JAIST Repository
https://dspace.jaist.ac.jp/

Title	聴覚末梢系の能動性
Author(s)	木谷，俊介
Citation	日本音響学会誌，73(10)：650-655
Issue Date	2017
Type	Journal Article
Text version	publisher
URL	http://hdl.handle.net/10119/15373
Rights	Copyright (C)2017 日本音響学会，木谷俊介，日本音響学会誌，73(10)，2017，650-655．本著作物は日本音響学会の許可のもとに掲載するものです。This material is posted here with permission of the Acoustical Society of Japan.
Description	

JAIST
JAPAN
ADVANCED INSTITUTE OF
SCIENCE AND TECHNOLOGY

Japan Advanced Institute of Science and Technology

日本音響学会誌 73 巻 10 号（2017），pp. 650–655

小特集―聴覚末梢系に係る最近の研究事例―

聴覚末梢系の能動性*

木谷俊介（北陸大学）**

43.66.Dc; 43.80.Gx

1. はじめに

カクテルパーティ効果 [1] として知られるように，我々ヒトは様々な音の中から一つの音を選択的に聴き取ることができる。このとき，注意を向ける音を脳内で切り換えることによって，聴き取ることができる音が変わる。音刺激の入力に対して，知覚が一意に決まるのではなく，たとえ入力が同じであってもヒトの内的作用によって聴知覚が異なるのである。このように，聴覚は能動的に働くということは，本稿を読んでいる方はよくご存知であろう。ここで，聴覚情報処理における各処理段階での主要な特性を簡単に振り返り，聴覚の能動的作用がどこで行われているのかを考えることとする。空気振動として耳に到達した音は，中耳での機械振動への変換を経て内耳でのリンパ液の変位に変換される。内耳では入力された音の周波数分析が行われる。内耳（蝸牛）の基底膜はその膜の厚さや太さが場所によって異なるため，基底膜の振動による単純な物理メカニズムとして周波数選択性を持つこととなる。周波数分析された音は神経信号として聴神経を経て中枢へと伝わる。中枢では末梢から伝わった周波数情報をオブジェクトごとに合成し [2]，それぞれの音として知覚されると考えられる。以上のことを踏まえると，聴覚の能動性は，中枢の合成段階で生じていると考えることが自然であるし，事実そのとおりである。一方で，そのメカニズムから常に一定の働きに落ち着きそうな聴覚末梢系にも能動性があるとすると驚きではないだろうか。本稿では，聴覚末梢系で知られている “ある種” の能動性とその作用機序について述べることとする。ある種と書いたのは，能動性というと意識的に働きを変えることを想像すると思われるが，ここでは意識的であるか無意識的であるかを区別せずに，入力に応じて働きが変わるものを能動性として述べるためである。

2. 聴覚フィルタと能動性

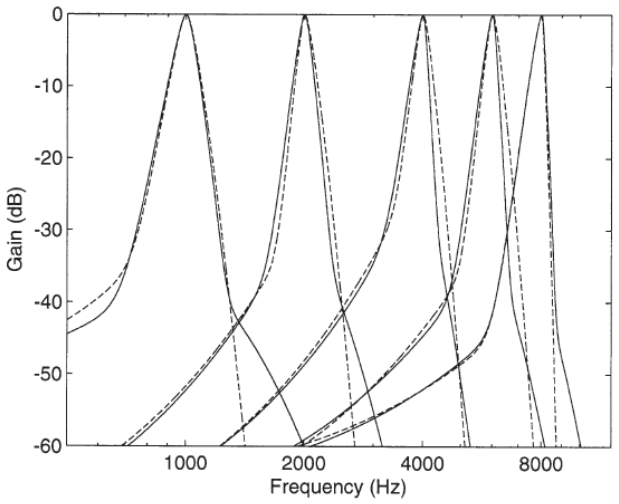
2.1 音の周波数の違いに対する能動性

von Békésy は刺激音の周波数によって蝸牛内の基底膜の振動位置が異なることを明らかにした [3]。この周波数に応じて蝸牛基底膜の分析位置が異なるという周波数選択性のモデルである聴覚フィルタが Fletcher によって提案された [4]。その後，聴覚フィルタの特性を測定する方法としてノッチ雑音マスキング法が提案され，この方法を用いて推定された聴覚フィルタの特性（等価矩形帯域幅，equivalent rectangular bandwidth: ERB）は生理学データと対応がとれていることが知られている [5]。ノッチ雑音マスキング法 [6, 7] を用いた聴覚フィルタ形状の推定によって，ヒトの聴覚末梢の周波数分析特性が計測されており，そこから聴覚末梢の周波数分析特性の能動性が明らかになってきている。

刺激音の周波数の違いによって，推定される聴覚フィルタの特性を調べることで，聴覚末梢系における周波数分析特性が刺激音の周波数によって変化するのかどうかが調べられた [8–10]。実験では，刺激音の周波数ごとにノッチ雑音の条件を複数用意し，条件ごとにマスキング閾値が測定された。測定されたマスキング閾値データから聴覚フィルタのモデル関数に適合することで，聴覚フィルタ形状が推定された。この結果，刺激音の周波数が高くなるほど聴覚フィルタ形状が鋭くなることが示された（図–1）。聴覚フィルタ形状が鋭くなることは，フィルタを通過する周波数成分が減少することを意味しており，周波数分析特性が向上することを示している。周波数が高い音は波長が短いため，高い周波数分析性能が求められるが，聴覚

* Activity of the auditory peripheral system.

** Shunsuke Kidani (Faculty of Economics and Management, Hokuriku University, Kanazawa, 920–1180) e-mail: S-kidani@hokuriku-u.ac.jp



図–1　刺激音周波数ごとの聴覚フィルタ形状（Oxenham & Shera (2003) [8] より引用）
横軸は刺激音の周波数，縦軸はフィルタのゲインを表している。実線と破線は，聴覚フィルタ形状の推定に用いたモデルの違いである。刺激音の周波数が高くなるほど，フィルタ形状が鋭くなることが分かる。

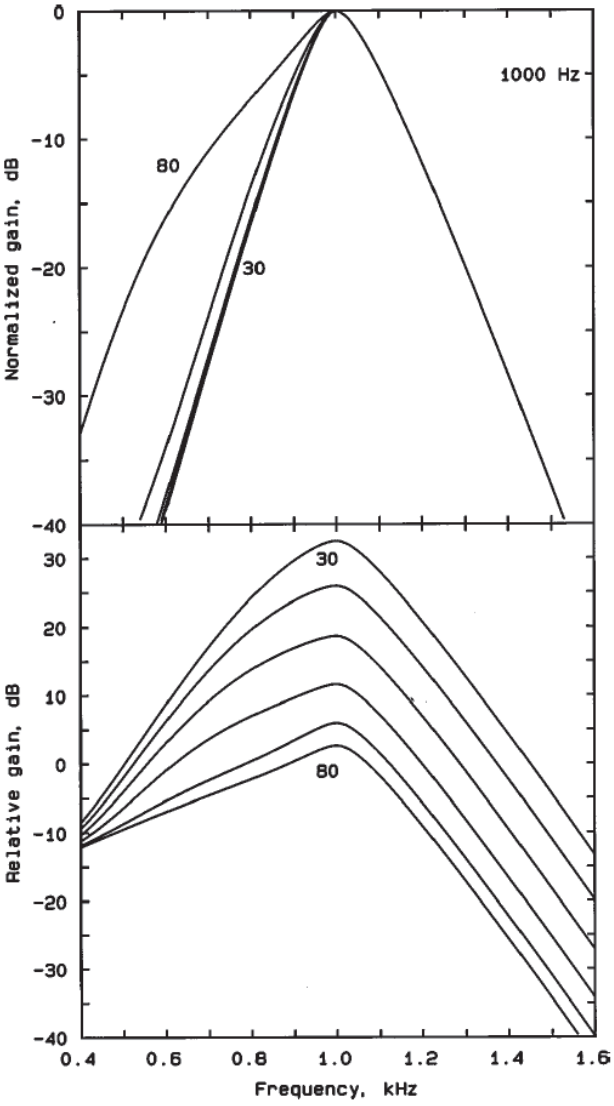
末梢系の周波数分析特性は，この機能を持っていると言える。以上のように，刺激音の周波数に応じて，聴覚末梢系の周波数分析特性は能動的に変化している。

2.2　音圧レベルの違いに対する能動性

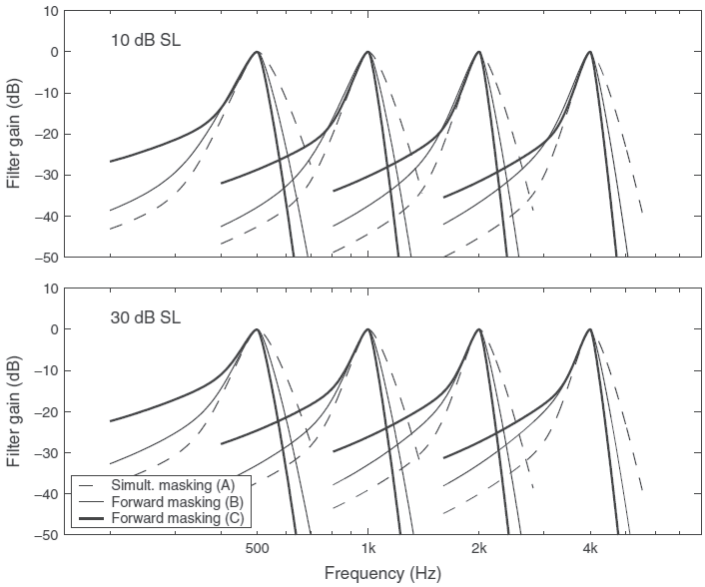
刺激音の周波数の場合と同様に，刺激音の音圧レベルによる聴覚末梢系の周波数分析特性の変化についても聴覚フィルタ形状の推定によって調べられている [11]。推定の方法は，2.1 節で述べた方法と同様で，ある刺激音の周波数に対して，30 dB から 80 dB まで 10 dB 刻みで音圧レベルの条件を設定した。条件ごとにマスキング閾値を計測し，計測されたマスキングデータから聴覚フィルタ形状を推定した。その結果，刺激音の音圧レベルが低いほど聴覚フィルタ形状が鋭くなることが示された（図–2）。音圧レベルが低い音は他の音刺激にマスクされ易い音であるため，そのような音に対する周波数分析特性を向上させることは，聴覚末梢の後段の合成段階において有益に働くと考えられる。以上のように，刺激音の音圧レベルに応じて，聴覚末梢は周波数分析特性を能動的に変化させている。

2.3　刺激音と雑音の時間配置による能動性

聴覚フィルタ形状は，単音の刺激音と帯域雑音を用いたマスキング実験によって推定されている。この刺激音と帯域雑音を同時に呈示する（同時マスキング）か，あるいは帯域雑音の後に刺激音を呈示する（順行性マスキング）といった刺激の時間配置によって聴覚フィルタ形状が変化するのかどうかについて検討されている [12, 13]。その結果，順行性マスキングデータから推定された聴覚フィルタの形状は，同時マスキングデータから推定された聴覚フィルタの形状よりも鋭くなることが示された（図–3）。また，雑音の呈示から刺激音呈示の時間遅延が長くなるほど，聴覚フィルタ形状が鋭くなることが示された。更に，刺激音の周波数が高くなるほど順行性マスキングデータの方がより鋭くなり，刺激音の周波数が低いほど順行



図–2　1,000 Hz における刺激音の音圧レベルごとの聴覚フィルタ形状（Glasberg & Moore (2000) [11] より引用）
上図はフィルタのゲインが 0 dB の点で正規化したもの，下図は相対ゲインである。横軸は周波数，縦軸はフィルタのゲインを表している。刺激音の音圧レベルが高くなるほど，フィルタ形状が鋭くなることが分かる。



図–3 同時マスキングデータと順行性マスキングデータから推定された聴覚フィルタ形状（Unoki *et al.* (2007) [14] より引用）
上図は刺激音の音圧レベルが 10 dB，刺激音の音圧レベルが 20 dB の条件である。横軸は周波数，縦軸はフィルタのゲインを表している。線種はマスキングの種類を表しており，破線が同時マスキング，点線と実線が順行性マスキングを表している。同時マスキングに比べ順行性マスキングで聴覚フィルタ形状が鋭くなっていることが分かる。

性マスキングによる聴覚フィルタ形状の先鋭化が小さくなることが示された [14]。刺激音と雑音の時間配置による周波数選択性の能動性は，蝸牛は入り口（前庭窓）側ほど高い周波数を，奥側ほど低い周波数を分析しているため，同時に呈示された音であっても低い周波数成分の方が蝸牛内では遅れが生じている [15] ことに起因すると考えらえている。

2.4 遠心性の投射による能動性

ここまで述べてきたものは，音の周波数や音圧レベル，刺激音と雑音の時間配置といった物理条件によって聴覚フィルタ形状が変化するもの，つまり周波数選択性が変化すると考えられるものを取り扱ってきた。ここまでに述べた蝸牛基底膜の能動性は，基底膜の厚さや太さである程度説明が可能である。そのため，求心性の処理だけで説明ができることも多い。しかし，中枢系だけでなく，聴覚末梢系においても遠心性の経路があることが知られている [16, 17]。

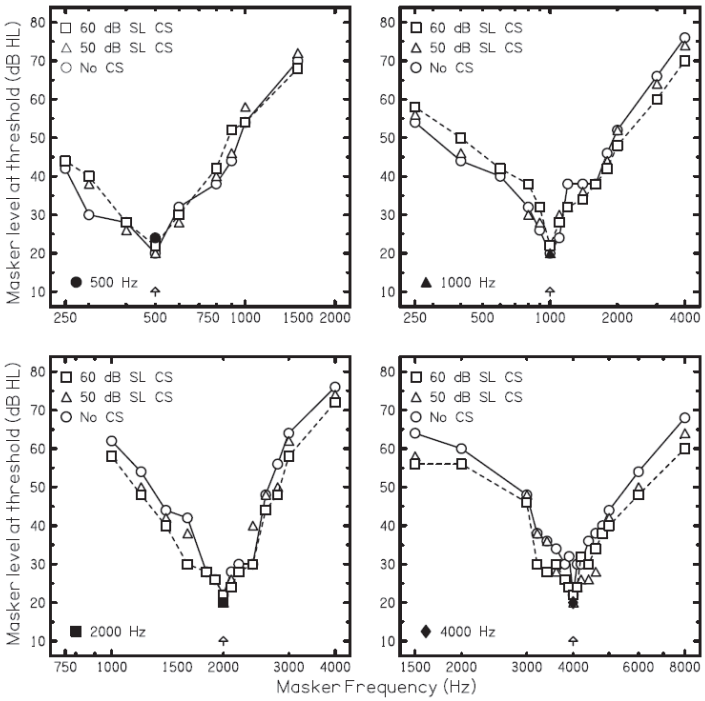
中枢から末梢への遠心性コントロールには，耳小骨筋の伸縮とオリーブ蝸牛束からの遠心性システム（medial olivocochlear: MOC）がある [18]。耳小骨筋の働きは，大きな音が到来した場合に，聴力を保護するために鼓膜から耳小骨を介して内耳に伝達される入力の減衰である。これも聴覚末梢系の能動性と言えるであろう。

Kawase *et al.* は心理物理同調曲線を測定する方法で遠心性経路による聴覚末梢における周波数選択性の変化について調べた [19]。実験では，心理物理的同調曲線を計測する反側耳への雑音呈示の有無で心理物理的同調曲線を計測した。その結果，反側耳へ雑音を呈示することによって，心理物理的同調曲線が鋭くなった。このことは，左右の内耳からの神経経路が交差する下丘からの遠心性経路の働きによって，聴覚末梢の周波数選択性が能動的に変化することを示唆している。

Vinay & Moore は，様々な刺激音周波数を用いて上記の Kawase *et al.* の実験を行った [20]。その結果，刺激音周波数が 500 Hz 及び 1,000 Hz では心理物理的同調曲線が低域側・高域側ともに鋭くなったのに対して，2,000 Hz 及び 4,000 Hz では低域側だけが広がるという傾向が見られた（**図–4**）。この結果から，聴覚末梢系への遠心性経路による周波数選択性の変化は，刺激音の周波数によって異なることが示唆されている。

2.5 注意による能動性

2.4 節で述べた遠心性経路はどのような場合に働くのであろうか。選択的聴取のように物理刺激



図–4 検査耳の反側耳に雑音を呈示した場合と呈示しなかった場合の心理物理的同調曲線（Vinay & Moore (2008) [20] より引用）
実線が反側耳に雑音を呈示しなかった条件，破線は反側時に雑音を呈示した条件を表す。各パネルは刺激音の周波数を表し，横軸は周波数，縦軸はマスキング閾値でのマスカの音圧レベルを表している。刺激音が低い場合に，反側耳への雑音の呈示によって心理物理的同調曲線が鋭くなっていることが分かる。

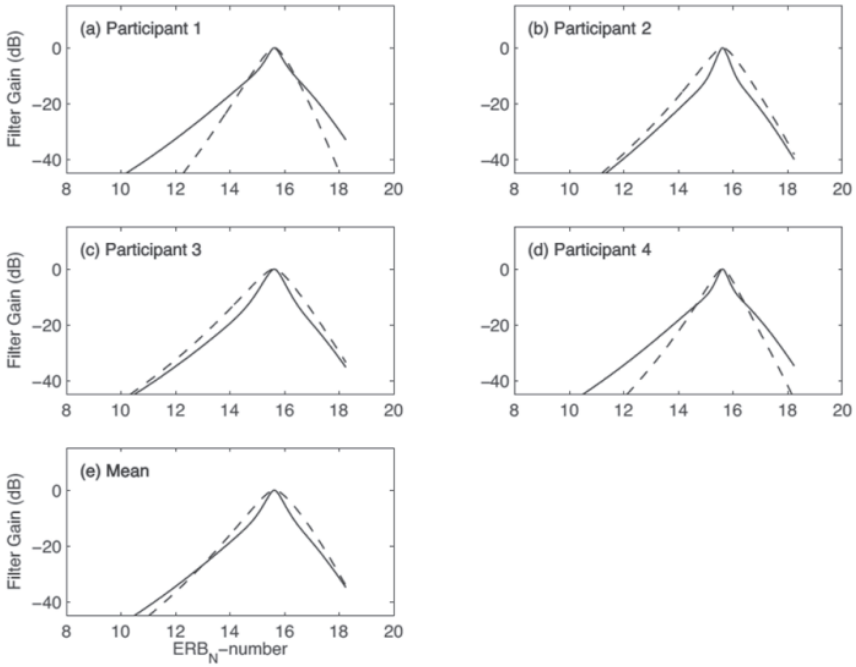
は全く同じであっても，注意によって聴き取りの仕方によって周波数選択性が変化する可能性が指摘されている [21, 22]。

木谷らは，同時マスキングを様々な周波数成分の中から一つの周波数成分を聴き取る選択的聴取と捉え，聴取する目的の音を聴取する手がかりとなる音（手がかり音）を事前に呈示するかどうかによって聴覚末梢の周波数分析特性が変化するのかどうかを検討した [23]。周波数分析特性は，2.1 節～2.3 節までと同様の手法を用いて聴覚フィルタ形状を推定することによって検討した。

実験では，手がかり音及び刺激音は，特定の周波数が繰り返し呈示されることによって注意が誘発されることを避けるために，四つの周波数を恒常法で呈示した。手がかり音の呈示もランダムに行い，マスキング閾値を計測した。計測されたマスキングデータから聴覚フィルタ形状を推定し，フィルタの先端部の鋭さを比較した。その結果，手がかり音を呈示することによって聴覚フィルタ形状が鋭くなることが示された（**図–5**）。このことは，中枢の処理であると考えられてきた注意によっても，聴覚末梢系の周波数選択性が能動的に変化する可能性を示すものである。

3. 外有毛細胞の能動性

ここまでは，蝸牛の機能である周波数分析特性が様々な条件で能動的に変化することについて述べてきた。では，その作用機序はどのようになっているのであろうか。よく知られているのが外有毛細胞の能動性である [17]。外有毛細胞は，自身の伸縮運動によって，小さな音の増幅や大きな音の抑制を行っている，蝸牛内に存在する細胞である。外有毛細胞の能動性を生み出す，外有毛細胞の伸縮の効果については，外有毛細胞がある場合とない場合の基底膜振動の計測によって知られている [24, 25]。外有毛細胞がない場合は，刺激音の音圧レベルに関わらず，刺激音の周波数の近傍周波数すべてに対して平坦な反応を示す。一方，外有毛細胞がある場合には，刺激音の周波数に対して急峻な反応を示す。また，刺激音の音圧レベルが低い場合は高い場合に比べて急峻，かつより大きな興奮を示す。これらのことから，2.1 節や 2.2 節で述べた刺激音の周波数や大きさによる聴覚末梢の周波数選択性の能動性は，この外有毛細胞の



図–5 手がかり音を呈示した場合と呈示しなかった場合の聴覚フィルタ形状（木谷ら (2012) [23] より引用）
実線が手がかり音を呈示した条件，破線は手がかり音を呈示しなかった条件を表す。(a)〜(d) の各パネルはそれぞれ実験参加者を，パネル (e) は 4 人の実験参加者の平均を表す。横軸は ERB の number，縦軸はフィルタのゲインを表している。手がかり音を呈示することによって聴覚フィルタの先端部が鋭くなっていることが分かる。

能動性によるところが大きいと考えられる。

2.5 節で述べた注意による聴覚末梢の周波数選択性の能動性もまた外有毛細胞の能動性に起因することが示唆されている [26]。文献 [24, 25] は生理学の知見であるが，注意の影響を調べる場合は，生きた上で，かつ何に注意を向けているのかが把握できる必要があるため，生理学的なアプローチは難しい。文献 [26] では，耳音響放射 [27] と呼ばれる外有毛細胞に起因して生じると考えられている現象を用いて，視覚刺激や聴覚刺激によって実験参加者の注意を変えることで耳音響放射が変化するのかどうかを検討した。その結果，検査耳と同側耳に注意を向けた場合に，反側耳に注意を向けた場合に比べ，耳音響放射が小さくなった。このことは，検査耳に注意を向けているかどうかによって外有毛細胞の働きが変化することを示唆している。従って外有毛細胞は注意のようなものでも能動的に変化する可能性があると言える。

注意のような場合，遠心性経路によって外有毛細胞に何等かの情報伝達がなければならない。外有毛細胞には，中枢からの遠心性神経が多くつながっていることが知られている [28]。蝸牛神経核の上段に位置する MOC の影響で，外有毛細胞が関与する基底膜振動に対して抑圧する効果を持っていることが知られている [29]。過大音に対する MOC の外有毛細胞への寄与も明らかとなっている [30]。MOC から外有毛細胞への神経伝達によって，外有毛細胞が能動性を持った伸縮を行い，最終的に基底膜振動に影響を与えると考えられる。この働きが，聴覚末梢系における周波数分析特性の能動性を生じさせていると考えられる。

4. おわりに

本稿では，聴覚末梢系に見られる能動性として，刺激音の周波数や音圧レベル，刺激の時間配置，注意の影響による聴覚フィルタ形状の変化について述べ，周波数分解能を向上させた方が有利であると考えられる条件で，周波数分解能が能動的に向上していることを述べた。また，これら聴覚末梢系における周波数分析特性の向上の要因であると考えられている，蝸牛内の外有毛細胞の能動性について述べた。音の周波数や音圧レベルによって外有毛細胞の働きが変わることや，遠心性経路が外有毛細胞につながっていること，注意によって

も外有毛細胞の働きが変化すること，外有毛細胞の能動性によって基底膜振動が変化することなど部分ごとでは多くのことが分かってきている。しかし，これらはある程度外有毛細胞の機械的な変化であり，真に能動的と言えるような聴覚末梢系の変化については明らかでない。聴覚末梢系の能動性が更に解明されていくことが楽しみである。

文　献

[1] E. C. Cherry, "Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears," *J. Acoust. Soc. Am.*, **25**, 975–979 (1953).

[2] A. S. Bregman, *Auditory Scene Analysis: The Perceptual Organization of Sound* (The MIT Press, Cambridge, Mass., 1990).

[3] G. von Békésy, *Experiments in Hearing* (McGraw Hill, New York, 1960).

[4] H. Fletcher, "Auditory patterns," *Rev. Mod. Phys.*, **12**, 47–65 (1940).

[5] 赤木正人, "聴覚フィルタとそのモデル," 信学会誌, **77**, 948–956 (1994).

[6] R. D. Patterson, "Auditory filter shape," *J. Acoust. Soc. Am.*, **55**, 802–809 (1974).

[7] R. D. Patterson, "Auditory filter shapes derived with noise stimuli," *J. Acoust. Soc. Am.*, **59**, 640–654 (1976).

[8] A. J. Oxenham and C. A. Shera, "Estimates of human cochlear tuning at low levels using forward and simultaneous masking," *J. Assoc. Res. Otolaryngol.*, **4**, 541–554 (2003).

[9] R. Baker and S. Rosen, "Auditory filter nonlinearity across frequency using simultaneous notched-noise masking," *J. Acoust. Soc. Am.*, **119**, 454–462 (2006).

[10] M. Unoki, K. Ito, Y. Ishimoto and C.-T. Tan, "Estimate of auditory filter shape using notched-noise masking for various signal frequencies," *Acoust. Sci. & Tech.*, **27**, 1–11 (2006).

[11] B. R. Glasberg and B. C. J. Moore, "Frequency selectivity as a function of level and frequency measured with uniformly exciting notched noise," *J. Acoust. Soc. Am.*, **108**, 2318–2328 (2000).

[12] B. C. J. Moore and B. R. Glasberg, "Auditory filter shapes derived in simultaneous and forward masking," *J. Acoust. Soc. Am.*, **70**, 1003–1014 (1981).

[13] B. R. Glasberg and B. C. J. Moore, "Auditory filter shapes in forward masking as a function of level," *J. Acoust. Soc. Am.*, **71**, 946–949 (1982).

[14] M. Unoki, R. Miyauchi and C.-T. Tan, "Estimates of tuning of auditory filter using simultaneous and forward notched-noise masking," in *Hearing—From Sensory Processing to Perception*, B. Kollmeier, G. Klump, V. Hohmann, U. Langemann, M. Mauermann, S. Uppenkamp and J. Verhey, Eds. (Springer, Berlin, 2007), pp. 19–26.

[15] C. Elberling, M. Don, M. Cebulla and E. Stzebecher, "Auditory steady-state responses to chirp stimuli based on cochlear traveling wave delay," *J. Acoust. Soc. Am.*, **122**, 2772–2785 (2007).

[16] J. O. Pickles, *An Introduction to the Physiology of Hearing* (Academic Press, London, 1988).

[17] P. Dallos, "The active cochlea," *J. Neurosci.*, **12**, 4575–4585 (1992).

[18] 川瀬哲明, 雑音下の信号聴取と聴覚末梢における遠心性コントロール," 音響学会誌, **59**, 224–229 (2003).

[19] T. Kawase, M. Ogura, H. Hidaka, N. Sasaki, Y. Suzuki and T. Takasaka, "Effects of contralateral noise on measurement of the psychophysical tuning curve," *Hear. Res.*, **142**, 63–70 (2000).

[20] Vinay, B. C. J. Moore, "Effects of activation of the efferent system on psychophysical tuning curves as a function of signal frequency," *Hear. Res.*, **240**, 93–101 (2008).

[21] M. Ebata, "Spatial unmasking and attention related to the cocktail party problem," *Acoust. Sci. & Tech.*, **24**, 208–219 (2003).

[22] B. Scharf, J. Nadol, J. Magnan, A. Chays and A. Marchioni, "Does efferent input improve the detection of tones in monaural noise," in *Sensory Research: Multimodal Perspectives*, R. T. Verrillo, J. J. Zwislocki, Eds. (Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, N.J., 1993), pp. 299–306.

[23] 木谷俊介, 宮内良太, 鵜木祐史, "ノッチ雑音同時マスキングデータから推定された聴覚フィルタの同調特性に手がかり音呈示が与える影響," 音響学会誌, **68**, 546–556 (2012).

[24] L. Brundin, A. Flock and B. Canlon, "Sound-induced motility of isolated cochlear outer hair cells is frequency-specific," *Nature*, **342**, 814–816 (1989).

[25] M. A. Ruggero and N. Rich, "Application of a commercially-manufactured Doppler-shift laser velocimeter to the measurement of basilar-membrane vibration," *Hear. Res.*, **51**, 215–230 (1991).

[26] S. Srinivasan, A. Keil, K. Stratis, A. F. Osborne, C. Cerwonka, J. Wong, B. L. Rieger, V. Polcz and D. W. Smith, "Interaural attention modulates outer hair cell function," *Eur. J. Neurosci.*, **40**, 3785–3792 (2014).

[27] D. T. Kemp, "Otoacoustic emissions and evoked potentials," in *The Oxford Handbook of Auditory Science: The Ear* (Oxford University Press, New York, 2010).

[28] H. Spoendlin, "Innervation patterns in the organ of corti of the cat," *Acta Oto-laryngol.*, **67**, 239–254 (1969).

[29] E, Murugasu and I. J. Russell, "The effect of efferent stimulation on basilar membrane displacement in the basal turn of the guinea pig cochlea," *J. Neurosci.*, **16**, 325–332 (1996).

[30] S. Otsuka, M. Tsuzaki, J. Sonoda, S. Tanaka and S. Furukawa, "A role of medial olivocochlear reflex as a protection mechanism from noise-induced hearing loss revealed in short-practicing violinists," *Plos One*, **11**, doi:10.1371/ (2016).