

人間の脳幹における音脈分凝の神経相関 (2013年 4月13日版)

山岸慎平^{1,a)} 芦原孝典^{1,†1} 大塚翔² 古川茂人³ 柏野牧夫^{1,3}

概要: 我々は耳に入ってくる混合音を、周波数構造、時間構造などの情報から、知覚的に独立ないくつかのまとまり(音脈)に分離することができる(音脈分凝)。音脈分凝の知覚に対応した神経活動(神経相関)は、皮質だけでなく、皮質下でも報告が増えてきているが、脳幹における神経相関については決定的な証拠が得られていない。そこで、我々は多義的な音脈知覚をもたらす刺激を用いて、音脈知覚の切り替わりの記録と脳幹における神経活動の測定を同時に行い、その間の相関関係を調べた。その結果、音脈の聞こえ方の違いに応じて神経活動に差があることがわかった。この結果は、音脈分凝の処理に脳幹を含めた階層的な聴覚系の各部位の処理、相互作用が重要であることを示唆している。

1. はじめに

我々は、複数音源が同時に存在する環境下であっても、複雑な音響入力から所望の音を聞き分ける能力を持っている。これは我々の脳が、音に含まれる周波数等の特定の要素を経時的にまとめ、知覚的に独立なまとまり(stream: 音脈)を形成し、それぞれのまとまりを分離(seggregate)していることを意味している。このようにいくつかの音脈が分離して知覚される現象を音脈分凝(stream segregation)とよび[1]、雑音下で必要な情報を聞き取る聴覚系の重要な機能に大きく関わっている。

近年、人間や動物の脳活動計測を用いて、脳の各部位の神経活動と音脈分凝の相関関係が精力的に調べられている。その結果、聴覚野[2][3]、頭頂間溝[4]といった比較的高次の部位における神経活動だけでなく、内側膝状体[5]、下丘[6]、蝸牛神経核[7]といった皮質下の部位における神経活動についても音脈分凝に対応した相関があるという報告がされている。しかし、脳幹における神経相関については、その正当性を巡る議論が続いており、決定的な結果が得られていないのが現状である。

そこで、我々は脳幹由来の誘発電位反応である frequency following response (FFR) と音脈知覚の間の相関関係を調べた。本研究では、反復呈示することでひとつの音脈(1 stream)として知覚される状態と、ふたつの音脈(2 streams)として知覚される状態が切り替わるような多義的な音脈知覚をもたらす音列を実験刺激として用いた。この刺激は実験を通して一定であるため、知覚状態の切り替わりは刺激の物理特性によるものではないことが保証される。つまり、観測された神経活動の変化は純粋な知覚状態の変化を反映したものであると言える。

2. 実験

2.1 実験参加者

正常聴力を有する男女 16 名が実験に参加した。

2.2 実験刺激

実験刺激には、周波数の異なる 2 つの純音 (A 音: 315 Hz, B 音: 400 Hz) を組み合わせた ABA- 音列を用いた (-は無音)。2 つの純音の長さは 50 ms で、音の立ち上がり立ち下がりに 10 ms の傾斜をかけた。また、各音の間に 60 ms の無音を挿入した。ABA- 音列の長さは 440 ms であった。この ABA- 音列を 200 回繰り返した音列を実験刺激とした (図 1)。刺激音の音圧レベル (A 特性) は 75 dB とした。

¹ 東京工業大学
Tokyo Institute of Technology

² 東京大学
The University of Tokyo

³ NTT コミュニケーション科学基礎研究所
NTT Communication Science Laboratories, NTT Corporation

^{†1} 現在, NTT メディアインテリジェンス研究所
Presently with NTT Media Intelligence Laboratories, NTT Corporation

^{a)} yamagishi@u.ip.titech.ac.jp

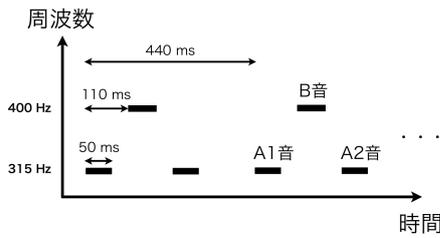


図 1 刺激音のスペクトルの様式図
Fig. 1 The spectrum of a stimulus sound

2.3 実験方法

200 回分の ABA- 音列の呈示を 1 セッションとし、適宜休憩を入れながら、48 セッション実験を実施した。連続して実験を行う場合は間に 5 秒の無音部を設けた。

ABA- 音列を繰り返し聴取すると、図 2 のように、2 つの音がまとまって知覚される状態 (1 stream 状態) と高い音同士のみまとまりと低い音同士のみまとまりに分かれて知覚される状態 (2 streams 状態) が交互に切り替わることが知られている。実験参加者はその切り替わりのタイミングをボタン押しによって報告した。



図 2 知覚交替の記録
Fig. 2 Record of the perceptual switching

また、FFR の記録を行うため、参加者は頭頂 (活性電極)、刺激呈示と同側の耳朶 (基準電極)、額 (接地電極) の 3 箇所に電極を装着した。電極の接触インピーダンスは 5 k Ω 以下になるようにした。± 25 μ V を越える試行は、体動などのアーティファクトと見なし除去した。

FFR は、得られた波形を刺激のオンセットに応じて 2000 回程度加算平均し、刺激に同期していない脳波や電気的な外部ノイズを均すことで得られる [8]。このようにして得られた FFR の波形の例を図 3 に示す。刺激のオンセットから 10 ms 程度の遅れを伴って反応が見られ、脳幹までの神経伝達時間に対応している。

2.4 解析

得られた反応を知覚状態に応じて分類し、フーリエ解析を行った。ABA- 音列 1 回分の測定を 1 試行とし、各試行における A1 音、B 音、A2 音に対する反応のフーリエ変換値を算出し、振幅スペクトルおよび Phase locking value (PLV) [9] を計算した。振幅スペクトルは周波数成分ごとの反応の強さを表し、PLV は全試行にわたる周波数成分ごとの反応の位相固定度を表す。PLV は以下の式 (1) から

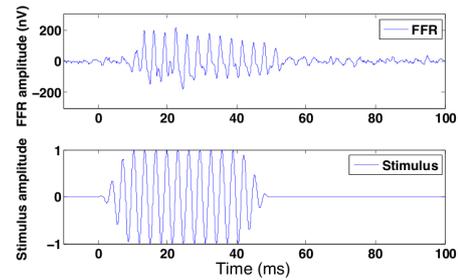


図 3 FFR 波形の例 (315 Hz の純音)
Fig. 3 The example of a FFR waveform (315-Hz tone)

計算される。

$$PLV = \left| \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N \exp(i\theta_n) \right| \quad (1)$$

ここで、 N は全試行数、 n は試行番号、 i は虚数、 θ は位相を表す。この式 (1) の意味は、各試行のフーリエ変換値を複素平面上の単位円に射影し、それを全試行にわたってベクトル平均するということである。つまり、各試行同士の位相同期度が高いほど、単位円に射影したベクトルは近い位置に集まり、その絶対値は 1 に近づく。

今回は、FFR の振幅スペクトル、PLV を知覚状態に応じて比較し、脳幹における神経活動と知覚の間に相関が観られるかを検討した。

3. 結果

3.1 FFR 波形、振幅スペクトル、PLV

加算平均して得られた ABA- 音列に対する 1 名の FFR 波形を図 4、実験参加者ごとに算出した振幅スペクトルを全参加者で平均したものを図 5、同様に全参加者で平均した PLV を図 6 に示す。これらの図から ABA- 音列に対する FFR が得られたことが確認できる。また、A2 音の後の無音部をノイズフロアとし、SN 比が 5dB より小さい 1 名分のデータを解析から除いた。

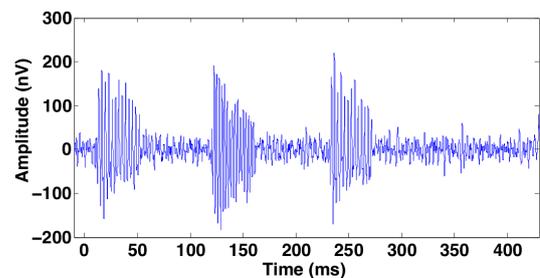


図 4 ABA- 音列に対する FFR 波形 (一人のデータ)
Fig. 4 The FFR waveform to the ABA- sequences (one participant)

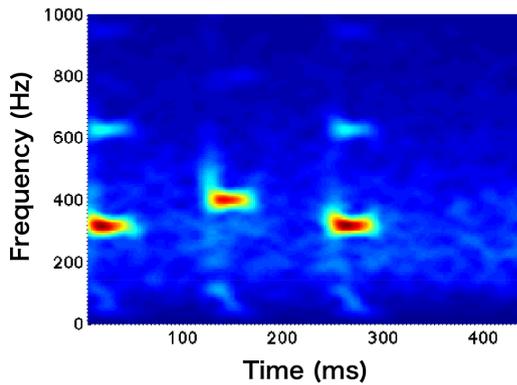


図 5 ABA- 音列に対する FFR の振幅スペクトル

Fig. 5 The amplitude spectrum of FFR to the ABA- sequences

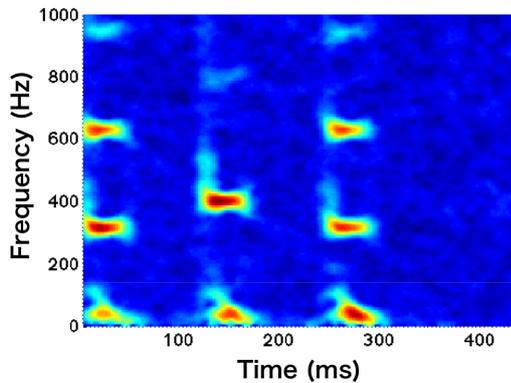


図 6 ABA- 音列に対する FFR の PLV

Fig. 6 The PLV of FFR to the ABA- sequences

3.2 知覚の切り替わり

1セッションの間で音脈の知覚が切り替わっていることが確認できた(図7)。

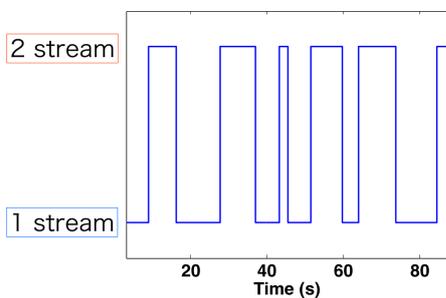


図 7 1セッションの中での知覚の切り替わり

Fig. 7 The perceptual switching within one session

このようなデータを全セッション、全参加者について平均したものが図8である。縦軸はふたつの音脈として知覚される確率を表す。最初の20秒に注目すると、はじめはひとつの音脈として知覚されやすいが、徐々にふたつの音

脈として知覚される確率が上昇していることが確認できる。この現象を Build-up と呼ぶ。20秒以降はランダムに知覚が切り替わるため、平均するとほぼ一定の確率となる。本研究では、このランダムに知覚が切り替わる部分のみを解析に用いた。

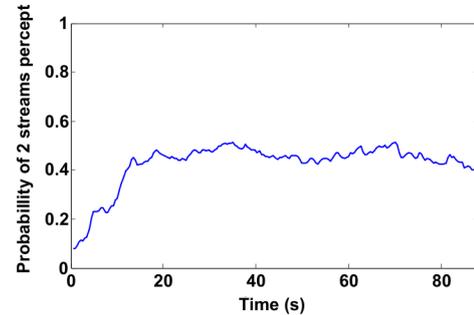


図 8 全参加者の知覚の切り替わりの平均値

Fig. 8 The average of perceptual switching of all participant

3.3 知覚状態に応じた FFR の変化

FFR に知覚に応じた差があったかどうかを判定するため、振幅スペクトルの刺激音周波数成分について、ANOVA を行った。要因1を刺激音(A1音, B音, A2音), 要因2を知覚状態(1 stream, 2 streams)として、対応のある二元配置分散分析を行った。その結果、要因1に主効果($p = 0.0132$), 要因1と2の間に交互作用($p = 0.0043$)が見られた。前者は音の種類によって反応に差があること、後者は音の種類と知覚状態の組み合わせによっては差が見られることを意味する。そこで、3つの音について知覚状態に応じて差が見られるかを調べるため、要因1と2のすべての組み合わせについて、Tukeyの方法を用いて多重比較検定を行った。その結果、知覚状態に応じて有意な差が見られたのはA2音だけであった。

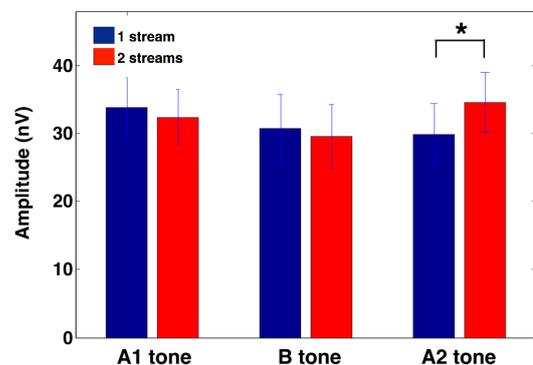


図 9 FFR の振幅スペクトルの刺激音周波数成分の比較

Fig. 9 Comparison of the stimulus frequency component of the amplitude spectrum of FFR

さらに、PLVについても同様の解析を行った結果、要因1(音の種類)および要因2(知覚状態)に主効果が見られ

($p = 0.0491$, $p = 0.0204$), 要因 1 と要因 2 の間に交互作用が見られた ($p = 0.0283$). 振幅値の場合と同様に Tukey の方法を用いた結果, 知覚状態に応じて有意な差が見られたのは A2 音だけであった.

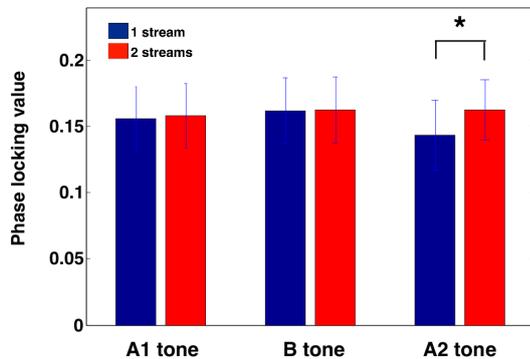


図 10 FFR の PLV の刺激音周波数成分の比較

Fig. 10 Comparison of the stimulus frequency component of the PLV of FFR

4. 考察

4.1 A2 音にのみ差が見られたことの解釈

A2 音にのみ差が見られたことは, 先行音に対する神経活動によって後続の音に対する神経活動が抑制される現象 (Forward masking) と, 聴覚系の神経細胞群がある特定の周波数に対してよく反応すること (周波数選択性) の組み合わせによって説明できると考えた. 知覚状態に応じて脳幹の神経細胞の周波数選択性の広がりを変化すると仮定すると, A2 音の前の B 音に対する神経活動に差が生じ, A2 音に対する神経活動への forward masking にも違いが生じたのではないかと考えた (図 11).

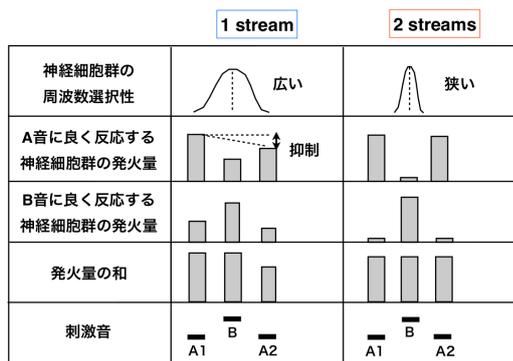


図 11 周波数選択性と先行音による抑制による今回の結果の解釈

Fig. 11 The interpretation of this result according to the frequency selectivity and forward masking

Bee ら (2004) は, 本実験と同様の ABA- 音列を用いて, European starling の聴覚野の神経活動計測を行った [10]. その結果, A2 音に対する反応に forward masking が観測され, A 音と B 音の間の周波数差を大きくしていくと, A2

音に対する反応における抑制の効果が小さくなるということが確認された. しかし, 本研究では, 刺激は常に一定であり, 周波数差は変えていない. 関与している神経細胞群の周波数選択性が動的に変化していると考えれば, forward masking によって研究の結果を説明することができる.

脳幹レベルの神経活動の変化と音脈知覚との因果関係については, ふたつの解釈が考えられる. ひとつめは, 周波数選択性が変化することによって音脈の聞こえ方が変わるという解釈である. つまり, 脳幹の段階ですでに知覚に対応するような処理が行われているということである. 別の解釈は, 上位からのフィードバックによって周波数選択性が変化したというものである. これは, 音脈の聞こえ方が認識されてから, それを反映して脳幹に変化が生じたという解釈である. 本研究の範囲では, このふたつの解釈のどちらが正しいかを決定することはできないので, 今後の検討が必要である.

いずれにしても, 本研究の結果は, 脳幹の神経活動と音脈知覚の間に相関があったことを示しており, 音脈分離に脳幹を含む階層的な聴覚系の各部位の処理, および相互作用が重要であることを示唆している.

参考文献

- [1] Bregman: *Auditory Scene Analysis*, MIT Press (1990).
- [2] Shamma, S. A. and Micheyl, C.: Behind the scenes of auditory perception, *Current Opinion in Neurobiology*, Vol. 20, pp. 361-366 (2010).
- [3] Gutschalk, A., Micheyl, C., Melcher, J.R., Rupp, A., Scherg, M. and Oxenham, A.J.: Neuromagnetic correlates of streaming in human auditory cortex, *Journal of Neuroscience*, Vol. 25, pp. 5382-5388 (2005).
- [4] Cusack, R.: The intraparietal sulcus and perceptual organization, *Journal of Cognitive Neuroscience*, Vol. 17, pp. 641-651 (2005).
- [5] Kondo, H. M. and Kashino, M.: Involvement of the thalamocortical loop in the spontaneous switching of percepts in auditory streaming, *The Journal of Neuroscience*, Vol. 29, pp. 2270-2280 (2009).
- [6] Schadwinkel, S. and Gutschalk, A.: Transient BOLD activity locked to perceptual reversals of auditory streaming in human auditory cortex and inferior colliculus, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 105, pp. 1977-1983 (2011).
- [7] Pressnitzer, D., Sayles, M., Micheyl, C. and Winter, I. M.: Perceptual organization of sound begins in the auditory periphery, *Current Biology*, Vol. 18, pp. 1124-1128 (2008).
- [8] Skoe, E. and Kraus, N.: Auditory brainstem response to complex sounds: a tutorial, *Ear and Hearing*, Vol. 31, pp. 302-324 (2010).
- [9] Lauchaux, J-P., Rodriguez, E., Martinerie, J. and Varela, F. J.: Measuring Phase Synchrony in Brain Signals, *Human Brain Mapping*, Vol. 8, pp. 194-208 (1999).
- [10] Bee, M.A. and Klump, G.M.: Primitive auditory stream segregation: a neurophysiological study in the songbird forebrain, *Journal of Neurophysiology*, Vol. 92, pp. 1088-1104 (2004).