明ならびに工学的な実現や応用が期待されている。

音源方向定位の機能とは、聴覚の持つ情景分析能力のひとつであり、音源の方向を知覚するための機能である。この知覚には、同一の音源から発せられた音波が左右それぞれの耳へ到達する時の、両耳間に生じる音波の時間差や音圧差などの情報が用いられると考えられている。この能力に関する研究は、旧くから人間を含む幾つかの動物を対象に、心理物理学の実験や生物行動学の実験により進められてきた。そして、1960年代の小西ら [1] によるメンフクロウ (Barn Owl: 学名 *Tyto Alba*) の聴覚の研究をきっかけとして、音源方向定位に関する聴覚機構の解剖学的・生理学的知見も多く得られるようになった。特に、両耳間の時間差や音圧差の検知は、聴覚中枢系において実現されていると考えられるよ

うになった。しかし、中枢系の研究は始まったばかりであり、どのような脳の情報処理機構によって音源方向が定位されるのかは、まだ十分に分かっていない。それ故、モデル化の研究は、これからの解剖学的・生理学的研究の指針や論理的裏付けなどの役割も担っている。

蝸牛神経核を始めとする中枢系の機能モデルはまだ少ないが、音源方向定位に関する機能モデルは、ここ最近徐々に提案されて来ている。上オリーブ内側核における両耳間相互関係による時間差検出機構モデルとして、旧くから有名なものが Jeffress のモデルである。これは 2 本の遅延線と数個の一致検出器を組合せた回路で、明解な理論と実際の上オリーブ内側核の組織構造との類似性により、長く支持されてきた。しかし、近年の解剖学・生理学的研究の発展や心理物理学の実験から得られる知見などを考慮すると、このような両耳間相互関係に基づくモデルだけでは、生体の行なう音源方向定位の能力を十分に説明することは難しい。それ故、最近の機能モデルは、さらに上位の神経核の働きや左右の神経核間の相互作用、あるいは時間と音圧との総合的な情報処理などに取り組んでいる [5][6][7]。

本稿でも、聴覚の生理学的知見に基づいて、神経発火やシナプス伝達などの生体内部で行なわれる情報伝達の信号パターンを計算機上に表現し、時間差検出回路モデルに適用すると共に、抑制性の働き等を設定し、単純な機構ながらも時間差の検出能力の向上を実現した時間差検出機構の工学的モデルを提案する。

第 2 章

聴覚生理

2.1 音源方向定位について

一般に、動物が左右 2 つの耳を使って音源の方向を知覚するためには、幾つかの手掛かりを必要とする。その手掛かりとは、音源からの音波が左右の耳それぞれに到達したときの両耳間に生ずる時間の差や音圧の差であり、または耳介や頭部など身体の形状による方向特有の音色の違い、さらには頭を動かしたり、周囲の環境の変化によって起こる時間差、音圧差、音色などの変化に基づくものが上げられる [9][10]。中でも、両耳間時間差 (ITD: interaural time difference) と両耳間音圧差 (ILD: interaural level difference) は最も基本的な手掛かりとされている。

聴覚の音源方向定位は、旧くから人間を含む幾つかの動物を対象に、心理物理学の実験や生物行動学の実験、あるいは解剖学的研究により進められてきた。特に、小西らの研究 [1] によれば、メンフクロウ (Barn Owl: 学名 *Tyto Alba*) [8] は、コウモリやイルカのように超音波を発してその反射音を聞くような方法ではなく、純粹に獲物の発する音そのものを頼りに、その位置を把握できることが生物行動学の実験などにより確かめられた。

一般的に、フクロウの多くは夜行性で、暗がりでも良く見える眼を持ち、夜中に狩りをする鳥として知られている。メンフクロウも、それらのフクロウと同様に暗闇でも見える眼を持つが、全く明りのない場所でも音を頼りに獲物の位置を把握することから、その優れた聴覚の能力が知られるようになった。メンフクロウの聴覚の大きな特徴は左右の耳の位置や向きが非対称であり、両耳間時間差によって水平方向の位置に対する定位を、両耳間音圧差によって垂直方向の位置に対する定位を行うことが明らかになっている

[1][8][21]。メンフクロウの音源方向定位に適する周波数帯は5~8kHz 辺りであるが、人間やその他の動物が定位の精度をあげるためによく行なう首振りの動作を全く伴うことなく、この鳥はたった1度の頭の動きで正確に音源の方向に向く能力を持つことが報告されている [3][21]。

2.2 聴覚機構について

メンフクロウの聴覚の解剖学的研究によって、音源方向定位に関係すると思われる神経経路や神経細胞の構造が明らかになっている。図 2.1は、音源方向定位に係わる聴覚機構のブロック図である。図(A)の部分は、外耳、中耳、内耳(基底膜、外有毛細胞、内有毛細胞)、聴神経などで構成される聴覚末梢系を表している。耳から入った音の情報は、この聴覚末梢系を経て周波数別のインパルス信号列へと符号化され、聴神経によって聴覚中枢系へと伝達される。

図(B)の部分は、聴覚中枢系内の音源方向定位に係わる機構部である。先にも触れたように、生理学の分野での音源方向定位に関する研究はメンフクロウを中心として進展してきたため、この図に描かれている細胞群はメンフクロウの中枢系の構造を表している [2][4]。しかし、器官の形状や性能に多少の違いはあっても、音源方向定位の基本的なアルゴリズムは、我々哺乳類のものと同様だと考えられている。聴覚末梢系からのインパルス信号列は、その最初の投射先である蝸牛神経核へ伝えられる。鳥類の蝸牛神経核は、大細胞核(nucleus magnocellularis:NM)と角状核(nucleus angularis:NA)とに明確に分けられる。大細胞核は、哺乳類で言う上オリーブ内側核(medial superior olive:MSO)に相当する層状核(nucleus laminaris:NL)に唯一投射している。角状核は、上オリーブ核(nucleus olivaris superior:SO)、腹側核(nucleus ventralis lemnisci, pars ventralis:LLV)、後外側毛帯核(nucleus ventralis lemnisci lateralis, pars posterior: VLVp)、下丘中心核(the central nucleus of the inferior colliculus:ICC)の4つの異なる目標に投射する。下丘中心核(ICC)は、'核'と、内外の'殻'から成る。外側の殻は角状核と後外側毛帯核(VLVp)からの入力を受け、中心核は層状核とおそらく前外側毛帯核(VLVa)からの入力を受ける。殻は外側の核に投射する。

この図で表されるように、聴覚末梢系から伝えられた音情報は蝸牛神経核で、時間と音圧の情報に分けられ、大細胞核以降の経路で両耳間時間差(ITD)を、角状核以降の経路で両耳間音圧差(ILD)を処理すると考えられている。特に、時間差経路の層状核(NL)や

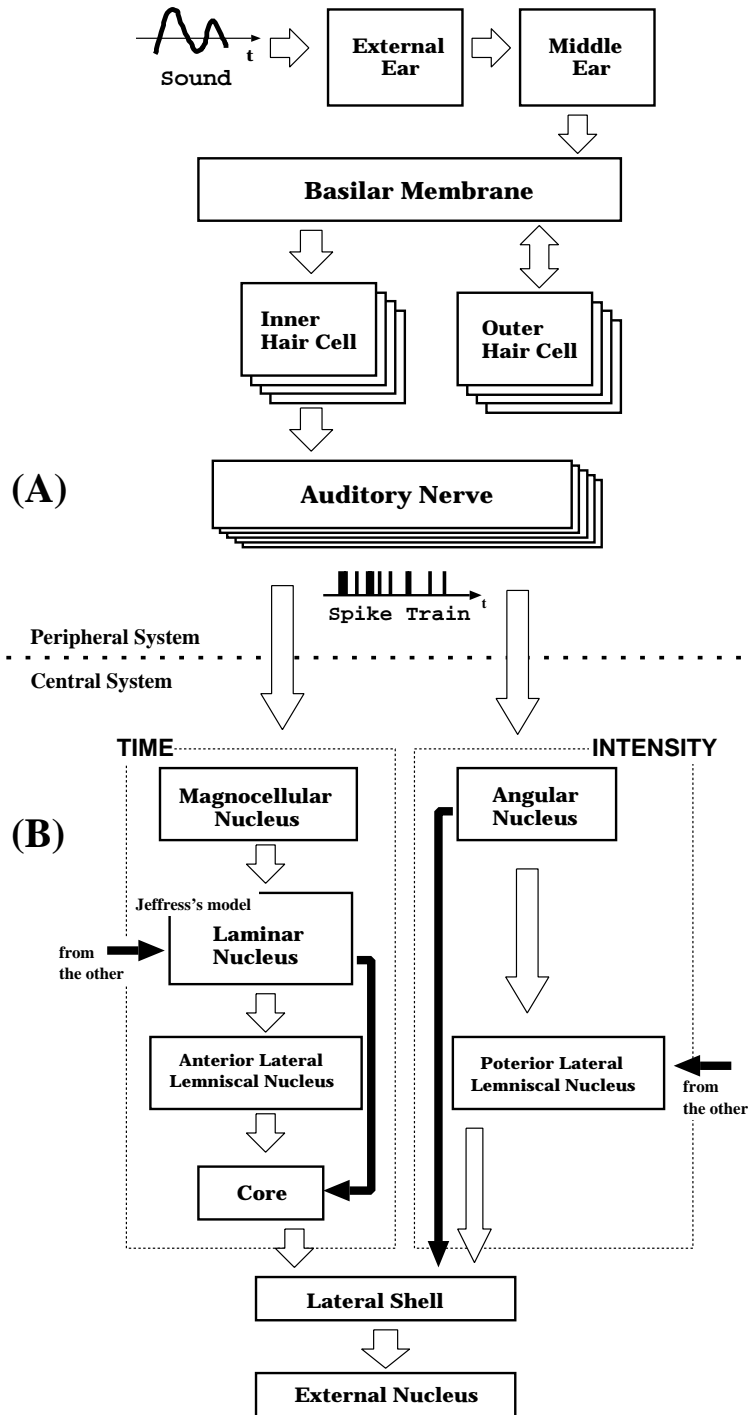


図 2.1: 音源方向定位に係わる聴覚機構

音圧差経路の外側毛帯核 (LLV) は、それぞれの経路における左右の耳からの情報が初めて交わる場所として、時間および音圧の左右差を求めるための重要な鍵を握る器官であると考えられている。本稿では、時間差経路の構築を試みた。

2.3 聴覚末梢系モデル

音源方向定位は聴覚中枢系で実現される機能であるため、中枢系モデルへの入力情報となるインパルス信号列は、聴覚末梢系モデルから得られる。外耳・中耳モデル、基底膜モデル、内有毛細胞モデルなど聴覚末梢系に関して、これまでに多くの機能モデルが提案されているが、全ての機能を統合し、従来の末梢系モデルに比べて、聴神経の発火特性などの生理学的データとの整合性の良い、牧ら [12][13] のモデルを、本稿では採用する。

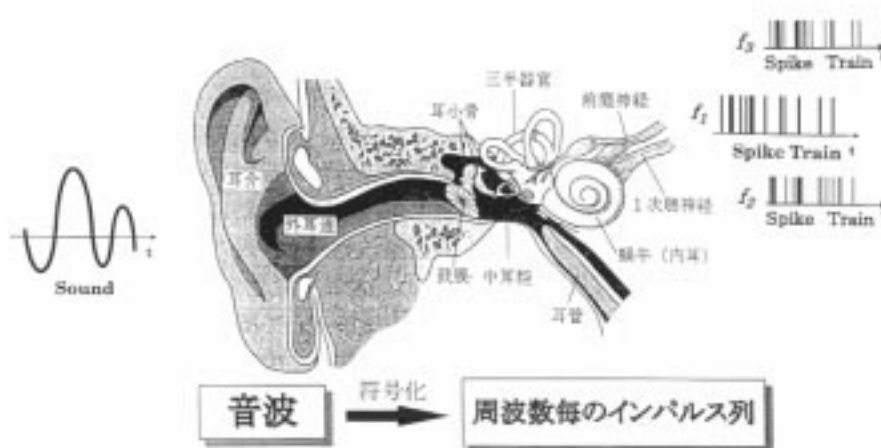


図 2.2: 聴覚末梢系

2.4 時間情報

人間の蝸牛の基底膜上に一列に並んでいる約 3000 個の内有毛細胞には、ひとつの細胞につき平均約 10 本の一次聴神経の軸索がシナプス接続している。これらの一次聴神経は聴覚末梢系の出力部を形成し、中枢系の蝸牛神経核に投射している。刺激音による鼓膜の振動は、基底膜の振動を促し、刺激音の持つ特定の周波数に、選択的に対応する内有毛細胞

胞に興奮を起こす。その興奮はシナプス結合された一次聴神経へと伝えられ、神経発火つまり神経インパルスの送出に至る。一次聴神経も特定の周波数に対する選択性を持ち、その周波数を特徴周波数 (Characteristic Frequency:CF) という。

一次聴神経の神経発火は、内有毛細胞の脱分極相に同期して起こるので、正弦波に対してはその半周期の波形に追従し、波形の頂上付近で神経発火が起こり易い。つまり聴神経は周期的な刺激音に対してほぼ一定の位相角に同期して発火する傾向があるため(図2.3)、インパルス信号列には刺激音の時間(位相)情報が保存されていることになる。左右それぞれの時間情報は、上オリーブ内側核に伝えられ、時間の左右差が求められると考えられている。図2.3の上図は、聴神経が刺激音の周期の特定の位相で発火する様子である。このように聴神経は全ての位相で発火する訳ではなく、また位相から少しずれることもある。発火した数と位相との関係を表した周期ヒストグラムが図2.3の下図である。発火数は特定の位相を中心とした正規分布を示す。

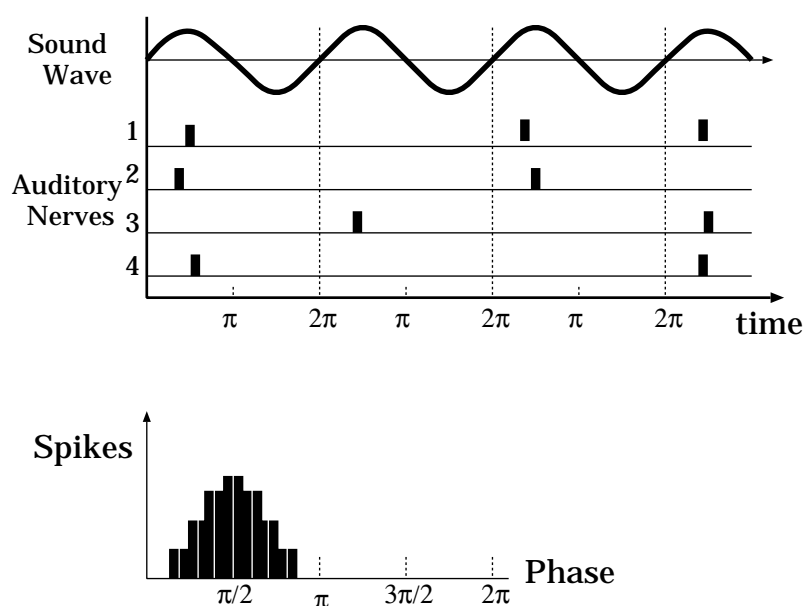


図 2.3: 時間情報の保存

第 3 章

相互相関による時間差の検出

3.1 音波の伝搬による左右差

両耳間時間差の発生するメカニズムを説明する。音波の伝搬において、頭の大きさに比べて充分長い波長の音波は顔面に沿って回折していく (図 3.1)。音源の位置が、十分遠方であり、正中面から θ (radian) の角度をなす時、頭の半径を r (m) とすれば、音源に近い側の耳に比べて遠い側の耳には、直線にして $r \sin \theta$ (m) の距離と回折による $r \theta$ (m) の距離の差を生ずる [10]。

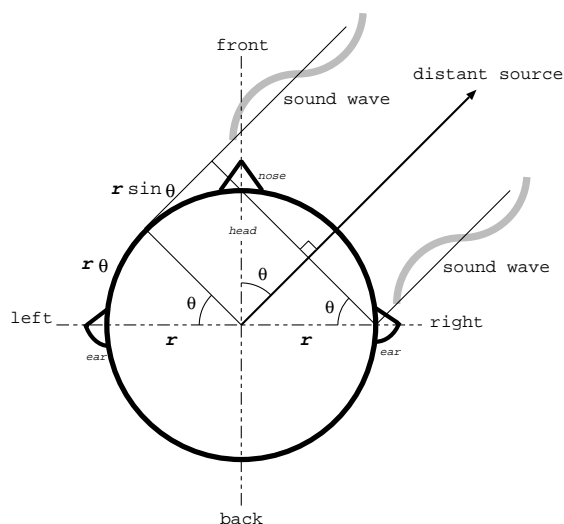


図 3.1: 側方の音源による両耳間時間差

したがって音がそれぞれの耳へ到達する距離の差 d (m) は、

$$d = r(\theta + \sin \theta) \quad (3.1)$$

となる。音速を毎秒約 $340m$ とすると、両耳間に生ずる時間差 Δt 秒は、次のように求められる。

$$\Delta t = \frac{d}{340} = \frac{r(\theta + \sin \theta)}{340} \quad (3.2)$$

位相の情報は聴神経からのインパルス信号列に保存されるため、両耳間に生じた Δt の時間の差は、左右の音情報が初めて交差する上オリーブ内側核で測ることができる。そして時間差 Δt 秒から逆に音源の方向を割り出すことができる。

3.2 Jeffress モデル

上オリーブ内側核内にある時間差検出を行なう機構モデルとして、Jeffress のモデル (図 3.2)[14] が提案されている。

このモデルは、数個の一致検出細胞とそれらにつながる左右それぞれ 1 本ずつの神経線維 (遅延線) で構成されている。左右の蝸牛神経核からの入力インパルス信号は、遅延線を伝達しながら、一致検出細胞を順に刺激して行く。一致検出細胞は、左右両方のインパルス信号が同時に到着したときに最大の興奮を示す。興奮が、ある閾値を越えると一致検出細胞は神経発火に至り、さらに上位の神経核へ興奮を伝える。

末梢系の聴神経の神経発火は刺激音の特定の位相角で起こるので、左右の蝸牛神経核を通過してこの回路に入力されるインパルス信号列には時間情報が保存されていることになる。検出回路内では、一定の周期で伝わってくるインパルス信号により、同じ一致検出細胞が刺激され続ける。つまり、このモデルは 2 つのインパルス信号の相関によって時間差を計算する両耳間相互相関に基づくモデルである。

図 3.2 (左) で示すように、音源が正中面にあれば、音波が耳に到着するまでの時間と、さらに耳で生じたインパルス信号が検出回路に入力されるまでの時間との合計は、左右で同じになるから、ちょうど真中の一致検出細胞が最大の興奮を示す。音源の位置が移動すれば、反応する検出細胞も替わる。図 3.2 (右) で示すように、音源が正中面から右に移動した場合には、音波は右側の耳により早く到達し、左の耳には少し遅れて到達する。このため、検出回路には右側からのインパルス信号が左側からのものより早く回路に進

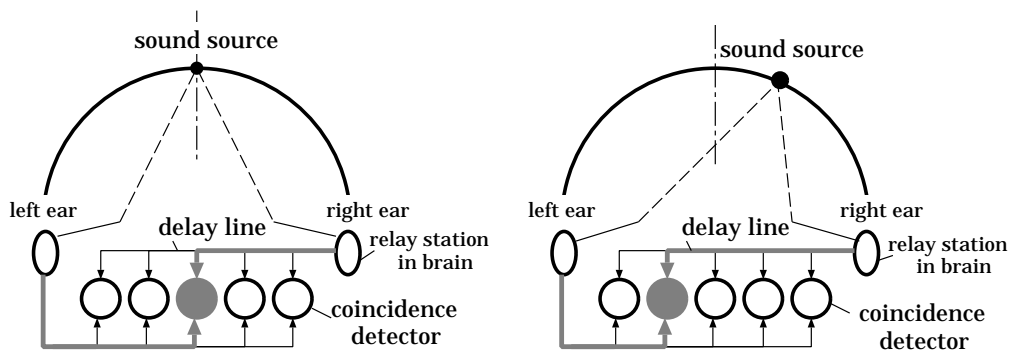


図 3.2: 時間差検出回路

入るので、左右のインパルス信号が同時に刺激する一致検出細胞がずれる。即ち、最大の興奮を起こす一致検出細胞が替わることによって、音源の位置が移動したことを知覚できる。

このように、一致検出細胞はそれぞれ特定の ITD に対応して発火するため、Jeffress モデルは理論的にも明解であり、また、メンフクロウやその他の動物に対する解剖学的研究の結果、それらの上オリーブ内側核内に Jeffress のモデルと類似する組織の構造が見られたため、時間差検出モデルとして広く支持されてきた。

3.3 相互相関モデルの改善

3.3.1 Jeffress モデルの検証

Jeffress モデルの働きを理解するために、モデルを計算機上に実装し、その効果を検証した。

Jeffress のモデルは、一定の周期で送られてくる左右のインパルス信号の相関を取ることによって、ITD の検出をおこなう。しかし、実際の聴神経は常に正確な位相角で発火する訳ではなく、神経インパルス信号列には時間的なゆらぎが含まれている。このモデルに入力されるインパルス列にも、位相角からのある程度のばらつきが起こり、時間差の検出精度を著しく衰えさせることが予想される。以下では、インパルス信号列の位相同期特性を変化させたときの時間差検出の精度を検証した。

特徴周波数 (CF) が 3kHz の聴神経に相当するインパルス信号列の位相同期特性が図 3.3

(上図) である場合、左右差 ITD = 20μ 秒で Jeffress モデルに入力し、下図の出力結果を得た。(図 3.3 上図は、インパルス信号列の位相同期特性を示す周期ヒストグラム。縦座標は 0.3 秒間内のインパルス数、横座標は位相角。下図は、ITD に対する相関の結果を表す。縦座標は一致した回数、横座標は最大時間差約 700μ 秒の両耳間時間差 ITD を示す。水平方位ならば、正は右側、負は左側を表す。以降の図 3.4, 図 3.7 も同じ。)

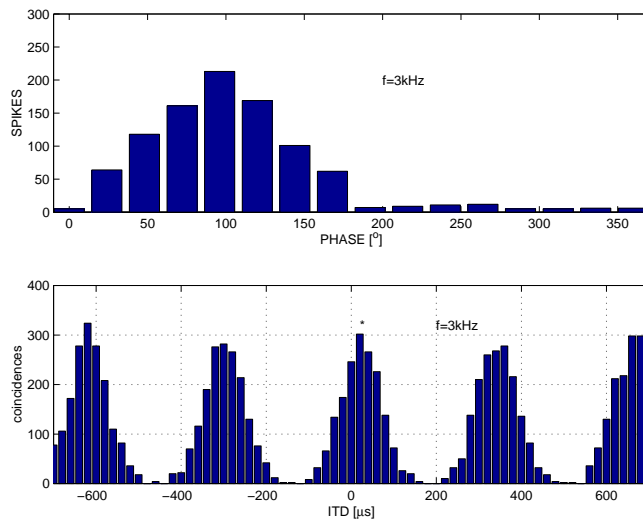


図 3.3: 検証 1

特定の位相角を中心として正規分布状に広がる特性のインパルス信号列に対し、Jeffress のモデルは正しい ITD にピークを持ちながらも、正規分布状のばらついた発火特性を示した。

続いて、同じく特徴周波数 (CF) が 3kHz の聴神経に相当するインパルス信号列の位相同期特性が図 3.4 (上図) のようにより弱い同期特性を持つ場合、左右差 ITD = 20μ 秒で Jeffress モデルに入力し、下図のような出力結果を得た。

位相角からのばらつきが、より大きいインパルス信号列に対し、モデルの出力は明確な ITD を示さなくなってしまう。これらのことは、Jeffress モデルを計算機上で実現する際、入力されるインパルス信号の表現の方法に注意が必要であることを示している。

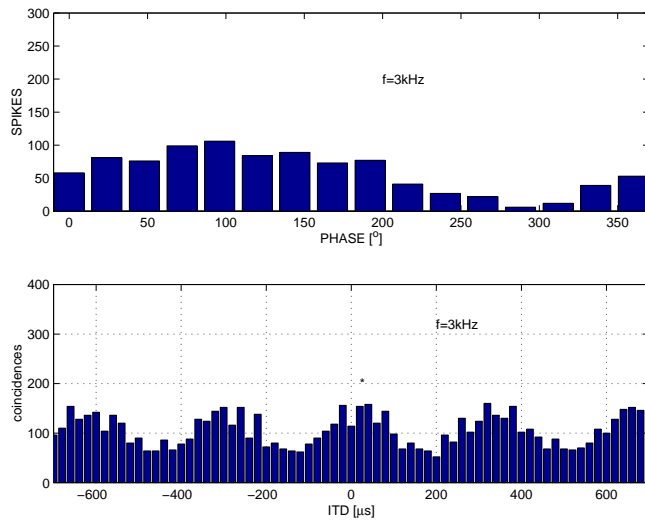


図 3.4: 検証 2

3.3.2 インパルス信号の表現

Jeffress モデルへの入力信号は理論上インパルス信号であるが、計算機上でも信号を単純なインパルス列として相関をとってみても、あまり具合が良くないことが分かった (図 3.4)。位相同期性の弱いインパルス信号列に対する時間差検出の精度を幾らかでも上げるには、回路内で取り扱うインパルス信号の表現に工夫が必要である。事実、生体の神経を伝わるインパルス信号は、細胞膜上の活動電位の伝搬であり、ある程度の時間的幅のある信号である。

また、生理学的な観点から言えば、遅延線と一致検出細胞との間には本来シナプスによる結合が考えられ、一致検出細胞への刺激は遅延線からのシナプス伝達であると思われ、時間的幅はさらに広がる。

ところで、左右の遅延線から同時に信号の伝達があった場合に一致検出細胞は最大の興奮を示すのだから、シナプス結合を考慮するならば、左右の興奮は一致検出細胞で足し合わ(加重)され、興奮の和がある閾値を越えたとき、検出細胞が神経発火に至るという働きになっている。これは興奮の空間的加重と呼ばれ、理論的には時間情報が保持されると考えられる (図 3.5)。

前述の 2 つの生理学的観点から、計算機上での信号の表現を考えるならば、神経発火は、単なるインパルスではなく、ある程度の時間幅をもつ時系列の信号列と見なすことが

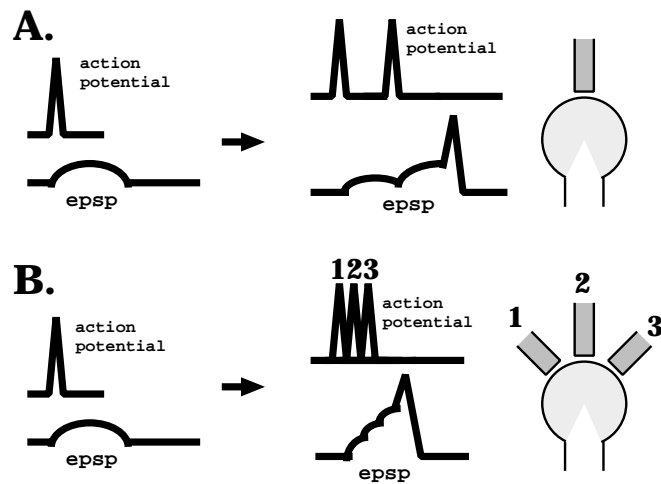


図 3.5: A. 時間的加重 B. 空間的加重

でき、また左右 2 つの時系列信号列が空間的に重なり合っ、一致検出細胞に加重の変動を与えると見なすことができる。

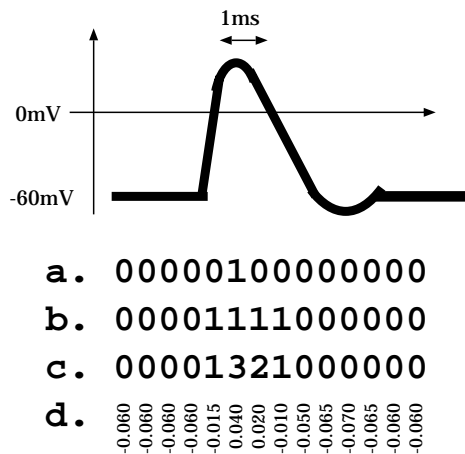


図 3.6: インパルスの表現

そこで、Jeffress のモデルを改良し、回路内で取り扱う信号に、例えばのこぎり波のような、ある程度の時間的幅と空間的幅(振幅)を与え(図 3.6)、左右の信号列による加重が閾値を越えた時に出力信号を出す新たな時間差検出回路を提案する。シミュレーションの結果、左右からの信号列が一致検出細胞を同時に一定期間刺激し続ける状態を作ること

によって、神経インパルス信号の位相角からのばらつきを吸収し、相互相関の誤りを減らすことによって時間差検出の精度が向上することがわかった。

図 3.7には、検証 2 で与えられた信号列と同じ位相同期性の弱いインパルス信号列（上図）を左右差 ITD = 20 μ 秒で本モデルに与えたときの、出力結果（下図）を示す。本モデルは、正しい時間差 ITD = 20 μ 秒上に発火のピークを見い出している。

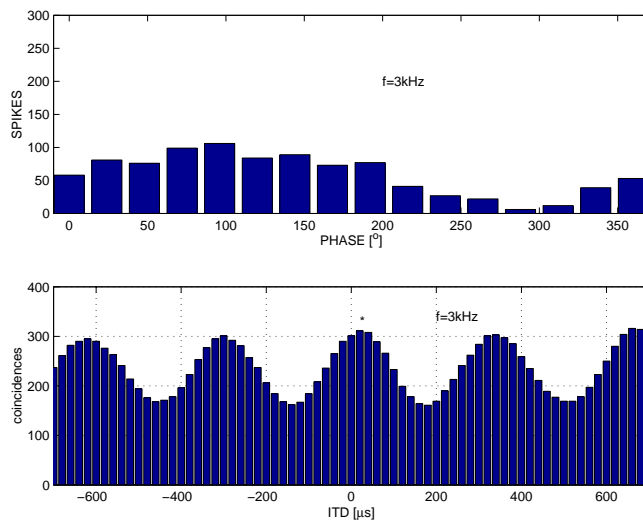


図 3.7: 検証 3

3.3.3 位相多義性

ところで、一連の時間差検出回路の出力結果図 3.3および図 3.7は別の問題も表している。一連の図は、最大時間差（左右それぞれ 700 μ 秒）の範囲内に、正規の ITD のピーク以外にも、別の ITD でピークが現れているため、どれが本当の両耳間時間差 Δt か、判定できないという現象が生じている。これは位相多義性による問題であり、両耳間相互相関に基づくモデルはこうした問題も抱えている。

左右同じ位相角で発生したインパルスは、一致検出細胞に最大発火を起こさせるが、左右のインパルスの一致するタイミングが 1 周期ずれた場合でも、一致検出細胞に最大発火を起こさせることが出来る（図 3.3）（図 3.7）。これはちょうど片側の耳に届く音波が 1 周期分遅れたことに相当する。つまり、ある周波数に対応する検出回路内の一致検出細胞は、一定の時間差 $\Delta\tau$ に反応するが、本来の両耳間時間差 Δt との間に $\Delta\tau = \Delta t$ の関係が成り

立つとは限らない。一致検出細胞は $\Delta\tau = \Delta t + nT$ (n は整数、 T は刺激音の周期) にも反応するのである。

この問題は次のように解決される。時間差検出回路で求められる時間差 $\Delta\tau$ の値は周波数によって異なっている。適当な周波数 f_i 毎にそれぞれ時間差 $\Delta\tau_i$ を求めてみると、周波数に応じて変わらない真の時間差があることが分かる。そこで、周波数 f_i 毎に、時間差検出回路を配置し、周波数が違って、同じ時間差に同調する細胞をグループ化することによって、最も多くの細胞が同調する時間差 $\Delta\tau_i$ を両耳間時間差 Δt として出力する多段時間差検出回路を構築した(図 3.8)。小西らの研究によると、実際にメンフクロウでの、各周波数の検出細胞から投射を受ける下丘中心核 (ICC) には、周波数は違うが同じ時間差に同調する細胞が縦に並んでいるのが発見されている [3]。

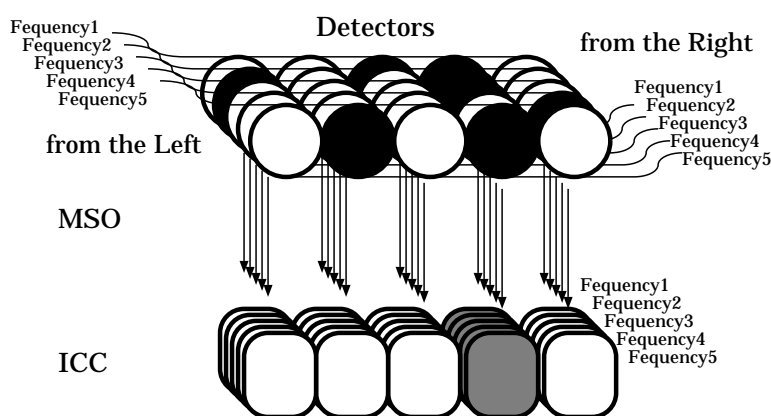


図 3.8: 多段時間差検出回路

図 3.9は、ある複合音刺激に対する特徴周波数 (CF) 1.5kHz、3kHz、4kHz、5kHz の4つの聴神経の神経インパルス信号列を左右差 ITD= 100 μ 秒で、多段時間差検出回路に与えたときの出力結果である。各周波数に対する時間差検出の結果を図の上から2段めから4段めに示し、上段の図には、4つの時間差検出回路から投射を受ける下丘中心核において、どのITDの細胞が一番多く同調されたかを割合で表す。図より、正しいITD= 100 μ 秒に多くの同調が得られたことが確かめられた。

以上より、位相多義性の問題は解消された。この方法は、複数の周波数の音を持つ複合音に対する時間差検出の精度を上げることができた。純音のみの刺激に対する精度を上げるには至らなかったが、実際に生体が行なう方向定位でも、純音よりも複合音に対する検

出精度の方が良いことが分かっている。

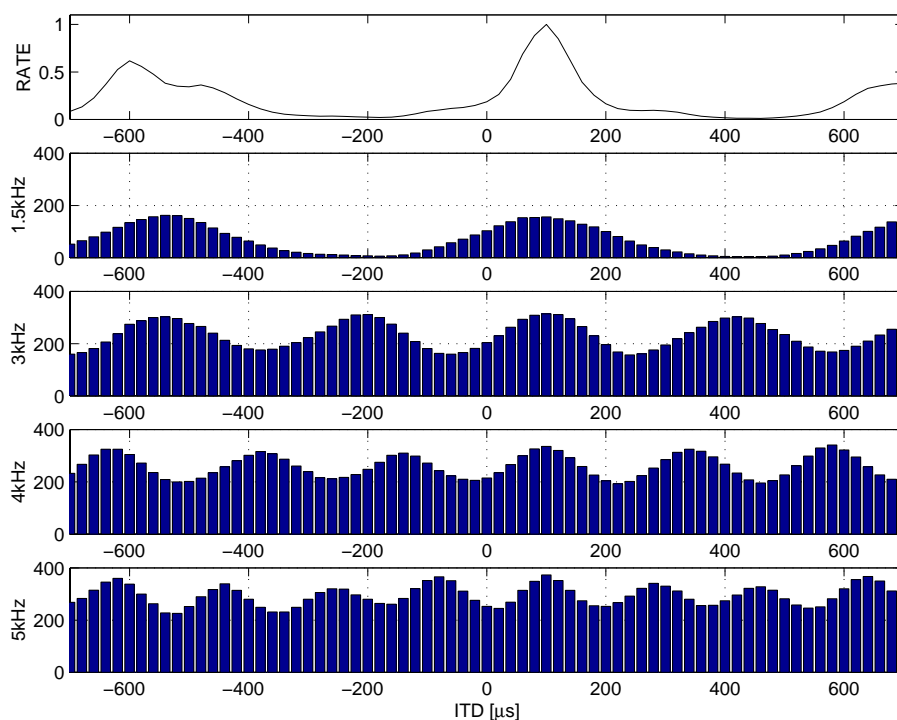


図 3.9: 位相多義性の解消

3.4 相互相関モデルの問題点

代表的な時間差検出機構モデルとして、Jeffress モデルを検証し、両耳間相互相関に基づくモデルの検出能力の有効性を確かめることができた。さらに本稿では、計算機上でのインパルス信号の表現を工夫することにより、時間的なゆらぎを含む神経インパルスに対する時間差検出の精度を向上し、周波数毎に設定した時間差検出回路を数段に組み合わせることにより位相多義性の問題を解消した。

ところで、これらのシミュレーションに使用した刺激音は、複数の周波数を含む複合音であるものの、単一の音源から発せられた音であり、空間的・時間的に単純な刺激であった。が、実環境下における多くの音の刺激は、より複雑である。我々の身の周りには、音源となるものはひとつではなく、複数の音源からの音が重なり合いながら、左右の耳に届

くことが多い。あるいは、同一の音源からの音であっても、壁などの物体に反射を繰り返して、同じ音が時間的にずれて耳にたどり着くこともある。そのような条件下にもかかわらず、我々は複数の音の中から、所望の音を選択して聴くことができたり、逆に、雑音にマスキングされて聴くべき音を全く知覚できなくなったりすることもある。つまり、両耳間相互相関モデルのような、左右の耳から来たインパルス信号の相関を取るだけの単純な機構では、生体の実環境下で実現するような音源方向定位の性能を表現することは難しい [15]。

これらの問題をより深く検討するために、生理学的知見に基づいて、神経発火やシナプス伝達などの生体内部で行なわれている情報伝達の信号パターンを計算機上に表現し、時間差検出機構モデルに適用する。

第 4 章

生体内部の情報伝達

4.1 信号の冗長性

生体では、神経系が体内の情報の伝達にあたり、聴覚などの感覚器官からの情報は電気的な信号により上位の神経核へ伝えられる。単一の神経細胞内を伝わる神経インパルスは、活動电位と呼ばれる細胞膜の電位変化による伝導であり、隣接する他の神経細胞への情報の伝達は、シナプスを介して行なわれる (図 4.1)。

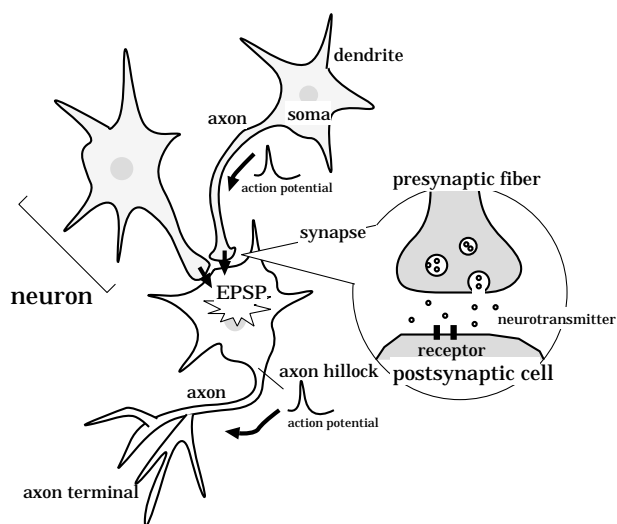


図 4.1: 活動電位とシナプス伝達

生体内の情報伝達に使われるこれらの信号の多くは、現代の計算機が扱う信号に比べて非常に時間的な冗長性が大きい。第3章で行なった、神経インパルスの持つ時間的ゆらぎに対する相互相関モデルの改善は、このような生体の信号の持つ大きな時間的冗長性をヒントにしている。しかし、あまりにも大きな時間的冗長性は、返って相互相関による時間差の検出には向かない。なぜなら、信号の時間的幅が広がれば、その信号が持っていた時間情報も広がってしまうからである。にもかかわらず、生体内の情報伝達、特にシナプス伝達では、その時間的冗長性は、ともすれば後に続く信号と重なりあってしまうほど大きくなる。

活動電位 (action potential) とシナプス伝達 (synapse transmission) という、生体内における2つの主要な情報伝達機構を計算機上に表現し、より注意深く時間差検出の仕組みを探っていく。

4.2 活動電位モデル

活動電位の伝導は、主として電位依存性の Na^+ チャンネルと、同じく電位依存性の K^+ チャンネルとの相互作用によって行なわれる。本稿では、Hodgkin-Huxley[19] の式に倣い、神経の細胞膜上に起こる活動電位を、式(4.1)を用いて表現する。

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = -g_{\text{Na}}(V(t) - E_{\text{Na}}) - g_{\text{K}}(V(t) - E_{\text{K}}) - g_{\text{Leak}}(V(t) - E_m) \quad (4.1)$$

ここで、時刻 t における膜電位を $V(t)$ とする。また、 C_m は膜容量で約 $1\mu\text{F}/\text{cm}^2$ 、 E_m は膜の静止電位で約 -70mV とする。 E_{Na} 、 E_{K} は Na^+ 、 K^+ それぞれの平衡電位で、 $E_{\text{Na}} = 50\text{mV}$ 、 $E_{\text{K}} = -77\text{mV}$ である。 g_{Na} 、 g_{K} は、電位依存性の Na^+ チャンネルおよび K^+ チャンネルが開放することによって起こる Na^+ 、 K^+ それぞれの膜コンダクタンスを表している。特に K^+ チャンネルは遅延性チャンネルとして知られ、 Na^+ チャンネルより時間的に遅れて開くことによる相互作用で、インパルス信号を作り出している。また、漏洩 K^+ チャンネルは、細胞膜に多く存在している最も普遍的なイオンチャンネルで、特別な膜の状態を必要とせず、常に K^+ に対する透過性が高い。 K^+ を濃度勾配に従って細胞外へ流出させようとする浸透圧と、 K^+ を電位勾配により細胞内へ引き込もうとする電気的吸引力とが釣り合うまで K^+ の流入・流出が起こり、細胞膜が静止電位を保つことに寄与している。この漏洩コンダクタンスを、 g_{Leak} で表す。

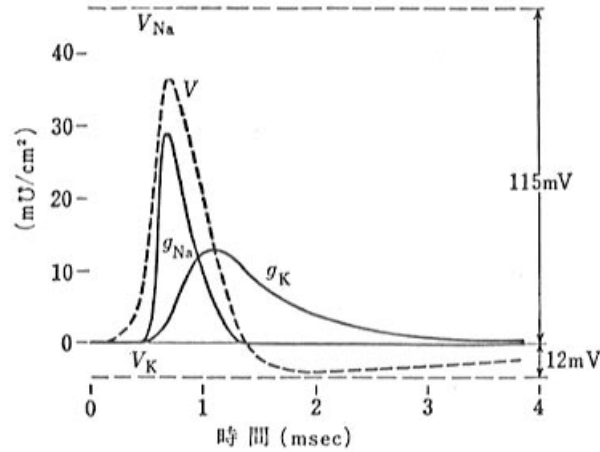


図 4.2: 膜コンダクタンスの変化: Hodgkin and Huxley,1952.

本稿では、電位依存性の Na^+ チャンネルおよび K^+ チャンネルによるそれぞれの膜コンダクタンス変化を式 (4.2) で表し、Hodgkin と Huxley が理論的に計算した膜コンダクタンスのグラフ (図 4.2) の形状に近似させることで表現した。

$$g_n(t) = A_n t e^{-t/\tau_n} \quad (4.2)$$

イオン n の時刻 t における膜コンダクタンスを $g_n(t)$ とする。 τ_n はイオン n の膜コンダクタンスの持つ時定数であり、 A_n はイオン n の膜透過性に係わる膜コンダクタンスの大きさである。時刻 t が時定数 τ_n の値と同じになる時、その膜のコンダクタンスは最大値になる。

また、膜電位に対応して、値を変化させる漏洩コンダクタンスを式 (4.3)、式 (4.4) のように表す。

$$g_{\text{Leak}}(t) = A_{\text{Leak}}(1 - e^{-f_{\text{Leak}}(t)}) \quad (4.3)$$

$$f_{\text{Leak}}(t) = \alpha(|V(t) - E_m|)(1 - e^{-t/\tau_{\text{Leak}}}) \quad (4.4)$$

τ_n は漏洩コンダクタンスの持つ時定数であり、 α は単位面積当たりの漏洩コンダクタンスの最大値である。以上より、図 4.3 の活動電位 (action potential) が導かれる。

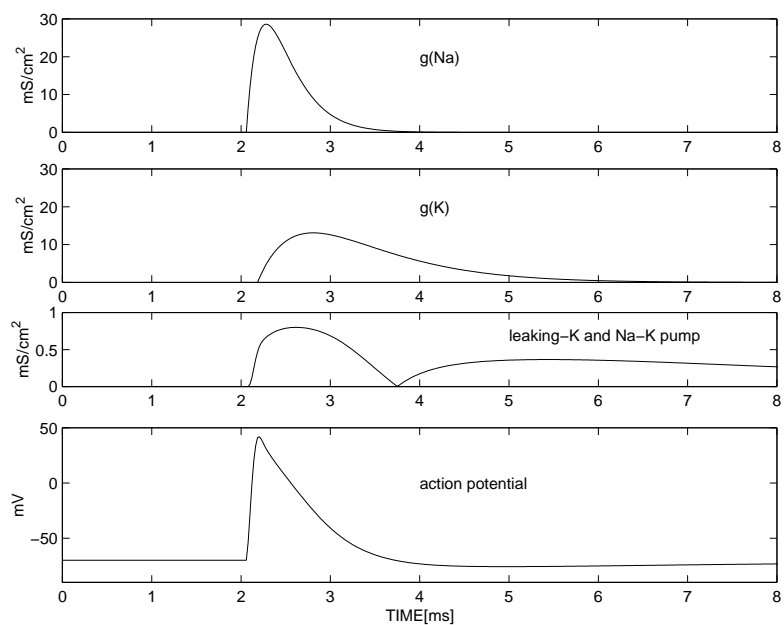


図 4.3: 上段:Na⁺ コンダクタンス, 中上段:K⁺ コンダクタンス, 中下段:漏洩コンダクタンス, 下段:活動電位 (action potential) .

4.3 シナプス伝達モデル

機能上からシナプスは電氣的シナプスと化学的シナプスに分けられるが、多くのシナプスでは化学的伝達によって作用が伝えられる。化学的伝達は、神経細胞と神経細胞との間の情報の伝達に、神経伝達物質を使用する。活動電位モデルを参考に、シナプス伝達のモデルを考える。活動電位の場合と違って、シナプス伝達の表現に Hodgkin-Huxley [19] の式を使用することは充分ではないが、現段階での表現の一手段としている。また、後の章で述べる閾値電位の変動によって、その不十分な点を幾らかでも補うように努めている。

神経伝達物質の受容体の幾つかはリガンド依存性イオンチャネルである。アセチルコリンやグルタミン酸などの伝達物質は、シナプス後膜上の受容体に作用し、リガンド依存性の Na^+ や K^+ のチャネルを開き、シナプス後膜に興奮を起こさせる。これを興奮性シナプス後電位 (excitatory postsynaptic potential: EPSP) と言う。

これら神経伝達物質によって起こされるリガンド依存性イオンチャネルのコンダクタンス変化を、活動電位の時と類似する式で表現する。

$$g_n^T(t) = A_n^T e^{-t/\tau_n^T} \quad (4.5)$$

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = -g_{\text{Na}}^T(V(t) - E_{\text{Na}}) - g_{\text{K}}^T(V(t) - E_{\text{K}}) - g_L(V(t) - E_m) \quad (4.6)$$

イオン n の時刻 t における膜コンダクタンスを $g_n^T(t)$ とする。 τ_n^T はイオン n の膜コンダクタンスの持つ時定数であり、 A_n^T はイオン n の膜透過性に係わる膜コンダクタンスの大きさである。但し、活動電位の場合とは異なりシナプス後膜上では、リガンド依存性イオンチャネルの開放により、 Na^+ と K^+ の膜透過性の上昇が同時に起こる。その際、電位依存性チャネルと同様に、これらのチャネルの開放も $1m$ 秒後には終了する。チャネルを通過する電流にどのイオンがどの程度寄与するかは、そのイオンの濃度勾配と電気化学駆動によって決まるが、この場合 Na^+ の透過性は K^+ のものより幾らか小さくしている。

リガンド依存性イオンチャネルが閉じられると、 Na^+ と K^+ 双方の膜コンダクタンスが減少するので、膜電位はそれ以上増えることも減ることもない。膜電位を静止電位に引き戻す要素は漏洩チャネルのみになる。シナプス伝達においても、漏洩チャネルを考慮することにより、EPSP を指数関数的に減衰させ、シナプス後膜電位から静止電位に引き戻す

ことができる。図 4.4には、前線維からのシナプス刺激に対し、後膜の細胞で EPSP が発生する様子を表した。

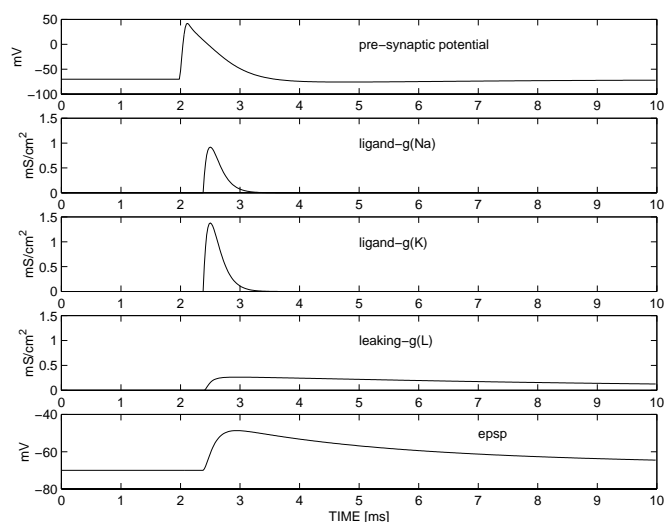


図 4.4: 上段から: シナプス前線維電位, リガンド依存性 Na^+ コンダクタンス, リガンド依存性 K^+ コンダクタンス, 漏洩コンダクタンス, 興奮性シナプス後電位 (EPSP) .

4.4 膜電位の加重

中枢神経系の典型的なニューロンは、たくさんのシナプス前細胞からの入力を受け、それぞれのシナプス接続部において、神経伝達物質による刺激を受け、局所的なシナプス後電位 (postsynaptic potential:PSP) が発生する。特に、脱分極を起こす PSP を EPSP(Excitatory PSP) と言うのである。

個々の EPSP は非常に小さな電位の上昇なので、軸索起始部での活動電位の発生には至らないが、別々の前線維からの刺激による EPSP がほぼ同時刻に発生すると、EPSP は加重される。これを空間的加重 (spatial summation) といい、時間情報が保存される。また、同じ前線維からの刺激があまり時間の間隔を開けることなく継続的に起こり、前の刺激による EPSP が終わらないうちに次の EPSP が始まることによって加重が起こる。これを時間的加重 (temporal summation) を言う。

ところで、生理学の書物などでは、EPSP の加重を「電圧の加算」である旨の表現をよ

く目にする。計算機上ならば、EPSP の加重を「電圧の加算」として単純な数学上の足し算で済ませることも可能だが、実際の細胞膜における加重は、「電圧の加算」ではなく「コンダクタンスの加算」或は「電流の加算」であることに注意する必要がある。電気回路的に言えば、前者は EPSP が直列で、後者は EPSP が並列であることを意味している。

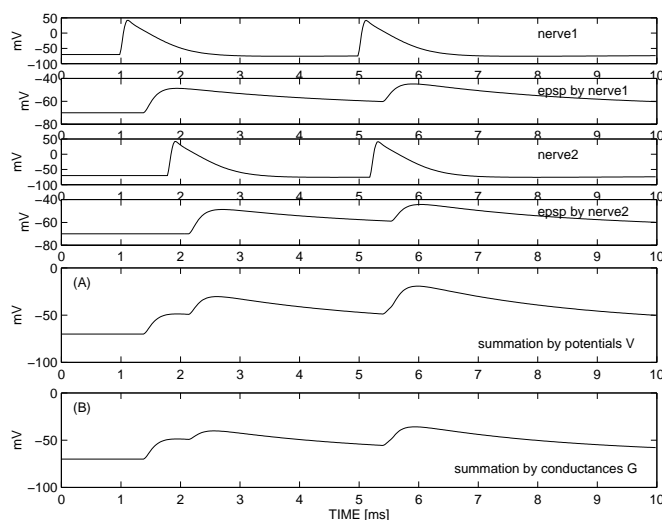


図 4.5: 膜電位レベルの加重とコンダクタンスレベルの加重.

図 4.5は、上から 1 段めと 3 段めは前線維の電位変化、2 段めと 4 段めはそれぞれの刺激に対するシナプス後電位を表す。5 段めには膜電位（電圧）レベルでの加重を、6 段めは膜コンダクタンスレベルを表した。これらの加重を比較すると、膜コンダクタンスレベルでの加重は、電位レベルでの加重と異なり、電位の単純な数学的加算にはならず、やや穏やかな反応を示す。

4.5 発火閾値モデル

通常の神経細胞の発火は、EPSP の加重などによって起こった細胞体内部の脱分極性の膜電位が、軸索起始部の膜電位の上昇を促し、その電位がある閾値電位を越えたとき、軸索起始部に起こる。閾値電位は、電位依存性 Na^+ チャンネルが開くために必要な電位である。電位依存性 Na^+ チャンネルの開放は短時間で終り、 Na^+ チャンネルはしばらくの間不活性状態になる。膜電位は続いて起こる遅延性 K^+ チャンネルの開放によって、指数関数的に減

少し静止電位まで下がる。発火直後からの1m秒は、不応期 (refractory period) と呼ばれる閾値無限大の期間である。

ところで、樹状突起や細胞体で発生した EPSP の大きさは、軸索における活動電位の発生頻度という形に符号化される。図 4.6 の (A) と (B) を比較すると、軸索の活動電位発生頻度が、EPSP の増大とともに増加する様子がわかる。図 (A)、(B) それぞれの上図の電位の大きさはそのまま、細胞体の受け取るシナプス刺激の強さを示し、下図はその結果、軸索起始部に生じる一連の活動電位を表す。

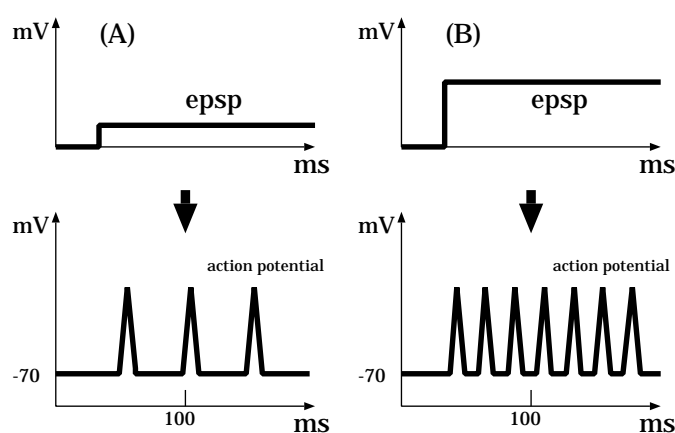


図 4.6: 活動電位の発生頻度

また、強い脱分極刺激が長時間与えられ続けた神経細胞は、一定の刺激に対する応答が鈍くなり、図 4.7 の活動電位の発生頻度に示されるように、発火の間隔が広がってくる。この現象を順応という。

軸索起始部の膜には電位依存性 Na^+ チャンネルおよび K^+ チャンネル以外にも、これら 2 つの現象を起こすためのイオンチャンネルがあると考えられている。それらは、初期 K^+ チャンネル、 Ca^{2+} 依存性 K^+ チャンネル、電位依存性 Ca^{2+} チャンネルと呼ばれている。これらのチャンネルの働きを全て表現することは難しく、本稿では閾値電位の変化によって、その代替を試みた。

EPSP の大きさを活動電位の発生頻度として表すために、閾値電位を次のような式 (4.7) を使って変動させる。

$$V_{\text{threshold}}(t_f) = \beta e^{-t_f/\tau_f} + E_{\text{threshold}} + V_{\text{adapt}} \quad (4.7)$$

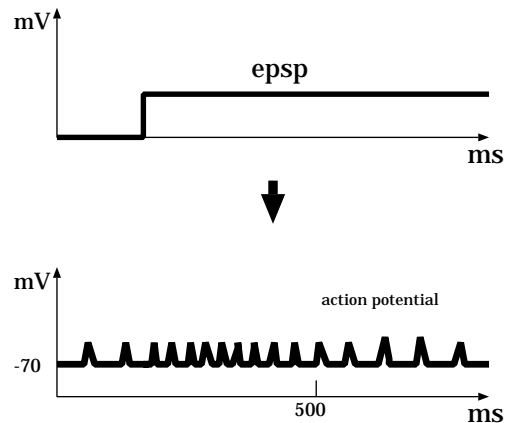


図 4.7: 順応

$E_{threshold}$ は、安定した状態での閾値電位であり、約 $-40mV$ 前後とした。 $V_{threshold}$ は、膜電位が閾値電位を越え、活動電位が発生した時間を起点する時刻 t_f の指数関数によって表される。 τ_f は相対不応期の期間に対応する時定数であり、これにより数 m 秒後に閾値電位は $E_{threshold}$ 近くまで戻る。 β はその細胞に発生する EPSP の大きさと閾値電位との関係で決まる定数である。長時間の一定刺激に対する順応には、 V_{adapt} に適当な関数を与えることによって表現できるが、今回は 0 として取り扱っている。したがって、次のような場合に発火が起こる。

$$V_{EPSP} \geq V_{threshold} \quad \text{但し、} t_f > 1ms \quad (4.8)$$

図 4.8 では、上から 1 段めと 3 段めはシナプス前線維の電位変化、2 段めと 4 段めはそれぞれの刺激に対するシナプス後電位を表す。最下段の図は、2 つのシナプス後電位の加重と閾値電位との関係を示す。加重された EPSP が閾値電位を越えた時点で、軸索起始部に発火が起こる仕組みになっている。その直後に閾値電位の値は一瞬無限大になる。図の中で、(A) が空間的加重、(B) が時間的加重を示している。

次に発火の発生頻度について考察する。EPSP の加重の最大値が $-40mV$ 前後である場合 (図 4.9) と、最大値が $-30mV$ 前後まで上昇する場合 (図 4.9) との閾値電位の動きが記されている。それぞれ図の、上から 1 段めには 2 つの EPSP がそれぞれの間を埋めるように細かく加重したもので 2 段めはその拡大図、上から 3 段めには 2 つの EPSP が同じ周期で連続的に加重したもので 4 段めはその拡大図である。

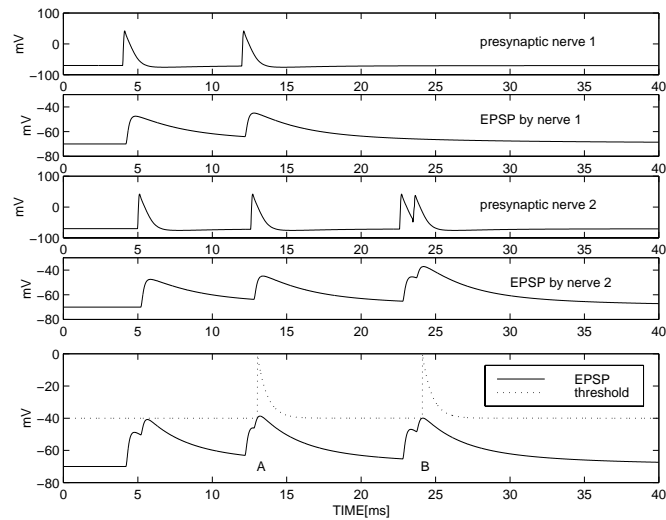


図 4.8: 閾値電位: A は空間的加重、B は時間的加重

まず、EPSP がそれぞれの間を埋めるように細かく加重した方に注目すると、加重されて上昇した膜電位の値がせいぜい閾値電位 $-40mV$ 付近である時はあまり発火が起こらない(図 4.9 の 1 段めと 2 段め)。が、閾値より十分に大きな膜電位が維持されると、発火の数が多くなる(図 4.10 の 1 段めと 2 段め)。一方、EPSP の加重が周期的である場合には、加重時の電位の高さに差はあるものの、加重が閾値の安定に向かう周期と同調するように上昇と下降を繰り返すため、結局発火の仕方には加重の大きさによる違いが見られない(図 4.9 と図 4.10 のそれぞれ 3 段めと 4 段め)。

以上より、式 (4.7) と式 (4.8) とで表される閾値関数は、シナプス刺激の強さを活動電位発生頻度として符号化する発火の特性などを、うまく表現できていると考えられる。

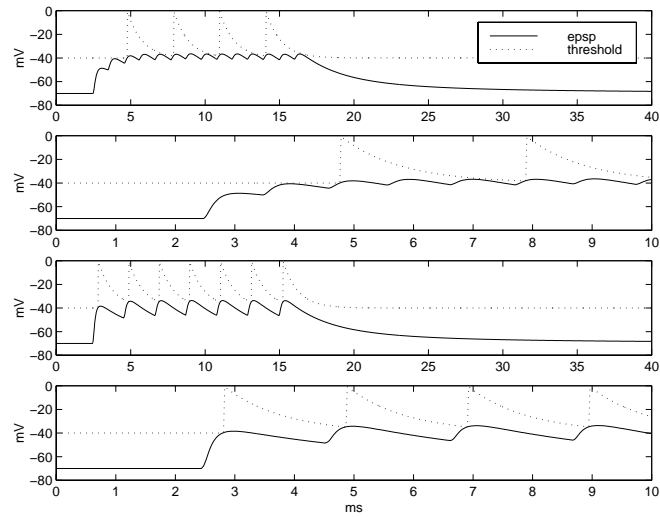


図 4.9: EPSP の加重の最大値が閾値電位 $-40mV$ 前後である場合の閾値関数の動き.

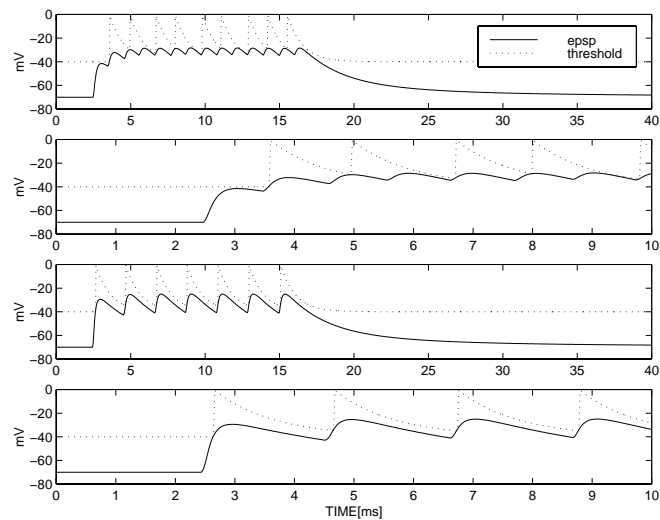


図 4.10: EPSP の加重の最大値が閾値電位より大きい $-30mV$ まで上昇した場合の閾値関数の動き.

第 5 章

時間差検出機構

生体の細胞のレベルで行なわれる情報伝達の信号パターンを計算機上に表すことができた。続いて、それらの信号を用いて時間差検出機構のモデルを構築し、両耳間時間差 (ITD) の検出を試みる。

5.1 末梢系モデル

聴覚末梢系では、左右の耳に入力された音が周波数帯域毎に分解され、それぞれの特徴周波数を持つ一次聴神経線維上にインパルス信号列として表現され、聴覚中枢系の蝸牛神経核に伝達されるという機構が設けられている。本稿では、聴神経の発火特性などの生理学的データとの整合性の良い、牧ら [12][13] のモデルを採用する。

5.2 蝸牛神経核モデル

蝸牛神経核のニューロンの性質はきわめて多様であり、まだ十分に知られていない部分もあるが、時間差検出にかかわる細胞の特性はほぼ分かっている。鳥類の蝸牛神経核は、大細胞核 (NM) と角状核 (NA) からなるが、大細胞核が両耳間時間差の検出に関係し、その出力として、'primary like' な発火パターンを示すことが分かっている。この発火パターンは、聴神経線維に似た PST ヒストグラムを示すため、一次神経型細胞 (primary-like cells) と呼ばれている。聴神経と同様に、音の開始点に最初のピークがあり、応答は次第に減少する。その発火パターンは、刺激音の特定の位相角への同期性を示している。時間

差検出経路における蝸牛神経核の役割は、末梢系からの信号を統合したり増幅したり、あるいは単に中継するためのものと考えられている [16][18]。本稿では、同じ特徴周波数を持つ複数の聴神経線維の情報を空間的加重により統合させて上オリーブ内側核へ伝達させる。したがって、この信号列は時間情報をそのまま保存している。

5.3 上オリーブ内側核モデル

上オリーブ内側核 (MSO) は、時間情報を持った左右の神経インパルスが初めて交わる場所として考えられている。この神経核は、Jeffress のモデルなどで表される両耳相互相関モデルと類似する組織構造を持つことが分かっている。即ち、上オリーブ内側核の内部では、左右それぞれの蝸牛神経核から延びる神経線維 (遅延線) が、ずらりと並んだ一致検出細胞群に次々とシナプス結合し、双方の神経線維からの興奮性のシナプス刺激を受け、一致検出細胞では、発生した EPSP が加重され、膜電位が閾値電位を越えた時、一致検出細胞の軸索起始部に神経発火が起こる。

一致検出細胞と遅延線との間にシナプス伝達があることを考慮した時間差検出回路を構築した (図 4.1 参照)。一個の時間差検出回路に左右一つずつのインパルス信号を入力した時、一致検出細胞に現れる膜電位変化を追ってみる。但し、データの入力は同時に行なわれ、時間の左右差を設けていない。

時間差検出回路全体の EPSP の変化を図 5.1 と図 5.2 に示す。但し、図 5.1 は、回路全体で EPSP がどのように変化していくのかが一目で分かるように、最大時間差の範囲を左右それぞれ $2m$ 秒まで延長させてある。左右それぞれの信号によるシナプス刺激が一致検出細胞群の左右の端から中心に向かって順に行なわれるため、細胞群には順に単独の EPSP が発生して行く。左右 2 つの信号が初めて出会う所 ($ITD=0\mu$ 秒の検出細胞) では、発生したそれぞれの EPSP が加重されることによって、膜電位は急激な上昇を起こす。その後、すれ違った信号はそれぞれ、さらに奥の方まで細胞を刺激し続け、すでに立ち上がっていた前の EPSP との加重を起こしていく。その様子が図 5.1 であり、図 5.2 は、そのうち人間の平均的な両耳間最大時間差約 600μ 秒の範囲に限定した場合の EPSP の変化の様子である。この図では、最も EPSP の高い所、いわゆるピークが明確でないため、閾値電位の取り方によっては広範囲に発火する可能性がある。

2 つの一致検出細胞の EPSP の時間的变化を見てみる。図 5.3 は時間差検出回路の真中

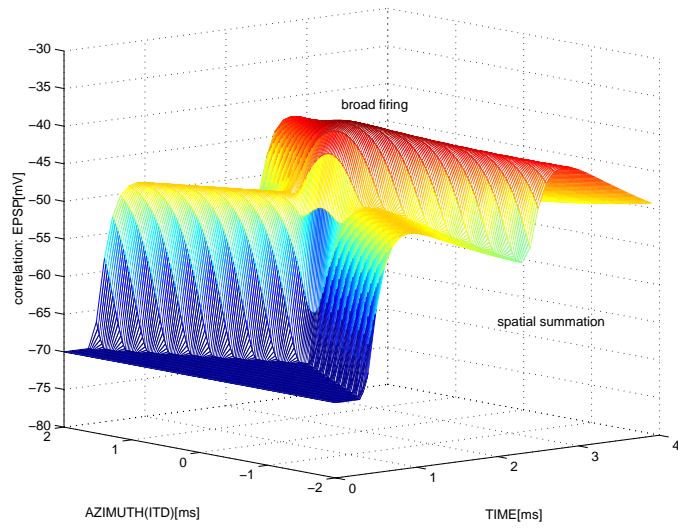


図 5.1: 検出回路における EPSP の加重

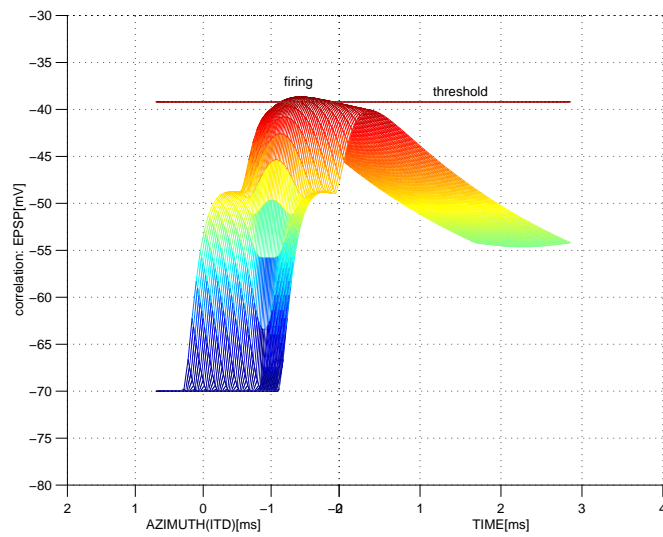


図 5.2: 人の最大時間差の範囲

の ITD=0 μ 秒の一致検出細胞の EPSP を、図 5.4は ITD=約 200 μ 秒の細胞の EPSP を表している。左右差の無い信号を入力したので、正しい両耳間時間差である ITD=0 μ 秒の細胞が最も高い EPSP を示すが、ITD=約 200 μ 秒の細胞の EPSP もかなり高い電位を示し、EPSP の大きさで以て、どちらが正しい ITD なのかを明確に分けることは難しい。この事から、従来から知られている相互相関による一致検出回路の単独の構成では、ITD の検出を達成することは困難であることが確かめられた。実際の生体では数多くの検出回路を配置することにより精度を高めていると考えられている。

因みに、図 5.5は ITD=約 600 μ 秒の細胞の EPSP を表している。中心から、ここまで離れても最終的に立ち上がった EPSP の大きさは、前述の 2 つの細胞と大きな差はない。

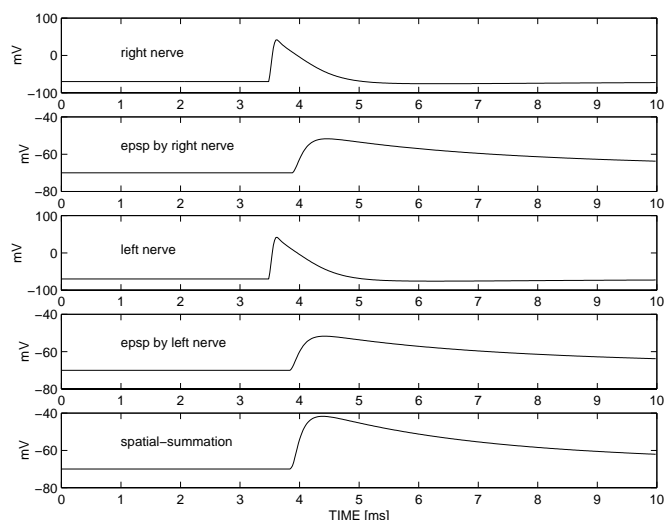


図 5.3: ITD= 0 μ 秒の細胞の電位変化: 上から 1 段めと 3 段めは左右からの神経線維の電位変化、上から 2 段めと 4 段めはその神経線維からのシナプス刺激に対する検出細胞の EPSP、下段は 2 つの EPSP の空間的加重。

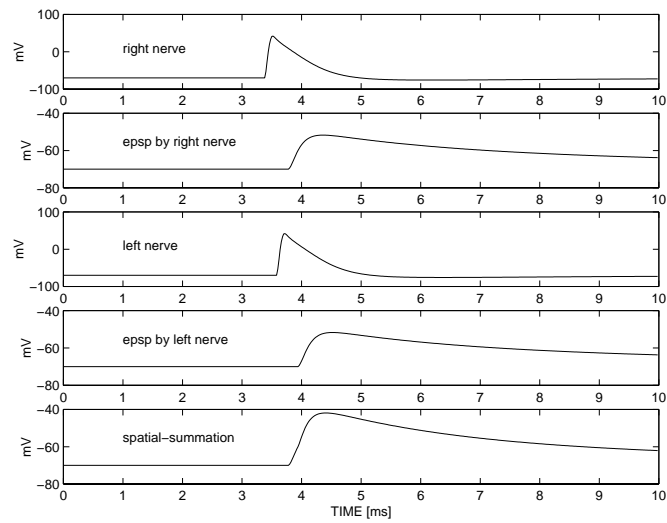


図 5.4: ITD= 200 μ 秒の細胞の電位変化: 上から 1 段めと 3 段めは左右からの神経線維の電位変化, 上から 2 段めと 4 段めはその神経線維からのシナプス刺激に対する検出細胞の EPSP, 下段は 2 つの EPSP の空間的加重.

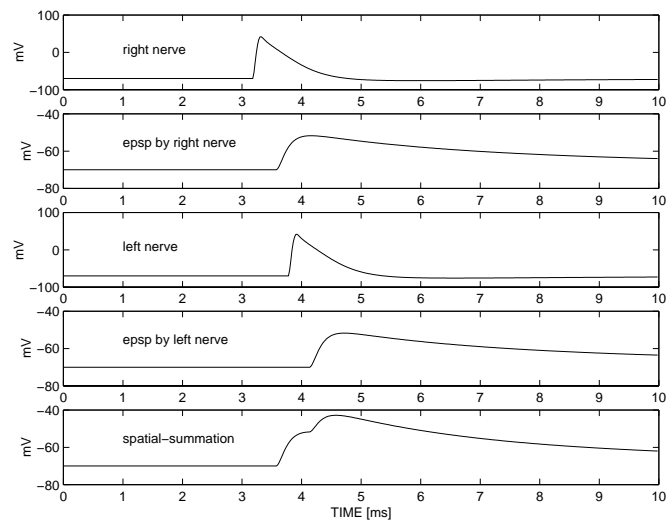


図 5.5: ITD= 30 の細胞内の電位変化: 上から 1 段めと 3 段めは左右からの神経線維の電位変化, 上から 2 段めと 4 段めはその神経線維からのシナプス刺激に対する検出細胞の EPSP, 下段は 2 つの EPSP の空間的加重.

5.4 ITD の検出

生体が行なうように数多くの時間差検出回路を表現することは、現時点では計算機の処理能力の制約によりあまり都合が良くない。そこで、ひとつの時間差検出回路でから出力される情報に、何か手掛かりはないだろうか。本稿では、この後述べる2つの処理を行った。

5.4.1 閾値による選別

正しいITDを示す一致検出細胞は、最大のEPSPを生じる可能性が高い。故に、EPSPの微妙な電位の違いを緻密に選別する必要がある。そこで、発火閾値電位が小刻みに異なる多数の検出回路を用意し、それらの出力を統合することによって、正しいITDを抽出する機構を構築する(図5.6)。

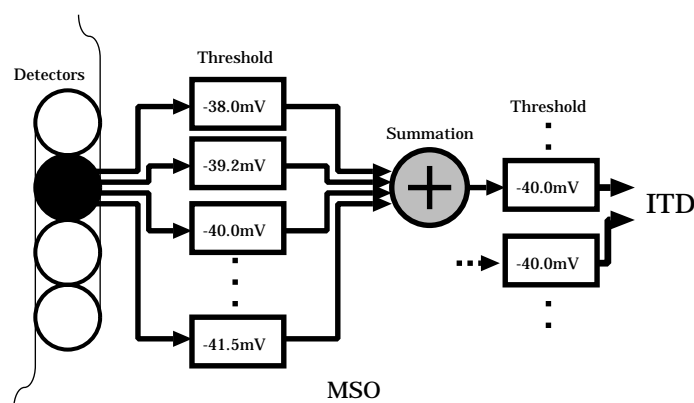


図 5.6: 異なる閾値の統合 .

まず、閾値の設定の仕方について検討が必要である。図5.7は、時間差検出回路内の中から2箇所の一致検出細胞を選び、閾値電位の設定を変化させた場合の、それぞれの細胞の発火の起こり方の違いを調べた。

選んだ一致検出細胞のひとつは、時間差検出回路のちょうど真中の細胞で、左右からの信号の時間差 $0\mu\text{秒}$ (ITD=0 とする) を検出する。また、もうひとつは検出回路の右側の方の細胞で、信号の時間差約 $120\mu\text{秒}$ (ITD=6 とする) を検出する。

左右の時間差の無い信号の組を、検出回路に数回入力した場合の発火の様子を図5.7に示

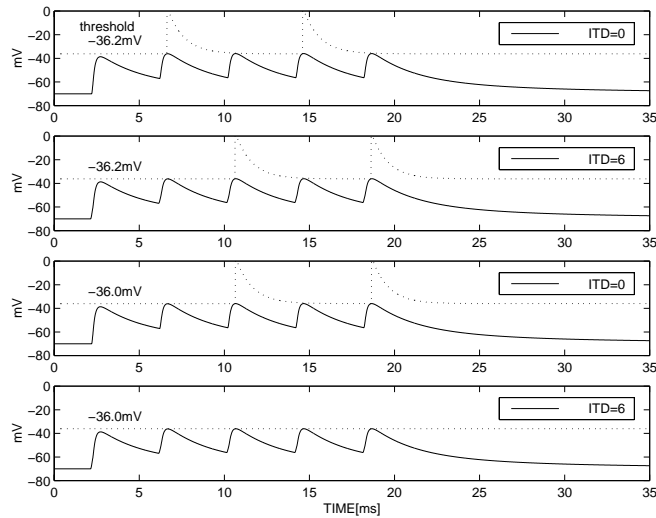


図 5.7: 閾値の違いによる一致検出細胞の発火

す。ITD=0 の細胞には大きな加重が起こり、その EPSP の値は回路の中でも最大になる。但し、もう一方の細胞 ITD=6 も約 120μ 秒しか離れていないので、同様に大きな EPSP が生ずる。その 2 箇所の EPSP の電位差は、たかだか $0.1 \sim 0.5\text{mV}$ 程度である。図 5.7 の上二つの図は、発火に至る閾値電位を -36.2mV に設定した場合の、それぞれの細胞における閾値電位と EPSP との関係を表し、下二つの図は、閾値電位を -36.0mV に設定した場合のそれである。

閾値電位を -36.2mV に設定した場合の ITD=0 の細胞では、2 番めと 4 番めの EPSP で発火が起こっているが、実は 3 番めや 5 番めの EPSP の山の方が高い電位だった。にもかかわらず発火しなかったのは、3 番めや 5 番めの EPSP の直前で 2 番めと 4 番めの発火が起こったために、3 番めや 5 番めの EPSP の発生時には、その閾値電位が幾らか高くなっていたと思われる (4.1.6 参照)。このため、3 番めや 5 番めの山での発火は、不発に終わった。逆に、ITD=6 の細胞では、2 番めと 4 番めの EPSP が閾値電位まで達しなかったため、3 番めや 5 番めの EPSP の発生時の閾値電位は安定した状態のままであり、3 番めや 5 番めの EPSP は十分に閾値電位を越えることができた。

もちろん、時定数を小さく調整すれば、ITD=0 の細胞において 2,3,4,5 番めの EPSP 全てに発火を起こさせることもできる。が、ここで問題としているのは、この実験から、発火に至る閾値電位と、EPSP の最大電位、或は閾値電位と刺激の周期との関係が時間差の

検出に大きな影響を与えることである。同様の EPSP に対して、閾値をもう少し高い電位 -36.0mV に設定した場合、ITD=0 の細胞では、3 番めや 5 番めの EPSP でのみ発火が起こった。つまり、この時の -36.0mV という閾値電位は、2 番めと 4 番めの EPSP より高い設定だが、3 番めや 5 番めの EPSP より低い設定だったと言える。また、この設定において、ITD=6 の細胞では、閾値電位を越えるに十分な EPSP が発生しなかったため発火に至らなかった。

以上より、閾値電位を ITD=0 の細胞で起こる最大の電位と ITD=6 の細胞で起こる最大の電位のちょうど中間の電位に設定すれば、これら 2 つの細胞に起こった EPSP の違いを明確に分けることができる。生体内では、それぞれの細胞の EPSP や閾値電位が、均一で定常と言うわけではなく、異なる閾値電位を持つ細胞が多く存在し、そこで処理された情報をさらに上位の神経細胞で統合、増幅あるいは破棄を繰り返して行くことによって、最も高い EPSP の値を限定していくものと思われる。

5.4.2 選別から統合へ

このシミュレーションでは、特徴周波数 $CF=300\text{Hz}$ の聴神経に相当する神経インパルス列を左右差 $+100\mu\text{秒}$ で時間差検出回路に与えた。3 つの閾値電位を持つ検出回路を設定し、それぞれの検出回路の出力が上位の神経細胞群に投射された時の様子を示す。

図 5.8 は、一致検出回路内の電位変化である。EPSP が回路全体に広がっているのがわかる。図 5.9、図 5.10、図 5.11 は、検出細胞の発火閾値電位をそれぞれ -39.0mV 、 -38.5mV 、 -38.0mV とした場合（回路内は均一の閾値）の投射先での EPSP の変化の様子である。閾値電位の高さが変わることによって、神経発火の起こった一致検出細胞の範囲も変化する。特に、閾値電位が高くなるほど、ITD の範囲も限定されていくことが分かる。

図 5.12 は、検出回路からの 3 つの出力を全部をまとめて上位の神経細胞に投射させたものである。正しい ITD の付近にピークが現れ始めている。さらに、閾値電位をより多くよりきめ細かく設定することによって、ピークの抽出をより向上させることもできる。このように、一つの時間差検出回路に幾つもの閾値電位を組み込むことによって、一つの特徴周波数 (CF) に対して、あたかも多くの回路を配置したかのように表現することができた。

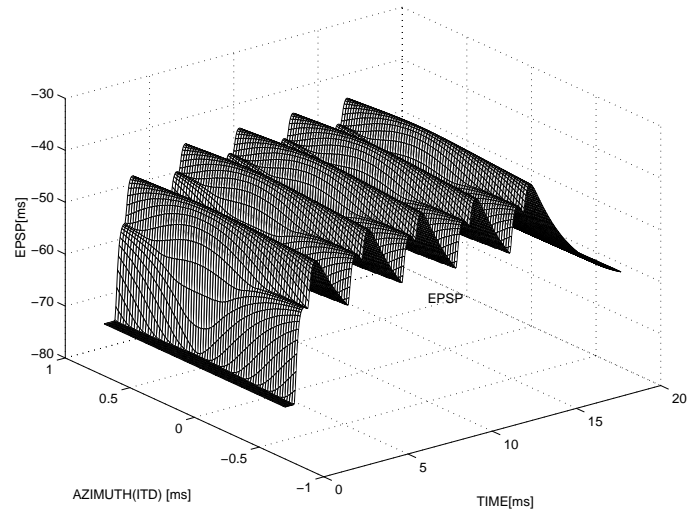


図 5.8: 検出回路内の EPSP の変化: CF=300Hz の聴神経に相当するインパルス列を左右差+100 μ 秒で検出回路に入力した時、回路内は図のように幅広の EPSP をしめす。この EPSP に 3 つの閾値電位 $-39.0mV$ 、 $-38.5mV$ 、 $-38.0mV$ を設定した。

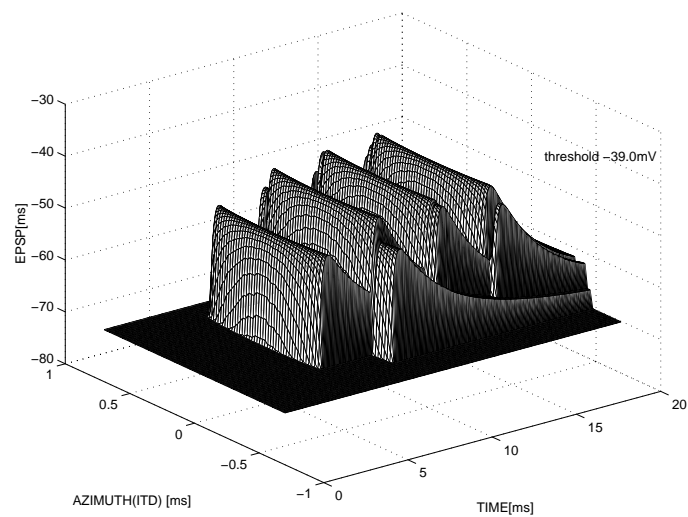


図 5.9: 閾値電位 $-39.0mV$ による投射。

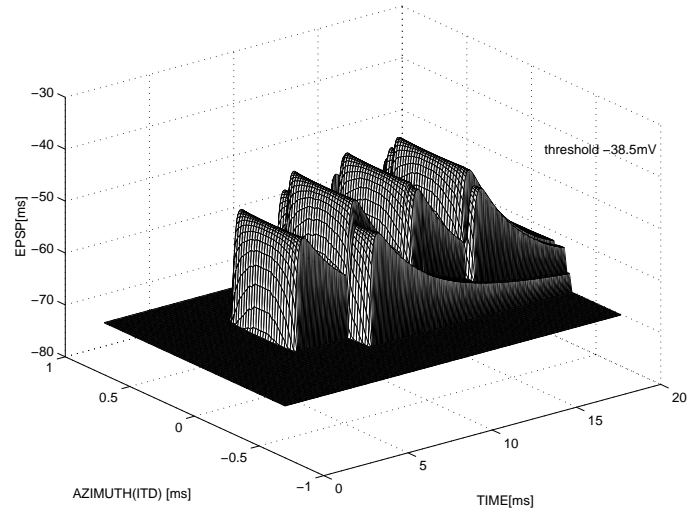


図 5.10: 閾値電位 $-38.5mV$ による投射.

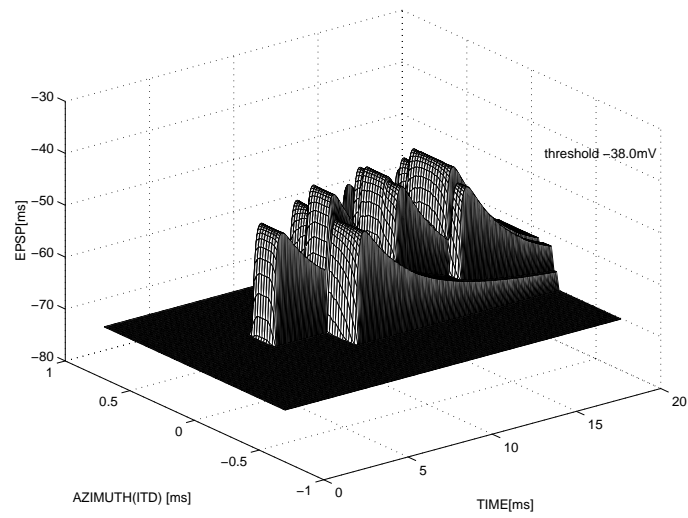


図 5.11: 閾値電位 $-38.0mV$ による投射.

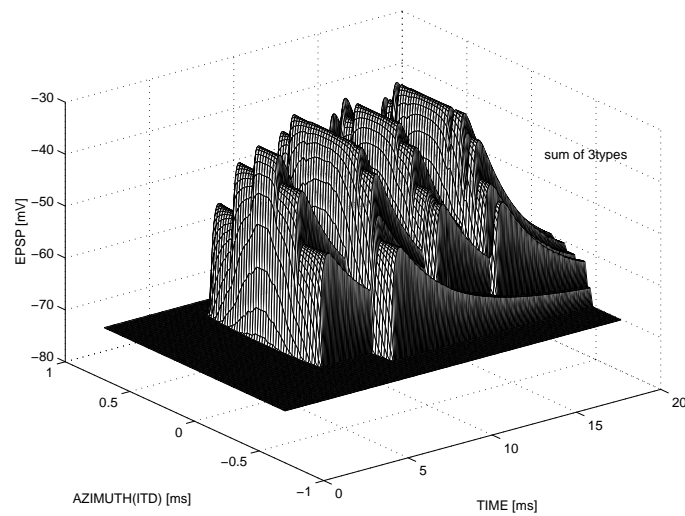


図 5.12: 3 種類の閾値電位からの投射を統合した場合の、上位の神経細胞内の電位変化.

5.4.3 発火タイミング

時間差検出を向上させるもうひとつの方法を説明する。図 5.13 は、時間差検出回路に生じた EPSP の閾値電位付近を拡大したものである。検出回路内の細胞の閾値電位が全体的にほぼ均一な値であるとすれば、回路内に幅広く盛り上がった EPSP が形作る山の表面上に、閾値電位の面は等高線を引くことが出来る。その等高線は、それぞれの検出細胞が発火するタイミングに微妙な時間差があることを教えてくれる。EPSP の山に対して閾値電位の描く等高線は、ほぼ V 字型で、時間が経つにつれて広がって行く方向である (図 5.14)。

これは、左右からの信号の相関が最も大きい一致検出細胞では、EPSP の加重が同時に起こることによって、電位の立ち上がりの勢いが強くなるからである。一致検出細胞それぞれの閾値電位にある程度のばらつきがあることを踏まえても、正しい ITD を示す細胞の近辺が比較的早く発火する傾向があると期待できる。したがって、早く発火した細胞は、自身の興奮をそのまま上位の神経細胞に投射し、同時に遅れて発火する他の細胞の投射を何らかの作用によって抑制してやれば、必要な情報の選別が可能となる。

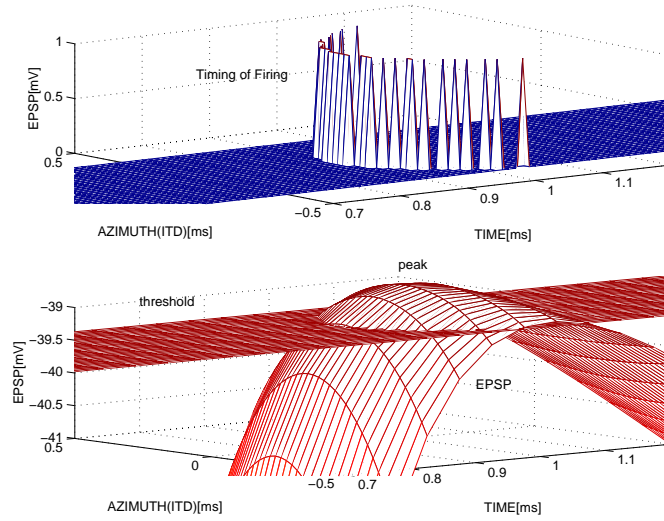


図 5.13: 等高線: 発火タイミング

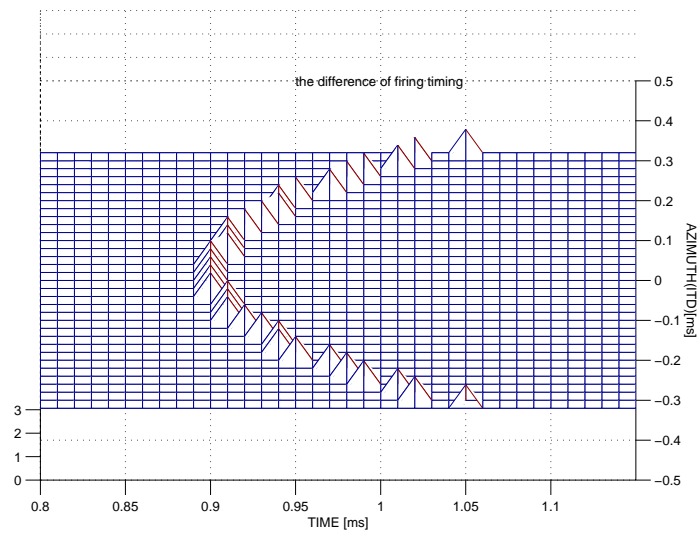


図 5.14: 発火タイミングの違い

5.4.4 抑制性シナプス後電位

アセチルコリンやグルタミン酸などの伝達物質によるリガンド依存性 Na^+ イオンチャネルの開放は、シナプス後膜に速い興奮性の電位変化を起こす。それとは逆に、GABA やグリシンなどの伝達物質がシナプス後膜に作用すると膜電位がより分極する方向、つまり過分極性の電位変化を起こす。これは GABA やグリシンなどの伝達物質によるリガンド依存性イオンチャネルが細胞外部に濃度の高い Cl^- を選択的に通過させるからである。 Cl^- の平衡電位は通常の静止膜電位に近いが、さらに低いため、 Cl^- チャネルが開くと、膜電位は静止電位からさらに過分極した状態に保たれ、通常の興奮性の入力があっても膜電位が脱分極して興奮することが難しくなる。それゆえ、これを抑制性シナプス後電位 (Inhibitory postsynaptic potential: IPSP) と言う。

EPSP の時と同様に、 Cl^- イオンに対する膜コンダクタンス変化によって膜電位 IPSP が発生する仕組みを次のような式 (5.1)、式 (5.2) で表す。EPSP の場合にも述べたが、シナプス伝達の表現に Hodgkin-Huxley[19] の式を使用することは充分ではない。しかし、現段階では表現の一手段として用いている。

$$g_{\text{Cl}}(t) = A_{\text{Cl}} t e^{-t/\tau_{\text{Cl}}} \quad (5.1)$$

$$C_m \frac{dV(t)}{dt} = -g_{\text{Na}}^T (V(t) - E_{\text{Na}}) - g_{\text{K}}^T (V(t) - E_{\text{K}}) \\ - g_{\text{Cl}}^T (V(t) - E_{\text{Cl}}) - g_L (V(t) - E_m) \quad (5.2)$$

但し、 g_{Cl}^T は、抑制性のシナプス刺激を受けた時に作用する。 Cl^- イオンの平衡電位は $E_{\text{Cl}} = -82\text{mV}$ である。GABA やグリシンなどの伝達物質は、神経中枢系にて速い抑制を起こす物質として知られている。 A_{Cl} や τ_{Cl} には、速い応答を示すパラメータを幾つか代入して、その効果を試した (図 5.15)。

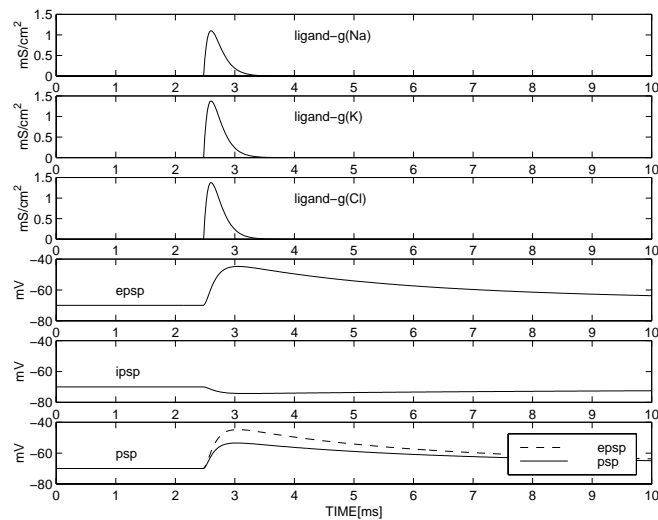


図 5.15: EPSP と IPSP

5.4.5 相互抑制モデル

正しい時間差の作る EPSP のピークをより強調するために、抑制性の働きを取り入れた相互抑制機構を提案する。基本的には、早く発火した検出細胞が、時間的に遅く発火する細胞からの上位の神経細胞への投射を抑制する機構である。但し、発火した細胞自身には、自分が誰よりも早く発火したのかどうかは分からないから、検出細胞は常に興奮と抑制の両方の信号を発射することになる。この抑制を投射する範囲の決め方には、十分な考察が必要だが、今回は回路全体に抑制が伝わるようにしている。また、抑制を働かせるタイミングには、注意が必要である。なぜならば、興奮の作用と抑制の作用とが同じタイミングで投射されるならば、ほぼ同時に複数の細胞が発火した場合、お互いの興奮の投射をすぐに抑制し合ってしまう、上位の神経細胞には何も情報が届かないのと同じことになってしまう。発火した検出細胞自身の興奮が十分に上位へ伝えられる時間は確保されなければならない。図 5.16 は、前節で 3 つのタイプの閾値電位による一致検出回路からの出力に相互抑制の機能を盛り込み、上位の神経細胞に投射させた場合の電位変化である。EPSP のピークが強調され、正しい ITD を示す範囲がより明確になった。

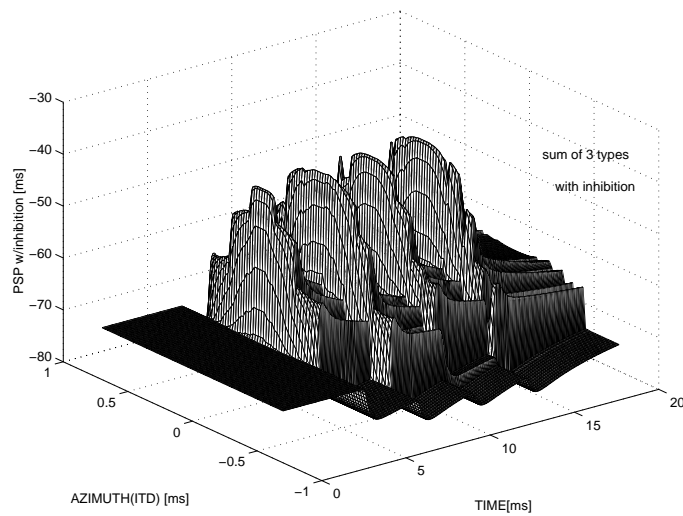


図 5.16: 抑制作用によるピークの強調

5.5 シミュレーションの結果

CF=300Hz の聴神経に相当する神経インパルス列を両耳間時間差 ITD=100 μ 秒で入力した場合の本モデルの出力を示す。

図 5.17は、位相同期を固定させ、一定間隔で発火するインパルス信号列を入力した場合の時間差検出回路内の EPSP の様子を表す。この図で、刺激の長さは約 60m 秒間である。図 5.18は、2 種類の閾値電位 ($-38.0mV$, $-38.5mV$) と抑制の作用を組み合わせさせた時の検出回路からの投射による上位の神経細胞の EPSP の様子を表している。図 5.19は、上位の神経細胞での興奮が高まり、閾値電位を越えて、発火に至った時の発火の数(スパイク数)を表している。ここでは、十分なスパイク数を得るために、刺激の長さを約 300m 秒にしている。正しい時間差 ITD=100 μ 秒をピークとし、その周りの狭い範囲にスパイクが分布している。

続いて、図 5.20では、時間的なゆらぎはあるが、比較的位相同期の良い聴神経発火の特性を持つ神経インパルス信号列の入力による時間差検出回路内の EPSP の様子を示す。この図で、刺激の長さは約 60m 秒間である。図 5.21は、2 種類の閾値電位 ($-38.0mV$, $-38.5mV$) と抑制の作用を組み合わせさせた時の検出回路からの投射による上位の神経細胞の EPSP の様子を表している。図 5.22は、上位の神経細胞での興奮が高まり、閾値電位を越えて、発

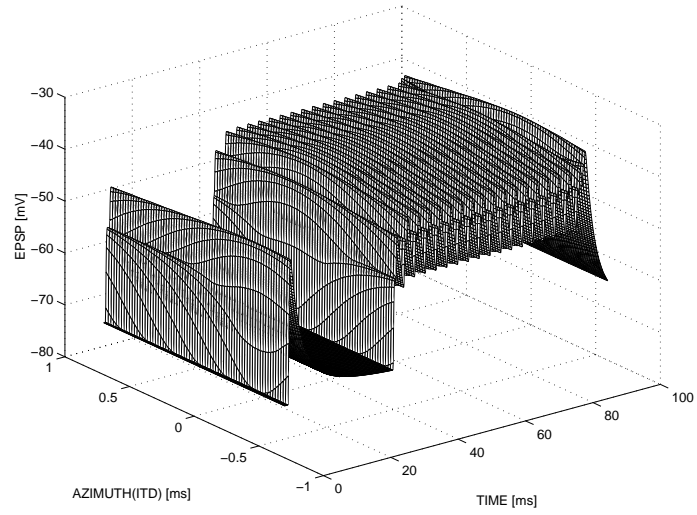


図 5.17: 一定間隔のインパルス信号列に対する時間差検出回路内の電位変化

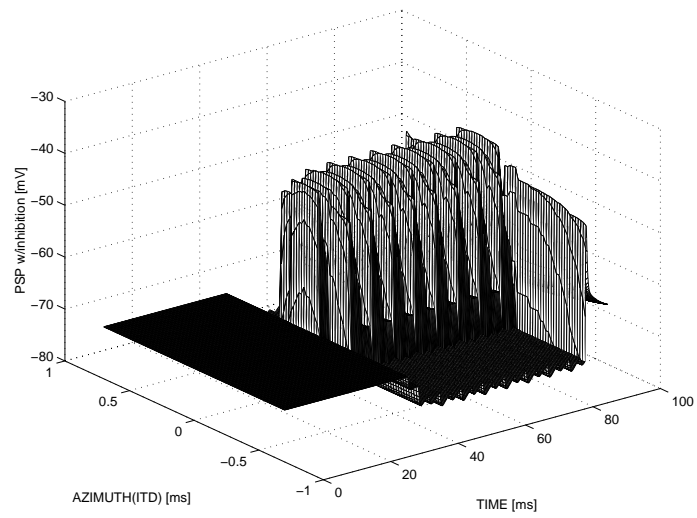


図 5.18: 上位の神経細胞での電位変化

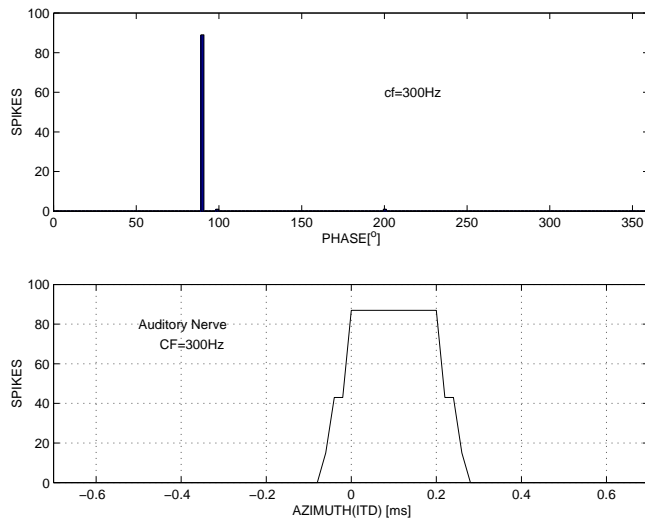


図 5.19: 一定間隔のインパルス信号列の周期ヒストグラム (上図) と上位の神経細胞での発火数 (下図)

火に至った時のスパイク数を表している。こちらも、十分なスパイク数を得るために、刺激の長さを約 $300m$ 秒にしている。正しい時間差 $ITD=100\mu$ 秒をピークとし、その周りの狭い範囲にスパイクが分布している。

さらに、図 5.23 では、位相同期のあまり良くない聴神経発火の特性を持つ神経インパルス信号列の入力による時間差検出回路内の EPSP の様子を示す。この図で、刺激の長さは約 $60m$ 秒間である。図 5.24 は、2 種類の閾値電位 ($-38.0mV$, $-38.5mV$) と抑制の作用を組み合わせた時の検出回路からの投射による上位の神経細胞の EPSP の様子を表している。図 5.25 は、上位の神経細胞での興奮が高まり、閾値電位を越えて、発火に至った時のスパイク数を表している。こちらも、十分なスパイク数を得るために、刺激の長さを約 $300m$ 秒にしている。図 5.22 の時と比べて、スパイクの分布が広がっているが、正しい時間差 $ITD=100\mu$ 秒にピークがある。時間差検出の可能性が示された。

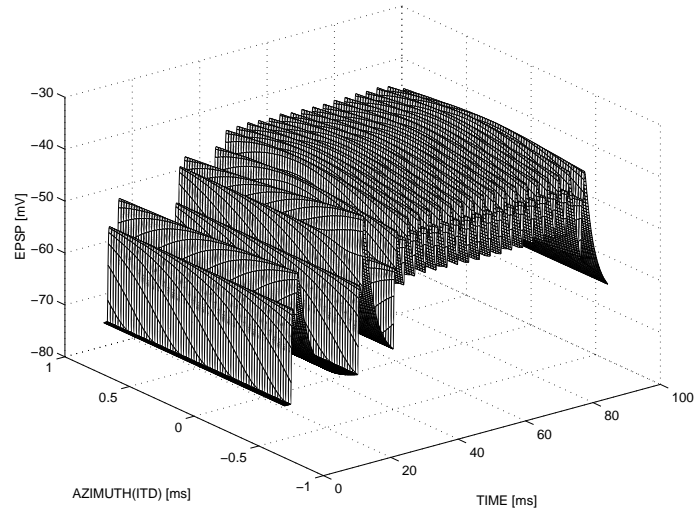


図 5.20: 比較的位相同期性の良い神経インパルス列に対する時間差検出回路内の電位変化

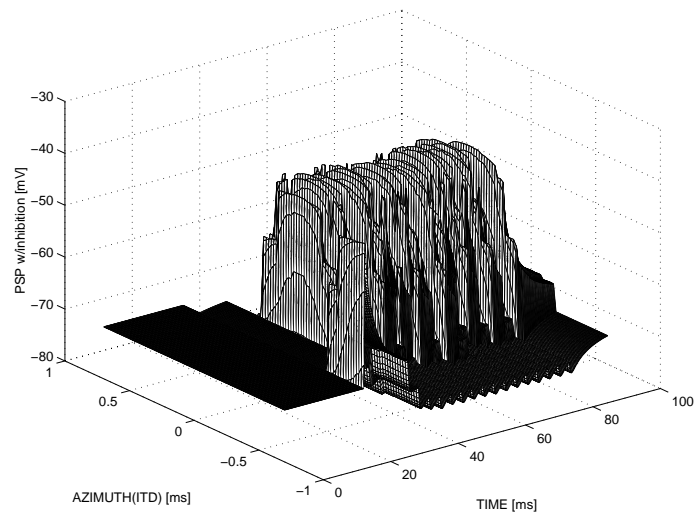


図 5.21: 上位の神経細胞での電位変化

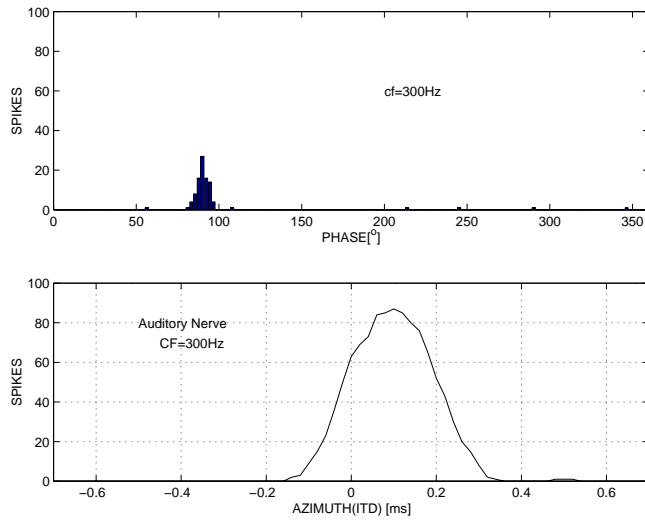


図 5.22: 比較的位相同期性の良い神経インパルス列の周期ヒストグラム(上図)と上位の神経細胞での発火数(下図)

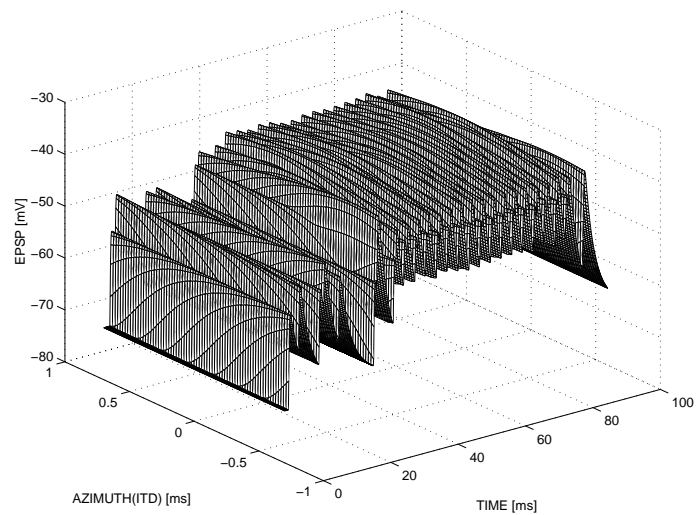


図 5.23: 位相同期性の良くない神経インパルス列に対する時間差検出回路内の電位変化

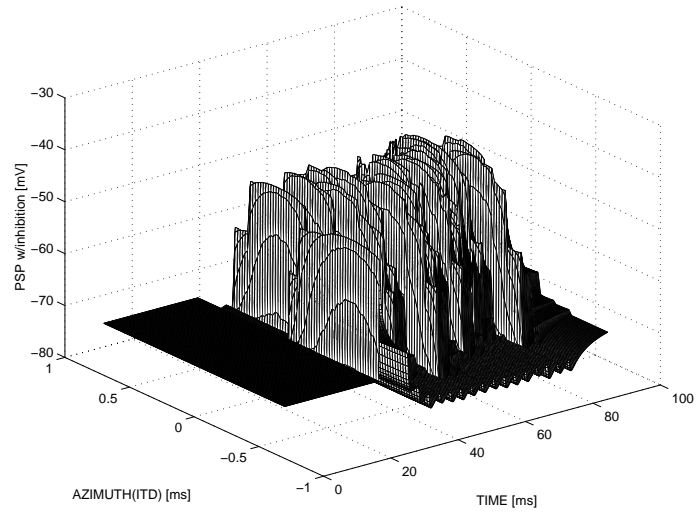


図 5.24: 上位の神経細胞での電位変化

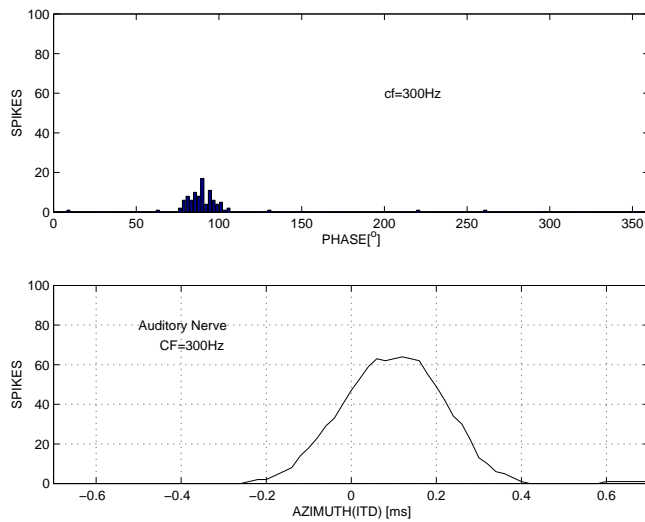


図 5.25: 位同期性の良くない神経インパルス列の周期ヒストグラム(上図)と上位の神経細胞での発火数(下図)

第 6 章

結論

時間差経路の構築に伴い、両耳間相互相関に基づく時間差検出モデルとしての Jeffress モデルを計算機上に実装し、その有用性と問題点を検証した。

Jeffress モデルは位相同期性の良好な神経インパルス列に対しては、高い検出能力を示し、その理論の確かさが実証された。しかし、時間的なゆらぎを多く含む神経インパルス列に対し、大きく検出能力を低下させる。本稿では、時間差検出回路内で取り扱う信号に、のこぎり波のような、ある程度の時間的・空間的な幅を持たせることによって、相関の誤りを減らし、検出精度の向上を実現することができた。また、位相多義性の問題に対しては、周波数毎に時間差検出回路を配置し、同調する細胞の多い時間差を真の時間差とする多段時間差検出回路を構成することによって対処した。複数の周波数を含む音刺激に対し、性能の向上が見られた。しかし、これらのシミュレーションに用いられた刺激音は、単一の音源から発せられた音であり、空間的・時間的に単純な刺激であった。Jeffress モデルのように、左右からの信号の相関をとる両耳間相互相関に基づくモデルを使って、生体の実現するような、多様な音源を含む実環境下での音源方向定位能力を説明するために、本稿では、生理学的知見に基づいて、神経発火やシナプス伝達などの生体内部で行なわれている情報伝達の信号パターンを計算機上に表現し、単独の時間差検出回路モデルに適用した。

シミュレーションの結果、単独の検出回路では、一对の刺激に対して回路全体に幅広い興奮が起こってしまい、正しい ITD が一意的に決まらない可能性があることがわかった。実際の生体では、時間差検出を行なう回路となる細胞が多く存在していることが示されているが、計算機上で工学的に効率良く実現するために単独の検出回路からの出力に対し、

多段の閾値選別や抑制性の作用を設定した。特に、検出回路において、正しいITDを示す一致検出細胞の発火タイミングがその他の細胞より比較的早いことに着目し、それ以外の発火の影響を抑制するモデルを構築し、時間差検出の精度を向上させることができた。

今後も、より多様な抑制作用の可能性について検討していく。特に、先行音効果や定位残効などの知覚現象に対し、相互抑制作用の果たす役割は大きいと予想される。それらが、どのような抑制の仕組みによって実現されていくのかを検討していく。また、左右それぞれの時間差機構間の相互作用や、時間差機構と音圧差機構との相互作用の可能性についても考えていきたい。その他、騒音源の位置定位や特定音源の集音・抽出など、工学的な応用に対する可能性について探っていく。

謝辞

日頃から熱心にご指導下さいました赤木正人助教授、岩城護助手、ならびに本学の教官の皆様、厚く御礼申し上げます。また、研究および普段の生活にて、多大な御協力頂きました赤木研究室の学生、OBの皆様、さらに本学の職員の皆様、厚く御礼申し上げます。

学会発表リスト

伊藤 一仁, 赤木 正人: “音源方向定位のための聴覚モデルの検討”, 日本音響学会聴覚研究会, 平成 10 年 3 月発表予定.

参考文献

- [1] M.Konishi, Listening with Two Ears, Scientific American, April 1993
- [2] M.Konishi, A Study of the cochlear nuclei by the top-down approach in the owl, Advances in Speech,Hearing and Language processing,vol.3,part B,pp.339-348,1996
- [3] 小西 正一, フクロウの音源定位の脳機構, 科学,1990
- [4] T.Takahashi,A.Moiseff and M.Konishi, Time and Intensity Cues are processed independently in the Audetory System of the Owl, J.Neurosci. Vol.4,No.7,pp.1781-1786,July 1984
- [5] A.R.Brughera,E.R.Stutman,L.H.Carney and H.S.Colburn, A Model with Excitation and Inhibition for Cells in the Medial Superior Olive, Auditory Neuroscience,1996,Vol.2,pp.219-233
- [6] H.Cai,L.H.Carney and H.S.Colburn, A model for binaural response properties of inferior colliculus neurons.I. A model with interaural time difference sensitive excitatory and inhibitory inputs, J.Acoust.Soc.Am.103,pp475-493,January 1998
- [7] H.Cai,L.H.Carney and H.S.Colburn, A model for binaural response properties of inferior colliculus neurons.II. A model with interaural time difference sensitive excitatory and inhibitory inputs and an adaptation mechanism, J.Acoust.Soc.Am.103,pp494-506,January 1998
- [8] R.S.Payne, Acoustic location of prey by barn owls(*Tyto alba*), J.Exp.Biol.54,pp535-573,1971

- [9] 森 浩一, フクロウの音環境解析と聴覚の可塑性, 日本音響学会誌 52 巻 7 号, pp.536-541, 1996
- [10] B.C.J.Moore, Psychology of Hearing, Academic Press, 1997
- [11] C.E.Carr, M.Konishi, A circuit for detection of interaural time differences in the brain stem of the Barn Owl, Journal of Neuroscience, Vol.10, No.10, pp.3227-3246, 1990
- [12] 牧 勝弘, A Functional Model of the Auditory Peripheral System, JAIST 修士論文, 1997
- [13] 牧 勝弘, 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会資料, 10, 1996
- [14] L.A.Jeffress, A Place Theory of Sound Localization, J.Comp.Physiol.Psychol., 1948
- [15] 柏野 牧夫, 両耳間時間差検出機構における相互抑制, 日本音響学会講演論文集, 9, 1997
- [16] J.O.Pickles, (谷口 郁雄 監訳) 聴覚生理学, 二瓶社, 1995
- [17] R.R.Pfeiffer, Classification of response patterns of spike discharges for units in the cochlear nucleus: tone-burst stimulation, Exp.Brain Res.1, pp220-235, 1966
- [18] W.E.Sullivan, M.Konishi, Segregation of stimulus phase and intensity in the cochlear nuclei of the barn owl, J.Neurosci.4, pp1787-1799, 1984
- [19] A.L.Hodgkin and A.F.Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, J.Physiol.117, pp.500-544, 1952
- [20] 塚原 仲晃, 脳の情報処理, 朝倉書店, 1984
- [21] E.I.Knudsen, The Hearing of the Barn Owl, Sci.American, 1981
- [22] J.S.Rothman, E.D.Young and P.B.Manis, Convergence of Auditory Nerve Fibers onto Bushy Cells in the Ventral Cochlear Nucleus: Implications of a Computational Model, J.NeuroPhysiol., Vol.70, No.6, 1993