

令和元年6月19日現在

機関番号：53801

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K00220

研究課題名(和文)聴覚野の情報表現に関する数理モデル研究：連続聴効果を例として

研究課題名(英文) A mathematical study on information expression of auditory cortex: Neural mechanisms of auditory continuity illusion

研究代表者

宮下 真信 (Msanobu, Miyashita)

沼津工業高等専門学校・制御情報工学科・教授

研究者番号：20443038

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,500,000円

研究成果の概要(和文)：連続した音声に周期的な空白部分(ギャップ)を挿入すると、途切れた音声を知覚するのにに対し、ギャップに帯域ノイズを挿入するとフォアグラウンドにノイズ音を、バックグラウンドに連続した音声が知覚される。この連続聴効果と呼ばれる錯聴現象を誘導する神経メカニズムを解明するために、自己組織化数理モデルで得られた内側膝状体-聴覚野の神経ネットワークにスパイク放電型の神経モデルを適用し、その応答を解析した。その結果、ノイズは非常に高い細胞応答を誘発するが、興奮・抑制の皮質内相互作用によって一定レベルへと神経活動が抑圧されること、すなわちゲインコントロール作用が重要な働きをしていることが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

錯聴現象は、神経の活動というミクロな現象が「認識」というマクロな現象として表出したものと捉えることができる。連続聴効果は錯聴現象の一つであるが、何故連続音が知覚されるのか？という問題に対する神経基盤は不明な点が残されている。本研究では、心理物理実験と数理モデル研究を組み合わせることで、この神経メカニズムを予測した。実際に、音声の空白部分に挿入するノイズの強度を低くすると、連続した音声が知覚され難くなることを心理物理実験で示したが、心理物理実験での音圧の点移転と数理モデルによって予測された点移転は良く一致していた。また、連続音の知覚には、皮質内の興奮・抑制の神経活動が関係していることを示した。

研究成果の概要(英文)：The auditory continuity illusion is a well-known phenomenon: When a continuous melody is masked with periodically repeated silent periods (gaps), we feel the melody to be unpleasantly fragmented. However, when the periodic gaps are further replaced with band-pass noise, we hear the continuous melody as a background of the periodic noise. To elucidate the neural mechanisms underlying this illusion theoretically, we performed simulation of the self-organization of afferent inputs from the model medial geniculate body (MGB) to form the AI-like neural network with the tonotopic map. In the dynamical simulation, we used the integrate-and-fire neuron model as a cortical neuron that received the self-organized afferent inputs and lateral inputs from other excitatory and inhibitory neurons in the network. We found that tonotopic neuronal arrangements and lateral interactions in AI are crucial factors for the generation of auditory continuity illusion.

研究分野：神経科学

キーワード：聴覚野 連続聴効果 トノトピック・マップ 自己組織化 スパイク放電型モデル 音声周波数 音圧 皮質内相互作用

様式 C-19、F-19-1、Z-19、CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

哺乳類の聴覚野(AI)ニューロンは、聴覚刺激の周波数や音圧に対して選択性があり、AI野には応答を最大とする周波数に基づいてニューロンが規則正しく並んだトノトピック・マップと呼ばれる構造が存在している。しかしながら、神経ネットワークの構造と聴覚機能との関係については不明な点が残されており、聴覚野において外界情報がどのように表現されているのかについては、いまだ解明されたとは言えない状況にある。

2. 研究の目的

連続した音声に周期的な空白部分(ギャップ)を挿入すると、途切れた音声を知覚するのに対し、ギャップに帯域ノイズを挿入するとフォアグラウンドにノイズ音を、バックグラウンドに連続した音声を知覚される。本研究は、この連続聴効果と呼ばれる現象を例として、どのような神経ネットワークによってこの現象が誘発されるのかを数理モデルによって明らかにすることを目的としている。

3. 研究の方法

代表者と分担者が構築してきた自己組織化数理モデル[ref①]を用いて形成した内側膝状体-聴覚野求心線維結合に基づいて、連続聴効果を引き起こす音声刺激を入力したときのモデル聴覚野ニューロン応答のダイナミクスをスパイク放電型の神経モデル[ref②]を使ってシミュレートし、実験的に知られている一次聴覚野ニューロンの応答特性の再現性を確認する。連続聴効果が生じる刺激条件と生じない刺激条件についてモデルニューロンの応答特性の違いを解析する。また、興奮性/抑制性の皮質内結合を遮断したときのニューロン応答から、音脈の連続性と音声補完に関するニューロンが皮質内のどのような相互作用によって形成されるのかを考察する。さらに、認知心理実験をおこない、「連続音の知覚」というマクロな現象とニューロンの応答というミクロな現象との関係を掴んでいく。

本研究では、図1示すように、(1) stm1:800Hzの純音を与えた場合、(2) stm2:純音とギャップを200ms毎に切り替えて与えた場合、(3) stm3:stm2のギャップに0.4kHz~2kHzのノイズを挿入した場合、(4) stm4:stm2のギャップに0.5kHz~1kHzをカットしたノイズを挿入した場合の4種の聴覚刺激を入力とした。また、心理物理実験では、音声の空白部分(ギャップ)に挿入する音圧を変えたときに、連続した音声を知覚できるかを調べた(図2)。ここでは、N=11人の被験者を対象として、連続音を知覚した人数nとの比($p=n/N$)を知覚確率として評価した。

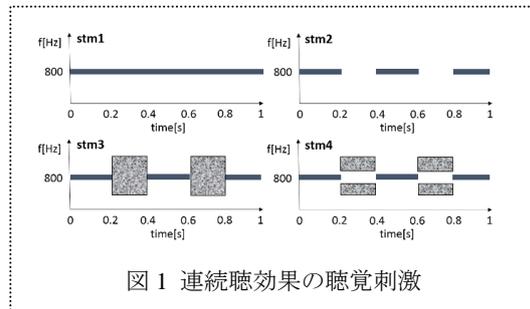


図1 連続聴効果の聴覚刺激

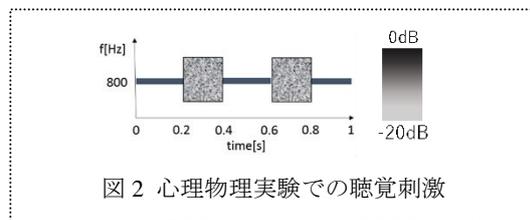


図2 心理物理実験での聴覚刺激

4. 研究成果

(1) 聴覚野の受容野と機能構造の自己組織化

はじめに、内側膝状体(MGN)ニューロンの応答をモデル化し、MGN-AI野間の神経ネットワークに自己組織化数理モデルを適用した。図3は、本モデルで再現された周波数の構造(トノトピック・マップ)と音圧の構造である。周波数特性に基づいた規則的な構造は形成されるが、音圧特性については音圧の異なるニューロンが隣接して存在しており、明確な構造が形成されないことが分かった。これは、生理実験とも一致する結果である[ref③]。

各ニューロンの応答特性を調べるために、時間-周波数と時間-音圧の受容野を求めた。図4aは、あるモデルニューロンの受容野を示し、周波数については時間と共に低周波から高周波へと特性が変化するFM細胞が形成されていた。逆に高周波から低周波へと変化するニューロンや一定の周波数に応答するニューロンも見られた。図4bは、同じ細胞の音圧の受容野を示す。この細胞は、異なる音圧に対して応答することが分かる。

図5は、刺激音圧を変えたときの図4のニューロンの周波数チューニングを求めた結果である(緑:音圧が高い時、青:音圧が低い時)。音圧に依存して、周波数チューニングが変化して

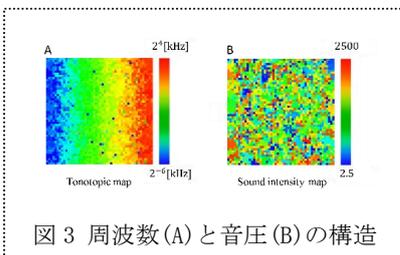


図3 周波数(A)と音圧(B)の構造

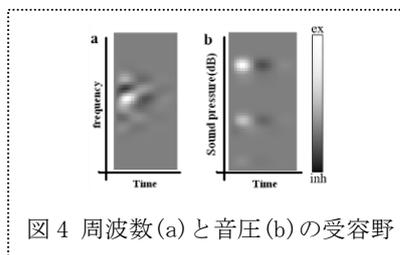


図4 周波数(a)と音圧(b)の受容野

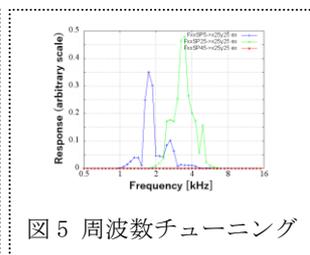


図5 周波数チューニング

いることが分かる。このようなタイプのニューロンには、音圧の受容野に3つ以上のピークがあるものもあり、それぞれの音圧によって、周波数チューニングも異なっていた。また、図5において、高い音圧に対するピーク(緑)は、約3.8kHzとなっているが、低い音圧(青)では、約1.9kHzとなっており、周波数のピークが整数倍になる傾向が見られた。これらの結果は、トノトピック・マップの構造は大域的には成り立っているが、同じ周波数ドメインの中には、音圧に依存して異なる音声周波数に応答するニューロンがあることを示唆している。生理実験においても、音圧に依存して周波数特性が変わるニューロンの存在が報告されてきたが[ref④]、このタイプのニューロンがMGNからの直接結合によって形成されることが、本モデルから予測された。

(2) 連続聴効果音の入力

① モデル AI 野ニューロンの応答

図6A,Bは、それぞれ図1のstm1とstm2の刺激に対する、モデルAI野ニューロンのスパイク応答を示す。音声が入力となるギャップ挿入期間ではニューロンの応答が低下し、また、生理実験で報告されているように[ref⑤]、ギャップ挿入後から音声入力に切り替わるときに発火頻度が増加する傾向があることが分かった。

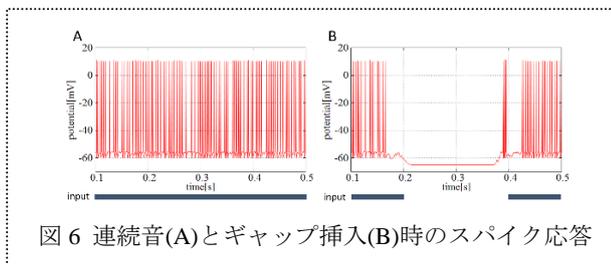


図6 連続音(A)とギャップ挿入(B)時のスパイク応答

本研究では、興奮性と抑制性の皮質内相互作用の役割を調べるために、(a)皮質内相互作用を入れた場合と(b)皮質内相互作用を除いた場合のシミュレーションを実行した。ここでは、800Hzの純音刺激に対して応答したモデルニューロン(15個)について、20msごとの窓でのスパイク数をカウントして発火頻度を求め、15個のニューロンの平均的な発火頻度を計算した。帯域ノイズの音圧は、シミュレーションで使用した音声を被験者に聞かせたときに、全ての被験者が連続した音声として知覚できる程度に高い音圧を含むように設定した。

② 皮質内相互作用がある場合の応答

7A-Dは、それぞれ図1における音声刺激stm1~stm4を入力した場合の平均発火頻度を示している。連続音を入力した場合は、ほぼ一様にニューロンが発火していることが分かる(stm1, 図7A)。一方、周期的な音声ギャップを挿入すると、ギャップ部分では細胞は全く応答せず、音声が入力に切り替わるときに発火頻度が増加する傾向があることが示された(stm2, 図7B)。図7C(stm3)では、純音の周波数800Hzを含む帯域ノイズを与えたときの結果で、stm1(図7a)と同様な応答を示すことが分かった。この結果は、連続した音声を入力したときと類似な応答となることを示す。

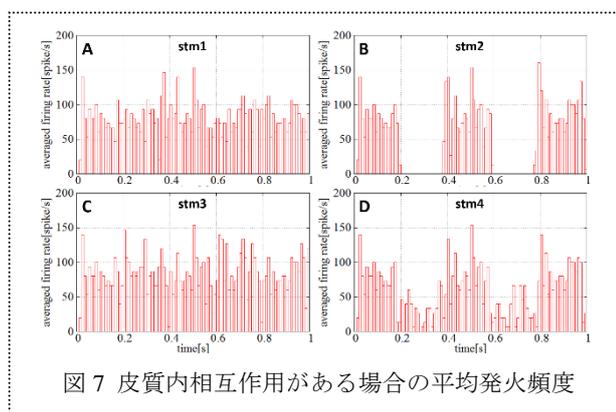


図7 皮質内相互作用がある場合の平均発火頻度

応答音声のギャップに800Hzの純音を含まない帯域ノイズを挿入しても、連続した音声は知覚されない。stm4(図7D)は、この場合に相当するシミュレーションの結果で、皮質内相互作用によってニューロン応答が誘発されるが、応答の大きさは、図7aや7cの場合よりも低くなっていた。このことは、連続した音声を知覚できる場合には、ニューロンが連続音と同レベルに活動する必要があることを示唆している。800Hzの純音を含まないのに応答が見られるのは、統計をとったニューロンには周波数チューニング幅が広い細胞もあり、0.5kHz-1.0kHzの範囲をカットしても応答が残るためである。

③ 皮質内相互作用を除いた場合の応答

連続音の知覚について、皮質内相互作用がどのような役割を果たすのかを調べるため、興奮性/抑制性の皮質内相互作用を除き、モデルMGNからの直接結合の成分のみを残したシミュレーションをおこなった。図8A-Dはそれぞれ、音声刺激stm1~stm4を入力した場合の結果である。音声のギャップの前後でニューロンの発火頻度が増加する傾向は、皮質内相互作用を除くと顕著に表れることがわかった(図8B)。図8Cは、stm3の刺激を与えたときの結果であるが、図

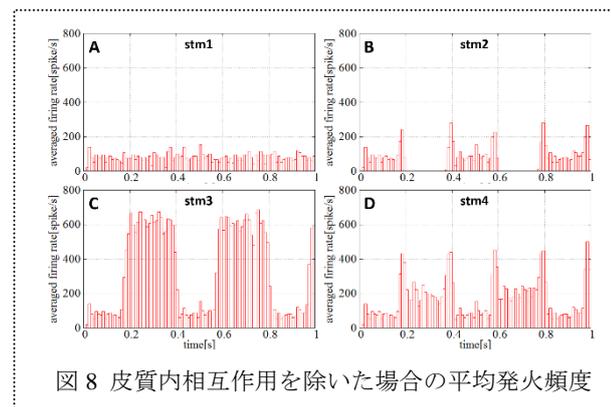


図8 皮質内相互作用を除いた場合の平均発火頻度

7Cと比較すると、ノイズを挿入した時刻での応答は、皮質内相互作用を除くと約6倍程度と高くなっていることがわかる。このことは、興奮性と抑制性の相互作用によって、ニューロンの応答が純音を与えたときの応答レベルへと抑えられる、ゲインコントロール作用が働くことを示している。図7Dと図8Dを比較するとstm4の刺激では、ギャップに挿入する帯域ノイズが純音800Hzを含まないにも関わらず、皮質内相互作用を除いた図8Dの方が図7Dよりも高くなっている。これは、皮質内相互作用による抑圧によって周波数チューニングがシャープになるためと考えられる。

④ニューロン応答の定量的な解析

音声の補完に関連するモデルニューロンの応答を定量的に調べるために、ここではギャップや帯域ノイズを挿入した時刻での応答の類似度を評価した。stm1に対する応答とstm2-4に対する応答の類似度SIRを次式で定義した。

$$SIR^{stm1-stm\#} = \exp\left(-\frac{|Z^{stm1} - Z^{stm\#}|}{Z^{stm1}}\right)$$

SIRの値が1に近いほど、純音刺激での応答と類似なことを示す。Tableに皮質内相互作用がある場合とない場合でのSIRの値を整理した。

Table Similarity index (SIR)		
with intracortical connections		
stm1-stm2	stm1-stm3	stm1-stm4
0.447	0.888	0.590
without intracortical connections		
stm1-stm2	stm1-stm3	stm1-stm4
0.530	0.002	0.150

皮質内相互作用を入れた場合のstm1とstm3に対する応答はよく類似しており、補完した音声を知覚できる場合には、ニューロンの応答も純音を入力したときに近づくことがわかった。

(3)心理物理実験とニューロンの応答との関係

連続聴効果において、ノイズの背景として連続音を知覚するには、周期的なギャップに挿入する帯域ノイズは、背景となる音声がマスクされる程度の強い音圧である必要がある。すなわち、連続音として知覚できる音圧から徐々に音圧を低下させると、連続音とし知覚できなくなる限界の音圧があると考えられる。そこで、横軸にギャップに挿入した帯域ノイズの音圧を、縦軸に知覚確率pをとったときの散布図を求めた。その結果、図9Aに示すように、音圧が低下すると連続音を知覚する確率pが低くなり、分布はS字型となることがわかった。この分布をシグモイド関数で近似した結果、連続音として知覚できる音圧から、-6.18dB低下したところに変曲点があることがわかった。

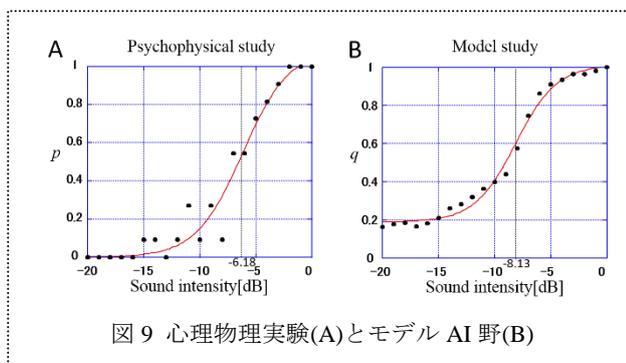


図9 心理物理実験(A)とモデルAI野(B)

心理物理実験で使用した音声刺激をモデル聴覚野の神経経路に入力し、モデルAI野ニューロンの応答を調べた。ここでは、ギャップに帯域ノイズを挿入した期間Tのみについて、ニューロン群の平均発火頻度 $\eta^{stm\#}(t)$ の時間平均 $Z^{stm\#}$ をとり、連続した純音を与えたときの値 Z^{stm1} との比率を類似度として、

$$q^{stm1-stm\#} = \frac{Z^{stm\#}}{Z^{stm1}}, Z^{stm\#} = \frac{1}{T} \sum_i \eta^{stm\#}(t)$$

と定義した。すなわち、qの値は、純音のみを与えたときと発火頻度の時間平均が類似なほど値1に近づくことを示す。図9Bは、帯域ノイズの音圧に対するqの値を示した結果である。心理物理実験と同様に、qの分布は挿入する帯域ノイズの音圧に対してS字型のカーブとなった。シグモイド関数を使って、この分布をフィットしたところ、変曲点の値は-8.13dBとなり(0dBでq=1となるように規格化)、心理物理実験での値とほぼ一致していた。これは、連続音として「知覚」されることと、聴覚野ニューロンの応答とが強く関係することを示唆している。

(4) 討論

①周波数チューニング

近年、刺激音圧を変えるとAI野ニューロンの周波数チューニング特性が変わることが報告されてきた[ref③]。これは、トノトピック・マップの構造は大域的には成り立っているが、詳

細な構造は必ずしも一定ではないことを示している。この刺激音圧に依存した周波数特性が、MGNからの直接入力によるものなのか、皮質内相互作用によるものなのか議論されてきた。

本研究でのモデル AI 野のニューロンにおいても、生理実験と同様に、音圧に依存して周波数のチューニングが変化することが分かった(図 5)。この現象は、皮質内の相互作用を除いた場合でも起こることから、音圧に依存した周波数チューニングの変化は MGN の周波数特性の異なるニューロンからの神経投射によることが示唆された。また、音圧に依存して周波数チューニングが変化するニューロンは、時間 - 音圧の受容野において 2 つ以上の応答ピークがあることが予測された(図 4)。

②皮質内相互作用の役割

連続聴効果では、一定レベル以上の高い音圧の帯域ノイズを挿入したときに、背景として連続音を知覚することができる。生理実験では、音声からギャップ、ギャップから音声に切り替わるときにニューロンの発火頻度が上がり、これが途切れた音声として知覚される要因であると考えられてきた[ref⑤]。本研究でのシミュレーションでも、この現象が再現された(図 7B)。これは、図 4 に示したような FM 細胞は、時間と共に周波数特性が変化するため、連続した音声からギャップに切り替わるときに最適な周波数の音声入力が途切れるためと考えられる。

MGN からの直接入力のみでは、音圧が高くなるとモデル AI 野のニューロンの発火頻度も高くなるが、興奮性/抑制性の皮質内相互作用によって、背景となる音声刺激と同レベルまで発火頻度が抑圧されるゲインコントロール作用が働くことが、本研究から予測された(図 7C と図 8C)。この働きによって、音声のギャップに背景音声をマスクするような高い音圧の帯域ノイズを挿入したときに連続音が知覚されると考えられる。すなわち、興奮性/抑制性の皮質内相互作用は、トノトピック・マップの形成だけでなく、音声の知覚という機能に対しても重要な役割を果たしていることが示唆された。

挿入する帯域ノイズが、背景として知覚する音声の周波数成分を含まない場合には、連続した音声を知覚できないことが知られている。本研究では、挿入する帯域ノイズに、背景音の周波数を含まない場合のシミュレーションも実行した(図 7D)。その結果、音声からギャップ、ギャップから音声に切り替わるときにニューロンの応答が増大する現象が残ることを示した。これは、生理実験や心理物理実験で報告されている現象とも一致している[ref③⑤]。

③挿入する帯域ノイズの音圧依存性

本研究では、音声のギャップ部分に挿入する帯域ノイズの音圧を変化させ、連続音が知覚できる場合とできない場合との境界音圧を調べるための心理物理実験を実施した。その結果、連続音を知覚できる音圧レベルから -6.18dB 低下させたところに、変曲点があることを見出した(図 9A)。この転移点とニューロンの活動との関係を調べるために、心理物理実験で与えた刺激と同じ刺激を使ってモデル AI 野のニューロンの応答を調べた結果、変曲点は実験とほぼ同じ値となることがわかった(図 9B)。これらの結果は、聴覚認知というマクロな現象がニューロンの応答というミクロな現象から説明できることを示している。

(5) 結論

錯覚は、ニューロンの活動というミクロな現象が「知覚」というマクロな現象として表出したものと捉えることができる。本研究では、連続聴効果の錯聴現象を対象として、数理モデルによって AI 野ニューロンの応答を再現すると共に、心理物理実験を実施することでニューロンの活動と知覚との関係を捉えてきた。その結果、次のことが結論された。

- (a) 音声のギャップに、背景音声の周波数を含む帯域ノイズを挿入すると、モデル AI 野ニューロンは連続した音声を入力したときと類似な応答を示す。
- (b) 音声のギャップに挿入した帯域ノイズは、背景音声によって誘発されるニューロンの活動のレベルよりも大きな活動を誘発する。皮質内の相互作用は、帯域ノイズによって誘発される活動を制御する作用がある。
- (c) 皮質内相互作用は、AI 野における機能構造の構築だけでなく、連続聴効果における連続音の知覚においても重要な働きをしている。

<引用文献>

- ① [Tanaka, S.](#), Theory of self-organization of cortical maps: Mathematical framework. *Neural Networks*, 98, 1-14, (1990).
- ② [Tanaka, S.](#), [Miyashita, M.](#) and [Ribot, J.](#), Roles of visual experience and intrinsic mechanism in the activity-dependent self-organization of orientation maps: Theory and experiment. *Neural Networks*, 17., 1363-1375, (2004).
- ③ [宮下 真信](#), [田中 繁](#), スパイク放電型ニューロンを用いた視覚野神経回路の数理モデル、pp146-157, ニューロインフォマティクス - 視覚野を中心に -, 甘利 俊一監修, 臼井 支朗編著オーム社 (2006).
- ④ [Winer, A. J.](#) and [Schreiner, E. C.](#), eds., *The Auditory Cortex*, Springer, (2011).
- ⑤ [Bandyopadhyay S.](#), [Shamma, A. S.](#) and [Kanold, P.](#), Dichotomy of functional organization in the mouse auditory cortex. *Nature Neuroscience*, 13, 361-368 (2010).
- ⑥ [Kubota, M.](#), et al., Spatiotemporal dynamics of neural activity related to auditory induction in the core and belt fields of guinea-pig auditory cortex., *Neuro Report*, vol. 23, no. 8,474-478, (2012).

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕（計 1 件）

- ①田中繁、宮下真信、コラム構造形成の理論、*Clinical Neuroscience*、2016、880-884。
（査読なし）

〔学会発表〕（計 11 件）

- ① Ishikawa, S., Miyashita, M., Horikawa, J. and Tanaka, S., Functional roles of orientation representation for visual information preservation. 2016.7, 日本神経科学学会.
- ② Miyashita, M. and Tanaka, S., 方位表現の規則性と視覚情報保持に関する理論研究, 2016. 8, 視覚科学フォーラム.
- ③ Endo, T., and Miyashita, M., 大脳聴覚野における神経ダイナミクスの数理モデル研究, 2016. 8, 高専学会.
- ④ Miyashita, M., Ishikawa, S., Horikawa, J. and Tanaka, S., A role of lateral connections in the formation of orientation representation efficiently preserving visual information. 2016.11, Society for Neuroscience（国際会議）.
- ⑤ Ishikawa, S., Miyashita, M., Horikawa, J., and Tanaka, S., Lateral connections in the visual cortex are important in the formation of orientation representation and information preservation, 2016.12, The 3rd Annual Meeting of the Society for Bioacoustics（国際会議）.
- ⑥ Endo, T., Miyashita, M., Horikawa, J., and Tanaka, S., A computational study of neural dynamics in the auditory cortex for the generation of auditory continuity illusion, 2016.12, The 3rd Annual Meeting of the Society for Bioacoustics（国際会議）.
- ⑦ Miyashita, M., and Tanaka, S., A computational model for the generation of auditory continuity illusion. 2017.7 日本神経科学学会.
- ⑧ Miyashita, M., and Tanaka, S., A theoretical study of cortical neural dynamics for the generation of auditory continuity illusion, 2017.11, Society for Neuroscience（国際会議）.
- ⑨ Miyashita, M., and Tanaka, S., Neural mechanisms of auditory continuity illusion., 2017.10, The 4th Annual Meeting of the Society for Bioacoustics（国際会議）.
- ⑩ Miyashita, M., and Tanaka, S., A mathematical model predicts functional properties of rodent visual cortical neurons. 2018.7, 日本神経科学学会.
- ⑪ Miyashita, M., and Tanaka, S., A spiking network model of the rodent visual cortex for the understanding of what visual information is represented, 2018.11, Society for Neuroscience（国際会議）.

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：田中 繁

ローマ字氏名：TANAKA, Shigeru

所属研究機関名：電気通信大学

部局名：脳科学ライフサポート研究センター

職名：特任教授

研究者番号（8桁）：70281706

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。