COMPLEX TONE PROCESSING IN THE BRAIN STEM
— RESPONSES OF INFERIOR COLLICULUS NEURONS TO VOWEL-LIKE
STIMULUS SOUNDS IN THE RABBIT —

KOICHI TSUZUKI, M. D.

Department of Otolaryngology, Nagoya University School of Medicine, Nagoya
(Director: H. Miyake, M. D.)

TEIJI TANAHASHI, M. D.

Department of Otolaryngology, Nagoya University Branch Hospital, Nagoya
(Director: T. Tanahashi, M. D.)

Responses of the inferior colliculus neurons to complex tones were recorded with micro-electrode technique in anesthetized rabbits. Complex tones for stimuli were composed of two pure tones with frequencies and sound pressure ratios, corresponding to center frequencies of the first and second formants of eight American English vowels. A complex tone and two pure tones which composed this tone were used as one group.

The data were obtained from 60 neurons and studied in the form of PST (post-stimulus time) histogram. PST histograms of responses to complex tones were scrutinizingly compared with those for component tones presented singly and classified into the following 6 types:

- 1) Responses that represented patterns of PST histograms for the pure tones corresponding to the first formants. About one-half of the responses belonged to this type.
- 2) Responses that represented patterns for pure tones corresponding to the second formants.
- 3) Responses that exhibited a reduction of the discharge rate in comparison with the responses to each component tones presented singly.
- 4) Responses that exhibited phase-locked discharge and combination tone response.
- 5) Responses that exhibited no discharge to any three stimuli.
- 6) Responses that had a higher discharge rate than the summation of the responses to both component tones or represented the different discharge patterns from component tones. A small number of neurons showed these responses.

The last type of responses can not be explained by adaptation and/or suppression between two tones which have been observed in the level up to the cochlear nucleus. It may be assumed that the neurons which showed these responses act as neuronal detector of complex tone, because they were remarkably sensitive to those particular stimuli. The results of this study indicate that there already exists the processing function of speech signals concerning detection and analysis of different phonemes in the auditory pathway up to the inferior colliculus.

A85-0791-13020

脳幹の複合音処理機能

—— 家兎下丘ニューロンの母音様刺激音に対する応答 ——

名古屋大学医学部耳鼻咽喉科学教室（主任：三宅 弘教授）

都 筑 浩 一

名古屋大学医学部附属病院分院耳鼻咽喉科（科長：棚橋汀路）

棚 橋 汀 路

緒 言

聴覚路における音刺激の処理機序については、Galambos と Davis⁷⁾ の聴神経についての報告以来、純音、FM 音や、2 音刺激などの比較的単純な刺激音による単一ニューロンの応答についての研究が行われ、tuning curve, Q_{10dB} , PST ヒストグラム等に関する多くの知見が得られた。

一方臨床面において、脳幹部疾患による難聴では、純音聴力検査による域値の上昇に比較し、語音聴力能の著しい悪化や異常順応現象を現してくる。このことは、音声の様な複雑な音響刺激の処理に果たす脳幹部の役割の重要性を示すものである。

音声を用いた神経応答の研究は Goldstein と Mundie⁸⁾ により報告されて以来、聴神経では Kiang と Moxon¹⁶⁾¹⁷⁾、Hashimoto ら¹²⁾¹³⁾ により、蝸牛神経核では、Moore と Cashin¹⁹⁾、Rupert ら³²⁾ により、また下丘では Watanabe と Sakai³⁸⁾³⁹⁾ による報告がある。Keidel¹⁵⁾ は猫の内側膝状体で、特定の母音や子音に応答するニューロンを見出した。その後 1 つまたは 2 つのフォルマントから成る合成の音声も刺激として使用される様になり、Moore と Cashin²⁰⁾ により蝸牛神経核について、Reale と Geisler²⁵⁾、Delgutte³⁾ により聴神経について、Hashimoto¹⁴⁾ により下丘と内側膝状体について、Maruyama ら¹⁸⁾ により聴皮質について研究されてきたが、脳幹部の聴覚機能についての知見は、臨床上の所見を理解するまでには至っていない。この現状から、下丘までの聴覚路における音声情報の処理機序を知る目的で、母音のフォルマントに一致する音刺激に対する家兎下丘ニューロンの応答を、微小電極法を用いて研究した。

方法および装置

1. 手術手技

実験動物には体重 2 kg 前後の黒目家兎を用い、ペントバルビタール (40~50mg/kg) を腹腔内に注射して麻酔した。気管切開を行い気管チューブを挿入したが、呼吸は自発呼吸とした。実験中は動物の体温保持のため保温器を常時用いて、麻酔薬は適時追加した。動物を固定器に固定後、頭皮を正中線で切開して頭蓋骨を露出し、右側外耳道は切断した。鼓膜病変のないことを確認した後、左側頭蓋骨に 8~10mm 径の穴をあけ、硬膜を切開し、大脳の一部を吸引除去して左側下丘を露出した。頭蓋骨にチャンバーを固定し、チャンバー内は体温に加温した流動パラフィンを充滿して、これに成茂製マイクロマニピュレーターを装着し、しかるのち密閉した。電極は尖端数 μ の、塩化ビニールにてコーティングしたタングステン電極を使用した。電極は手術顕微鏡下で目的の位置に刺入した。

2. 刺激音

刺激音は 2 台の正弦波発振器、減衰器、電子スイッチ、ミキサーにより作り、2 音の位相関係は一定とした。各正弦波の周波数はデジタルカウンターで測定した。2 音は 8 種の米語母音の第 1 および第 2 フォルマントの中心周波数と相対的強度とに一致する 2 個の純音を選び、第 1 フォルマントに相当する音を第 1 音、2 フォルマントに相当する音を第 2 音とした。複合音を構成する 2 個の純音の周波数と音圧の関係、および相当する母音を表 1 に示す。複合音の各構成音は開始時間が同じではなく、第 2 音成分は第 1 音成分の開始より 50msec 遅れ、adapting tone¹¹⁾³⁴⁾³⁷⁾ を持たせた形で刺激とした。持続時間は第 1 音が 120msec、第 2 音が 50msec で、立上り立下り時間は 10msec とした。音圧はニューロン

表 1 複合音を構成する 2 個の純音の周波数と音圧。

第 1 音, 第 2 音の周波数 f_1, f_2 はそれぞれ左に表示した母音の第 1 および第 2 フォルマントの周波数に相当する。また音圧比はフォルマント間の音圧比に近似する。(Reale と Geisler²⁸⁾による)

No IPA	第 1 音 f_1 音圧	第 2 音 f_2 音圧	音圧比
1 /I/	390Hz 95dB	1947Hz 75dB	-20dB
2 /a/	730Hz 98dB	1104Hz 91dB	-7dB
3 /æ/	660Hz 99dB	1657Hz 87dB	-12dB
4 /U/	440Hz 96dB	880Hz 85dB	-11dB
5 /O/	570Hz 99dB	855Hz 90dB	-9dB
6 /u/	300Hz 94dB	900Hz 80dB	-14dB
7 /Λ/	640Hz 99dB	1283Hz 86dB	-13dB
8 /ε/	530Hz 98dB	1857Hz 81dB	-17dB

IPA: International Phonetic Alphabet

の域値に応じて時に 10~20dB の減衰を行ったが、音圧比は一定とした。刺激音は第 1 音単独, 第 2 音単独, 2 音複合音を 1 組として磁気テープに録音し, これを再生して使用した。テープ再生出力は一定とし, 減衰器, 音声増幅器, TDH-39 型イヤホンを改造したスピーカーに

より音として, チューブを通し閉鎖系で右耳に与えた。音圧は Brüel and Kjaer 社製プローベチューブとコンデンサーマイクロホン 4134 型, 周波数分析器 2107 とにより外耳道鼓膜近くで測定し, SPL (dB re 20 μ N/m²) で表示した。

3. データの記録と分析

60 ニューロンについてスパイク放電のデータを得た。各ニューロンについては, 複合音の最小 1 組から最大 8 組までに対する応答を記録した。応答のスパイクは微小電極と微小電極用増幅器 (日本光電 MEZ-8101), 主増幅器 (ダナジャパン DA-52) により取り出して, オシロスコープ (ナショナル VP-526A) で直視すると共に, ヒストグラムプロセッサ (日本光電 DAB-5101) により, ニューロン応答のスパイク放電の時間分布である post-stimulus time (PST) ヒストグラムを on-line で観察した。測定は先ずニューロンの特徴周波数 characteristic frequency (以後 CF と略記) とその域値, 純音 tone burst に対する応答の PST ヒストグラムと Q_{10} dB とを測定した。次に磁気テープに録音した刺激音による応答をデータレコーダ (SONY DFR-4515) に記録し, ヒストグラムプロセッサによって PST ヒストグラム, period ヒストグラムとした。PST ヒストグラムは bin 幅 1 msec で, period ヒストグラムは bin 幅 50 μ sec で分析した。

表 2 ニューロンの CF の周波数分布

周波数	<0.5kHz	0.5~<1kHz	1~<2kHz	2~<4kHz	>4kHz	計
ニューロン数	4	9	5	32	4	54

表 3 ニューロンの CF での応答様式

応答様式	on 型	連続放電型	pauser 型	off 型	chopper 型	計
ニューロン数	13	23	12	5	1	54
%	24.1	42.6	22.2	9.3	1.8	100.0

結 果

1. 純音 tone burst に対する応答

記録されたニューロンの内, 54 ニューロンの CF を決定した。その CF は 141Hz から 7620Hz の間に分布した。周波数別の分布を表 2 に示す。家兎下丘ニューロンについても規則的な周波数配列が知られているが¹⁾, 本実験では 2~<4kHz に CF を持ったニューロンが多数を占めた。

次にニューロンの CF で域値上 10dB, 持続時間 70 msec, 立上り立下り時間 10msec の純音 tone burst に対する応答の PST ヒストグラム (以下 PSTH と略す) を分類した。ニューロンの応答様式 (PSTH の応答パターン) は Pfeiffer²⁴⁾, Willott と Urban⁴⁰⁾ の分類に準じ, on 型, 連続放電型, pauser 型, chopper 型, off 型に分類した。表 3 にその分布を示すが, 大部分のニューロンの応答様式は, 刺激音の音圧, 周波数により相互

図 1 Q_{10dB} と特徴周波数 (CF) の関係

に移行を示した。

41ニューロンについて tuning curve の相対的尖鋭さを表現する Q_{10dB} を測定した。その結果を周波数との相関として表し図 1 を得た。 Q_{10dB} の値は 4 以下が大部分で, Evans と Wilson⁶⁾が聴神経で, 猫, モルモット, 猿のデータをまとめた, 8 kHz 付近の CF の線維では 4 から 10 の値をとるとの報告に比べ 小さい値であった。これは Aitkin ら⁷⁾の家兎下丘についての報告と類似し, 下丘ニューロンが, 聴神経よりも広い応答域を持つことを示した。

2. 複合音に対する応答

まず各ニューロンについて異なる複合音に対する応答の類似性を調べた。なお刺激音は各ヒストグラムの下に模式的に標示した。図 2 は連続放電型のニューロン A: CF 2688Hz, Q_{10dB} 0.32 と pauser 型のニューロン B: CF 3104Hz, Q_{10dB} 1.3 における 8 種の複合音応答である。ニューロン A では, 刺激による PSTH の応答パターンおよび放電頻度の違いが少ないが, B ではこの違いが著明で, 連続放電型から放電の抑制までが見られた。純音刺激に対する応答から予測されることであるが, 前者の例は少なく, 通常は後者の様に刺激条件により応答は異なった。

次に CF, 応答域, 応答様式の類似したニューロンについて同一刺激に対する応答を比較した。図 3 は共に連続放電型のニューロン A: CF 3136Hz, Q_{10dB} 1.9 とニューロン B: CF 2875Hz, Q_{10dB} 1.6 における複合音応答を示す。両ニューロンの応答は, No. 3, 4, 6, 7 の刺激に対してはよく一致している。しかし No. 2, 5 の刺激には, ニューロン A では放電頻度が減少するが, ニューロン B では減少は起こらず, 高頻度の応答

図 2

連続放電型のニューロン 801110 F11(A): CF 2688Hz, Q_{10dB} 0.32 と pauser 型のニューロン 801116 F4(B): CF 3104Hz, Q_{10dB} 1.3 における 8 種の複合音に対する応答。ニューロン A では刺激による応答の違いが少ないが, ニューロン B では違いが著明である。

放電を示した。また No. 1, 8 の刺激では放電頻度がかなり異なる。この様に類似した性質のニューロンでは, 刺激によっては応答はよく一致したが, 異なるものも見られた。

以上の様に, ニューロンによりまた刺激音により複合音応答は多様性を示したので, 各複合音についてその構成音単独と複合音に対する応答とを比較検討した。本実験では複合音刺激について, その応答の変化を応答放電の PSTH の変化としてとらえ, 以下の結果を得た。

60ニューロンから 401 の複合音に対する応答を得, そ

図 3

連続放電型で CF と Q_{10dB} の類似したニューロン 801122 F3(A): CF 3136Hz, Q_{10dB} 1.9 とニューロン 801027 F5(B): CF 2875Hz, Q_{10dB} 1.6 における複合音応答. 両ニューロンの応答は、刺激によりよく一致しているものと著しく異なるものがみられる。

の構成音に対する応答との相対的関連性から以下の様に分類し、それぞれの代表例を示す

- 1) 第1音単独による応答の PSTH と同じパターンが見られるもの。

図 4a の応答では第1音、第2音に対し pauser 型の応答を示したが、複合音では第2音に対する応答は見られず、第1音のみによる応答が優性である。図 4b では各構成音に対し on 型の応答を示したが、複合音では第2音に対する応答は抑制され消失している。

- 2) 第2音単独による応答の PSTH と同じパターンが見られるもの。

図 5a の応答は第1音、第2音に対し連続放電型の応

図 4

ニューロン 801027 F12(a) とニューロン 801116 F7(b) の応答. 各構成音には、a: pauser 型、b: on 型であるが、複合音応答は、a: 第2音の応答はみられず第1音の応答を表す b: 第2音の応答は抑制され消失する。

答である。複合音に対する応答では、第2音による応答が明瞭に見られる。図 5b の応答についても、各構成音に対し連続放電型を示すが、複合音に対する応答は放電頻度はやや減少するものの第2音による応答が明瞭に存在する。

- 3) 各構成音単独に対する応答よりも放電頻度の減少するもの。

これには各構成音に反応があり両者の反応が相互に抑制される場合と、いずれか一方の構成音のみに反応し、複合音反応は反応野にない他の音の存在により反応の抑制が起こる場合が見られた。図 6a の反応では各構成音に対し pauser 型の反応を示すが、複合音反応は相互に

図 5

ニューロン 801027 F5(a) とニューロン 801110 F11(b) の応答。各構成音に対しともに連続放電型である。複合音応答は放電頻度はやや減少するが第 2 音による応答が明瞭にみられる。

抑制され放電は消失した。また図 6b では第 1 音に対し連続放電型で、第 2 音には応答放電は示さなかったが、複合音刺激では応答は著明に抑制された。

4) 各構成音単独に対する応答より放電頻度が増加するか、異なる PSTH のパターンに変化するもの。

図 7a の応答は各構成音に対し on 型の応答であるが、複合音に対しては放電頻度の増加と潜時の短縮した on 型の応答を示した。図 7b では第 1 音に対し pauser 型の応答であり、第 2 音には応答放電はないが、複合音には放電頻度が増加し連続放電型の応答を認めた。図 8a では第 1 音に対し連続放電型の応答で、第 2 音には応答放電はないが、複合音応答は chopper 型に変化した。図 8b では第 1 音に対し連続放電型 (long-latency re-

図 6

ニューロン 801116 F4(a) とニューロン 801122 F4(b) の応答。複合音応答は、a: 相互に抑制され放電が消失する。b: 第 2 音により抑制され消失する。

sponse⁴⁰⁾ の応答で、第 2 音には off 型の応答であるが、複合音応答は on-off 型に変化した。図 9a でも第 1 音に対し連続放電型 (long-latency response) で、第 2 音には応答放電はないが、複合音応答は off 型となった。また図 9b では両構成音に対し連続放電型であるが、複合音応答では off 型の著明な放電を示した。図 7b, 8a, 9a の複合音応答は第 1 音に対する応答が、単独では応答放電を示さない第 2 音により影響を受けた結果であると考えられる。

次に図 10a, b では各構成音に対してほとんど応答がなく放電頻度が極めて少ないが、複合音応答は各々、連続放電型, on 型の応答を示した。この様に両構成音が応答野になくとも複合音応答が出現する例が存在した。

本実験中に見られた以上の例の応答の変化を合計する

図 7

ニューロン 801110 F2(a) とニューロン 801110 F3(b) の応答。複合音応答は、a: 放電頻度が著しく増加した on 型を示す。b: 放電頻度が増加し連続放電型に近い応答を示す

図 8

ニューロン 801102 F1 (a, b) の応答。複合音応答は、a: chopper 型に変化する。b: on-off 型に変化する。

と、i) PSTH に変化が少なく、両構成音に対する応答の単純な総和より放電の増加したもの: 4 ii) chopper 型に変化したもの: 1 iii) on-off 型に変化したもの: 1 iv) off 型応答に変化したもの: 8 v) 両構成音に 応答がなく、新たに 応答の出現したもの: 3 であった。

5) 結合音 応答を示すもの

結合音 応答が phase-locking を示す 1 ニューロンから得られた。図 11a, b は同一ニューロンの 2 つの結合音 応答を示す。刺激音の内で $2f_1 - f_2$ ($f_1 < f_2$) の結合音を生ずる組み合わせは、730+1104Hz と 570+855Hz であり、この 2 音で構成された複合音に対する 応答の period ヒストグラムを得ると、その放電の周期は各結合音の周波数である 356Hz (図 11a) と 285Hz (図 11b)

に一致した。

6) 各構成音 および 複合音の いずれにも 応答のないもの。

1)~6) について、得られた 応答数とその比率を表 4 に示す。複合音 応答ではその PSTH の 応答パターンが、第 1 音の 応答を表現するものが 49.4%を占め、第 2 音の 応答を表現するものは 8.7%に過ぎなかった。これは構成音の音圧比の関与が大と考えられる。また両構成音の成分が減少し 応答の抑制された形をとったものは 15.5%に上った。これらの 応答以外に、各構成音に対する 応答からは予測されない変化を示したものが 4.2%存在した。今回の測定中 phase-locking を示す 1 ニューロンの 応答が記録され、これより結合音 応答を得た。

図 9

ニューロン 801102 F1(a) とニューロン 801102 F2(b) の応答. 複合音応答は, a: off 型に変化する. b: off 型の著明な放電を示す.

考 按

下丘ニューロンの純音刺激に対する応答は下位の聴覚路のニューロンのように単純ではなく、ニューロンを特徴づける PSTH の応答パターンは多種に分類される。この応答パターンは聴覚路を上行するにつれ変化し、聴神経線維では全て連続放電型であるが、蝸牛神経核では primary-like, pauser, on, chopper の各型に分類され²⁴⁾、下丘ではさらに多くのタイプに識別される。Willott と Urban⁴⁰⁾ はマウス下丘ニューロンの応答パターンを記録し、sustained excitation, on, off, on-off, pauser, chopper, long-latency response (>50msec), phase-locked response, sustained inhibition の各型の存在を示した。本実験でもこれらの応答パターンが見られたが、Rose ら²⁷⁾、山本⁴⁵⁾、Willott と Urban⁴⁰⁾ の報告

図 10

ニューロン 801110 F2(a) とニューロン 801110 F10(b) の応答. 各構成音に対し放電が極めて少ないが複合音応答は各々, a: 連続放電型, b: on 型の応答を示す.

に比べ on 型が少なく連続放電型の多い結果となった。

下丘ニューロンの純音応答が多様であるのは、下丘ニューロンが多くのシナプス連鎖から興奮性と抑制性の入力を受け、これらの相互作用が応答として現れるためである。Nelson と Erulkar²¹⁾ は下丘と内側膝状体のニューロンから細胞内電位を測定することにより、興奮性シナプス後電位 (EPSP) と抑制性シナプス後電位 (IPSP) とを記録し、ニューロンに対する興奮性と抑制性という、異った入力の存在を証明した。

Rose ら²⁷⁾ の研究では、下丘ニューロンの約 50% は on 型の純音応答を示したが、彼らはこのような応答がより高次の聴覚中枢路で、出現頻度が増加することから、これらはシナプス連鎖内の興奮性と抑制性の入力の相互作用の結果であると推測している。on 型応答は蝸牛神

図 11

ニューロン 801027 F11(a, b) に現れた結合音
応答. 複合音応答の放電の周期は period ヒス
トグラムを得ると, 各々の結合音の周波数 356
Hz(a), 285Hz(b) に一致する. 右端に複合音
応答の PST ヒストグラムの指標の部分時間を
時間的に拡大した period ヒストグラムを示す

経核では少なく, Moore と Cashin¹⁰⁾ の研究では 12%
に過ぎなかった. 一方, 下丘と内側膝状体では出現頻度
が増加し⁴⁾⁴⁰⁾, 聴皮質では 優位を占めることが知られて
いる. on 型応答は音に対する明瞭な応答と, それに 続
く放電の抑制から構成されると考えられているので⁴⁾³⁶⁾,
高次の聴覚路では抑制性の過程がより多くなると推察さ
れる.

下丘ニューロンにおける抑制性入力増加とシナプス
連鎖の複雑性は, より複雑な音刺激情報の解析に意義を
もつものと推測される. この推測のもとに, Nelson ら
²²⁾ は従来からの tone-burst や click に代り, 時間とと
もに変化する刺激として AM, FM 音を用い, 下丘ニュー
ロンの応答について研究した. 彼らは AM または FM
音の特殊な刺激特性に選択的に応答するニューロンを見
出した. Erulkar ら⁵⁾ も, これらの刺激パラメーター
はユースの応答性の機能的意義の面での特徴づけに有
用で, 従来の周波数-域値図表で用いられる強さと周波
数というパラメーターに対比し得ると考えた. この様に
上位ニューロンの応答特性の解明には, より複雑な刺激
も有用である.

音刺激のパラメーターとしては, 強さ, 周波数, 持続
時間の 3 つが挙げられるが, これらが時間とともに複雑
に変化する刺激として音声も用いられる様になった.

自然音声に対する聴覚系のニューロン応答は, 1971 年
Goldstein と Mundie⁹⁾ が単一聴神経線維から記録した
ものが最初である. 彼らは, 音声刺激によっても蝸牛基
底板の変位の大きさと, 聴神経のスパイク放電の発火確
率との間に時間的同期性が見られ, 聴神経が基底板の振
動に関する情報を時間とともに伝えていることを示唆し
た. Hashimoto ら¹²⁾ は聴神経で, 日本語母音を用いて
音声の符号化機序を研究した. それによると応答したす
べての聴神経ニューロンは, その特徴周波数に拘らず,
PST ヒストグラム上で, 音声の ピッチに同期したスパ
イク放電を示した. また 応答したニューロンの CF か

表 4 複合音応答の分類

	1) 第 1 音の 応答を表現す るもの	2) 第 2 音の 応答を表現す るもの	3) 各構成音単独 よりも放電頻度の 減少するもの	4) 放電頻度が増加 するか応答パター ンの変化するもの	5) 結合 音応答を示すもの	6) 各構成音, 複合音に 応答放電のないもの	計
応答数	198	35	62	17	2	87	401
%	49.4	8.7	15.5	4.2	0.5	21.7	100.0

ら、その空間分布は刺激音のスペクトルの神経的な複製を表現したと述べている。この事から母音のような有声音の報情報は、聴神経中ではピッチに同期した放電の時間構造と、スペクトル成分に相似した空間構造をとり、時間とともに変化しながら伝えられると考えられる。このピッチに同期したニューロンの放電は、聴神経では Kiang と Moxon¹⁷⁾ によっても指摘され、蝸牛神経核³²⁾ や下丘³⁸⁾³⁹⁾ にも起こり、有声音に対する聴覚系のニューロン応答の基本的パターンとされている。

音声は声帯の振動波が口腔や鼻腔などの声道を通り調音されて生ずるもので、その周波数スペクトル上には数個の共振の山が見られる。これらはフォルマントと呼ばれ、音韻性を形作る重要な因子である⁴²⁾。自然音声は複雑で解析も困難となるため、これに代りいくつかの音響特性を備えた合成音声も刺激として使用されるに至った。母音については、その音韻性は最初の2個のフォルマントにより充分規定されることから²³⁾、本実験では Reale と Geisler²⁵⁾ に従い、米語母音の第1、第2フォルマントに一致する2個の純音から構成される刺激を選んだが、このような刺激は音声情報処理機序の研究に有効と考えた。また複合音刺激を第1音が先行する形としたのは、自然音声が連続したものであり、先行音による影響を考慮せねばならないからである。

フォルマントとニューロンの応答に関しては、聴神経²⁵⁾³³⁾、蝸牛神経核²⁰⁾、下丘¹⁴⁾ でいくつかの研究がある。Saches と Young³³⁾ は2個のフォルマントから成る合成音声に対する聴神経の応答を調べ、ニューロンの応答放電数とそのCFとの関係から、フォルマント間の2音抑圧が母音に対する応答を形成する上で重要な役割を演ずることを指摘した。Reale と Geisler²⁵⁾ は、母音のフォルマントに一致する2個の純音から構成された合成音を用い、フォルマント相互間の2音抑圧を量的に測定した。彼らは、あるニューロンの集団にこの2音刺激を与えたとき、専ら1つの音に回答するニューロンと、他の音に回答するニューロンの集団に、境界をもって2分する様にこのメカニズムが作用したと述べている。この様に一次聴ニューロンにおいては、フォルマント間の2音抑圧が音声に対する応答の形成に意義を持つ。

本実験での複合音刺激に対する下丘ニューロンの応答では、そのPSTヒストグラムのパターンが第1音を表現するもの(49.4%)、第2音を表現するもの(8.7%)、両成分が減少した形となるもの(15.5%)が見られたが、これらは構成音2音間の抑制作用による結果と考え

られる。この現象は Rose ら³⁰⁾ が、猫蝸牛神経核での2音応答の測定から提案した、2音を構成する各音は他の音による成分を抑制する減衰力を持ち、どんな特定の強さの組み合わせでも、より大きい減衰力を持つ音が2音応答を支配するという考えにより説明される。彼らはこの性質は蝸牛内の非線形性に属することと強調しており、Reale と Geisler²⁵⁾ も聴神経での2音抑圧の説明に適用している。

複合音応答で、ニューロン応答の減少が見られたものの評価に際しては、adaptationの影響も考える必要がある。Smith³⁴⁾、Harris と Dallos⁴¹⁾ は聴神経で、先行する音により test tone の応答が減少する現象を示し、その減少効果は刺激間隔時間の指数関数で表されるとした。棚橋 ら⁴⁴⁾ は蝸牛神経核ニューロンでの forward masking の研究で、その効果が時間の指数関数であるニューロンと、単純な時間関数を示さないニューロンとが存在することを見出した。下丘では Watanabe と Simada³⁷⁾ の forward と backward の masking の研究があるが、岩田⁴¹⁾ は先行音の test tone に与える影響を調べ、時間間隔により対照と同じものから、種々のタイプの応答の減少を示すものまでが見られたと述べ、このことから、下丘には各レベルから多くの neural input を受けて高次の分析、統合に関係するような機能を営むと思われるニューロンと、神経機構が単純と考えられるニューロンとが存在することを示唆した。Watanabe と Sakai³⁹⁾ は下丘ニューロンで、結合母音に対しては単独母音に比べ応答が減少することを、ニューロンの adaptation と先行音による temporal suppression によると説明しており、Delgutte³⁾ も聴神経で音声応答における adaptation 効果を観察した。連続した音声の認知には adaptation 効果を考慮することは重要である。

下丘で phase-locking を示す1ニューロンが本実験で見出され、 $2f_1 - f_2$ ($f_1 < f_2$) の結合音応答を示した。phase-locking が下丘でも見られることは Rose ら³⁰⁾、Willott と Urban⁴⁰⁾ も報告している。しかしこれを示すニューロンの比率は、聴神経では4.0~4.5kHz以下の低周波ではすべてに起こるが²⁹⁾、聴覚路を上行するに従い低下し、下丘では1%に過ぎない⁴⁰⁾。上位聴ニューロンで phase-locking を示すニューロンの性質について Rouiller ら³¹⁾ は猫内側膝状体で研究した。彼らは phase-locking は単に蝸牛によって変換された周波数についての時間情報が、聴覚路を通して伝わる精度を反映するも

のと考えた。そしてこれらの細胞は音の情報の単純な処理を行っており、それらは帯域幅の広い刺激音に対し、一次聴ニューロンに近似した性質を示すと述べている。また de Ribaupierre ら³⁶⁾ は内側膝状体での phase-locking ニューロンで、イヤホンから記録された神経要素までの transmission delay を測定し、ニューロンの周期的放電の位相と刺激周波数の間の直線関係が、視床のレベルまでの聴覚路中に保存されていることを示した。そしてこのことは、これらのニューロンが蝸牛内の限局した部分への入力を反映し、内側膝状体へのよく分離した上行チャンネルを通して、そこからの出力が到達していることを強く支持すると述べている。

内側膝状体での以上の研究結果から、下丘での phase-locking の性質を持つニューロンは、聴神経ニューロンと近似した性質を備え、蝸牛から比較的単純なシナプス経路を通して上行した入力を受け、周波数情報の伝達という単純な処理を行っていると考えられる。

複合音に対する応答が両構成音の単純な総和よりも放電頻度が増加したり、PSTH の応答パターンの変化を起こしたものは、これらの刺激に対し特異な鋭敏な応答を示したもので、2音間の抑制作用や adaptation から予測し得ない現象である。棚橋と都筑⁴³⁾ も下丘ニューロンでの3純音より構成された複合音に対する応答で、このような変化を報告している。この変化は下丘までの複雑な神経機構の結果であり、これらのニューロンは複合音の神経的検出器となると考えられる。

Hashimoto⁴⁴⁾ は合成の音声に対する下丘と内側膝状体の応答の各々の例を示し、下丘では合成音声の2つのフォルマントは相互に抑制的に働き、合成音声に対する応答放電頻度は減少したが、内側膝状体では約半数のニューロンが特定のフォルマントの組み合わせによく応答したと述べている。また Keidel⁴⁵⁾ は覚醒した猫での音声刺激に対する内側膝状体の応答から、母音検出ニューロン、子音検出ニューロンの存在を提案しているが、今回の結果は、下丘においてすでに音韻の検出と分析という音声の情報処理が開始されていることを示唆するものである。また聴皮質においても Maruyama ら¹⁸⁾ の猫での合成フォルマントを用いた研究で、フォルマント識別ニューロンが見出されている。

これらの応答の変化の見られるものの内図 7b, 8a, 9a の複合音応答は、第1音による応答が単独では応答のない第2音の存在により促進効果を受け、変化したものとなされる。蝸牛神経核では Greenwood と

Maruyama⁹⁾, Greenwood と Goldberg¹⁰⁾ が、1つの tone-burst に対する応答が、そのニューロンの抑制野にエネルギーが加わると促進される例を報告しており、Moore と Cashin⁴⁶⁾ も応答野での音声と tone-burst に対する応答が、抑制野にある音により、放電頻度の増加と、より明確な PSTH の時間パターンを起こす効果を持ったと報告している。今回下丘ニューロンの抑制野は調べ得なかったが、その存在はコウモリ³⁵⁾、無麻酔猫²⁾、マウス⁴⁰⁾ で認められており、図 7b, 8a, 9a の変化は第1音に対する応答に抑制的エネルギーが加わった結果と推察される。この様に下丘での複合音情報の処理には、抑制入力が必要な役割を果たす。

高次の聴覚路ではシナプス機構がより複雑となって、音刺激情報の特徴抽出が進み、それにつれて単純な純音の情報を伝えるニューロンの比率は減少してゆくようである。本実験で示された複合音応答の多様性は、下丘では音刺激情報の各々異なる性質が抽出され、別々のニューロンにより上位に伝達されることを示唆する。下丘では一次聴ニューロンに近い性質のものから、複合音の検出器とされたニューロンが皮質のフォルマント識別ニューロンと質的に類似であるとするならば、皮質に近い性質のニューロンまでが存在し、複合音の持つ音響情報の処理が行われていると考えた。

結 語

1. 下丘ニューロンの純音応答の PST ヒストグラムは、on 型、連続放電型、pauser 型、chopper 型、off 型が存在した。しかしニューロンによっては刺激条件により他の型に変化した。
2. 複合音に対する下丘ニューロンの応答の PST ヒストグラムは、第1音の応答を表現するもの、第2音の応答を表現するもの、両成分の応答の減少したものが多数であった。
3. これらの複合音応答は、蝸牛神経核で観察された2音間の抑制作用と、先行音による adaptation 効果により説明され得た。
4. 下丘においても、phase-locking の性質を持つニューロンから結合音に対する応答が見られた。
5. 複合音に対する応答で、両構成音よりも放電頻度が増加したり、PST ヒストグラムの応答パターンの変化を表わしたものが存在した。
6. これらの応答を示したニューロンは、複合音の神経的な検出器としての機能を持ち、音声のフォルマント

に関する情報を上位へ伝えたと考えた。

7. 以上より、下丘までの脳幹聴覚路にも、音声情報の処理機能が存在すると推論した。

参 考 文 献

- 1) Aitkin L M, Fryman S, Blake D W and Webster W R: Responses of neurones in the rabbit inferior colliculus. I. Frequency-specificity and topographic arrangement. *Brain Res* 47: 77-90, 1972.
- 2) Bock G R, Webster W R and Aitkin L M: Discharge patterns of single units in inferior colliculus of the alert cat. *J Neurophysiol* 35: 265-277, 1972.
- 3) Delgutte B: Representation of speech-like sounds in the discharge patterns of auditory-nerve fibers. *J Acoust Soc Am* 68: 843-857, 1980.
- 4) Dunlop C W, Itzkowic D J and Aitkin L M: Tone-burst response patterns of single units in the cat medial geniculate body. *Brain Res* 16: 149-164, 1969.
- 5) Erulkar S D, Nelson P G and Bryan J S: Experimental and theoretical approaches to neural processing in the central auditory pathway. *Contrib Sensory Physiol* 3: 149-189, 1968.
- 6) Evans E F and Wilson J P: The frequency selectivity of the cochlea. In: *Basic mechanisms in hearing*. pp 519-554, edited by Møller A R, Academic Press, New York, 1973.
- 7) Galambos R and Davis H: The response of single auditory-nerve fibers to acoustic stimulation. *J Neurophysiol* 6: 39-57, 1943.
- 8) Goldstein A L and Mundie J R: Response of primary auditory neuron to human speech. *J Acoust Soc Am* 50: 119(A), 1971.
- 9) Greenwood D D and Maruyama N: Excitatory and inhibitory response areas of auditory neurons in the cochlear nucleus. *J Neurophysiol* 28: 863-892, 1965.
- 10) Greenwood D D and Goldberg J M: Response of neurons in the cochlear nuclei to variations in noise bandwidth and to tone-noise combinations. *J Acoust Soc Am* 47: 1022-1040, 1970.
- 11) Harris D M and Dallos P: Forward masking of auditory nerve fiber responses. *J Neurophysiol* 42: 1083-1107, 1979.
- 12) Hashimoto T, Katayama Y, Murata K and Taniguchi I: Auditory nerve response to speech sounds. *Proc Japan Acad* 49: 559-563, 1973.
- 13) Hashimoto T, Katayama Y, Murata K and Taniguchi I: Pich-synchronous response of cat cochlear nerve fibers to speech sounds. *J Physiol* 25: 633-644, 1975.
- 14) Hashimoto T: Information processing of speech sounds in the medial geniculate and the inferior colliculus. *Proc Japan Acad* 56: 294-299, 1980.
- 15) Keidel W D: Information processing in the higher parts of the auditory pathway. In: *Facts and models in hearing*. pp 216-226, edited by Zwicker E and Terhardt E, Springer-Verlag, Berlin, 1974.
- 16) Kiang N Y S and Moxon E C: Physiological considerations in artificial stimulation of the inner ear. *Ann Otol* 81: 714-730, 1972.
- 17) Kiang N Y S and Moxon E C: Tails of tuning curves of auditory-nerve fibers. *J Acoust Soc Am* 55: 620-630, 1974.
- 18) Maruyama N, Saitoh K and Kudoh M: Unit responses of the cat's auditory cortex to synthesized formants. *Proc Japan Acad* 55: 413-417, 1979.
- 19) Moore T J and Cashin J L: Response patterns of cochlear nucleus neurons to excerpts from sustained vowels. *J Acoust Soc Am* 56: 1565-1576, 1974.
- 20) Moore T J and Cashin J L: Response of cochlear-nucleus neurons to synthetic speech. *J Acoust Soc Am* 59: 1443-1449, 1976.
- 21) Nelson P G and Erulkar S D: Synaptic mechanisms of excitation and inhibition in the central auditory pathway. *J Neurophysiol* 26: 908-923, 1963.
- 22) Nelson P G, Erulkar S D and Bryan J S: Responses of units of the inferior colliculus to time-varying acoustic stimuli. *J Neurophysiol* 29: 834-860, 1966.

- 23) Peterson G E and Barney H L: Control methods used in a study of vowels. *J Acoust Soc Am* 24: 175-184, 1952.
- 24) Pfeiffer R R: Classification of response patterns of spike discharges for units in the cochlear nucleus: Tone-burst stimulation. *Exp Brain Res* 1: 220-235, 1966.
- 25) Reale R A and Geisler C D: Auditory-nerve fiber encoding of two-tone approximations to steady-state vowels. *J Acoust Soc Am* 67: 891-902, 1980.
- 26) de Ribaupierre F, Rouiller E, Toros A and de Ribaupierre Y: Transmission delay of phase-locked cells in the medial geniculate body. *Hearing Res* 3: 65-77, 1980.
- 27) Rose J E, Greenwood D D, Goldberg J M and Hind J E: Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the cat. I. Tonotopical organization, relation of spike-counts to tone intensity, and firing patterns of single elements. *J Neurophysiol* 26: 294-320, 1963.
- 28) Rose J E, Gross N B, Geisler C D and Hind J E: Some neural mechanisms in the inferior colliculus of the cat which may be relevant to localization of a sound source. *J Neurophysiol* 29: 288-314, 1966.
- 29) Rose J E, Brugge J F, Anderson D J and Hind J E: Phase-locked response to low-frequency tones in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey. *J Neurophysiol* 30: 769-793, 1967.
- 30) Rose J E, Kitzes L M, Gibson M M and Hind J E: Observations on phase-sensitive neurons of anteroventral cochlear nucleus of the cat: Nonlinearity of cochlear output. *J Neurophysiol* 37: 218-253, 1974.
- 31) Rouiller E, de Ribaupierre Y and de Ribaupierre F: Phase-locked responses to low frequency tones in the medial geniculate body. *Hearing Res* 1: 213-226, 1979.
- 32) Rupert A L, Caspary D M and Moushegian G: Response characteristics of cochlear nucleus neurons to vowel sounds. *Ann Otol* 86: 37-48, 1977.
- 33) Sachs M B and Young E D: Encoding of steady-state vowels in the auditory nerve: Representation in terms of discharge rate. *J Acoust Soc Am* 66: 470-479, 1979.
- 34) Smith R L: Short-term adaptation in single auditory nerve fibers: Some poststimulatory effects. *J Neurophysiol* 40: 1098-1112, 1977.
- 35) Suga N: Analysis of frequency-modulated sounds by auditory neurones of echo-locating bats. *J Physiol* 179: 26-53, 1965.
- 36) Suga N: Feature extraction in the auditory system of bats. In: Basic mechanisms in hearing. pp 675-744, edited by Møller A R, Academic Press, New York, 1973.
- 37) Watanabe T and Simada Z: Auditory temporal masking: An electrophysiological study of single neurons in the cat's cochlear nucleus and inferior colliculus. *Jap J Physiol* 21: 537-549, 1971.
- 38) Watanabe T and Sakai H: Responses of the collicular auditory neurons to human speech. I. Responses to monosyllable, /ta/. *Proc Japan Acad* 49: 291-296, 1973.
- 39) Watanabe T and Sakai H: Responses of cat's collicular neuron to human speech. *J Acoust Soc Am* 64: 333-337, 1978.
- 40) Willott J F and Urban G P: Response properties of neurons in nuclei of the mouse inferior colliculus. *J Comp Physiol* 127: 175-184, 1978.
- 41) 岩田 洋: 猫下丘ニューロンの音刺激に対する応答様式に関する実験的研究 日耳鼻 78: 43-59, 1975.
- 42) 越川常治: 音声の物理, 聴覚と音声, 183-334頁, 電子通信学会編, コロナ社, 東京, 1966.
- 43) 棚橋汀路, 都筑浩一: 複合音刺激による家兎下丘ニューロンの応答 耳鼻と臨床 27: 1-5, 1981.
- 44) 棚橋汀路, 松村康一, 丹羽英人, 岩田 洋: 猫蝸牛神経核ニューロンによる2音刺激の時間的効果の研究 日耳鼻 84: 749-757, 1981.
- 45) 山本悦生: 猫の下丘ニューロンにおける両耳相互作用について 耳鼻臨床 60: 623-639, 1967.

(原稿受付 昭和 57. 1. 30日)

別刷請求先 〒466 名古屋市昭和区鶴舞町 65

名古屋大学医学部耳鼻咽喉科学教室 都筑浩一

稿を終るにあたり、懇切なる御指導、御校閲を頂いた恩師三宅弘教授に謝意を表します。なお本論文の要旨は、第25回日本オーディオロジー学会総会（昭和55年10月仙台）において口演した。